

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – CAMPUS DE RIO CLARO

**BIOECOLOGIA COMPARADA DE
DUAS ESPÉCIES DE *CYPHOMYRMEX* MAYR
(FORMICIDAE: MYRMICINAE)**

LUCIMEIRE DE SOUZA RAMOS LACAU

Tese apresentada ao Instituto
de Biociências do Campus
de Rio Claro, Universidade
Estadual Paulista, como parte
dos requisitos para obtenção
do título de Doutor em
Ciências Biológicas (Área de
Zoologia)

Rio Claro
Estado de São Paulo-Brasil
Agosto de 2006

**BIOECOLOGIA COMPARADA DE
DUAS ESPÉCIES DE *CYPHOMYRMEX* MAYR
(FORMICIDAE: MYRMICINAE)**

LUCIMEIRE DE SOUZA RAMOS LACAU

Orientador: Prof. Dr. Odair Correa Bueno

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências do Campus
de Rio Claro, Universidade
Estadual Paulista, como parte dos
requisitos para obtenção do título
de Doutor em Ciências Biológicas
(Área de Zoologia)

Rio Claro

Estado de São Paulo-Brasil

Agosto de 2006



Esse estudo é dedicado
aos meus pais, meu filho e meu marido.



“A existência humana não é só estar no mundo, mas a liberdade de ser.”

Karl Jasper
Filósofo alemão (1883-1969).

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao Professor Odair Correa Bueno (UNESP-IB) por ter orientado a minha tese. Exprimo-lhe meu grande reconhecimento pelo seu apoio constante, seus conselhos e suas críticas positivas durante a realização desse estudo.

Agradeço também ao Professor Jacques Hubert Charles Delabie (UESC/CEPLAC) por me ter iniciado na Mirmecologia, por seus preciosos conselhos durante a minha tese e por permitir sempre beneficiar do seu largo conhecimento sobre a biologia das formigas.

Agradeço a todos os integrantes do CEIS ou aqueles que já fizeram parte, pelo auxílio e amizade: os Professores Maria José, Fernando Pagnocca, Osmar Malaspina e Maurício Bacci, assim como meus colegas Aldenise, Aline, Fabiana, Fernanda, Olívia, Priscila, André, Carlos, João e Romualdo. Um agradecimento muito especial a Maria de Fátima, minha grande amiga, pela força, carinho, coragem e a ajuda que me ofereceu durante o doutorado que fizemos juntas. Um carinho especial para Ita pela sua ajuda e sua grande simpatia. A Eduardo, pela troca de experiências entre nossas respectivas pesquisas, o auxílio no laboratório e no campo. À Eliane e Paulo, pelo companheirismo e ajuda. A Daniel, pela ajuda nos testes estatísticos. À secretária Necis que, inúmeras vezes me ajudou com muita gentileza. A Antônio e Mônica pela ajuda indispensável na realização das fotos de Microscopia Eletrônica de Varredura. Aos meus Professores do curso pelos conhecimentos transmitidos. À gentileza das pessoas do Serviço de Vigilância da UNESP.

Meus agradecimentos vão também para meus amigos Inês, Luizinho, Marcelo e Sr. Flávio.

Todo o meu reconhecimento vai também para a simpática equipe do Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisa do Cacau (CEPLAC/CEPEC/SECEN): Adrianly, Carina, Charles, Cléa, Crispim, Dayane, Gilmar, Heloisa, Ivan, Luciana, Luiza, Namara, Patrick, Riviane, Selma, Susele,

Tânia, Trovão, Vera e Zé Raimundo que me ajudaram em diversos momentos da minha pesquisa. Um agradecimento especial para Benoit que sempre me ofereceu conselhos e ajuda. Também agradeço aos Diretores sucessivos do CEPEC, assim como aos Drs. Kazuyuki Nakayama e José Luíz Bezerra e aos Serviços de Vigilância e Transporte do CEPEC.

Agradeço muito a Dra. Claire Villemant (MNHN) pelas identificações dos parasitóides de *Cyphomyrmex transversus* e seus conselhos.

Todo esse trabalho não teria sido possível sem o constante amor, carinho e a compreensão dos meus pais José e Livia e do meu querido e amado filho Elder. Vocês me deram a força, a coragem e a motivação necessárias para eu conseguir me realizar nessa importante etapa da minha vida. Também agradeço sinceramente a minha irmã e amiga Lucileide pelo constante auxílio na realização de numerosas etapas dessa pesquisa. À minha avó Teotista e à minha tia Maria Luíza pelas palavras de fé e otimismo. Aos diversos membros da minha família: Davidson, José Antônio, Lourival, Marília, Rafael, pelo entusiasmo transmitido. Ao meu esposo Sébastien, pelo incomensurável apoio, conselhos, muito amor e paciência.

Agradeço ao Conselho Nacional de Pesquisas (CNPQ) pela concessão de uma Bolsa de Doutorado que permitiu finalizar a minha formação acadêmica.

E enfim, a todos aqueles que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização desse estudo.

Muito obrigada!

ÍNDICE

	Página
RESUMO	1
ABSTRACT	3
INTRODUÇÃO GERAL	7
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29

CAPÍTULO 1

1. ARQUITETURA DOS NINHOS E ESTRUTURA DA POPULAÇÃO

1.1. Introdução	37
1.2. Material e métodos	39
1.2.1. <i>Cyphomyrmex lectus</i> (Forel)	39
1.2.2. <i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery	43
1.3. Resultados	44
1.3.1. Nidificação e arquitetura do ninho	44
1.3.1.1. <i>Cyphomyrmex lectus</i>	44
1.3.1.2. <i>Cyphomyrmex transversus</i>	53
1.3.2. Demografia	63
1.3.2.1. <i>Cyphomyrmex lectus</i>	63
1.3.2.2. <i>Cyphomyrmex transversus</i>	63
1.4. Discussão	69
1.5. Referências bibliográficas	75

CAPÍTULO 2

2. ECOLOGIA NUTRICIONAL

2.1. Introdução	82
2.2. Material e métodos	83
2.2.1. <i>Cyphomyrmex lectus</i>	83
2.2.2. <i>Cyphomyrmex transversus</i>	87

2.3. Resultados	88
2.3.1. Dinâmica do forrageamento em condições naturais	88
2.3.1.1. <i>Cyphomyrmex lectus</i>	88
2.3.1.2. <i>Cyphomyrmex transversus</i>	92
2.3.2. Preparação e incorporação do substrato	94
2.3.2.1. <i>Cyphomyrmex lectus</i>	94
2.3.2.2. <i>Cyphomyrmex transversus</i>	104
2.4. Discussão	120
2.5. Referências bibliográficas	128

CAPÍTULO 3

3. MORFOLOGIA DOS INSTARES LARVAIS

3.1. Introdução	134
3.2. <i>Cyphomyrmex transversus</i>	135
3.3. <i>Cyphomyrmex lectus</i>	174
3.3.1. Introdução	174
3.3.2. Material e métodos	174
3.3.3. Resultados	174
3.3.4. Discussão	177
3.3.5. Referências bibliográficas	181

CAPÍTULO 4

4. REPRODUÇÃO E CUIDADO COM OS IMATUROS

4.1. Introdução	184
4.2. Material e métodos	187
4.2.1. <i>Cyphomyrmex lectus</i>	187
4.2.2. <i>Cyphomyrmex transversus</i>	188
4.3. Resultados	189
4.3.1. Comportamento das gínes	189
4.3.1.1. <i>Cyphomyrmex lectus</i>	189
4.3.1.2. <i>Cyphomyrmex transversus</i>	198
4.3.2. Comportamento do cuidado com os imaturos	205
4.3.2.1. <i>Cyphomyrmex lectus</i>	205
4.3.2.2. <i>Cyphomyrmex transversus</i>	216

4.4. Discussão	218
4.5. Referências bibliográficas	225

CAPÍTULO 5

5. UM EXCEPCIONAL CASO DE PARASITISMO MÚLTIPLO NAS COLÔNIAS DE <i>Cyphomyrmex transversus</i>	
5.1. Introdução	232
5.2. Material e métodos	240
5.3. Resultados	241
5.3.1. Identidade dos parasitóides	241
5.3.2. Demografia das colônias	255
5.3.3. Estudo comportamental	255
5.3.3.1. Caracterização morfológica da cria parasitada	255
5.3.3.2. Repartição espacial e cuidado com a cria parasitada ...	264
5.3.3.3. Defesa do ninho e estratégia dos parasitóides	269
5.3.3.4. Acasalamento e postura dos parasitóides	272
5.4. Discussão	272
5.5. Referências bibliográficas	288
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	294

LISTA DE TABELAS

❖ TABELA 1. Classificação sinótica das espécies de <i>Cyphomyrmex</i> e dos fungos simbiotes associados.....	13
❖ TABELA 2. Distância entre os ninhos de <i>Cyphomyrmex lectus</i>	47
❖ TABELA 3. Dimensões dos ninhos de <i>C. lectus</i>	48
❖ TABELA 4. Espécies de Formicidae nidificando em cocos secos em Olivença, Ilhéus-BA	54
❖ TABELA 5. Dimensões dos ninhos de <i>Cyphomyrmex transversus</i>	59
❖ TABELA 6. Dados demográficos de <i>C. lectus</i>	64
❖ TABELA 7. Dados demográficos de <i>C. transversus</i>	65
❖ TABELA 8. Frequência comparada dos comportamentos de incorporação do substrato por <i>C. lectus</i> e <i>C. transversus</i>	106
❖ TABELA 9. Modas observadas e teóricas e medidas da cápsula cefálica das larvas de operárias de <i>C. lectus</i>	175
❖ TABELA 10. Catálogo comportamental das rainhas de <i>C. lectus</i>	190
❖ TABELA 11. Catálogo comportamental das rainhas e gines de <i>C. transversus</i>	201
❖ TABELA 12. Frequência comparada dos comportamentos das rainhas e das gines de <i>C. transversus</i>	201
❖ TABELA 13. Frequência comparada dos comportamentos das rainhas de <i>C. transversus</i> e de <i>C. lectus</i>	216
❖ TABELA 14. Catálogo comportamental do cuidado com os imaturos pelas operárias de <i>C. lectus</i> e <i>C. transversus</i>	217
❖ TABELA 15. Frequência comparada do cuidado com os imaturos pelas operárias de <i>C. lectus</i> e <i>C. transversus</i>	218
❖ TABELA 16. Frequência relativa dos casos de parasitismo de formigas por Diapriidae.....	234
❖ TABELA 17. Registro dos casos conhecidos de parasitismo de diapriíneos sobre formigas	236
❖ TABELA 18. Número de casos de parasitismo, cálculo da taxa de infestação e do índice de parasitismo das colônias de <i>C. transversus</i>	243
❖ TABELA 19. Identidade, sexo e número de indivíduos de <i>Acanthopria</i> nas colônias de <i>C. transversus</i>	244

❖ TABELA 20. Ocorrência simultânea das espécies de <i>Acanthopria</i> nas colônias de <i>C. transversus</i>	248
❖ TABELA 21. Demografia das colônias de <i>C. transversus</i> parasitadas	256
❖ TABELA 22. Catálogo comportamental do cuidado com os imaturos pelas operárias de <i>C. transversus</i>	264
❖ TABELA 23. Frequência relativa do cuidado com os imaturos parasitados e não parasitados pelas operárias de <i>C. transversus</i>	265
❖ TABELA 24. Comparação da frequência dos comportamentos de cuidado da cria não parasitada e parasitada pelas operárias de <i>Cyphomyrmex transversus</i>	268

LISTA DAS FIGURAS

❖ FIGURA 1. Morfologia das operárias de <i>Cyphomyrmex lectus</i>	17
❖ FIGURA 2. Morfologia externa da cabeça das operárias de <i>C. lectus</i>	19
❖ FIGURA 3. Morfologia da região pós-cefálica das operárias de <i>C. lectus</i>	21
❖ FIGURA 4. Morfologia das operárias de <i>Cyphomyrmex transversus</i>	23
❖ FIGURA 5. Morfologia das operárias de <i>C. transversus</i>	25
❖ FIGURA 6. Morfologia abdominal e quetotaxia das operárias de <i>C. transversus</i>	27
❖ FIGURA 7. Área de coleta dos ninhos de <i>C. lectus</i>	41
❖ FIGURA 8. Área de coleta dos ninhos de <i>C. transversus</i>	45
❖ FIGURA 9. Estrutura externa do ninho de <i>C. lectus</i>	49
❖ FIGURA 10. Estrutura interna do ninho de <i>C. lectus</i>	51
❖ FIGURA 11. Estrutura dos ninhos de <i>C. transversus</i>	55
❖ FIGURA 12. Estrutura dos ninhos de <i>C. transversus</i>	57
❖ FIGURA 13. Estrutura e formas de coleta dos ninhos de <i>C. transversus</i>	61
❖ FIGURA 14. Correlação entre temperatura e umidade relativa do ar no local de coleta de <i>C. lectus</i>	84
❖ FIGURA 15. Estudo do forrageamento de <i>C. lectus</i>	89
❖ FIGURA 16. Correlação entre temperatura e atividade de forrageamento pelas operárias de <i>C. lectus</i>	90

❖ FIGURA 17. Correlação entre umidade relativa do ar e atividade de forrageamento pelas operárias de <i>C. lectus</i>	91
❖ FIGURA 18. Estudo do forrageamento de <i>C. transversus</i>	93
❖ FIGURA 19. Diagrama dos comportamentos de incorporação do substrato pelas operárias de <i>C. lectus</i>	96
❖ FIGURA 20. Incorporação do substrato no fungo simbiote por operárias de <i>C. lectus</i>	98
❖ FIGURA 21. Incorporação de sementes de <i>Chloris radiata</i> ao fungo simbiote por operárias de <i>C. lectus</i>	100
❖ FIGURA 22. Morfologia das pró-pleuras das operárias de <i>C. lectus</i>	102
❖ FIGURA 23. Frequência relativa comparada dos comportamentos de incorporação do substrato entre <i>C. lectus</i> e <i>C. transversus</i>	106
❖ FIGURA 24. Sequências dos comportamentos de incorporação do substrato pelas operárias de <i>C. transversus</i>	107
❖ FIGURA 25. Morfologia do fungo leveduriforme cultivado por <i>C. transversus</i>	108
❖ FIGURA 26. Trofalaxia estomodeal entre operárias de <i>C. transversus</i>	110
❖ FIGURA 27. Incorporação do substrato no fungo simbiote por operárias de <i>C. transversus</i>	112
❖ FIGURA 28. Incorporação das sementes de <i>Chloris</i> sp. ao fungo simbiote por <i>C. transversus</i>	114
❖ FIGURA 29. Morfologia das pró-pleuras das operárias de <i>C. transversus</i>	116
❖ FIGURA 30. Morfologia das pró-pleuras das operárias de <i>C. transversus</i>	118
❖ FIGURA 31. Morfometria das larvas de <i>C. lectus</i>	176
❖ FIGURA 32. Morfologia do quarto instar larval de <i>C. lectus</i>	178
❖ FIGURA 33. Tipos de fundação das colônias nos Formicidae	186
❖ FIGURA 34. Frequência relativa comparada dos comportamentos das rainhas de <i>C. lectus</i> e das rainhas e gines de <i>C. transversus</i>	192
❖ FIGURA 35. Morfologia do aparelho reprodutor das fêmeas de <i>C. lectus</i>	194
❖ FIGURA 36. Morfologia do aparelho reprodutor da rainha de <i>C. lectus</i>	196
❖ FIGURA 37. Comportamentos das fêmeas e do cuidado com os imaturos pelas operárias de <i>C. transversus</i>	202

❖ FIGURA 38. Morfologia do aparelho reprodutor das fêmeas de <i>C. transversus</i>	208
❖ FIGURA 39. Morfologia da espermateca da rainha de <i>C. transversus</i>	210
❖ FIGURA 40. Frequência relativa comparada dos comportamentos de cuidado com os imaturos pelas operárias de <i>C. lectus</i> e <i>C. transversus</i>	212
FIGURA 41. Comportamento de cuidado com os imaturos pelas operárias de <i>C. lectus</i>	214
❖ FIGURA 42. Morfologia externa das fêmeas de <i>Acanthopria</i> sp.1.....	246
❖ FIGURA 43. Morfologia externa das fêmeas de <i>Acanthopria</i> sp.1.....	250
❖ FIGURA 44. Morfologia externa dos machos de <i>Acanthopria</i> sp.1	252
❖ FIGURA 45. Morfologia externa das pupas machos de <i>Acanthopria</i> sp.1	258
❖ FIGURA 46. Maturação das pupas fêmeas de <i>Acanthopria</i> sp.1.....	260
❖ FIGURA 47. Morfologia externa das pupas machos de <i>Acanthopria</i> sp.1	262
❖ FIGURA 48. Distribuição espacial da cria não parasitada e parasitada por <i>Acanthopria</i> spp nas colônias de <i>C. transversus</i>	266
❖ FIGURA 49. Frequência relativa comparada dos comportamentos de cuidado com os imaturos pelas operárias de <i>C. transversus</i>	268
❖ FIGURA 50. Comportamentos de cuidado com os imaturos por operárias de <i>C. transversus</i>	270
❖ FIGURA 51. Emergência dos imagos de <i>Acanthopria</i> sp.1.....	274
❖ FIGURA 52. Agressão dos imagos de <i>Acanthopria</i> sp.1 pelas operárias de <i>C. transversus</i>	276
❖ FIGURA 53. Cuidado com os imaturos e agressão dos parasitóides pelas operárias de <i>C. transversus</i>	280



RESUMO

A bioecologia e o comportamento de *Cyphomyrmex lectus* e de *Cyphomyrmex transversus* (Formicidae: Myrmicinae: Attini) foram comparados. As colônias de *C. lectus* são pequenas ($73,75 \pm 46,61$ indivíduos) e nidificam no solo, enquanto as de *C. transversus* são maiores ($249,1 \pm 240,4$ indivíduos) e nidificam principalmente sob cocos caídos. O fungo miceliforme de *C. lectus* e o fungo leveduriforme de *C. transversus* são cultivados com os mesmos tipos de substratos animais e vegetais. Diariamente, dois picos de forrageamento ocorrem para *C. lectus* e apenas um para *C. transversus*. Preparação e incorporação do substrato no fungo são diferentes entre as duas espécies e alguns comportamentos revelaram-se próprios a cada uma. Descobriram-se microcavidades na cutícula da pró-pleura das duas espécies servindo para abrigar bactérias simbióticas. A morfologia larval é muito similar entre as duas espécies; no entanto, a morfometria revelou cinco instares larvais para *C. transversus* e somente quatro para *C. lectus*. A morfologia do aparelho reprodutor das fêmeas é muito similar entre as duas espécies. Os ovários com três ovaríolos cada um são do tipo politrófico, bem desenvolvidos e funcionais para a rainha, mas reduzidos para a gine e a operária. O desenvolvimento da espermateca é igual entre rainha e gine das duas espécies cujas colônias são monogínicas. A etologia comparada da rainha e da gine revelou que a primeira tem uma função social orientada para a reprodução, enquanto a gine tem um papel similar ao das operárias. O cuidado com os imaturos pelas operárias é semelhante nas duas espécies. Enfim, um excepcional caso de parasitismo múltiplo por vespas *Acanthopria* (Hymenoptera: Diapriidae) sobre as colônias de *C. transversus* foi descoberto. Constatou-se que são endoparasitas koinobiontes das larvas da formiga muito adaptadas comportamental e morfologicamente. As cinco espécies encontradas dos parasitóides atacam 34% das colônias, sendo que até três delas podem parasitar juntas uma só colônia. A razão sexual, a taxa de infestação e o índice de parasitismo associado a cada espécie de *Acanthopria* revelaram diferentes estratégias de parasitismo. Pelo menos três das espécies parasitas são novas para a ciência.



ABSTRACT

The ecology and behavior of *Cyphomyrmex lectus* and *Cyphomyrmex transversus* (Formicidae: Myrmicinae: Attini) were compared. The colonies of *C. lectus* are small ($73,75 \pm 46,61$ individuals) and nest in the ground, while those of *C. transversus* are larger ($249,1 \pm 240,4$ individuals) and nest mostly under dry coconuts on the floor. The myceliform fungus of *C. lectus* and the yeast-like form fungus of *C. transversus* are cultivated with the same types of animal and vegetal substrates. Each day, there are two peaks of foraging for *C. lectus* and only one for *C. transversus*. Preparation and incorporation of the substrate in the fungus are different between the both species and some behaviors were shown to be characteristic to only one or the other species. Micro-holes that host symbiotic bacteria were found in the cuticle of the propleura of the two species. The larval morphology is very similar between them. The morphometric analysis showed yet five larval instars for *C. transversus* and only four for *C. lectus*. The morphology of the reproductive system of the females is very similar between them. The ovaries of three ovarioles belong to the polytrophic type, are well developed and functional in the queen, but reduced in the gyne and the worker. The spermatheca development is the same in the gyne and the queen when colonies are monogyne. The compared behavior of the queen and the gyne showed that the first has a social function oriented to the reproduction, while the gyne has a function similar to a worker. The workers take care of immatures similarly in the both species. An exceptional case of multiple parasitism by *Acanthopria* wasps (Hymenoptera: Diapriidae) on *C. transversus* colonies has been found. These are koinobiotic endoparasites of the ant larvae very well adapted through their behavior and morphology. The five species that have been encountered infest 34% of the colonies, and until three of them can parasite a single colony simultaneously. The sexual ratio, the infestation rate and the parasitism index associated to each species of *Acanthopria* evidenced different strategies of parasitism. At least three of these *Acanthopria* species are new for science.



INTRODUÇÃO GERAL

As formigas (Hymenoptera: Formicidae) representam um grupo de insetos sociais altamente evoluído, apresentando mais de 11.857 espécies válidas (AGOSTI e JOHNSON, 2006), o que corresponde a aproximadamente 2% de todas as espécies de insetos conhecidas (WILSON e HÖLLDOBLER, 2005). Existem cerca de 300 gêneros (FERNÁNDEZ, 2003) organizados em 21 subfamílias distintas, sendo quatro fósseis (BOLTON, 2003). Além dessa grande diversidade específica, as formigas mostram uma excepcional dominância ecológica em quase todos os ecossistemas terrestres, representando pelo menos um terço da massa total dos insetos do planeta (WILSON, 1990). O extraordinário sucesso evolutivo das formigas vem provavelmente da eusocialidade que se caracteriza por uma divisão do trabalho entre indivíduos reprodutores e estéreis, e a superposição de gerações de adultos, com a criação em comum dos imaturos (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). Além disso, muitos traços biológicos de alguns Formicidae são únicos dentre os insetos sociais, como associações bióticas (predação e comensalismo) e vida nômade, que fazem deles um dos grupos de insetos mais originais da biosfera.

A subfamília Myrmicinae é a mais diversificada taxonomicamente e ecologicamente, possuindo 1.595 espécies na região Neotropical (FERNÁNDEZ, 2003). Numerosas adaptações fazem com que muitas das suas espécies estejam associadas com as plantas (DELABIE et al., 2003) ou com homópteros (DELABIE e FERNÁNDEZ, 2003). Algumas espécies se



especializaram na armazenagem de sementes, atuando na dispersão de plantas. Outras, como na tribo Attini, cultivam um fungo que lhes serve de alimento (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990).

Na região Neotropical se encontra a maior diversidade das Attini, com 13 gêneros e 217 espécies (FERNÁNDEZ, 2003). Todas cultivam um fungo simbiote que representa a principal fonte trófica da colônia. Tal associação biótica é extremamente rara nos insetos. Além das Attini, essa associação se encontra também nas sub-famílias Macrotermitinae (Isoptera: Termitidae) que cultivam um fungo simbiote do gênero *Termitomyces* (Agaricales: Agaricaceae) (WILSON, 1971; ROULAND-LEFÈVRE, 2000; MUELLER et al., 2005), Scolytinae (Coleoptera: Curculionidae) associado com *Ambrosiella* (Ascomycota: Ascomycetes) e Platypodinae (WILSON, 1971; PRICE et al., 2003; MUELLER et al., 2005). Nenhuma espécie de fungo simbiote de Attini jamais foi encontrada isoladamente na natureza. A origem evolutiva da tribo Attini e do comportamento de cultivo do fungo simbiote ainda não foi completamente esclarecida (PRICE et al., 2003). A monofilia das Attini foi demonstrada pela primeira vez por Schultz e Meier (1995) e confirmado por Brandão e Mayhé-Nunes (2001) que propõem a primeira sinapomorfia apomorfia da tribo. Recentemente, Schultz (2006) confirmou essa monofilia das Attini a partir do estudo de cinco genes nucleares, a qual sugere que o comportamento de fungicultura apareceu uma única vez na evolução das formigas. Diniz et al. (1998) sugeriram que os gêneros *Proatta* e *Blepharidatta* poderiam ser parecidos com o ancestral comum das Attini. *Blepharidatta* é simpátrico da maioria dos gêneros de Attini, compartilhando com eles algumas características morfológicas. Chapela et al. (1994) sugeriram que a aquisição de simbiontes lepiotáceos aconteceu provavelmente várias vezes. O fungo é normalmente transmitido verticalmente entre gerações de formigas, através de um pequeno pedaço de micélio transportado na cavidade infrabucal pelas gines quando revoam (MUELLER e GERARDO, 2002). No entanto, Green et al. (2001) descobriram uma incongruência entre *Cyphomyrmex costatus* e *Cyphomyrmex muelleri* e seus fungos simbiontes respectivos, estabelecendo a freqüente ocorrência de transferência lateral de simbiontes



entre essas duas espécies simpátricas. Para explicar a origem da fungicultura nas Attini, Mueller et al. (2001) propuseram sete hipóteses e, em seis delas consideram um crescimento primitivo do fungo dentro do ninho, sendo considerado que ele deve ter servido secundariamente de alimento para as formigas. Segundo Weber (1966), Wilson (1971), Garling (1979) e Mueller et al., (2001), esse fungo crescia sobre diversos substratos: sementes, carcaças e fezes de insetos aprovisionados, madeira em decomposição, raízes de plantas com micorriza, folhas que compõem a serapilheira e utilizadas para nidificar. A última hipótese considera a existência de “pellets” de fungo na cavidade infrabucal das Attini e sugere que algumas das hifas seriam dispersas entre indivíduos através da regurgitação. Esse comportamento teria facilitado o desenvolvimento do fungo no interior do ninho ao mesmo tempo em que as formigas se alimentariam do fungo. Uma recente hipótese foi proposta por Sánchez-Peña (2005) mostrando que o cultivo do fungo pelas Attini foi originado a partir de fungos já cultivados e domesticados por outros insetos, como por exemplo os besouros da subfamília Scolytinae ou Platypodinae.

Até então, os gêneros *Atta* e *Acromyrmex* são considerados como “derivados” por possuírem operárias polimórficas, ninhos grandes e colônias populosas, utilizando sempre material vegetal fresco para cultivar o fungo simbiote (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990, MUELLER et al., 2001). Algumas espécies são consideradas pragas de grande importância agro-econômica e por isso, são objetos de muitos estudos nas áreas de mirmecologia aplicada e fundamental. Todos os outros gêneros de Attini são denominados “basais” porque possuem operárias monomórficas, ninhos pequenos e colônias pouco populosas, utilizando material orgânico muito diverso (morto ou vivo) como meio de cultura (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990, MUELLER et al., 2001). O conhecimento das suas biologias é muito vago, porque suas espécies não são consideradas como danosas.

Dentro dos gêneros de Attini basais, *Cyphomyrmex* Mayr, 1862 representa o segundo mais diversificado, com 37 espécies (PRICE et al., 2003). O fóssil mais antigo data do período Oligoceno-Mioceno (âmbar



dominicano: 20-30 MA) (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). A biogeografia do gênero é singular, porque a maioria das espécies é mesófila e diversas áreas de alta riqueza são reconhecidas (MAYHÉ-NUNES, 1995). A maior diversidade é observada no sudoeste do Brasil e no norte da Argentina (KEMPF, 1964; 1966 e 1972). A sistemática do gênero foi exaustivamente revisada por Kempf (1964 e 1966), que definiu os grupos de espécies *strigatus* e *rimosus*. A maior parte das espécies do grupo *strigatus* se encontra ao norte da América do Sul e as do grupo *rimosus* se concentram ao norte da América do Sul e na América Central (SNELLING e LONGINO, 1992). Schultz e Meier (1995) e Schultz (2006) mostraram a parafilia do grupo *strigatus* em relação ao grupo *rimosus*. Wheeler (1949) estudou a morfologia das larvas da tribo Attini e publicou a diagnose das larvas de *Cyphomyrmex*.

Cyphomyrmex representa um gênero particularmente interessante pelas seguintes razões:

1) Apesar dele já ter sido considerado como um dos gêneros mais primitivos da tribo (FOREL, 1885; WILSON, 1971; WEBER, 1982, HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; MAYHÉ-NUNES, 1995), outros trabalhos sugerem que sua posição filogenética seria intermediária entre gêneros de Attini “basais” (KUSNEZOV, 1949; SCHULTZ e MEIER, 1995; SCHULTZ, 1998; SCHULTZ, 2000; VILLESEN et al., 2002). Já em 1910, Wheeler considerava *Myrmicocrypta* Smith como sendo o gênero mais primitivo da tribo, seguido por *Cyphomyrmex*. No entanto, Wetterer et al. (1998) e Sánchez-Peña (2005) afirmaram que o gênero mais primitivo seria *Apterostigma*. O estudo filogenético de Schultz e Meier (1995) é interessante, porque utiliza pela primeira vez caracteres morfológicos das larvas para estabelecer uma filogenia dos gêneros de Attini, por meio da cladística. Os resultados forneceram a existência de fortes sinapomorfias, justificando a monofilia da tribo e do gênero *Cyphomyrmex*.

2) Como nos outros gêneros de Attini, as espécies de *Cyphomyrmex* cultivam o fungo simbiote Leucocoprineae típico (Basidiomycota: Agaricaceae), como principal fonte alimentar da colônia (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; MUELLER et al., 2005). No entanto, *Cyphomyrmex*



representa um gênero muito original, porque duas formas distintas de fungo são cultivadas (SCHULTZ et al., 2002). Todas as espécies do grupo *strigatus* e algumas do grupo *rimosus* cultivam um fungo tipicamente miceliforme, enquanto as outras espécies cultivam um fungo unicelular leveduriforme (WHEELER, 1907; KEMPF, 1964 e 1966; WEBER, 1972; SCHULTZ e MEIER, 1995; MUELLER et al., 2001, SCHULTZ et al., 2002; PRICE et al., 2003; Tab. 1) Na tribo Attini, *Apterostigma* é o outro gênero conhecido por cultivar mais de um tipo de fungo. Elas cultivam o fungo Leucocoprineaceae típico das Attini (grupo *auriculatum*) e dois tipos de fungos Pterulaceae e Tricholomataceae (espécies não pertencentes ao grupo *auriculatum*) (SCHULTZ et al., 2005). Essas características filogenéticas e ecológicas fazem com que o gênero *Cyphomyrmex* represente um material biológico de estudo muito interessante, para entender a evolução dos comportamentos envolvidos na fungicultura (KUSNEZOV, 1949; SCHULTZ e MEIER, 1995).

Apesar da diversificação e abundância das espécies de *Cyphomyrmex* em diversos biomas neotropicais, a bioecologia desse gênero é pouco conhecida. A nidificação foi estudada para algumas espécies (WEBER, 1972; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; MAYHÉ-NUNES, 1995; LEAL, 1998; MUELLER e WCISLO, 1998; LOPES, 2001), mostrando que os ninhos são bem menores do que os das formigas cortadeiras (*Atta* e *Acromyrmex*). A demografia de algumas espécies foi também verificada por Weber (1972) e Leal (1998) e a demografia das colônias de *Cyphomyrmex* ao nível de grupo de espécies foi analisada por Price et al., (2003). Algumas espécies do grupo *strigatus* são conhecidas por manter o seu fungo simbiote no fundo de uma única cavidade em madeira morta ou no solo (MAYHÉ-NUNES, 1995; LEAL, 1998). Tal cultivo foi reconhecido como um traço primitivo dentro da tribo Attini (SCHULTZ e MEIER, 1995). Outras espécies do grupo *rimosus* mantêm seu fungo em pequenas câmaras cercado pelo substrato e o jardim se compõe de nódulos poligonais sólidos leveduriformes (KEMPF, 1965). Tal cultivo foi reconhecido como um traço derivado (SCHULTZ e MEIER 1995 e PRICE et al., 2003). O forrageamento no gênero *Cyphomyrmex* foi somente difundido



por Leal (1998), Leal e Oliveira (2000), Lopes (2001) e Ramos et al., (2003).



Tabela 1: Classificação sinótica das espécies de *Cyphomyrmex* Mayr em função do tipo de fungo associado (segundo KEMPF, 1964 e 1966; WEBER, 1966 e 1982, SCHULTZ et al., 2002 e LONGINO, 2004). “?” indica que o tipo de fungo não é conhecido.

Grupo <i>strigatus</i>	Forma de fungo cultivado	Grupo <i>rimosus</i>	Forma de fungo cultivado
<i>Cyphomyrmex auritus</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex bicarinatus</i>	Leveduriforme
<i>Cyphomyrmex bigibbosus</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex bicornis</i>	?
<i>Cyphomyrmex bruchi</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex castagnei</i>	?
<i>Cyphomyrmex daguerrei</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex cornutus</i>	Leveduriforme
<i>Cyphomyrmex faunulus</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex costatus</i>	Miceliforme
<i>Cyphomyrmex lectus</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex dexus</i>	?
<i>Cyphomyrmex lilloanus</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex flavidus</i>	Leveduriforme
<i>Cyphomyrmex morschi</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex foxi</i>	?
<i>Cyphomyrmex nemei</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex hamulatus</i>	Leveduriforme
<i>Cyphomyrmex occultus</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex kirbyi</i>	?
<i>Cyphomyrmex olitor</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex laevigatus</i>	?
<i>Cyphomyrmex paniscus</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex longiscapus</i>	Miceliforme
<i>Cyphomyrmex plaumanni</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex major</i>	?
<i>Cyphomyrmex strigatus</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex minutus</i>	Leveduriforme
<i>Cyphomyrmex vallensis</i>	Miceliforme	<i>Cyphomyrmex muelleri</i>	Miceliforme
		<i>Cyphomyrmex nesiotus</i>	?
		<i>Cyphomyrmex peltatus</i>	Leveduriforme
		<i>Cyphomyrmex podargus</i>	?
		<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	Leveduriforme
		<i>Cyphomyrmex salvini</i>	Leveduriforme
		<i>Cyphomyrmex transversus</i>	Leveduriforme
		<i>Cyphomyrmex vorticis</i>	?
		<i>Cyphomyrmex wheeleri</i>	Miceliforme



Algumas informações sobre os tipos de substratos utilizados pelas operárias de *Cyphomyrmex* para cultivar os fungos simbiotes são fornecidas por Mayhé-Nunes (1995), Murakami e Higashi (1997), Lopes (2001) e Schultz et al., (2005). A incorporação do substrato no fungo simbiote por *Cyphomyrmex rimosus* foi estudada por Murakami e Higashi (1997).

Alguns raros estudos bioquímicos permitiram revelar a existência, no gênero, da produção de defesas químicas destinadas a controlar fungos patogênicos. Wang et al., (1999) mostraram que *Cyphomyrmex rimosus* e *Cyphomyrmex minutus* produzem grandes quantidades de diketopiperazines, uma substância antifúngica e, Hervey e Nair (1979) mostraram que *C. costatus* secreta lepiochlorin, um antibiótico. O número de ínstaes larvais não foi estabelecido para nenhuma espécie do gênero. Por outro lado, diversos casos de parasitismo de *Cyphomyrmex* por espécies de Diapriidae foram relatados na literatura (BORGMEIER, 1939; MENEZES et al., 1998; LOIÁCONO, 1981 e 1987; LOIÁCONO e MARGARÍA, 2002; MASNER e GARCÍA 2002; LONGINO, 2004), no entanto o único estudo detalhado tratando desse assunto foi recentemente publicado por Fernández-Marín et al. (2006).

Essa grande lacuna no conhecimento da bioecologia do gênero *Cyphomyrmex*, associada à sua posição filogenética interessante e ao fato que duas formas distintas de fungos sejam cultivados, justificou o presente estudo, cujo objetivo é comparar a bioecologia e a etologia de uma espécie pertencente ao grupo *strigatus* e de outra do grupo *rimosus*.

A primeira espécie selecionada é *Cyphomyrmex lectus* (Forel, 1911), que pertence ao grupo *strigatus*. Morfologicamente, suas operárias se caracterizam pelos seguintes caracteres: cor marrom-amarelada, com a região frontal da cabeça ferruginosa; mandíbulas com sete dentes diferenciados, os apicais bastante salientes; lobos frontais grandemente expandidos lateralmente; escapo em repouso não ultrapassando a borda occipital; pronotum com dentes laterais, baixos e subcônicos; pecíolo com pequenas carenas longitudinais. O comprimento das operárias varia de 2,7-2,8 mm e apresentam o tegumento densamente granuloso, opaco e com cerdas curtas. A morfologia geral das



operárias de *C. lectus* está apresentada nas figuras 1 a 3. Segundo Kempf (1964), essa espécie ocorre na Argentina, Brasil (Mato Grosso, Pará e São Paulo) e Suriname.

A segunda espécie selecionada é *Cyphomyrmex transversus* Emery, 1894, que pertence ao grupo *rimosus*. Morfologicamente, as operárias se caracterizam pelos seguintes caracteres: cor marrom-amarelada a marrom fusco; tegumento densamente granuloso; lobos frontais semicirculares e expandidos lateralmente; escapo ultrapassando a borda occipital; pronotum dorsalmente com quatro tubérculos; nódulo do pecíolo estritamente transversal. O comprimento das operárias varia de 2,7-3,4 mm; as cerdas do corpo são escamiformes, reclinadas, curtas, densas e conspícuas na cabeça, no dorso do tórax e no gáster. A morfologia geral das operárias de *C. transversus* está apresentada nas figuras 4 a 6. Segundo Kempf (1965), essa espécie ocorre do Nordeste do Brasil (Rio Grande do Sul, Porto Alegre, São Paulo, Rio de Janeiro, Minas gerais, Goiás, Goiânia, Bahia, Pernambuco, Ceará, Pará e Amazonas) até a Argentina Central.

O presente estudo sobre as duas espécies será dividido em cinco capítulos. Vários aspectos importantes da arquitetura dos seus ninhos e da estrutura das suas populações, assim como alguns aspectos comportamentais referentes à ecologia nutricional, à reprodução, aos cuidados com a cria e ao parasitismo de micro-vespas sobre suas larvas serão estudados. Alguns aspectos referentes às suas morfologias serão também examinados separadamente e os resultados comparados e discutidos.

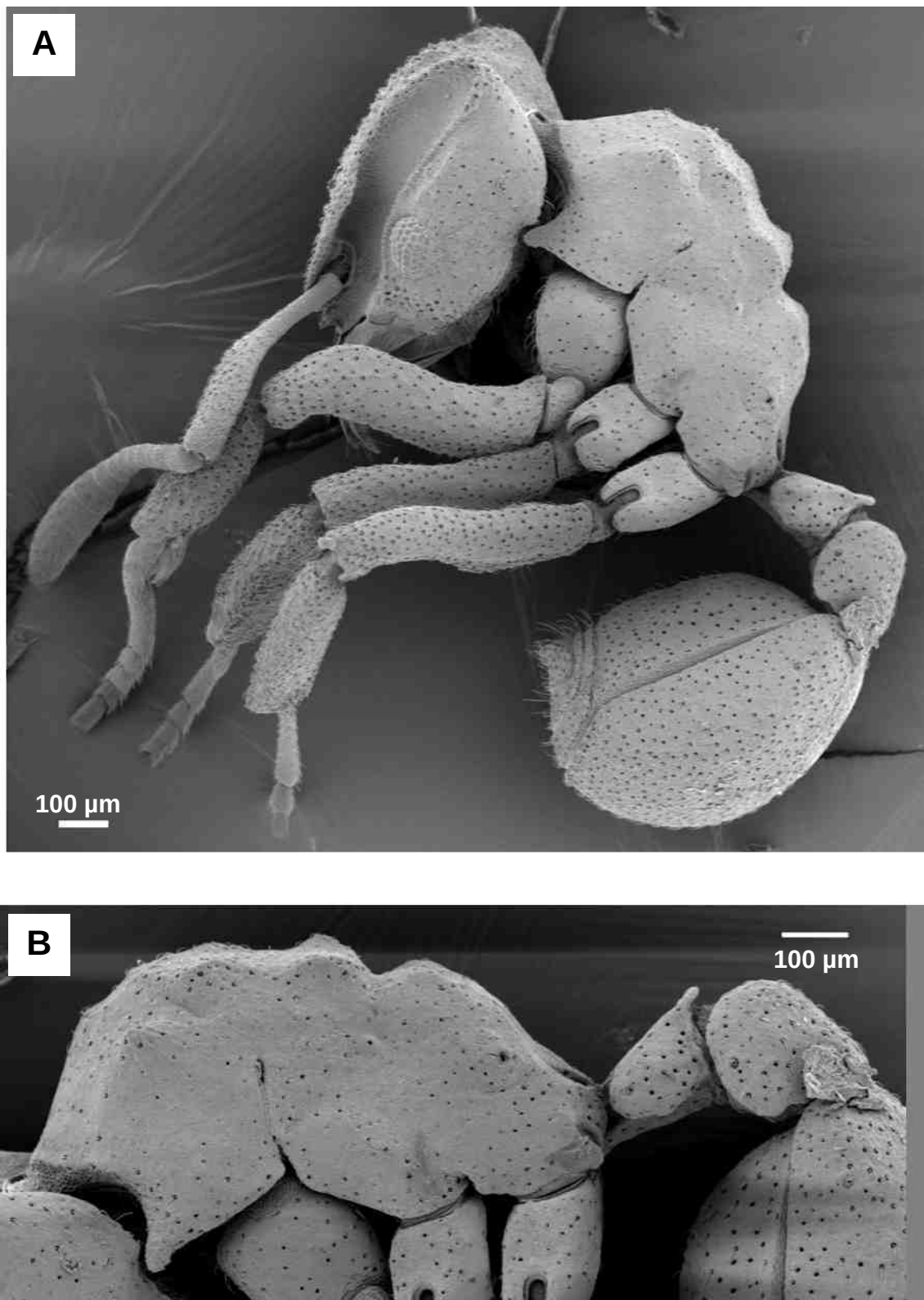


Figura 1. Morfologia das operárias de *Cyphomyrmex lectus*. **A:** habitus, vista lateral esquerda. **B:** mesossoma, vista lateral esquerda.

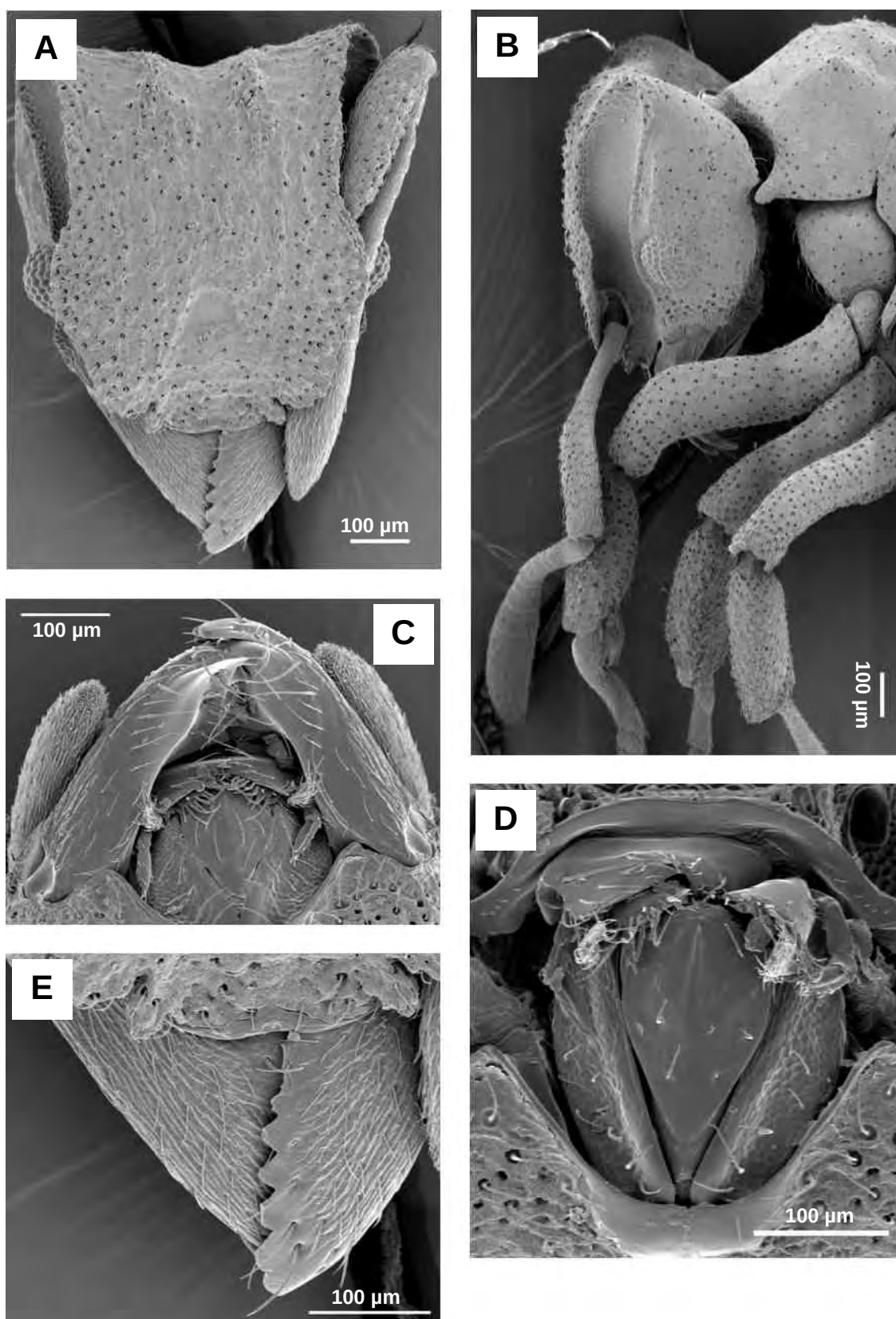


Figura 2. Morfologia externa da cabeça das operárias de *Cyphomyrmex lectus*. **A:** cabeça, vista frontal. **B:** cabeça, vista lateral. **C:** aparelho bucal, vista ventral. **D:** idem, detalhe do complexo maxilar-labial. **E:** mandíbulas, vista dorsal.

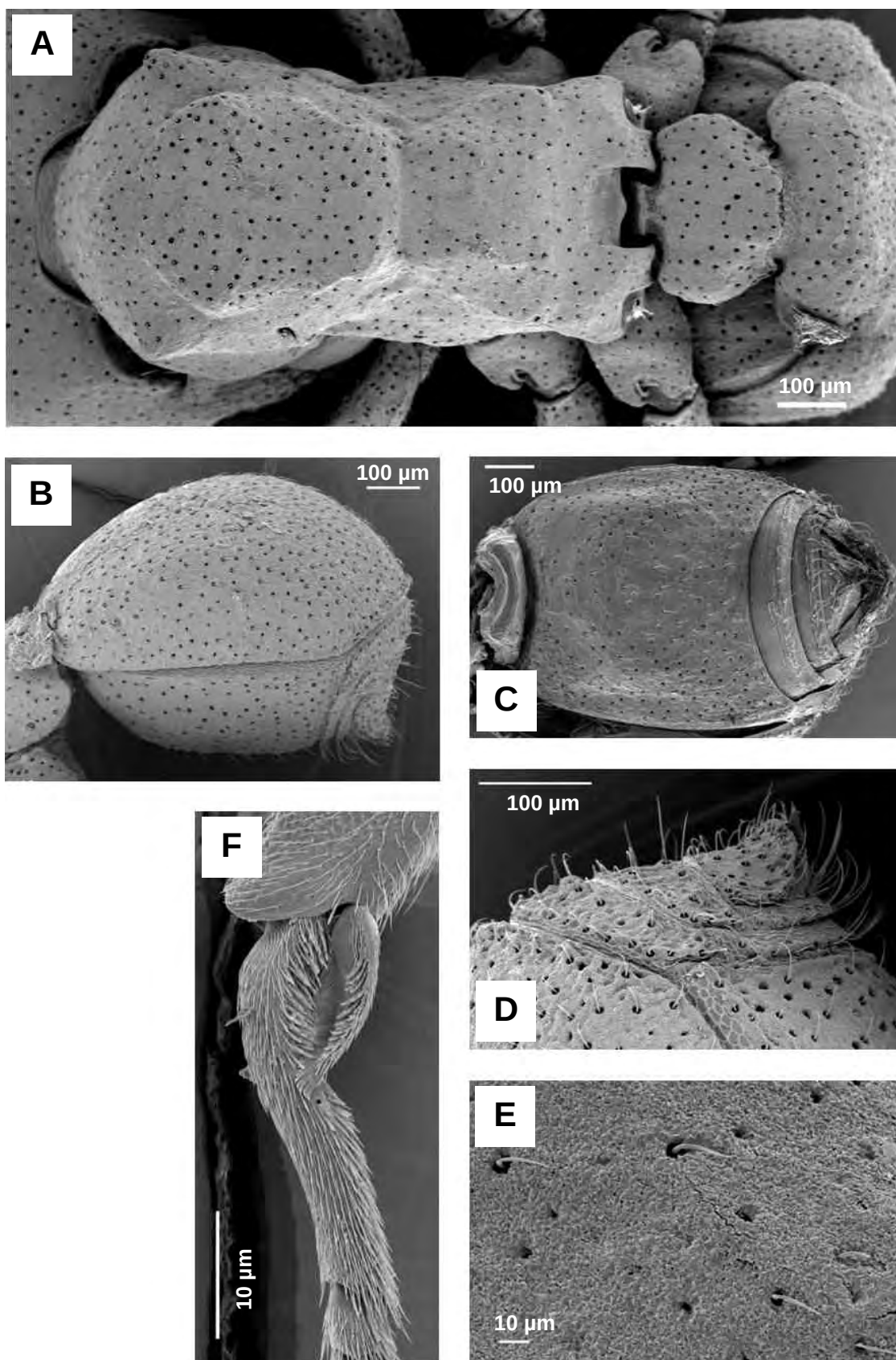


Figura 3. Morfologia da região pós-cefálica das operárias de *Cyphomyrmex lectus*. **A:** mesossoma, vista dorsal. **B-E:** gáster. **B:** vista lateral. **C:** vista ventral. **D:** detalhe dos últimos segmentos, vista lateral. **E:** detalhe do tegumento. **F:** pró-tíbia, vista posterior.

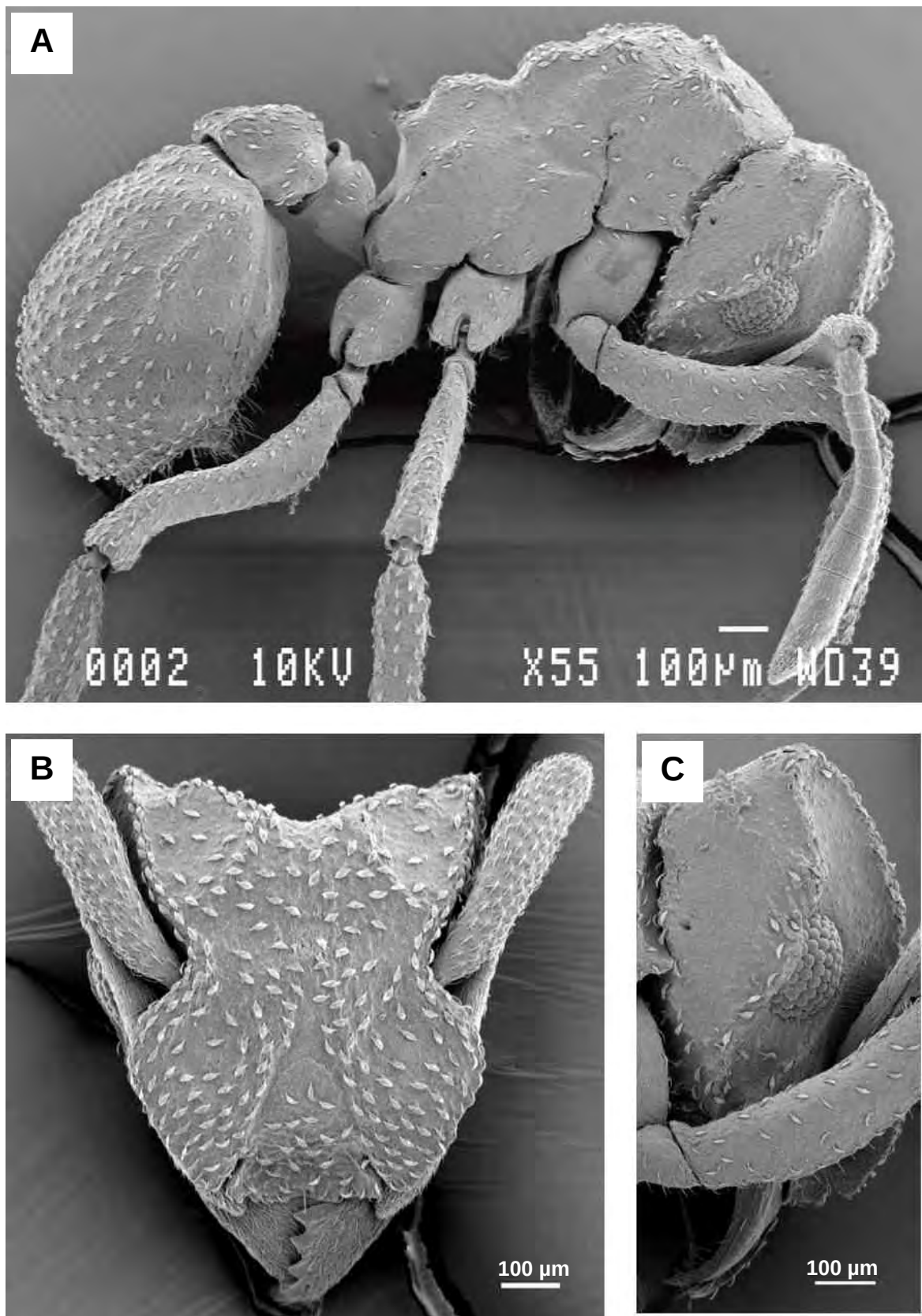


Figura 4. *Cyphomyrmex transversus*, operária. **A:** habitus, vista lateral direita. **B:** cabeça, vista frontal. **C:** idem, vista lateral direita.

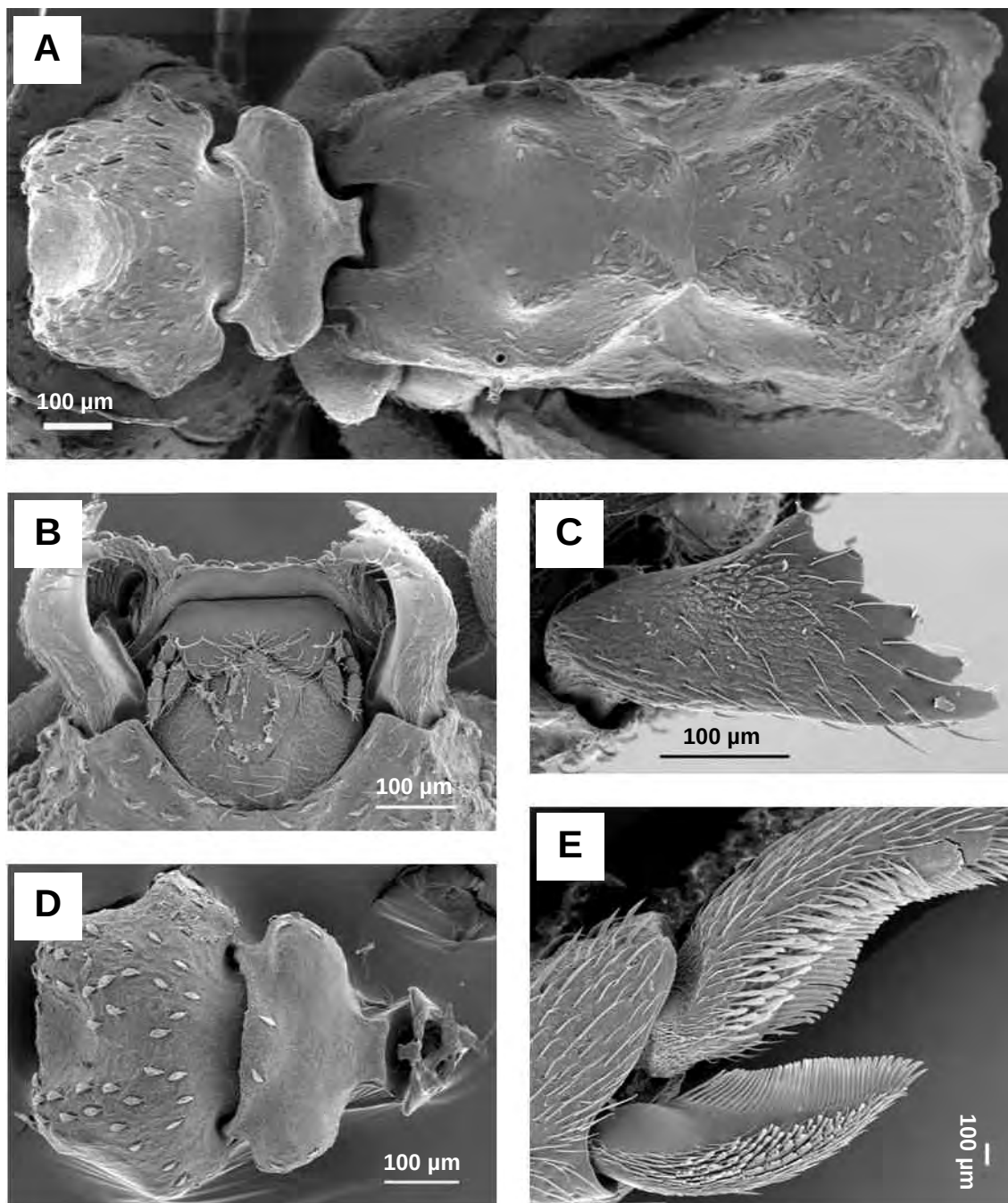


Figura 5. *Cyphomyrmex transversus*, operária. **A:** mesossoma, vista dorsal. **B:** aparelho bucal, vista ventral. **C:** mandíbula direita, vista externa. **D:** pecíolo e pós-pecíolo, vista dorsal. **E:** detalhe do estrigilo.

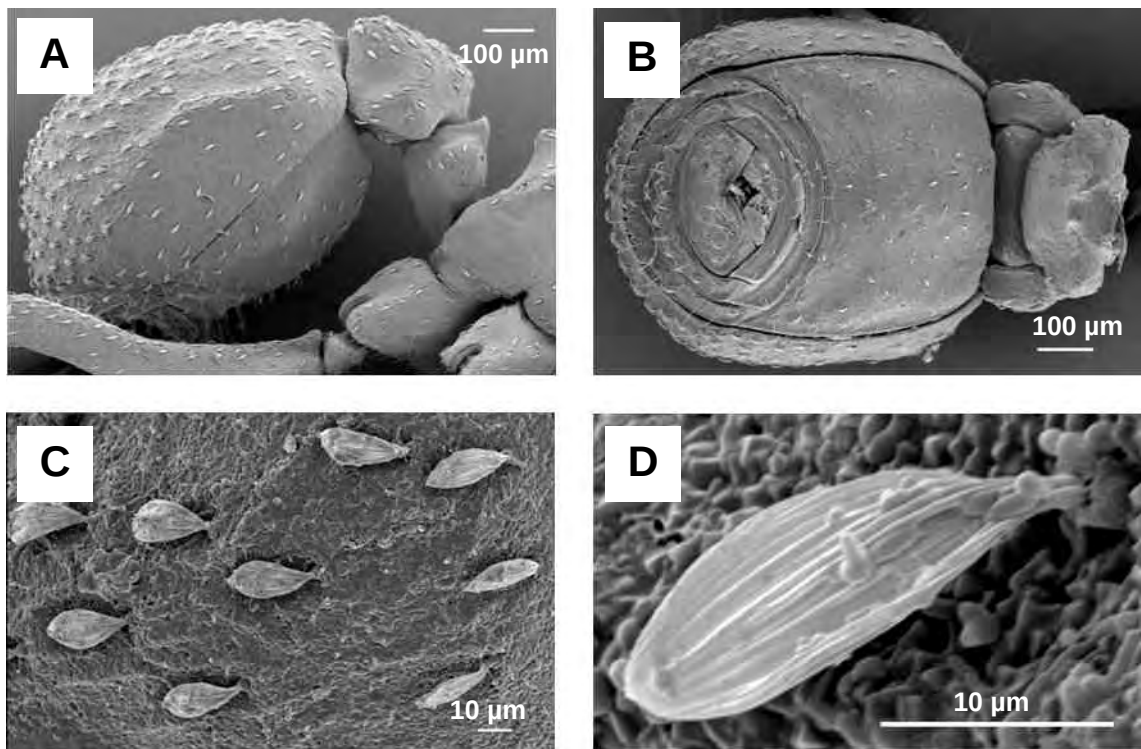


Figura 6. *Cyphomyrmex transversus*, operária. **A:** metassoma, vista lateral direita. **B:** idem, vista ventral. **C:** tergito abdominal 3, detalhe do tegumento. **D:** idem, detalhe de uma seta escamiforme.



REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGOSTI, D.; JOHNSON, M. **The taxon Formicidae**. Apresenta informações sobre a taxonomia de Formicidae. New York, 2004. Disponível em www.atbi.biosci.ohiostate.edu:210/hymenoptera/tsa.sppcount?the_taxon=Formicidae. Acesso em: 03 de abr. 2006.

BORGMEIER, T. Sobre alguns diapiiídeos myrmecófilos, principalmente do Brasil (Hym. Diapiiidae). **Revista de Entomologia**, v. 10, p. 530-545, 1939.

BOLTON, B. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoires of the American Entomological Institute**, v. 71, p. 370, 2003.

BRANDÃO, C.R.F. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 35, p. 319-412, 1991.

BRANDÃO, C.R.F.; MAYHÉ-NUNES, A.J. A new fungus-growing ant genus, *Mycetagroicus* gen. n., with the description of three new species and comments on the monophyly of the Attini (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). **Sociobiology**, v. 38, p. 667-698, 2001.

CHAPELA, I.H.; REHNER, S.A.; SCHULTZ, T.R.; MUELLER, U.G. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ants and their fungi. **Science**, v. 266, p. 1691-1694, 1994.

DELABIE, J.H.C.; FERNÁNDEZ, F. Relaciones entre hormigas y “homópteros” (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha). In: FERNÁNDEZ, F. (Org.) **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Bogotá: Instituto Humboldt Press, 2003. p. 181-197.

DELABIE, J.H.C.; OSPINA, M.; ZABALA, G. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. In: FERNÁNDEZ, F. (Org.) **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Bogotá: Instituto Humboldt Press, 2003. p. 167-180.

DINIZ, J.L.M.; BRANDÃO, C.R.F.; YAMAMOTO, C.I. Biology of *Blepharidatta* ants, the sister group of the Attini: a possible origin of fungus-ant symbiosis. **Naturwissenschaften**, v. 85, p. 270-274, 1998.

FERNÁNDEZ, F. Breve introducción a la biología social de las hormigas. In: ____ **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Bogotá: Instituto Humboldt Press, 2003. p. 89-95.

FERNÁNDEZ-MARÍN, H.; ZIMMERMAN, J.K.; WCISLO, W.T. *Acanthopria* and *Mimopriella* parasitoid wasp (Diapiidae) attack *Cyphomyrmex* fungus-growing ants (Formicidae, Attini). **Naturwissenschaften**, v. 93, p. 17-21, 2006.



FOREL, A. Étude myrmécologiques em 1884 avec une description des organes sensoriels des antennes. **Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles**, v. 20, p. 316-380, 1885.

GARLING, L. Origin of ant-fungus mutualism: a new hypothesis. **Biotropica**, v. 11, p. 284-291, 1979.

GREEN, A.M.; MUELLER, U.G.; ADAMS, R.M.M. Extensive exchange of fungal cultivars between sympatric species of fungus-growing ants. **Molecular Ecology**, v.11, p. 191-195, 2002.

HERVEY, A.; NAIR, M.S.R. Antibiotic metabolite of a fungus cultivated by gardening ants. **Mycologia**, v.71, p. 1064-1066. 1979.

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

KEMPF, W.W. A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part 1: Group of *strigatus* Mayr (Hym., Formicidae), **Studia Entomologica**, v. 7, p. 1-44, 1964.

KEMPF, W.W. Nota preliminar sobre algumas formigas neotropicais, descritas por Frederick Smith. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 25, p. 181-186, 1965.

KEMPF, W.W. A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part II: group of *rimosus* (Spinola) (Hym., Formicidae), **Studia Entomologica**, v. 8, p. 161-200, 1966 ("1965").

KEMPF, W.W. Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 15, p. 3-344, 1972.

KUSNEZOV, N. El género *Cyphomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) en la Argentina. **Acta Zoológica**, v. 7, p. 427-456, 1949.

LEAL, I.R. **Ecologia e história natural de formigas Attini em vegetação de cerrado**. 1998. 142 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.

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

LOIÁCONO, M.S. Diápidos ecitofilos sinfilos de la region neotropical (Hymenoptera-Proctotrupoidea-Diapriidae). **Revista de Entomologia de Argentina**, v. 40, p. 297-310, 1981.

LOIÁCONO, M.S. Um nuevo diáprido (Hymenoptera) parasitóide de larvas de *Acromyrmex ambiguus* (Emery) (Hymenoptera, Formicidae) em el Uruguay.



Revista de la Sociedad Entomologica de la Argentina, v. 44, p. 129-136, 1987.

LOIÁCONO, M.S.; MARGARÍA, C.B. Systematics, morphology and physiology: Ceraphronoidea, Platygastroidea and Proctotrupoidea from Brazil (Hymenoptera). **Neotropical Entomology**, v. 31, p. 551-560, 2002.

LONGINO, J.T. ***Cyphomyrmex salvini* Forel, 1899**. Apresenta informações sobre a identificação e história natural de *Cyphomyrmex salvini*. Olympia, 2004 Disponível em www.evergreen.edu/ants/genera/Cyphomyrmex/species/salvini/salvini.html. Acesso em: 10 jun. 2004.

LOPES, B.C. **Ecologia comparativa de *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) e de *Cyphomyrmex morschi* Emery, 1887 (Formicidae: Myrmicinae: Attini) em dunas da Praia da Joaquina**. 2001. 191 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Zoologia, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, 2001.

MASNER, L.; GÁRCIA R.J.L. 2002. **The genera of Diapriinae (Hymenoptera: Diapriidae) in the new world**. Bulletin of the American Museum of Natural History, New York: American Museum of Natural History Press, 138 p.

MAYHÉ-NUNES, A.J. **Filogenia de los Attini (Hymenoptera: Formicidae), un aporte al conocimiento de las hormigas fungívoras**. 1995. 274 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biologia, Universidade Simon Bolívar, Caracas, Sartenejas, 1995.

MENEZES, E.; SIVINSKI, J.; HOLLER, T.; ALUJA, M.; JERONIMO, F.; RAMIREZ, E. Development of *Coptera haywardi* (Hymenoptera: Diapriidae) in irradiated and unirradiated pupae of the caribbean fruit fly and the mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). **Florida Entomologist**, v. 81, p. 567-570, 1998.

MUELLER, U.G.; WCISLO, W.T. Nesting biology of the fungus-growing ant *Cyphomyrmex longiscapus* Weber (Attini, Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 45, p. 181-190, 1998.

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

MUELLER, U.G.; GERARDO, N. **Fungus-farming insects: multiple origins and diverse evolutionary histories**. Apresenta informações sobre a história evolutiva do fungo dos insetos. Washington, 2002. Disponível em <www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.242594799>. Acesso em: 25 agost. 2003.

MUELLER, U.G.; GERARDO, N.; AANEN, D.K.; SIX, D.L.; SCHULTZ, T.R. The evolution of agriculture in insects. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 36, p. 563-595, 2005.



MURAKAMI, T.; HIGASHI, S. Social organization in two primitive Attine ants, *Cyphomyrmex rimosus* and *Myrmicocrypta ednaella*, with reference to their fungus substrates and food sources. **Journal of Ethology**, v. 15, p. 17-25, 1997.

PRICE, S.L.; MURAKAMI, T.; MUELLER, U.G.; SCHULTZ, T.R.; CURRIE, C.R. Recent findings in fungus-growing ants: evolution, ecology, and behavior of a complex microbial symbiosis. In: KIKUCHI, T.; AZUMA, N.; HIGASHI, S. (Org.). **Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects**. Sapporo: Hokkaido University, 2003 p. 255-280.

RAMOS, L.S.; BUENO, O.C.; DELABIE, J.H.C.; RAMOS, L.S.; LACAU, S. Dinâmica do forrageamento em condições naturais em *Cyphomyrmex transversus* Spinola, 1851 (Myrmicinae: Attini). In: SIMPÓSIO DE MIRMECOLOGIA, 16., 2003, Florianópolis, **Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia**, Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina, 2003. v.1, p. 281-284.

ROULAND-LEFÈVRE, C. Symbiosis with fungi. In: ABE, T. (Org.). **Térmites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Netherlands: Kluwer Academic Press, 2000. p. 289-306.

SÁNCHEZ-PEÑA, S.R. New view on origin of Attini ant-fungus mutualism: exploitation of a preexisting insect-fungus symbiosis (Hymenoptera: Formicidae). **Entomological Society of America**, v. 98, n. 2, p.151-164, 2005.

SCHULTZ, T.R. Phylogeny of the fungus-growing ants (Myrmicinae: Attini): Evidence from DNA sequences (nuclear elongation factor-1 alpha and mitochondrial cytochrome oxidase I) and morphology. In: SCHWARZ, M.P.; HOGENDOORN, K. (Org.). **Social Insects at the Turn of the Millenium**. Australia: Flinders University Press, 1998 p. 429.

SCHULTZ, T.R. The origin and evolution of fungus-growing: clues from the phylogeny of the fungus-growing ants. In: CONGRESS OF ENTOMOLOGY, 2000, Londrina, **Abstract of the International Congress of Entomology**, Londrina (Foz do Iguassú): Embrapa Soja, 2000. v. 2, p. 865.

SCHULTZ, T.R. **Phylogeny of Fungus-farming Ants (Formicidae: Myrmicinae: Attini)**. New York, 2006. Disponível em www.iussi.confex.com/iussi/2006/techprogram/P2442.HTM. Acesso em: 25 agost. 2006.

SCHULTZ, T.R.; MEIER, R. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. **Systematic Entomology**, v. 20, p. 337-370, 1995.

SCHULTZ, T.R., SOLOMON, S.A., MUELLER, U.G., VILLESEN, P., BOOMSMA, J.J., ADAMS, R.M.M.; NORDEN, B. Cryptic speciation in the fungus-growing ants *Cyphomyrmex longiscapus* Weber and *Cyphomyrmex*



muelleri Schultz and Solomon, new species (Formicidae, Attini). **Insectes Sociaux**, v. 49, p. 331-343, 2002.

SCHULTZ, T.R.; MUELLER, U.G.; CURRIE, C.R.; REHNER, S.A. Reciprocal illumination: a comparison of agriculture in humans and in fungus-growing ants. In: VEGA, F.; BLACKWELL, M. (Org.). **Insect-Fungal Association: Ecology and Evolution**. New York: Oxford University Press, 2005. p. 149-190.

SNELLING, R.; LONGINO, J. Revisionary notes on the fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex*, *rimosus* group. (Hymenoptera: Formicidae: Attini). In: QUINTERO, D.; AIELLO, A. (Org.). **Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies**. New York: Oxford University Press, 1992. p. 479-494.

VILLENSEN, P.; MURAKAMI, T.; SCHULTZ, T.R.; BOOMSMA, J.J. Identifying the transition between single and multiple mating of queens in fungus-growing ants. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 269, n. 1500, p. 1541-1548, 2002.

WANG, Y.; MUELLER, U.G.; CLARDY, J.C. Antifungal diketopiperazines from the symbiotic fungus of the fungus-growing ant *Cyphomyrmex minutus*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 25, p. 935-941, 1999.

WEBER, N.A. Fungus-growing ants. **Science**, v. 153, p. 587-604, 1966.

WEBER, N.A. Gardening ants: The attines. **Memoirs of the American Philosophical Society**, v. 92, p. 1-146, 1972.

WEBER, N.A. Fungus ants. In: HERMANN, H.R. (Org.). **Social insects**. New York: Academic Press, 1982. p. 255-363.

WETTERER, J.K.; SCHULTZ, T.R.; MEIER, R. Phylogeny of fungus-growing ants tribe Attini based on mtDNA sequence and morphology. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 9, p. 42-47, 1998.

WHEELER, G.C. The fungus-growing ants of North America. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 23, p. 669-807, 1907

WHEELER, W.M. **Ants: their structure, development and behavior**. New York: Ed. Columbia University, 1910, p. 663.

WHEELER, G.C. The larvae of the fungus-growing ants. **The American Midland Naturalist**, v. 40, p. 664-689, 1949.

WILSON, E.O. **The insect societies**. Cambridge: Belknap Press, 1971. p. 548.

WILSON, E.O.; HÖLLDOBLER, B. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, p. 7411-7414, 2005.

WILSON, H.D. Gene flow in squash species. **BioScience**, v. 40, p. 449-455, 1990.



1. ARQUITETURA DOS NINHOS E ESTRUTURA DA POPULAÇÃO

1.1. Introdução

A estrutura dos ninhos de formigas é geralmente específica, mas depende também das características climáticas locais, da estação do ano ou das características do ecossistema no qual vive a espécie (CAETANO et al., 2002). Hölldobler E Wilson (1990) relataram que, nas Myrmicinae, o tamanho das colônias adultas de Attini e a complexidade estrutural dos seus ninhos são exemplos diretos de tendências evolutivas entre as espécies basais e derivadas.

Diversos estudos tratam indiretamente da nidificação das espécies de *Cyphomyrmex* (MAYHÉ-NUNES, 1995; LEAL, 1998; LOPES, 2001; SCHULTZ et al., 2002), porém raros são os trabalhos que descrevem precisamente a arquitetura dos ninhos e a demografia das colônias. As características gerais da nidificação de algumas espécies de *Cyphomyrmex* foram relatadas por Mayhé-Nunes (1995) e Leal (1998), os quais observaram uma grande diversidade estrutural.

Os ninhos superficiais são geralmente instalados na serapilheira, em madeira podre, sob pedras e mesmo entre as raízes de epífitas (MAYHÉ-NUNES, 1995), ou ainda dentro ou sob frutos secos caídos no chão (RAMOS et al., 2003).



Os ninhos instalados no solo apresentam uma arquitetura externa formada por um ou dois pequenos orifícios abertos na superfície do chão, mais ou menos circular ou auricular (LOPES, 2001; SCHULTZ et al, 2002, FERNÁNDEZ-MARÍN et al. 2004). Às vezes, ao redor da abertura encontram-se montes de terra solta (“murundus”) (LOPES, 2001; SCHULTZ et al., 2002) ou amontoados de exoesqueleto de insetos (LEAL, 1998). A arquitetura interna é simples, pouco variável, com a galeria de entrada conduzindo a uma câmara, na qual são criados o fungo e os imaturos (LOPES, 2001; SCHULTZ et al., 2002).

A demografia das colônias de *Cyphomyrmex* já foi objeto de alguns estudos, no entanto nenhum se refere a *C. lectus* ou *C. transversus* (WEBER, 1937, 1938, 1940, 1941, 1945, 1946, 1972; KEMPF, 1964; FOWLER et al., 1986; SNELLING e LONGINO, 1992; MAYHÉ-NUNES, 1995; SCHULTZ e MEIER, 1995; MURAKAMI e HIGASHI, 1997; LEAL, 1998; MUELLER e WCISLO, 1998; LOPES, 2001; SCHULTZ et al., 2002; PRICE et al., 2003 e FERNÁNDEZ-MARÍN et al., 2004). Portanto, pela primeira vez a nidificação e a estrutura da população das colônias dessas duas espécies serão estudadas. No presente estudo, numerosas colônias de *C. transversus* foram estudadas mas poucas colônias de *C. lectus* foram encontradas. Por isso, os dados relativos a essa última espécie são importantes, uma vez que não existe nenhum registro sobre sua ecologia.

A partir desses fatos objetivou-se nesse capítulo:

- ❖ Caracterizar os locais de nidificação;
- ❖ Caracterizar a estrutura dos ninhos;
- ❖ Estudar a composição populacional das colônias.



1.2. Material e métodos

1.2.1. *Cyphomyrmex lectus* (Forel)

A nidificação de *Cyphomyrmex lectus* foi estudada em agosto de 2003 e junho de 2005, numa área da UNESP de Rio Claro (SP, Brasil). Essa área do Campus (22°23'44"S-47°32'03"W) fazia parte da Floresta Estadual Edmundo Navarro de Andrade e originalmente corresponde a uma zona de transição entre a Mata Atlântica e o Cerrado. A média anual pluviométrica é de 1.317,2 mm e a temperatura média anual é de 23°C. O substrato geológico é estruturalmente rico em argila e o solo é denominado latossolo vermelho. A vegetação é do tipo herbácea, composta por numerosas espécies de gramíneas e alguns arbustos espaçados. A área antropizada sofre incêndios pelo menos duas vezes ao ano (Figs. 7A-B). A primeira coleta foi realizada logo após uma queimada da área, o que facilitou o acompanhamento das forrageadoras até a entrada do ninho. Na segunda coleta, as gramíneas recobriam o solo, dificultando a localização das forrageadoras.

Cada colônia observada no campo foi primeiramente numerada e marcada com uma fita colorida e duas operárias foram coletadas e fixadas em etanol (80%). O material foi identificado no Centro de Estudos de Insetos Sociais (CEIS) da UNESP de Rio Claro-SP com auxílio de uma coleção de referência de *Cyphomyrmex*, duplicada da coleção do Laboratório de Mirmecologia (CEPLAC/CEPEC/SECEN, Ilhéus-BA, Brasil). As colônias foram coletadas com uma pá e um cavador. Elas foram triadas e as diversas categorias de indivíduos imaturos e adultos foram contadas com o auxílio de um contador manual. No campo, à distância entre os ninhos foi medida com uma fita métrica, assim como para cada ninho, o diâmetro da sua entrada, a distância entre a superfície do solo até o teto da câmara (comprimento da galeria principal), a altura, a largura e o comprimento máximos da câmara. Os dados sobre a arquitetura dos ninhos e a demografia foram digitados na forma de uma matriz com o programa *Microsoft Office Excel* (2003) e depois analisados com o programa *BioEstat 3.0* (2003).



A



B



Figura 7. Área de coleta dos ninhos de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil).
A: vista geral. **B:** marcação dos ninhos após a sua localização.



1.2.2. *Cyphomyrmex transversus* Emery

No sul da Bahia, *Cyphomyrmex transversus* é uma espécie epigéia abundante que nidifica dentro ou sob frutos secos de cocos caídos na restinga (*Cocos nucifera* L.).

Cem frutos foram coletados em janeiro de 2004 numa área do litoral sul da região de Ilhéus (Oliveira-BA, Brasil). Essa área (14°54'S-39°01'W) corresponde a uma zona de restinga antropizada do bioma da Mata Atlântica existindo poucas áreas de restinga preservadas próximas ao local de coleta.

A média anual pluviométrica é de 1687 mm e a média anual da temperatura é de 23,3 °C. O substrato geológico arenoso é de estrutura muito instável. A vegetação nativa é bastante degradada, do tipo herbáceo, composta por gramíneas e ciperáceas e plantada com coqueiros (Figs. 8 A-B). Os frutos levados ao Laboratório de Mirmecologia do CEPEC foram descascados e as formigas que nidificavam dentro dele foram triadas e identificadas.

Observações sobre a nidificação de *C. transversus* foram realizadas em outubro e setembro de 2004 numa área do litoral norte da região de Ilhéus (Ponta da Tulha-BA, Brasil). Essa área (14°28'S e 39°02'W) é muito próxima a de Oliveira, localizada no litoral norte de Ilhéus e apresentando características climáticas, geológicas e fitossociológicas idênticas às áreas do sul, porém com mais remanescentes de restinga próximas ao local de coleta. O coco representa o marco externo visível do ninho. Ele foi cuidadosamente retirado para cada um dos ninhos, a fim de ser possível desenhar os limites da sua base em contato com o chão utilizando um pincel atômico e uma folha de plástico transparente. O perímetro e o comprimento máximo dos cocos foram medidos, assim como o comprimento e a largura da câmara principal. A fim de estudar a estrutura interna do ninho e coletar a colônia, um volume do substrato em forma de um paralelepípedo (20 x 20 x 15 cm) foi retirado diretamente sob o coco, com o auxílio de uma pá de jardineiro e levado até o Laboratório de Mirmecologia do CEPEC (Figs. 13 B-C).

O estudo da estrutura demográfica das colônias de *C. transversus* foi realizado nas áreas de Ponta da Tulha e de Oliveira em maio de 2003, janeiro,



agosto e setembro de 2004 e fevereiro de 2005. Cada colônia coletada foi triada e as categorias de indivíduos imaturos e adultos foram contadas com o auxílio de um contador manual.

Os dados sobre a arquitetura dos ninhos e a demografia seguiram um protocolo idêntico ao de *C. lectus*.

1.3. Resultados

1.3.1. Nidificação e arquitetura do ninho

1.3.1.1. *Cyphomyrmex lectus*

O número de colônias encontradas de *C. lectus* foi relativamente baixo e somente um total de sete ninhos pôde ser estudado. Cinco deles, referentes às primeiras coletas estavam distribuídos aleatoriamente ou próximos a pequenos montes de vegetação herbácea, com uma distância média de $3,09 \pm 2,70$ m (Tab. 2). Outras espécies de *Cyphomyrmex* dos grupos *strigatus* e *rimosus* foram também encontradas nidificando no mesmo tipo de habitat e com uma estrutura externa do ninho bastante similar.

Os ninhos de *C. lectus* são bem próximos um do outro (Tab. 2) e a sua estrutura externa é muito simples, constituída de um orifício circular na superfície do solo (Fig. 9A). Esse orifício se abre numa galeria vertical que desce até uma única câmara oval, bem definida, constituindo a sua estrutura interna (Figs. 10A-C). As dimensões estão apresentadas na tabela 3. Observou-se que os grãos de terra retirados do interior do ninho pelas operárias são espalhados ao redor da entrada, sem formar uma estrutura externa reconhecível (Fig. 9A).



A



B



Figura 8. Área de coleta dos ninhos de *C. transversus* na restinga do litoral de Ponta da Tulha (Ilhéus-BA, Brasil). **A:** vista geral da interface praia-restinga. **B:** área de coqueiral antropizada típica, em que foram feitas as coletas de *Cyphomyrmex transversus*.



Tabela 2. Distância entre cinco ninhos de *Cyphomyrmex lectus* estudados em junho de 2005 (Rio Claro-SP, Brasil).

Colônias	Distância (m)
C.1 - C.2	1,59
C.1 - C.3	2,47
C.1 - C.4	1,07
C.1 - C.5	7,17
C.2 - C.3	0,90
C.2 - C.4	1,00
C.2 - C.5	8,05
C.3 - C.4	2,00
C.3 - C.5	3,22
C.4 - C.5	6,40
Média	3,09
Desvio padrão	2,70

Dentro do ninho, o fungo simbiote miceliforme forma uma massa esponjosa, de cor acinzentada, apoiada no fundo da câmara e ocupando quase todo o seu volume (Fig. 10 C). A cria e os sexuais permanecem sempre distribuídos e protegidos no interior da massa fúngica. Nenhuma câmara de lixo foi identificada nas colônias abertas.



Tabela 3. Dimensões (cm) da estrutura interna dos ninhos escavados de *Cyphomyrmex lectus* em junho e outubro de 2005 (Rio Claro-SP, Brasil).

Colônia	Diâmetro do orifício da entrada	Comprimento da galeria	Altura da câmara	Largura da câmara	Profundidade da câmara	Total de indivíduos
1	0,2	17	3	3	3,2	92
2	0,2	10,5	5	4,7	3	72
3	0,2	8,5	5	4	3,8	170
4	0,3	12	3,5	3,7	2,9	37
5	0,3	11,5	4	3,5	3,7	90
6	0,2	8,5	3,5	4	2,8	68
7	0,1	9	2,3	2,5	2	41
Média	0,2	11	3,75	3,62	3,62	81,42
Desvio padrão	0,69	3	0,99	0,72	0,65	44,54



Figura 9. Estrutura externa do ninho de *Cyphomyrmex lectus* (UNESP, Rio Claro, SP).
A: entrada do ninho aberta. **B:** entrada do ninho fechada por uma semente.

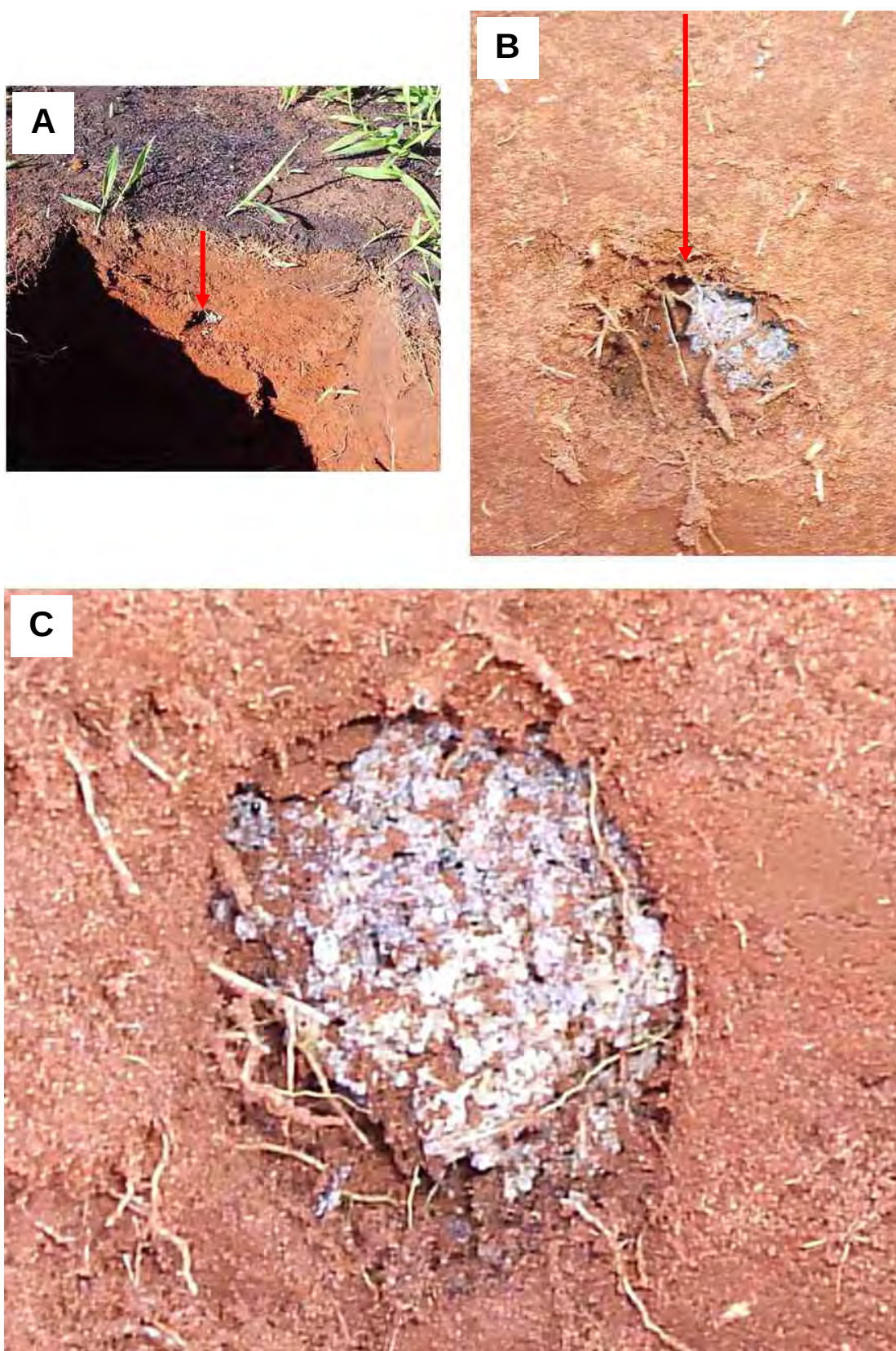


Figura 10. Estrutura interna de um ninho de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil). **A:** vista geral de um ninho aberto, mostrando a profundidade da câmara. **B-C:** detalhe da câmara aberta mostrando o fungo miceliforme simbiote.



1.3.1.2. *Cyphomyrmex transversus*

Dos 100 cocos estudados, 57 abrigavam ninhos de formigas, sendo que as espécies mais frequentes foram *Paratrechina longicornis* (Latreille) e *Camponotus atriceps* Smith, respectivamente encontradas em 17 e 15 cocos. Nove cocos possuíam ninhos de *C. transversus*, sendo a espécie observada sozinha apenas uma vez. A espécie de formiga mais encontrada junto a *C. transversus* foi *P. longicornis* (Tab. 4). Observou-se que o número de ninhos de *C. transversus* encontrado foi alto na restinga. Eles estavam distribuídos aleatoriamente em áreas com vegetação herbácea, preferencialmente sob os cocos secos caídos (Figs. 11 A-B). A arquitetura de 14 ninhos de *C. transversus* foi estudada, mostrando que sua estrutura é simples em relação aos ninhos de *C. lectus*. As figuras 11B-C e 12A-B mostram a arquitetura típica dos ninhos e as suas dimensões relativas estão apresentadas na tabela 5. Os ninhos observados eram sempre superficiais, formados por uma câmara principal delimitada entre o substrato arenoso e a base do coco apoiado no chão. A forma da câmara era elíptica e lateralmente fechada por areia solta, acumulada ao redor da base do coco pelas operárias e pelos eventos climáticos (Figs. 11B-C).

Geralmente, foram observadas algumas depressões do substrato arenoso no fundo da câmara, individualizando pequenas cavidades rasas suplementares, de formas irregulares, mas distintas (Fig. 11B-C). Muitas vezes, essas cavidades coincidem com a presença de palhas de coqueiro, folhas de outros vegetais ou pedaços de madeira utilizados pelas formigas para acomodar o fungo e a cria (Fig. 12 B). Verificou-se por meio de regressões lineares que não houve relação entre as dimensões dos frutos ($r^2= 0,1879$), da superfície total da câmara principal ($r^2= 0,038$) e nem do número de depressões da câmara principal ($r^2= 0,007$) com o total de indivíduos da colônia.



Tabela 4. Espécies de Formicidae observadas nidificando dentro de 100 cocos secos em janeiro de 2004 (Olivença, Ilhéus-BA, Brasil).

Formicidae	Frequência	Co-ocorrência com <i>Cyphomyrmex transversus</i>
<i>Paratrechina longicornis</i> (Latreille)	17	3
<i>Camponotus atriceps</i> Smith	15	1
<i>Camponotus cingulatus</i> Mayr	9	0
<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery	9	-
<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	8	2
<i>Camponotus crassus</i> Mayr	7	1
<i>Paratrechina</i> sp. 1	4	1
<i>Monomorium floricola</i> (Jerdon)	3	0
<i>Tapinoma melanocephalum</i> (Fabricius)	3	0
<i>Forelius bahianus</i> Cuzzo	1	0
<i>Hypoponera trigona</i> Forel	1	0
<i>Pachycondyla crassinoda</i> Latreille	1	0
<i>Pheidole dyctiota</i> Kempf	1	0
<i>Pheidole transversostriata</i> Mayr	1	0
<i>Solenopsis</i> sp. 1	1	0
<i>Tetramorium bicarinatum</i> (Nylander)	1	0
Total	82	8

Não foi observado orifício de entrada diferenciado e as forrageadoras saíam do ninho por fendas da casca do coco. Raramente foram observadas operárias se refugiando em algumas cavidades minúsculas cavadas na areia, abaixo da câmara principal (Fig. 12A). Observou-se também que essas formigas se aproveitavam de velhos ninhos de cupim abandonados (Insecta: Isoptera) situados na base do coco.

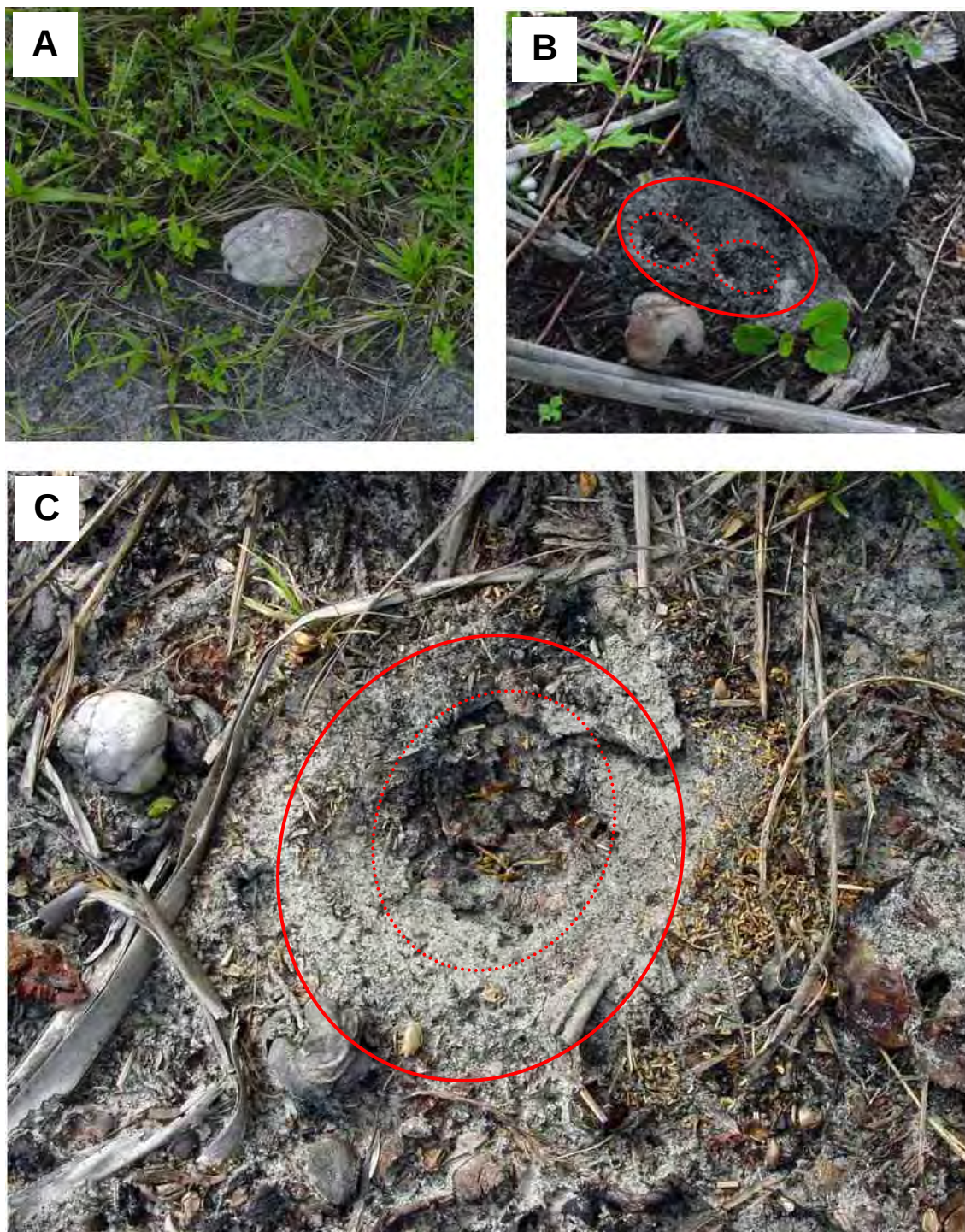


Figura 11. Estrutura dos ninhos de *Cyphomyrmex transversus* (Ponta da Tulha, Ilhéus- BA, Brasil). **A:** coco caído no meio da vegetação herbácea. **B:** vista geral da câmara principal de um ninho (coco retirado) com uma depressão rasa no fundo. **C:** detalhe da câmara principal (coco retirado).

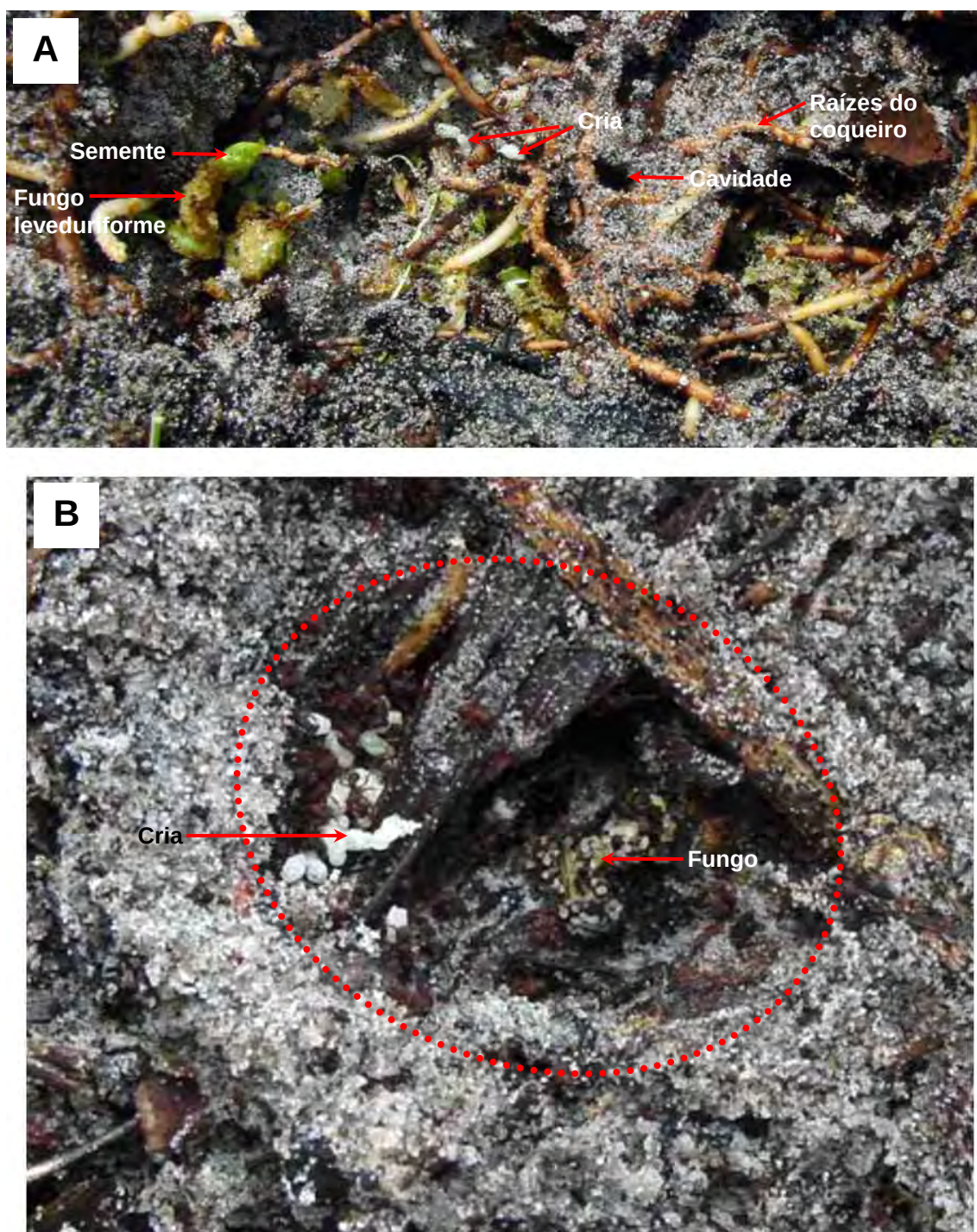


Figura 12. Estrutura dos ninhos de *Cyphomyrmex transversus* (Ponta da Tulha, Ilhéus-BA, Brasil).
A-B: detalhe das depressões rasas da câmara principal.



Tabela 5. Dimensões (cm) e superfícies (cm²) dos ninhos de *Cyphomyrmex transversus* em outubro e setembro de 2004 (Ponta da Tulha, Ilhéus-BA, Brasil). (*) Dado não determinado.

Nº Colônia	Perímetro do coco	Comprimento máximo do coco	Superfície da câmara principal	Número de depressões	Superfície total das depressões	Número de orifícios da câmara	Total de indivíduos
45	30	19	78	2	4,6	0	319
46	43,5	15	121	1	2,2	0	145
47	45,5	21	103	1	7,8	0	46
48	41,5	20	96	2	28	0	339
49	41	21	150	3	18,4	0	204
50	29,5	14,5	83	2	10,0	0	75
51	18	22	191	0	0	3	123
52	34	21	112	0	0	0	129
53	49,5	23,5	163	1	7,8	3	685
67	38,5	20	115	1	9,8	0	642
68	46	18	116	2	6	0	393
69	26	21	229	0	0	0	250
71	26	11	50	1	2,8	0	*
72	26	21,5	126	2	8,8	1	*
Média	17.64	14.93	123.79	1.29	2.43	0.50	239.29
Desvio padrão	9,09	3,29	46,83	0,91	12,13	1,09	20932

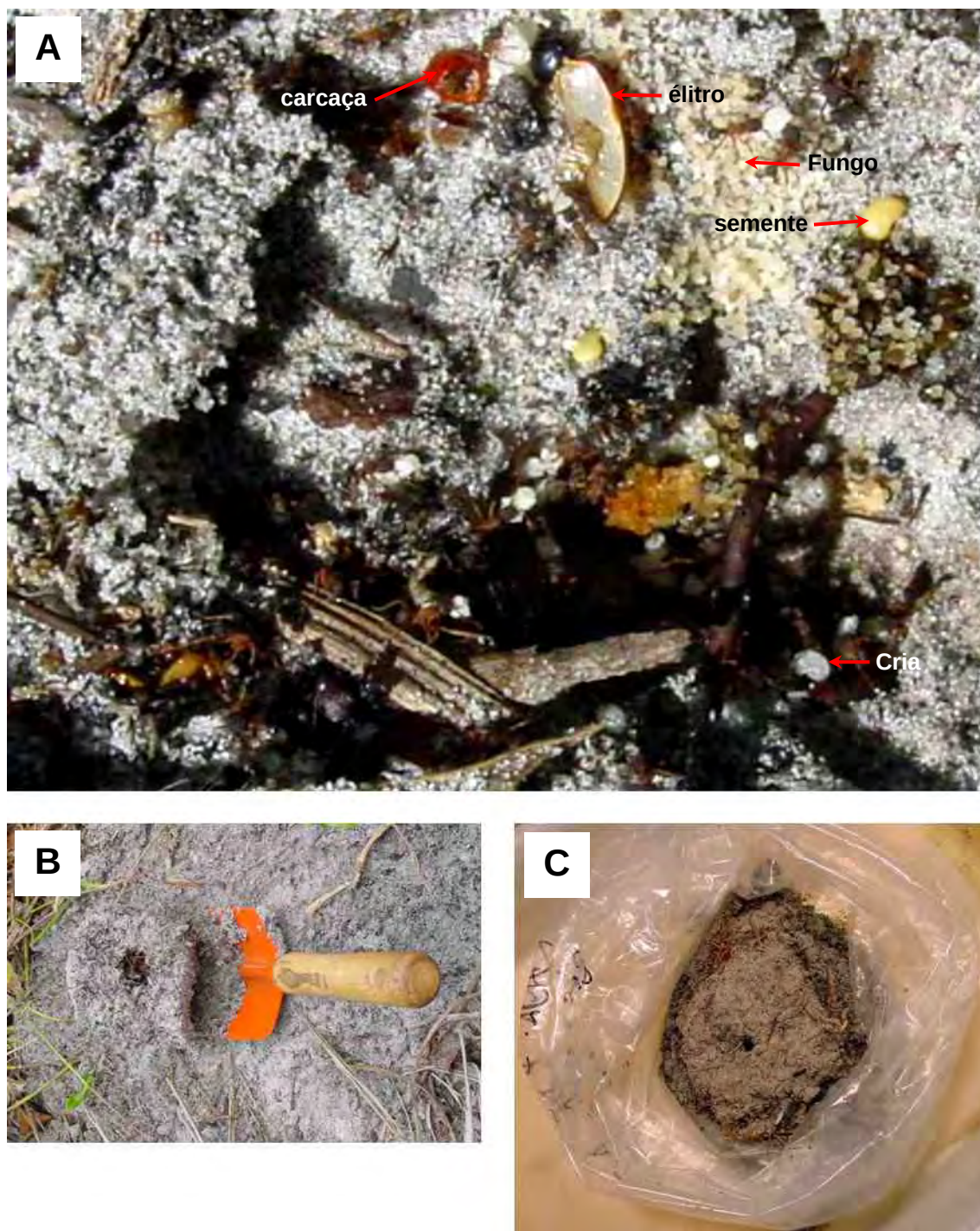


Figura 13. Estrutura e forma de coleta dos ninhos de *Cyphomyrmex transversus* (Ponta da Tulha, Ilhéus-BA, Brasil). **A:** vista detalhada de uma depressão rasa na câmara principal contendo diferentes substratos (sementes, élitros e cabeças de coleópteros). **B:** Escavação de um ninho com auxílio de uma pá. **C:** acondicionamento de um ninho coletado para posterior triagem.



Dentro das pequenas depressões da câmara principal, o fungo leveduriforme da espécie apresentava massas poligonais de cor branco-leitosa ou marrom-clara, agrupadas e apoiadas sobre o solo (Fig. 13 A). Dentro das mesmas depressões, a cria permanecia concentrada ou não, junto ao fungo (Fig. 12 B), enquanto os sexuais permaneciam sobre os pacotes das leveduras. O lixo se encontrava geralmente na periferia da câmara principal, contendo substratos utilizados para a incorporação do fungo pelas formigas (cf. § 2.3.2.2).

Observou-se que a inspeção dos ninhos provocou freqüentemente uma rápida mudança das formigas, que se refugiaram sob outro coco ou fragmento de coco vizinho, levando consigo o fungo e a cria. Observou-se também o transporte de adultos por operárias. Outras espécies de *Cyphomyrmex* do grupo *rimosus* (não identificadas) encontraram-se também no mesmo tipo de micro-habitat.

1.3.2. Demografia

1.3.2.1. *Cyphomyrmex lectus*

A tabela 6 apresenta os dados demográficos relativos às oito colônias de *C. lectus* coletadas, referentes às duas coletas.

As colônias são sempre monogínicas e pequenas, com uma média de $73,75 \pm 46,61$ indivíduos. As operárias representaram quase toda a população, já que os sexuais e os imaturos foram somente encontrados uma vez.

1.3.2.2. *Cyphomyrmex transversus*

A tabela 7 apresenta os dados demográficos relativos às 53 colônias de *C. transversus* coletadas. O número médio de indivíduos por colônia foi de $229,11 \pm 217,43$. Observou-se que 25 colônias (47,16% do total) não apresentaram sexuais (exceto as fêmeas dealadas), enquanto nas demais colônias, pelo menos um tipo de sexual foi encontrado. Verificou-se que 37,73% das colônias apresentaram mais de uma fêmea dealada e que a média entre o número de gines aladas e de machos foi semelhante nas colônias. Notou-se que 22,64% das colônias apresentaram cria e somente 5,66% delas apresentaram ovos.



Tabela 6. Demografia de oito colônias de *Cyphomyrmex lectus* coletadas em junho e outubro de 2005 (Rio Claro-SP, Brasil).

Colônias	Data de coleta	Operárias	Fêmeas dealadas	Gines aladas	Machos	Total alados	Ovos	Larvas	Pupas	Total de cria	Localidade	Total indivíduos
1	9/6/2005	91	1	0	0	0	0	0	0	0	Rio Claro-SP	92
2	9/6/2005	71	1	0	0	0	0	0	0	0	Rio Claro-SP	72
3	9/6/2005	169	1	0	0	0	0	0	0	0	Rio Claro-SP	170
4	9/6/2005	36	1	0	0	0	0	0	0	0	Rio Claro-SP	37
5	9/6/2005	89	1	0	0	0	0	0	0	0	Rio Claro-SP	90
6	26/10/2005	67	1	0	0	0	0	0	0	0	Rio Claro-SP	68
7	26/10/2005	18	1	8	2	10	0	3	9	12	Rio Claro-SP	41
8	26/10/2005	19	1	0	0	0	0	0	0	0	Rio Claro-SP	20
Média		70	1	1	0,25	1,25	-	0,38	1,13	1,5		73,75
Desvio Padrão		49,39	-	2,83	0,71	3,53	-	1,06	3,18	4,24		46,61
Amplitude		18-169	-	0-8	0-2	0-10	-	0-3	0-9	0-12		41-170
“_”	significa	que	o	número	não	é	conhecido	ou	é	impossível		calcular.



Tabela 7. Demografia de 53 colônias de *Cyphomyrmex transversus* coletadas em maio de 2003, janeiro, agosto e setembro de 2004 e fevereiro de 2005 (Ilhéus-BA, Brasil). (Localidade norte = Ponta da Tulha; localidade sul = Olivença).

Colônias	Data de coleta	Operárias	Fêmeas dealadas	Gines aladas	Machos	Total alados	Ovos	Larvas	Pupas	Total cria	Localidade	Total indivíduos
1	4/5/2003	28	1	0	0	0	-	-	-	-	Norte	29
2	4/5/2003	324	3	0	0	0	0	18	13	31	Norte	358
3	4/5/2003	167	7	18	32	50	0	1	8	9	Norte	233
4	4/5/2003	437	1	10	7	17	0	1	8	9	Norte	464
5	4/5/2003	112	1	0	0	0	0	5	0	5	Norte	118
6	4/5/2003	66	2	0	5	5	0	6	1	7	Norte	80
7	4/5/2003	143	5	11	13	24	-	-	-	-	Norte	172
8	4/5/2003	71	11	1	1	2	-	-	-	-	Norte	84
9	4/5/2003	302	2	11	17	28	0	7	20	27	Norte	359
10	4/5/2003	65	1	0	7	7	-	-	-	-	Norte	73
11	4/5/2003	292	4	1	2	3	-	-	-	-	Norte	299
12	4/5/2003	379	1	10	28	38	-	-	-	-	Norte	418
13	4/5/2003	119	1	1	3	4	-	-	-	-	Norte	124
14	4/5/2003	121	1	0	0	0	-	-	-	-	Norte	122
15	4/5/2003	465	1	25	21	46	-	-	-	-	Norte	512
16	4/5/2003	725	3	0	0	0	-	-	-	-	Norte	728
17	4/5/2003	316	1	19	1	20	0	1	23	24	Norte	361



Tabela 7. Continuação...

Colônias	Data	Operárias	Fêmeas dealadas	Gines aladas	Machos	Total alados	Ovos	Larvas	Pupas	Total cria	Localidade	Total indivíduos
18	4/5/2003	359	1	13	0	13	-	-	-	-	Norte	373
19	4/5/2003	171	0	0	0	0	-	-	-	-	Norte	171
20	4/5/2003	373	0	0	0	0	-	-	-	-	Norte	373
21	4/5/2003	631	1	14	9	23	-	-	-	-	Norte	655
22	4/5/2003	80	1	0	0	0	-	-	-	-	Norte	81
23	18/1/2004	30	3	0	0	0	-	-	-	-	Norte	33
24	18/1/2004	59	1	8	0	8	-	-	-	-	Norte	68
25	18/1/2004	46	4	0	10	10	-	-	-	-	Norte	60
26	18/1/2004	25	1	0	0	0	-	-	-	-	Norte	26
27	18/1/2004	2	1	0	0	0	-	-	-	-	Norte	3
28	18/1/2004	3	1	0	0	0	-	-	-	-	Norte	4
29	18/1/2004	132	0	0	0	0	-	-	-	-	Norte	132
30	18/1/2004	72	3	11	0	11	-	-	-	-	Norte	86
31	18/1/2004	631	1	43	54	97	-	-	-	-	Norte	729
32	18/1/2004	25	4	14	0	14	-	-	-	-	Norte	43
33	24/8/2004	8	0	0	0	0	-	-	-	-	Norte	8
34	24/8/2004	215	1	0	0	0	0	5	0	5	Norte	221
35	24/8/2004	8	3	6	0	6	-	-	-	-	Norte	17



Tabela 7. Continuação...

Colônias	Data	Operárias	Fêmeas dealadas	Gines aladas	Machos	Total alados	Ovos	Larvas	Pupas	Total cria	Localidade	Total indivíduos
36	1/9/2004	7	0	0	0	0	-	-	-	-	Sul	7
37	1/9/2004	15	0	0	0	0	-	-	-	-	Sul	15
38	1/9/2004	132	1	0	0	0	11	12	43	66	Sul	199
39	1/9/2004	433	1	5	0	5	0	0	2	2	Sul	441
40	1/9/2004	671	11	68	54	122	-	-	-	-	Sul	804
41	1/9/2004	266	1	0	0	0	15	0	52	67	Sul	334
42	1/9/2004	527	4	0	0	0	-	-	-	-	Sul	531
43	1/9/2004	25	2	0	0	0	-	-	-	-	Sul	27
44	1/9/2004	95	4	0	0	0	-	-	-	-	Sul	99
45	22/2/2005	301	1	10	7	17	-	-	-	-	Norte	319
46	22/2/2005	106	1	32	6	38	-	-	-	-	Norte	145
47	22/2/2005	41	5	0	0	0	-	-	-	-	Norte	46
48	22/2/2005	326	4	9	0	9	-	-	-	-	Norte	339
49	22/2/2005	193	0	7	4	11	-	-	-	-	Norte	204
50	22/2/2005	70	1	3	1	4	-	-	-	-	Norte	79
51	22/2/2005	115	1	7	0	7	-	-	-	-	Norte	123
52	22/2/2005	128	1	0	0	0	-	-	-	-	Norte	129
53	22/2/2005	510	2	0	0	0	20	38	115	173	Norte	685

Tabela 7. Continuação...



Média	206,84	2,11	6,73	5,32	12,05	3,83	7,83*	23,75	35,41*	229,11
Desvio padrão	197,39	2,35	12,35	11,97	23,22	4,50	10,93*	33,36	48,85*	217,43
Amplitude	2-725	0-11	0-68	0-54	0-122	0-20	0-38	0-115	0-173	3-804

“*” A média e o desvio padrão foram calculados unicamente a partir das 12 colônias (C2-C6, C9, C17, C34, C38-39, C41 e C53) nas quais foi possível contabilizar a cria. “_” significa que o número não é conhecido.



1.4. Discussão

Nidificação e arquitetura dos ninhos

A arquitetura dos ninhos de *C. lectus* e *C. transversus* foram descritos pela primeira vez no presente estudo. Apesar das duas espécies pertencerem a um mesmo gênero, as estruturas externas e internas dos ninhos são muito diferentes.

No caso de *C. lectus*, os ninhos possuem exteriormente um simples orifício no solo, sem murundu, e é similar a diversos gêneros de Attini primitivos tais como *Mycocepurus* Forel, *Mycetarotes* Emery, *Trachymyrmex* Forel e *Sericomyrmex* Mayr (MAYHÉ-NUNES, 1995 e LEAL, 1998). Dentro do gênero *Cyphomyrmex*, a construção do ninho com uma cratera externa ou com lixo composto de exoesqueletos de insetos ao redor da entrada é reconhecida em *Cyphomyrmex morschi* (Emery), *Cyphomyrmex wheeleri* (Forel), *Cyphomyrmex longiscapus* (Weber) e outras espécies de *Cyphomyrmex* não identificadas (LEAL, 1998; LOPES, 2001; SCHULTZ et al., 2002). A pequena distância entre os ninhos pode indicar que essa espécie não realiza o vôo nupcial a longas distâncias. Conseqüentemente, a rainha recém fecundada funda a nova colônia próxima da sua colônia de origem.

No caso de *C. transversus*, na restinga esta formiga costuma nidificar preferencialmente sob frutos secos de coco, raramente no seu interior ou ainda sob pedras (RAMOS et al., 2003). O coco é de origem asiática e foi introduzido no Brasil em 1553 (MOURA e LEITE, 2006). É possível que antes da sua introdução as formigas nidificavam no interior ou sob outros frutos existentes na restinga ou ainda sob troncos ou galhos de árvores caídos no chão. Provavelmente, o coco representa uma barreira física protetora contra os predadores, mas também para as condições adversas como sol, vento e chuvas, que são particularmente freqüentes nas áreas litorâneas. O sombreamento ocasionado pelo fruto no chão contribui para manter constante a umidade da câmara principal do ninho instalado sob ele. Essas características fazem com que nidificar sob um coco represente localmente um excelente sítio de nidificação para *C. transversus*, ou qualquer outra espécie de formiga presente. Nidificar dentro do coco pode ser vantajoso, já que sua casca



interna é inicialmente bastante úmida. No entanto, o sol e o vento ressecam rapidamente esse tipo de microhabitat, tornando-o inabitável. É possível que *C. transversus* nidifique somente sob os cocos de forma temporária, quando as condições estão adequadas, e posteriormente mude para baixo, na areia coberta pelo fruto. Talvez, por esse motivo, poucos ninhos dessa espécie foram encontrados no interior dos cocos, representando provavelmente um sítio provisório de nidificação.

Para algumas espécies de formigas, a forma externa do ninho é diagnóstica da espécie (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990), porém, no caso de *C. lectus* e *C. transversus*, a estrutura externa do ninho se revelou similar à de outras espécies de *Cyphomyrmex* (grupos *strigatus* e *rimosus*) ou de outros gêneros encontrados durante o estudo. Segundo Mayhé-Nunes (1995), a maioria das Attini constrói ninhos simples. Isso estaria provavelmente ligado à evolução da tribo Attini, já que o ancestral comum provavelmente nidificava em cavidades de madeira podre. Similarmente, a arquitetura subterrânea dos ninhos de *C. lectus* é semelhante à de outros gêneros de Attini como *Mycocepurus* Forel, *Mycetosoritis* Wheeler e *Mycetophylax* (Emery) (WHEELER, 1907; WEBER, 1972 e SALOMON et al., 2004).

A galeria de entrada serve para regular o fluxo de ar que circula através do ninho permitindo estabilizar a sua temperatura e a sua umidade relativa. Apesar de ser bastante simples geometricamente, a arquitetura interna do ninho de *C. lectus* é mais elaborada do que a de *C. transversus*. As operárias de *C. lectus* cavam ativamente o solo para criar a galeria de acesso e a câmara, fazendo com que o ninho represente uma verdadeira construção estruturada. Ao contrário, o ninho de *C. transversus* é mais simples e as formigas utilizam o coco já presente para servir de proteção para o seu ninho. As operárias acumulam grãos de areia ao redor da base do coco e, eventualmente cavam pequenas cavidades na areia. Conseqüentemente o ninho de *C. lectus* é mais profundo do que o de *C. transversus*. Essa característica pode estar relacionada com o clima mais seco no ambiente estudado para essa última espécie do que na área litorânea onde foi estudada *C. transversus*. As colônias de *C. lectus* sofrem variações de temperatura no



solo muito amplas durante o dia e, por isso, o ninho encontra condições mais favoráveis e estáveis no solo.

Mudanças de ninho foram observadas somente para *C. transversus*. A falta de correlação entre as dimensões dos frutos, a superfície total da câmara principal e o número de depressões em função do tamanho da população dos ninhos sugerem que o número de indivíduos não influencia diretamente sua arquitetura. Por isso, a estrutura simples do ninho deve ser representativa do caractere oportunista da espécie, facilitando também a sua capacidade de mudar regularmente. Tais mudanças de ninhos foram observadas periodicamente para *Cyphomyrmex rimosus* Spinola em resposta a variações da disponibilidade trófica local (SMALLWOOD e CULVER, 1979) e para *Cyphomyrmex longiscapus* que sempre procura construir ninhos mais adequados (MUELLER e WCISLO, 1998). No entanto, os mesmos autores observaram que mudanças de ninhos representam eventos raros em Attini “inferiores”. Provavelmente, as mudanças em *C. transversus* foram provocadas pela manipulação dos cocos no momento da marcação. Também é provável que a grande quantidade de cocos, proporcionalmente represente uma grande disponibilidade de sítios de nidificação que permite à espécie mudar o ninho, quando necessário.

Durante a mudança do ninho dessa formiga, o transporte de adultos por operárias foi observado. É possível que esse transporte para outros sítios em *C. transversus* esteja ligado à idade do adulto. Quando há mudanças das colônias, os jovens adultos permanecem instintivamente na posição de pupa a fim de serem carregados por operárias mais velhas (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). Esse comportamento já foi observado por diversos autores. Lopes (2001) considerou esse transporte como decorrente do processo de limpeza da colônia, uma vez que a maioria das formigas transportadas estava morta ou moribunda. Para Gamboa (1975), o transporte de adultos está diretamente relacionado com a deportação de formas sexuais. Já Hölldobler e Wilson (1990) consideram que a finalidade do transporte de adultos seria um comportamento geral da própria mudança da colônia.



Os membros da tribo Attini apresentam muitas similaridades quanto à disposição do jardim de fungo nas câmaras. Podem ser encontrados desde pequenos pedaços de substrato envoltos por fungo, sem haver uma câmara definida, a jardins laminares pendurados ao teto das câmaras, às raízes de plantas, ou ainda jardins amorfos apoiados no fundo das câmaras (LEAL, 1998).

O fato de *C. lectus* cultivar um fungo miceliforme cujo volume no interior do ninho é grande e *C. transversus* cultivar um fungo leveduriforme, o qual ocupa um pequeno volume no interior do ninho, faz com que haja possivelmente a necessidade de diferentes estruturas para a nidificação de cada uma das espécies. Dessa maneira, pode-se supor que a estrutura do ninho pode estar correlacionada com cada forma de fungo que as formigas *Cyphomyrmex* cultivam. Além disso, um conjunto de fatores físicos (tipo de solo, pluviosidade, temperatura) pode, conseqüentemente influenciar na estrutura dos ninhos das duas espécies estudadas.

Demografia

O estudo da estrutura populacional é também pioneiro para as duas espécies.

Devido possivelmente às queimadas periódicas do local de coleta entre o início e o final das observações, verificou-se uma diminuição na quantidade das colônias de *C. lectus*. No final, somente oito colônias puderam ser coletadas, o que conseqüentemente limitou a análise dos dados demográficos.

Cyphomyrmex lectus possui pequenas colônias (Tab. 6) com menos de cem operárias em média. Isso corrobora o que já se conhece sobre as outras espécies do grupo *strigatus* (WEBER, 1972; FOWLER et al., 1986; LEAL, 1998 e PRICE et al., 2003). A raridade dos sexuais nas colônias poderia estar relacionada com a sua maturidade e com o período de acasalamento provavelmente restrito a alguns meses do ano. Uma única colônia de *C. lectus* (12,5% do total) apresentou cria. Diversas hipóteses podem ser consideradas para explicar esse fato. Uma primeira hipótese sobre o pequeno número de colônias com cria poderia resultar da coleta quase exclusiva de colônias



jovens. No entanto, constatou-se que a única colônia com cria possuía menos operárias do que a maioria das outras que não havia cria. Isso significa que essas últimas são mais velhas e a presente hipótese não está sustentada.

Uma segunda hipótese seria a ocorrência de um artefato de coleta: a cria mais jovem (ovos e pequenas larvas), caracterizada pelo seu pequeno tamanho, sua cor similar à do fungo e inteiramente recoberta com tufo de fungo pelas operárias, não teria sido coletada devido à difícil detecção. No entanto, constatou-se que, apesar de um cuidado extremo nas coletas, além dos ovos e das pequenas larvas, nem as grandes larvas e pupas foram encontradas, descartando assim essa hipótese.

Uma terceira hipótese poderia considerar o fenômeno global de rareamento das colônias da espécie constatado na área de coleta. O desaparecimento das colônias poderia ser consequência da diminuição da cria observada na maioria delas. A supressão da cria poderia ter motivos diversos, tais como doenças ou predação. É possível que, logo antes das coletas, as colônias de *C. lectus* sofreram predação massiva por formigas legionárias subterrâneas. Espécies de *Labidus* Jurine e de *Neivamyrmex* Borgmeier estão localmente presentes (Sébastien LACAU, obs. pess.) e a predação sobre formigas Attini foi bem documentada por Lapolla et al., (2002). No entanto, já que sete colônias não tinham nenhuma cria, essa hipótese implicaria na predação total das mesmas, o que é pouco provável estatisticamente.

A hipótese mais provável é que a única colônia contendo cria foi coletada separadamente das primeiras (Tab. 6), considerando que devem existir ciclos de produção dos imaturos muito marcados no caso de *C. lectus* na região do estado de São Paulo. As cinco colônias sem cria foram coletadas em junho, localmente caracterizado por uma seca muito intensa, associada às temperaturas mais baixas do ano. Talvez uma produção cíclica de cria represente uma adaptação da espécie para afrontar condições difíceis.

As colônias apresentaram uma única gine fecundada (cf. § 4.3.1.1) e a espécie pode ser considerada monogínica.



Ao contrário de *C. lectus*, *C. transversus* possui colônias populosas (Tab. 7), corroborando observações para diversas espécies do grupo *rimosus* (PRICE et al., 2003).

O fato que a grande maioria das colônias de *C. transversus* não apresentou cria vem principalmente de artefatos de coleta, devido à perda de material durante a triagem. Apesar do cuidado, os ovos e as jovens larvas se confundiam facilmente com os grãos de areia, já que algumas delas possuíam tamanho e cor idêntica. Sobretudo, por razões logísticas evidentes (distância geográfica do Laboratório, ausência de um lugar onde instalar uma lupa, etc.), as colônias não puderam ser triadas no mesmo dia em que foram coletadas, mas somente dois ou três dias depois. Isso provocou notadamente a morte de uma parte significativa dos imaturos e possivelmente estes serviram de alimento para os adultos, uma vez que as colônias se encontravam estressadas. Por tudo isso, a média, o desvio padrão e a amplitude do número de larvas e pupas foram calculados somente a partir das 12 colônias que apresentaram cria.

Vinte das 53 colônias de *C. transversus* apresentaram várias fêmeas dealadas simultaneamente, sugerindo uma possível poliginia funcional da espécie. No entanto, verificou-se posteriormente através de dissecações das fêmeas, a estrita monoginia da espécie (cf. § 4.3.1.2). Possivelmente, algumas fêmeas não participaram do vôo nupcial e perderam suas asas secundariamente (cf. § 4.4). Segundo Fowler et al. (1986) e Leal (1998), vários gêneros de Attini basais apresentam colônias adultas com mais de uma gine dealada, sem saber se são monogínicas ou poligínicas funcionais. A fundação das colônias em algumas espécies de Attini é haplometrótica na maioria dos casos, mas os gêneros *Mycocepurus* Forel, *Trachymyrmex* Forel, *Acromyrmex* Mayr e *Atta* Fabricius fundam suas colônias tanto por haplometrose quanto por pleometrose (FERNÁNDEZ-MARÍN et al., 2004).

A razão sexual (número de machos/número de gines) foi de 0,8 para *C. transversus*, o que não corresponde à estratégia reprodutiva clássica, observada em outras espécies de Attini (KERR, 1961; DIEHL-FLEIG e LUCHESE, 1992). Apesar disso, observou-se uma grande variação do



número de sexuais nos ninhos. A sua inexistência pode significar que o vôo nupcial das colônias ocorreu antes das suas coletas. Os poucos sexuais (proporcionalmente ao número de operárias) encontrados nas colônias podem provavelmente significar que, apenas uma parte dos sexuais participou da revoada ou que eles emergiram depois do vôo nupcial e permaneceram na colônia até a coleta. Os sexuais de *C. transversus* são produzidos de forma constante ao longo do ano (NASCIMENTO e DELABIE, 1998), o que pode explicar a variação observada do número de gineas aladas e de machos nas colônias coletadas. No Panamá, *Cyphomyrmex longiscapus* revoa em março, diferenciando-se das outras Attini que revoam em maio-junho, depois das primeiras chuvas significativas da estação úmida (FERNÁNDEZ-MARÍN et al., 2004).

Apesar de não ser possível a comparação dos dados demográficos entre *C. lectus* e *C. transversus*, as diferenças demográficas observadas entre elas resultaram provavelmente de diferenças na biologia e ecologia próprias a cada uma. No entanto, as características demográficas gerais das duas espécies comparadas com o que se conhece de outras espécies de *Cyphomyrmex* e de outros gêneros de Attini tais como *Mycetarotes*, *Mycocepurus*, *Myrmicocrypta* Smith, *Sericomyrmex* ou *Trachymyrmex* (LEAL, 1998, FERNÁNDEZ-MARÍN et al. 2004) mostram algumas similaridades entre os dados demográficos absolutos.

1.5. Referências bibliográficas

- CAETANO, F.H.; JAFFÉ, K.; ZARA, F. J. **Formigas: biologia e anatomia**. São Paulo: Topázio, 2002. p. 131.
- DIEHL-FLEIG, E.; LUCCHESI, P.M.E. Nest foundation by *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera, Formicidae). In: BILLEN, J. (Org.) **Biology and Evolution of Social Insects**. Leuven: Leuven University Press, 1992. p.51-54.
- FERNÁNDEZ-MARÍN, H.; ZIMMERMAN, J.K.; WCISLO, W.T. Ecological traits and evolutionary sequence of nest establishment in fungus-growing ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 81, p. 39-48, 2004.



FOWLER, H.G.V.; PEREIRA-DA-SILVA, L.C.; SAES, N.B. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. In: LOFGREN, C.S.; VANDER MEER, R.K. (Org.). **Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management**. Boulder: Westview Press, 1986. p. 123-145.

GAMBOA, G.J. Ant carrying in the desert leaf-cutter ant *Acromyrmex versicolor versicolor* (Pergande) (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 22, p. 75-82, 1975.

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

KEMPF, W.W. A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part 1: Group of *strigatus* Mayr (Hym., Formicidae), **Studia Entomologica**, v. 7, p. 1-44, 1964.

KERR, W.E. Acasalamento de rainhas com vários machos em duas espécies da tribo Attini (Hymenoptera: Formicoidea). **Revista Brasileira de Biologia** v.21, p. 45-48. 1961.

LAPOLLA, J.S.; MUELLER, U.G.; SEID, COVER, M.S.P. Predation by the army ant *Neivamyrmex rugulosus* on the fungus-growing ant *Trachymyrmex arizonensis*. **Insectes Sociaux**, v. 49, p. 251–256, 2002.

LEAL, I.R. **Ecologia e história natural de formigas Attini em vegetação de cerrado**. 1998. 142 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.

LOPES, B.C. **Ecologia comparativa de *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) e de *Cyphomyrmex morschii* Emery, 1887 (Formicidae: Myrmicinae: Attini) em dunas da Praia da Joaquina**. 2001. 191 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Zoologia, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, 2001.

MAYHÉ-NUNES, A.J. **Filogenia de los Attini (Hymenoptera: Formicidae), un aporte al conocimiento de las hormigas fungívoras**. 1995. 274 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biologia, Universidade Simon Bolívar, Caracas, Sartenejas, 1995.

MOURA, J.I.L.; LEITE, J.B.V. **Coco**. Apresenta informações sobre diversos aspectos da biologia e do cultivo de *Coco nucífera* no Brasil. Salvador, 2002. Disponível em www.ceplac.gov.br/radar/coco.htm. Acesso em: 23 agost. 2006.

MUELLER, U.G.; WCISLO, W.T. Nesting biology of the fungus-growing ant *Cyphomyrmex longiscapus* Weber (Attini, Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 45, p. 181-190, 1998.

MURAKAMI, T.; HIGASHI, S. Social Organization in two primitive attine ants, *Cyphomyrmex rimosus* and *Myrmicocrypta ednaella*, with reference to their



fungus substrates and food sources. **Journal of Ethology**, v. 15, p. 17-25, 1997.

NASCIMENTO, I.C.; DELABIE, J.H.C. Calendário de revoadas e ecologia do vôo de fecundação de Formicidae (Insecta, Hymenoptera) na região de Ilhéus, Bahia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 17., 1998, Rio de Janeiro. **Anais do XVII Congresso Brasileiro de Entomologia**, Rio de Janeiro: Universidade Federal do Rio de Janeiro, 1998. v. 2, p. 835.

PRICE, S.L.; MURAKAMI, T.; MUELLER, U.G.; SCHULTZ, T.R.; CURRIE, C.R. Recent findings in fungus-growing ants: evolution, ecology, and behavior of a complex microbial symbiosis. In: KIKUCHI, T.; AZUMA, N.; HIGASHI, S. (Org.). **Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects**. Sapporo: Hokkaido University, 2003. p. 255-280.

RAMOS, L.S.; BUENO, O.C.; DELABIE, J.H.C.; RAMOS, L.S.; LACAU, S. Dinâmica do forrageamento em condições naturais em *Cyphomyrmex transversus* Spinola, 1851 (Myrmicinae: Attini). In: SIMPÓSIO DE MIRMECOLOGIA, 16., 2003, Florianópolis, **Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia**, Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina, 2003. v.1, p. 281-284.

SALOMON, S.E.; MUELLER, U.G.; SCHULTZ, C.R.; CURRIE, C.R.; PRICE, S.L.; SILVA-PINHATI, A.C.O.; BACCI Jr., M.; VASCONCELOS, H.L. Nesting biology of the fungus growing ants *Mycetarotes* Emery (Attini, Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 51, p. 333-338, 2004.

SCHULTZ, T.R.; MEIER, R. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. **Systematic Entomology**, v. 20, p. 337-70, 1995.

SCHULTZ, T.R.; SOLOMON, S.A.; MUELLER, U.G.; VIELLESEN, P.; BOOMSMA, J.J.; ADAMS, R.M.M.; NORDEN, B. Cryptic speciation in the fungus-growing ants *Cyphomyrmex longiscapus* Weber and *Cyphomyrmex muelleri* Schultz and Solomon, new species (Formicidae: Attini). **Insectes Sociaux**, v. 49, p. 331-343, 2002.

SMALLWOOD, J.; CULVER, D.C. Colony movements of some North American ants. **Journal of Animal Ecology**, v. 48, p. 373-382, 1979.

SNELLING, R.; LONGINO, J. Revisionary notes on the fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex*, *rimosus* group. (Hymenoptera: Formicidae: Attini). In: QUINTERO, D.; AIELLO, A. (Org.). **Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies**. New York: Oxford University Press, 1992. p. 479-494.

WEBER, N.A. The biology of the fungus-growing ants. Part II. Nesting habits of the Bachac (*Atta cephalotes*). **Tropical Agriculture**, v. 14, p. 223-226, 1937.



WEBER, N.A. The biology of the fungus-growing ants. Part IV. Key to *Cyphomyrmex*, new attine and a new guest ant. **Revista de Entomologia**, v. 11, p. 406-427, 1938.

WEBER, N.A. The biology of the fungus-growing ants. Part VI. Additional new forms. Part V. The Attini of Bolivia. **Revista de Entomologia**, v. 9, p. 154-206, 1940.

WEBER, N.A. The biology of the fungus-growing ants. Part VII. The Barro Colorado Island, Canal Zone, species. **Revista de Entomologia**, v. 12, p. 93-130, 1941.

WEBER, N.A. The biology of the fungus-growing ants. Part VIII. The Trinidad, B.W.I., Species. **Revista de Entomologia**, v. 16, p. 1-88, 1945.

WEBER, N.A. The biology of the fungus-growing ants. Part IX. The British Guiana species. **Revista de Entomologia**, v. 17, p. 114-172, 1946.

WEBER, N.A. Gardening ants: The attines. **Memoirs of the American Philosophical Society**, v. 92, p. 1-146, 1972.

WHEELER, W.M. The fungus-growing ants of North America. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 23, p. 669-807, 1907.

b



2 . ECOLOGIA NUTRICIONAL

2.1. Introdução

Há pelo menos 50 milhões de anos, as formigas da tribo Attini (Formicidae: Myrmicinae) mantêm uma associação mutualística obrigatória com fungos simbiotes (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; MUELLER, et al., 2001; PRICE et al., 2003). Várias hipóteses são conhecidas sobre a história evolutiva e sobre como surgiu esse comportamento de cultivar um fungo simbiote na evolução da tribo Attini (WEBER, 1966; WILSON, 1971; GARLING, 1979; MUELLER et al., 2001 e SÁNCHEZ-PEÑA, 2005).

Para o cultivo do fungo simbiote, as formigas Attini adotaram estratégias de busca do substrato através do comportamento de forrageamento. Esse comportamento nos gêneros *Atta* Fabricius e *Acromyrmex* Mayr é objeto de exaustivos estudos, devido ao seu potencial de aplicação em função do aprimoramento das técnicas de controle (FORTI et al., 1984; BOARETTO et al., 1999; SANTOS et al., 1999; VITÓRIO e FORTI, 1999; VASCONCELOS, 2002). No entanto, pouco se conhece sobre o comportamento de forrageamento das Attini basais, especialmente do gênero *Cyphomyrmex*, uma vez que elas não causam danos à agricultura. O forrageamento foi analisado por Leal (1998) para alguns gêneros de Attini basais e por Lopes (2001), que estudou *Cyphomyrmex morschi* Emery.

Após a coleta, os substratos trazidos ao ninho são incorporados no fungo simbiote pelas operárias com cuidados especiais, a fim de que eles não se



tornem agentes transmissores de microorganismos patogênicos do fungo (MAYHÉ-NUNES, 1995; LEAL, 1998; LOPES, 2001; RAMOS et al., 2003).

Várias modalidades do comportamento de incorporação foram registradas para as Attini derivadas e para as basais, no entanto ele é mais conhecido para as primeiras. Murakami e Higashi (1997) compararam o comportamento de incorporação do substrato entre *Cyphomyrmex rimosus* Spinola e *Myrmicocrypta ednaella* Mann.

A associação mutualística mantida pelas Attini é composta não somente pelo fungo simbiote, mas também por um micro-fungo parasita do gênero *Escovopsis* (Ascomycota: Hypocreales), assim como por uma bactéria filamentosa do gênero *Pseudonocardia* (Actinomyceta) que produz um antibiótico capaz de inibir os fungos parasitas (CAFARO e CURRIE, 2005). As bactérias aderidas à cutícula formam um revestimento branco e, segundo o gênero considerado, são localizadas em diferentes pontos do corpo. Essas relações que envolvem quatro organismos ao mesmo tempo, isto é, formiga, fungo simbiote, fungo parasita e bactéria (CURRIE et al., 1999; CURRIE, 2001; PRICE et al., 2003; CURRIE et al., 2006), são muito importantes para entender melhor uma parte da história evolutiva dessas formigas.

A partir desses fatos objetivou-se nesse capítulo:

- ❖ Comparar o comportamento de forrageamento e as modalidades de preparação e incorporação do substrato ao fungo simbiote entre *Cyphomyrmex lectus* e *Cyphomyrmex transversus*;
- ❖ Estudar a morfologia das pró-pleuras das operárias onde são concentradas as bactérias simbiotes;
- ❖ Verificar a eventual existência de comportamentos que favoreçam o cultivo da bactéria simbiote durante a incorporação do substrato.

2.2. Material e métodos

2.2.1. *Cyphomyrmex lectus*

O comportamento de forrageamento foi analisado em três colônias diretamente em seu ambiente natural durante cinco dias consecutivos em junho de 2005. Os ninhos estudados foram detectados através da procura aleatória



de operárias forrageadoras, que foram seguidas até a entrada do seu ninho numa área da UNESP (Rio Claro-SP, Brasil) (cf. § 1.2.1). A marcação dos ninhos e a identificação taxonômica do material foram idênticas ao estudo do capítulo 1. O monitoramento das colônias começou antes que as primeiras operárias iniciassem o forrageamento, nos turnos diurnos e complementando com 2 horas noturnas. Foram realizados 20 minutos de observações por colônia, totalizando uma hora para as três colônias observadas, com um intervalo de aproximadamente uma hora entre cada seção. Durante esse período foram anotado os horários da saída e do retorno das operárias forrageadoras, verificando se elas carregavam ou não substratos sólidos. O sucesso do forrageamento foi avaliado pela fórmula criada: $S = [Ec / (Ec + Es)] * 100$, onde Ec corresponde ao número de operárias que voltavam para o ninho com carga, e Es o número de operárias voltando sem carga. O forrageamento de cada colônia foi exposto na forma de uma regressão linear que representa seu sucesso nessa atividade. Ele permite classificar idealmente cada colônia em função desse critério, sendo que o sucesso máximo possível no forrageamento está expresso pela reta tracejada (Fig. 15C).

Durante o forrageamento, 13 operárias foram seguidas, a fim de medir a distância máxima percorrida. Durante as observações sobre o forrageamento da espécie, temperatura e umidade relativa do ar foram medidas, sendo que as variáveis físicas se mostraram correlacionadas (Fig. 14).

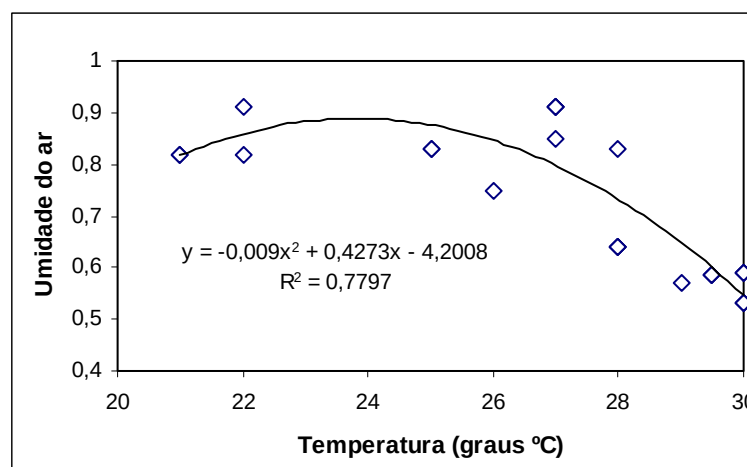


Figura 14. Correlação polinomial entre a temperatura e a umidade relativa do ar em 16/06/2005 durante o monitoramento do forrageamento das colônias de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil).



O comportamento de preparação e incorporação do substrato no fungo simbiote foi estudado em condições de laboratório em três colônias em julho de 2005. Elas foram criadas em ninhos artificiais de gesso (17,5 x 10,5 x 1,5 cm) cavados com três câmaras circulares (4 cm de diâmetro, 1 cm de profundidade), interconectadas por galerias e cobertos com um vidro para permitir as observações etológicas. O meio externo para o forrageamento das operárias foi constituído por vasilhas plásticas (17,5 x 10,5 cm; altura 4,3 cm) tampadas. As colônias foram alimentadas a cada dois dias e os substratos selecionados e oferecidos foram sementes de gramínea *Chloris radiata*, fezes de ninfas de bicho-pau (Insecta: Phasmida), larvas de *Tenebrio* sp. (Insecta: Coleoptera) desidratadas e trituradas, farinha de milho (*Zea mays* L.) e mel de abelha (Insecta: Hymenoptera) diluído em água. A água foi oferecida em um chumaço de algodão periodicamente hidratado, o que permitiu manter uma umidade controlada dentro da vasilha. A limpeza dos ninhos foi realizada a cada dois dias.

Para a análise dos comportamentos, as colônias foram alimentadas com sementes de *Chloris radiata* (Gramineae), medindo 1mm de comprimento. Além de essa semente ser um dos substratos bem aceito por *C. lectus*, foi também o mais adequado para o estudo, sobretudo por ser natural, pela sua coloração e pelo seu tamanho, os quais facilitaram as observações comportamentais. As observações foram feitas com o auxílio de uma micro-câmera, modelo VPC 1100, conectada a uma unidade de controle para os ajustes necessários de gravação. As imagens foram gravadas em fitas de vídeo, aparelho Recorder VR 455, VHS, acoplado a um televisor e a um estereomicroscópio Leica. Quando não foi possível identificar o comportamento realizado pelas formigas através do equipamento de gravação, foi utilizado unicamente o estereomicroscópio em conjunto com uma luminária de luz fria. Para cada colônia foram utilizadas dez sementes de *Chloris radiata*. Os comportamentos foram observados desde o momento em que uma operária coletava o substrato na parte externa do ninho até a sua completa incorporação no fungo simbiote. Duas horas de observações preliminares para cada colônia foram realizadas a fim de caracterizar todos os comportamentos.



Para observar as características morfológicas das sementes incorporadas ao fungo, cinco delas foram fixadas numa solução de Dietrich para servir de testemunho; cinco foram oferecidas às formigas e fixadas logo após o início da sua preparação; cinco foram fixadas logo depois da incorporação dos tufo de fungo, cinco depois de 24h e as últimas cinco 48h após o completo processamento.

Numa terceira etapa, outro experimento relacionado com o substrato foi realizado, a fim de observar parcialmente como se deu o desenvolvimento do fungo e qual o futuro destino das sementes incorporadas. Para isso, os ninhos artificiais foram limpos. Um total de 100 sementes de *Chloris radiata* foi oferecido e observado durante cinco dias consecutivos.

Dez operárias foram fixadas no etanol (80%), para o estudo morfológico das pró-pleuras. Posteriormente, o mesossoma foi separado da cabeça e do metassoma e as pró-pleuras foram isoladas. Uma parte das peças foi mergulhada num banho de éter (12 horas) para eliminar as gorduras e os hidrocarbonetos cuticulares. O material foi posteriormente seco (15 min) antes de ser mergulhado num produto amoníaco ($\frac{1}{4}$ detergente – $\frac{3}{4}$ água destilada) durante 1 a 2 horas. Em seguida, as pró-pleuras foram limpas 3 a 4 vezes com água destilada. Elas foram depois secas numa estufa a 40°C (12 horas).

Uma vez limpas, foram coladas em 'stubs' metálicos (pequenos tubos de metal), com o auxílio de uma fita adesiva dupla-face. A outra parte das pró-pleuras dissecadas foi colada diretamente nos stubs sem ter recebido nenhum tratamento, a fim de poder comparar a morfologia das pró-pleuras "limpas" com as "suas". A fim de melhorar a condutividade eletrônica das amostras metalizadas, uma minúscula gota de carbono coloidal foi eventualmente depositada em contato com a base das peças. Posteriormente, elas foram metalizadas por 35 segundos em Ar. A metalização foi realizada em atmosfera de argônio (0,15 atm), com uma tensão de 1,1 kV entre os eletrodos a uma intensidade de 40 mA. As microfotografias foram feitas em parte no Laboratório de Microscopia do Instituto de Biologia da UNESP (Rio Claro-SP, Brasil), com um aparelho *PHILIPS SEM-505*. O material também foi analisado no Serviço de Microscopia Eletrônica do Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris



(MNHN, França), com um aparelho *JEOL JSM-840*. A última parte das pró-pleuras dissecadas foi tratada dentro de uma solução quente de ácido láctico (80°C, 12 h). Esse processo permitiu eliminar os tecidos moles internos não quitinosos e de clarear a cutícula. Após esse tratamento, as pró-pleuras foram lavadas com etanol 92°. As peças foram examinadas no ácido láctico, entre lâminas cavadas e lamínulas, com auxílio de um estereomicroscópio *Olympus SZ40* (aumento 100x e 400x). As microfotografias foram feitas no Laboratório de Mirmecologia (Ilhéus-BA, Brasil) com uma câmara numérica *SONY MVC-CD 300* acoplada a uma ocular do microscópio.

O protocolo de preparação e metalização seguido para a observação da segunda etapa das características morfológicas das sementes incorporadas ao fungo foi idêntico ao do estudo das pró-pleuras. Elas foram observadas em Microscopia Eletrônica de Varredura do Departamento de Biologia da UNESP.

2.2.2. *Cyphomyrmex transversus*

O comportamento de forrageamento foi analisado em cinco colônias durante cinco dias consecutivos em maio de 2003. Os ninhos estudados foram encontrados sob cocos secos em Ponta da Tulha (Ilhéus-BA, Brasil) (cf. § 1.2.2). As observações foram realizadas diariamente e iniciadas, na maioria das vezes, quando as operárias já estavam forrageando. Foram necessários 20 minutos de observações para as cinco colônias. O monitoramento individual das operárias forrageadoras foi idêntico ao de *C. lectus* e 10 delas foram seguidas durante o forrageamento, a fim de medir a distância máxima percorrida. O sucesso do forrageamento foi avaliado da mesma forma do que para *C. lectus*.

O comportamento de preparação e incorporação do substrato no fungo simbiote foi estudado em 3 colônias em outubro de 2005. Elas foram criadas em ninhos artificiais de gesso (10 x 13,5 x 1,5 cm) cavados com seis câmaras circulares (1,5 cm de diâmetro e 0,3 cm de profundidade) também recobertos por vidro. As modalidades de criação, de observações dos comportamentos e de transformação morfológica das sementes de *Chloris* sp. são idênticas às de *C. lectus*. Também, as pró-pleuras das operárias foram preparadas e



observadas em Microscopias de luz e Eletrônica de Varredura, segundo o mesmo protocolo que *C. lectus*.

2.3. Resultados

2.3.1. Dinâmica do forrageamento em condições naturais

2.3.1.1. *Cyphomyrmex lectus*

O monitoramento das colônias era iniciado a partir das 8:00h. Observou-se freqüentemente que o forrageamento começava simultaneamente nas três colônias. O orifício de entrada do ninho era obstruído durante a noite com sementes de gramíneas (Fig. 9B) ou grãos de argila. Na maioria das vezes, aproximadamente às 8:00h, o ninho era aberto pelas operárias que empurravam as sementes ou os grãos com a região frontal da cabeça.

Verificou-se que as primeiras operárias que saíam do ninho caminhavam alguns centímetros e voltavam para o seu interior. Outras operárias saíam do ninho carregando sementes secas ou grãos de argila que eram depositados aleatoriamente próximos da entrada (cf. § 1.3.1.1).

A área de forrageamento distribuiu-se em todas as direções radialmente ao ninho. Não foi verificado o seu modo de orientação. Ao saírem do ninho, as forrageadoras se afastavam dele à procura de substratos, arrastando o ápice do gáster no chão, depositando aparentemente um marcador químico. No entanto, nunca foi observado recrutamento por parte das operárias forrageadoras e o forrageamento foi individual.

A espécie forrageia segundo um padrão de atividade diurno (Figs. 15A-B) e foi verificado que não existe forrageamento noturno. Dois picos de forrageamento foram observados, sendo que o primeiro ocorreu entre 8:00h e 11:00h, diminuindo bruscamente às 12:00h, cessando qualquer atividade até 13:00h (Fig. 15B), sem que houvesse o fechamento do orifício de entrada do ninho. O segundo pico foi observado entre 14:00h e 18:00h, diminuindo de forma regular a partir das 16:00h e cessando das 17:00h até às 18:00h (Figs. 15A-B). A partir das 18:00h, houve o fechamento da entrada do ninho.

No início da atividade de forrageamento, o número de operárias que saíam do ninho foi maior que o de entrada (Figs. 15A-B). No entanto, o maior



número de saídas foi compensado pelas observações freqüentes de entradas no período da tarde, entre 15h e 16:00h (Fig. 15B).

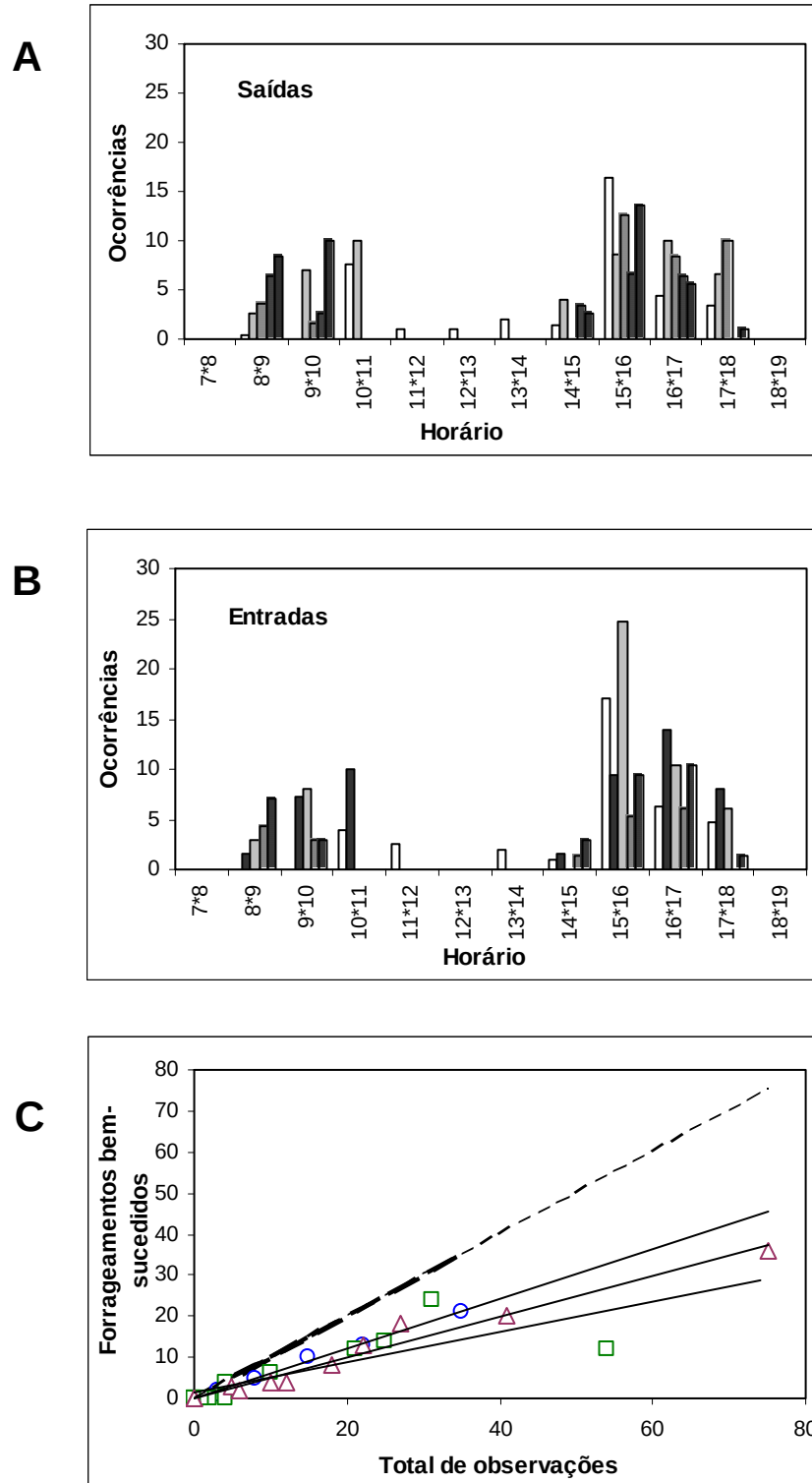


Figura 15. Estudo do forrageamento das operárias de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil). **A:** média diária de saídas em três formigueiros nos cinco dias de observações (cada dia é representado por uma tonalidade de cinza diferente). **B:** média diária de entradas em três formigueiros nos cinco dias de observações. **C:** sucesso do forrageamento pelas operárias voltando para a colônia com algum tipo de carga sólida (cada colônia é representada por uma figura geométrica).



Comparando o número de operárias que voltavam com carga para o ninho e o número total de operárias voltando (com carga ou não), observou-se que o forrageamento foi relativamente bem sucedido (Fig. 15C).

Constatou-se que não houve relação entre temperatura e atividade de forrageamento (Fig. 16A). Não foi registrada atividade de forrageamento para temperaturas inferiores a 22°C e superiores a 30°C. No entanto, notou-se que o forrageamento foi mais intenso a 27°C em que foram observadas aproximadamente 25 operárias em atividade. Também, não foi observada relação entre a temperatura e a distância máxima de forrageamento (Fig. 16B).

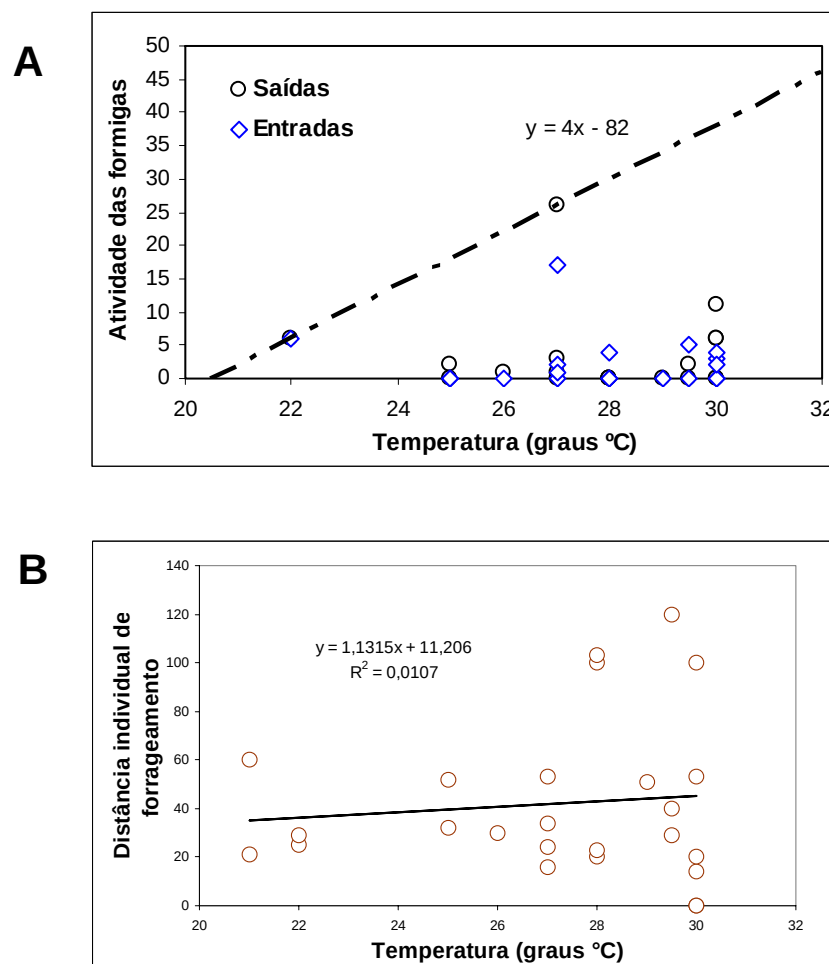


Figura 16. Correlação entre temperatura, atividade e distância máxima de forrageamento das operárias de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil). **A:** relação entre a temperatura e a atividade de forrageamento (a reta tracejada representa o limite pressuposto acima do qual não ocorre atividade de forrageamento). **B:** relação entre a temperatura e a distância máxima de forrageamento.



Da mesma maneira, a umidade relativa do ar não explica a atividade de forrageamento da espécie (Fig. 17A; r^2 saídas = 0,03 e r^2 entradas = 0,10). Não houve convergência entre os valores encontrados e as atividades de forrageamento das formigas. No entanto, houve uma tendência para o aumento do forrageamento com 90% de umidade relativa, em que se observaram mais de 25 operárias em atividade. Não foi registrado forrageamento com uma umidade relativa do ar inferior a 50% ou superior a 90%. Também, não houve relação entre a umidade do ar e a distância individual de forrageamento (Fig. 17B).

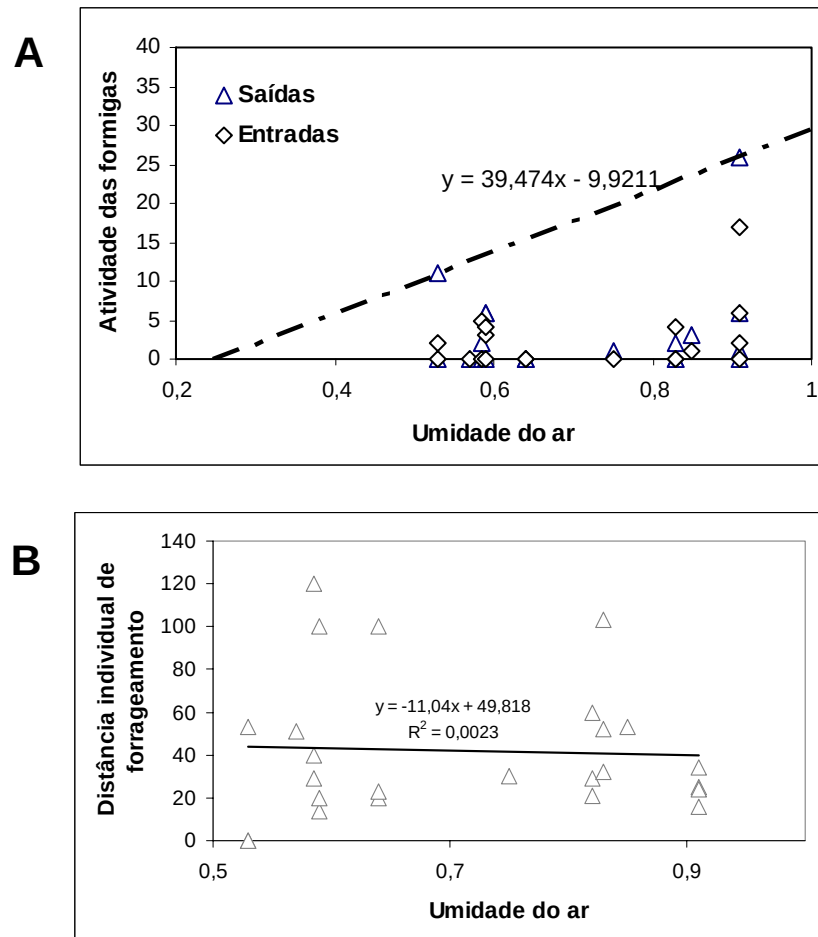


Figura 17. Correlação entre a umidade relativa do ar, atividade e distância máxima de forrageamento das operárias de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil). **A:** relação entre a umidade relativa do ar e a atividade de forrageamento (a reta tracejada representa o limite pressuposto acima do qual não ocorre atividade de forrageamento). **B:** relação entre a umidade relativa do ar e a distância máxima de forrageamento.



A distância média de forrageamento foi de $39,85 \pm 29,49$ cm (min: 2,5 cm; máx: 120cm). Os substratos recolhidos pelas operárias foram basicamente fezes de insetos e sementes de gramíneas, os quais estavam disponíveis após algumas semanas da queimada da área. No entanto, ao examinar o fungo simbiote ficou claro que a espécie utiliza outros tipos de substratos disponíveis no ambiente, como por exemplo, cascas de sementes, flores de gramíneas e fragmentos de exoesqueletos de formigas, cupins e outros insetos.

2.3.1.2. *Cyphomyrmex transversus*

O monitoramento das colônias foi iniciado, quando possível, a partir das 8:00h, sendo que as cinco colônias não iniciaram a atividade de forrageamento simultaneamente como em *C. lectus*. A presença do coco sobre o ninho limitou a observação dos comportamentos. Dessa maneira, não foi possível verificar os comportamentos anteriores ao forrageamento, como ocorreu com *C. lectus*. Por isso, não foi encontrado nenhum orifício ou fenda de entrada do ninho acompanhado pelo seu fechamento e pela sua abertura. Somente em algumas colônias foi possível observar as operárias trazendo grãos de areia entre as mandíbulas e os depositando ao redor do coco.

No início da atividade de forrageamento propriamente dito, as operárias que saíam, se afastavam do ninho, individualmente. Como em *C. lectus*, as forrageadoras marcavam quimicamente a entrada do ninho ao saírem e depois se afastavam completamente do ninho individualmente à procura do substrato. Não foi verificado o seu modo de orientação.

Observou-se que o número de operárias que saíam do ninho tanto nos períodos iniciais, quanto nos períodos finais do forrageamento foi menor que o de entrada (Figs. 18A-B). A espécie forrageia individualmente durante todo o dia. Porém devido à ausência de observações noturnas, não se pôde afirmar qual era seu verdadeiro padrão de atividade (Figs. 18A-B). A área de forrageamento da espécie distribuiu-se também em todas as direções, radialmente ao ninho e não houve o recrutamento por parte das operárias forrageadoras.

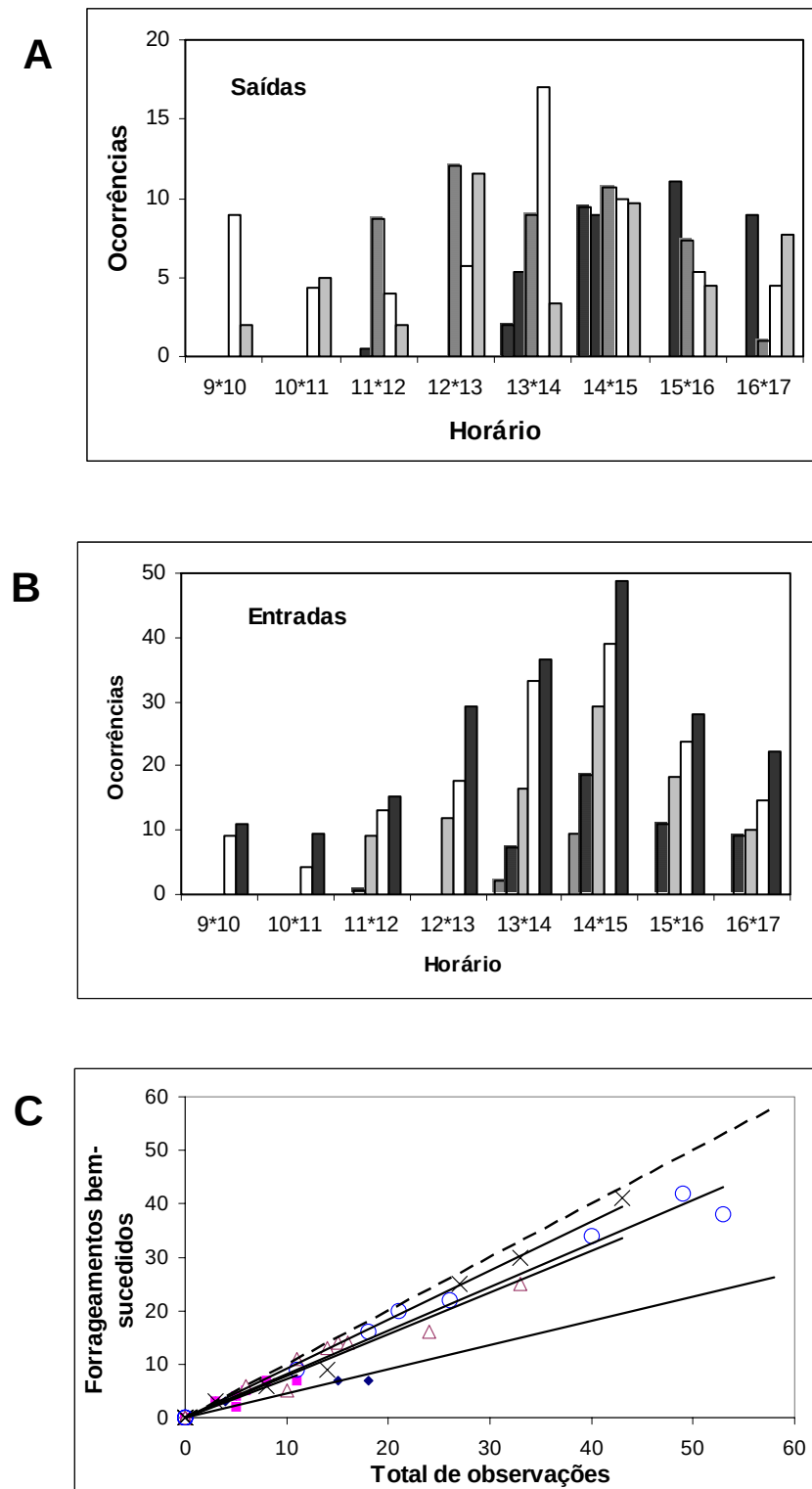


Figura 18. Estudo do forrageamento das operárias de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil). **A:** média diária de saídas em cinco formigueiros nos cinco dias de observações (cada dia é representado por uma tonalidade de cinza diferente). **B:** média diária de entradas em cinco formigueiros nos cinco dias de observações. **C:** sucesso do forrageamento pelas operárias voltando para a colônia com algum tipo de carga sólida (cada colônia é representada por uma figura geométrica).



Foi observado um pico de forrageamento das 14:00h às 15:00h diminuindo de forma regular até às 17:00h (Fig. 18 B).

O forrageamento foi bem sucedido, da mesma forma que em *C. lectus* (Fig. 18 C). Não foi possível verificar uma eventual relação entre a atividade de forrageamento da espécie com a temperatura e com a umidade relativa do ar, devido ao pequeno número de observações disponíveis. A distância média de forrageamento foi de $74 \pm 56,11$ cm (min: 20; máx: 310cm).

Na busca do substrato para o fungo, as operárias recolheram fragmentos de vegetais caídos em estado parcial de decomposição, sementes de gramíneas e também muitas carcaças (Fig. 13 A) e fezes de insetos e de aves.

2.3.2. Preparação e incorporação do substrato

Os comportamentos de preparação e incorporação do substrato no jardim de fungo implicaram na realização seqüencial variável de uma série de 13 comportamentos básicos para *C. lectus* (48h de filmagens e um total de 1.898 atos registrados) (Fig. 19) e para *C. transversus* (51h de filmagens e 2.633 atos registrados) (Fig. 24).

O tempo médio desse comportamento nas três colônias estudadas de *C. lectus* foi de $45,9 \pm 11,2$ minutos para cada semente incorporada. Em *C. transversus* o tempo médio foi de $43,1 \pm 9,9$ minutos. A seqüência dos comportamentos se iniciou a partir da coleta das sementes de gramíneas pelas operárias forrageadoras.

2.3.2.1. *Cyphomyrmex lectus*

Inicialmente, as sementes que serviram de substrato para o fungo foram coletadas pelas operárias forrageadoras, transportadas para dentro do ninho e imediatamente depositadas na primeira câmara, na galeria de entrada ou foram repassadas (**RE**) para outras operárias. As formigas que se encontravam no interior do ninho encarregavam-se de depositar as sementes em um local mais adequado, geralmente sobre o fungo. As operárias forrageadoras que entravam com a semente e não a depositava na entrada ou na câmara do ninho eram abordadas por outras formigas e o substrato era retirado das suas mandíbulas.



A partir do depósito da semente sobre o fungo, iniciou-se um intenso comportamento de “lambidas” (**LA:** 31,66%) (Fig. 23) no substrato que representou a maior frequência entre todos os comportamentos de preparação da semente por *C. lectus* (Fig. 20C). Ele foi caracterizado por movimentos simultâneos da glossa de trás para frente da semente. Ao mesmo tempo em que as formigas lambiam a semente, também tentavam retirar alguns tricomas da sua superfície com o auxílio do aparelho bucal, porém sem muito sucesso. A “prensagem” (**PR:** 9,85%) (Fig. 23) do substrato foi uma observação original para o gênero e se caracterizou por movimentos de fechar e abrir as mandíbulas de cima para baixo, na região das bordas da semente, provocando a sua compressão. A eliminação do líquido fecal no substrato foi observada em apenas duas ocasiões (**ELF:** 0,11%) (Fig. 23). Esse líquido possui uma cor transparente e foi geralmente adicionado pelas formigas em alguns pontos aleatórios do fungo sempre durante e após o seu desenvolvimento (Fig. 20E). Para a sua deposição, as operárias flexionavam o gáster sob o corpo, liberando uma gota do líquido fecal, semelhante à *C. transversus*, como observado na Fig. 27F.

Após a preparação parcial, a semente foi abandonada pela operária durante algum tempo, enquanto várias outras formigas passavam próximas a ela e realizavam o comportamento de antenação (**AN:** 18,55%) (Fig. 23), se afastando em seguida (Fig. 20 B). Durante todo esse processo, a semente foi transportada pelo menos três vezes de um lugar para outro até ser totalmente acomodada sobre o fungo (**TR:** 3,11%) (Fig. 23). A partir desses comportamentos realizados no substrato, as operárias iniciaram o último passo de todo o processo: a incorporação do substrato no fungo simbiote caracterizada pela deposição de tufo de fungo na semente (**CT:** 19,13%) (Fig. 23). Com o auxílio das mandíbulas, as operárias retiravam pequenos pedaços de fungo já desenvolvidos (Figs. 20D e F). Com os primeiros pares de pernas, as formigas comprimiam o tufo até fixá-lo completamente sobre a superfície da semente. Observou-se que na espécie foram precisos, em média, 12 tufo de fungo para que a semente ficasse parcialmente coberta.

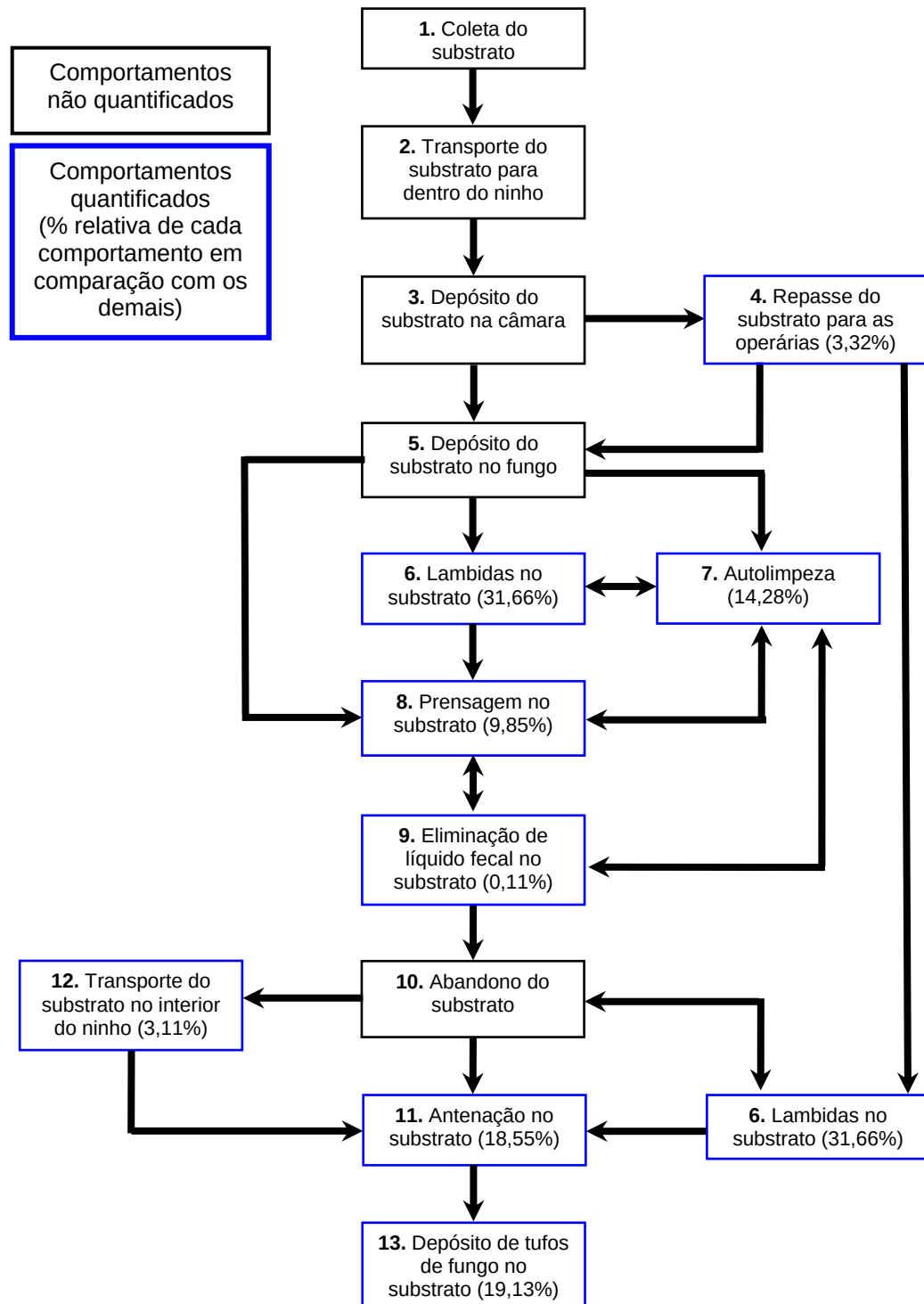


Figura 19. Diagrama dos atos comportamentais de preparação e incorporação do substrato em três colônias de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil).



O comportamento de autolimpeza (**AL:** 14,28%) foi geralmente observado após cada comportamento de preparação e incorporação do substrato no fungo (Fig. 23). A partir da fixação dos tufo de fungo no substrato incorporado, observou-se que, durante aproximadamente uma semana, os tufo de se desenvolveram e cobriram toda a semente. As operárias, por sua vez, continuaram as inspeções com antenações (Fig. 20A), lambidas e deposições de líquido fecal sobre o fungo já desenvolvido.

A comparação da morfologia das sementes que foram gradualmente assimiladas pelo fungo mostrou uma transformação gradual ao longo do tempo. Inicialmente, a semente estava protegida por um fino pericarpo apresentando exteriormente numerosas faixas longitudinais de tricomas (Figs. 21 A-B).

À medida que as operárias lambiam e prensavam a semente, o pericarpo afastou-se, expondo gradualmente uma parte dela que se encontrava repleta de pontos enfileirados longitudinalmente (Fig. 21C). Após a completa incorporação, observaram-se vários tufo de fungo colocados na semente pelas operárias. Esses tufo cobriram a semente parcialmente e permaneceram ainda soltos na sua superfície.

Verificou-se que, 24h após a incorporação, as hifas do fungo começaram a se espalhar, tomando toda a superfície da semente (Fig. 21D). Após 48h, o fungo se apresentou ainda mais desenvolvido sobre o substrato (Fig. 21E).

As 100 sementes oferecidas para as operárias, no intuito de verificar o seu destino no interior do ninho, foram incorporadas e permaneceram entre o fungo por longo tempo (mais de um mês). Quando elas se tornaram exauridas (Fig. 20G) foram retiradas do jardim de fungo e depositadas no lixo do ninho.

Figura 20 (página seguinte). A-H: comportamentos de incorporação do substrato no fungo simbiote por operárias de *Cyphomyrmex lectus*. **A:** antenação do fungo. **B-D:** preparação de sementes de Gramineae. **B:** antenação. **C:** lambidas. **D:** extração de tufo de fungo. **E:** gotas de líquido fecal depositadas sobre o fungo. **F:** colocação de tufo de fungo sobre uma semente de Gramineae (operária com cabeça frontal). **G:** aspecto das sementes exauridas. **H:** incorporação de semente e de farinha de milho e limpeza do ninho. **I:** vista ventral de uma operária mostrando a bactéria simbiote, de coloração branca na pró-pleura.



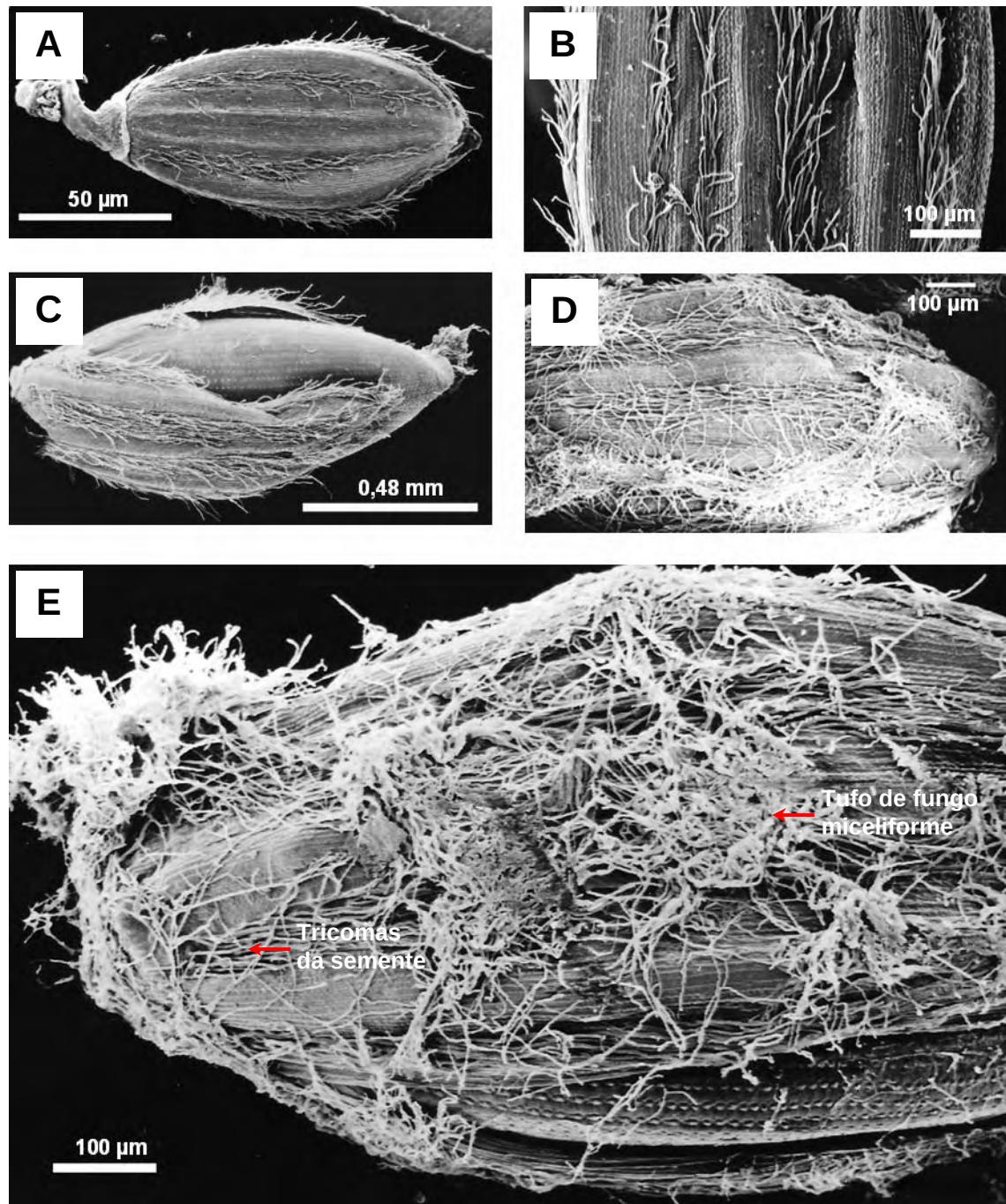


Figura 21. Sementes de *Chloris radiata* (Gramineae) incorporadas no fungo por *Cyphomyrmex lectus*. **A:** semente intacta (substrato não preparado). **B:** idem, detalhe. **C:** semente parcialmente incorporada. **D:** semente com 24h de incorporação. **E:** semente com 48h de incorporação.

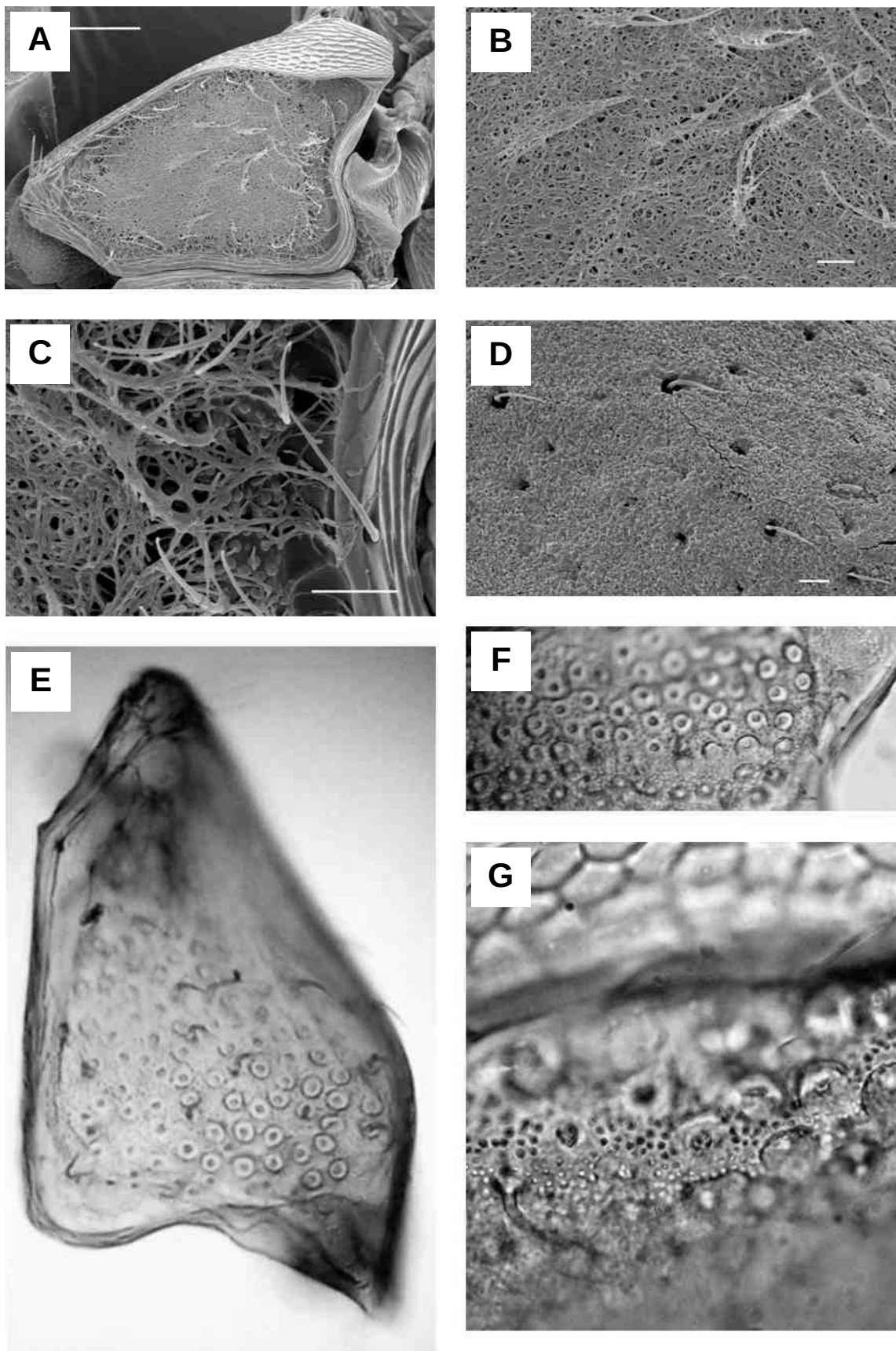


Figura 22. Pró-pleura de uma operária de *Cyphomyrmex lectus*. **A:** vista esquerda. **B:** detalhe das bactérias. **C:** bactérias filamentosas. **D:** detalhe do tegumento. **E-G:** pró-pleura sem bactéria com detalhes das cavidades.



O comportamento de trofalaxia estomodeal entre os adultos da colônia não foi observado em *C. lectus*, porém a trofalaxia proctodeal de larva para adultos foi bastante freqüente (cf. § 4.3.2.1).

O estudo morfológico das pró-pleuras das operárias realizado com auxílio da microscopia eletrônica de varredura revelou a presença de uma densa camada filamentosa branca de bactérias recobrimdo inteiramente esse esclerito (Figs. 20I e 22 A-C).

O exame realizado em microscopia de luz mostrou que na quase totalidade da superfície externa das pró-pleuras, a cutícula possui inúmeras pontuações impressas no centro com uma discreta elevação (Figs. 22 E-G). Entre cada pontuação, encontraram-se algumas cavidades que apresentavam uma seta simples e centralizada. Tais setas eram finas, levemente curvadas e pontiagudas no seu ápice. Outras cavidades se apresentavam com uma pequena dobra central. Apesar de muitas observações dos comportamentos durante a preparação do substrato, não foi possível observar nenhum comportamento relacionado com a presença das bactérias simbiotes como por exemplo, esfregar as pró-pleuras nas sementes antes de incorporá-las.

2.3.2.2. *Cyphomyrmex transversus*

Observações de *C. transversus* revelaram que a semente foi primeiramente coletada e transportada para o interior do ninho por uma operária forrageadora (Fig. 27A). A partir do momento em que a operária entrava no ninho com o substrato entre as mandíbulas, outras operárias que se encontravam no seu interior iniciavam “antenações” (**AN:** 12,46%) e “lambidas” (**LA:** 42,88 %) na superfície do substrato (Figs. 27B e D), sendo estes os dois comportamentos mais freqüentes (Fig. 23). O comportamento de lambar foi similar ao descrito para *C. lectus*. Às vezes, a operária que estava praticando



as lambidas na semente tentava retirar os tricomas desta com o auxílio do aparelho bucal, mas também sem sucesso.

Em algumas observações as sementes de gramíneas transportadas foram repassadas (**RE:** 2,43%) (Fig. 23) para outras operárias que se encontravam no interior do ninho. Esse comportamento de repassar o substrato para outras operárias se constituiu numa observação original para a espécie. A semente foi transportada (**TR:** 0,27%) (Fig. 23) de um local para outro no interior do ninho, depositada sobre o fungo e muitas lambidas foram ainda realizadas sobre ela.

Os comportamentos de prensagem (**PR:** 4,75%) (Fig. 23) e eliminação do “líquido alimentar” (**ELA:** 3,61%) (Fig. 23) também foram destacados como original para essa espécie. A “prensagem” da superfície e das bordas da semente ocorria quando uma operária “lambia” o substrato já encontrado sobre o fungo. Outras formigas depositavam sobre a semente uma gota de “líquido alimentar”. Para a deposição desse líquido sobre o substrato, as operárias abriam as mandíbulas e imediatamente expeliam uma gota transparente (Fig. 27C). Em alguns momentos as operárias eliminavam esse líquido e logo após o ingeriam (**IL:** 6,30%) (Fig. 23). Outras operárias também deglutiam o “líquido alimenta”, geralmente quando o encontravam sobre a semente.

A eliminação de líquido fecal (**ELF:** 7,14%) no substrato representou 7,14% dos comportamentos (Fig. 23). Contrário ao “líquido alimentar”, o líquido fecal foi identificado como uma substância de coloração marrom, eliminado através do ânus da formiga (Fig. 27F). Após esse comportamento, as operárias, geralmente faziam a limpeza do corpo e principalmente do ânus (**AL:** 9,76%) (Fig. 23). Outro comportamento original para o gênero correspondeu ao umedecimento e dispersão (**UD:** 10,41%) (Fig. 23) dos nódulos de fungo sobre a semente. A formiga umedecia com a saliva cada nódulo com o auxílio do primeiro e do segundo par de pernas em movimento circular, concomitantemente com as lambidas (Fig. 27E).

Algumas vezes, observou-se que as operárias cortavam um nódulo de fungo em pedaços menores para cobrir a semente. Na maioria das vezes, antes das operárias cobrirem a semente com o fungo, outras sementes de *Chloris* sp. foram adicionadas sobre aquelas já preparadas, iniciando novamente todo o processo. Foram precisos, em média nove nódulos (Figs. 25 A-C) ou pedaços dos nódulos de fungo, para que a semente fosse totalmente coberta. Após o término da



incorporação da semente, muitas operárias continuaram umedecendo os nódulos de fungo com a saliva, com o líquido fecal e com o “líquido alimentar”.

Foi observado o comportamento de trofalaxia estomodeal (Figs. 26A-B) e raramente o de trofalaxia proctodeal entre adultos e larvas da colônia.

As freqüências dos comportamentos de preparação e incorporação dos substratos no fungo simbiote de *C. lectus* e de *C. transversus*, foram sintetizadas na figura 23 e comparadas estatisticamente na tabela 8.

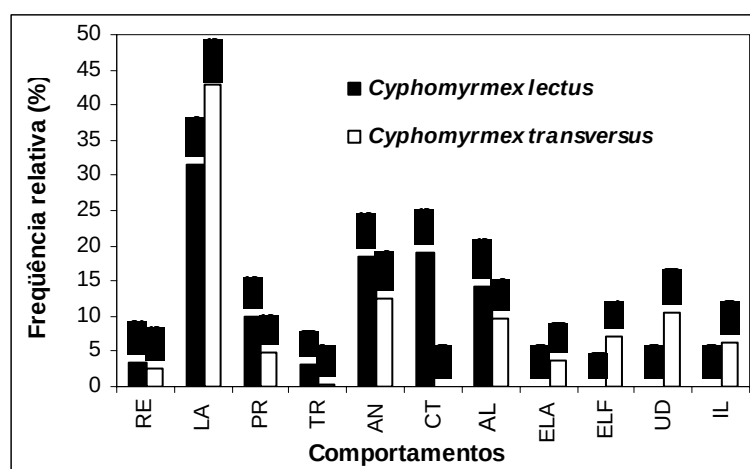


Figura 23. Frequência relativa comparada dos comportamentos de incorporação do substrato de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil) e *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil). **RE** (repassar), **LA** (lamber), **PR** (prensar), **TR** (transportar), **AN** (antenas), **CT** (colocar tufo de fungo), **AL** (autolimpeza), **ELA** (eliminação de líquido alimentar), **ELF** (eliminação de líquido fecal), **UD** (umedecimento e dispersão) e **IL** (ingerir líquido).

Tabela 8. Frequência comparada dos comportamentos de incorporação do substrato no fungo simbiote por *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil) e *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil). (Teste U de Mann-Whitney, $p < 0,05$). **RE** (repassar o substrato), **LA** (lamber), **PR** (prensar), **TR** (transportar), **AN** (antenas), **AL** (autolimpeza), **ELF** (eliminar líquido fecal).

	RE	LA	PR	TR	AN	AL	ELF
Valor de U	3,0000	1,0000	4,0000	0,0000	4,0000	3,0000	0,0000
Valor de P	0,5065	0,1266	0,8272	0,0463	0,8272	0,5126	0,0463

A análise comparada da morfologia das sementes, não revelou nenhum processo sequencial de transformação estrutural ao longo do tempo (Figs. 28 A-F).



Todas as 100 sementes oferecidas para as operárias foram incorporadas no fungo e, geralmente após 72 h da incorporação todas foram jogadas no lixo do ninho.

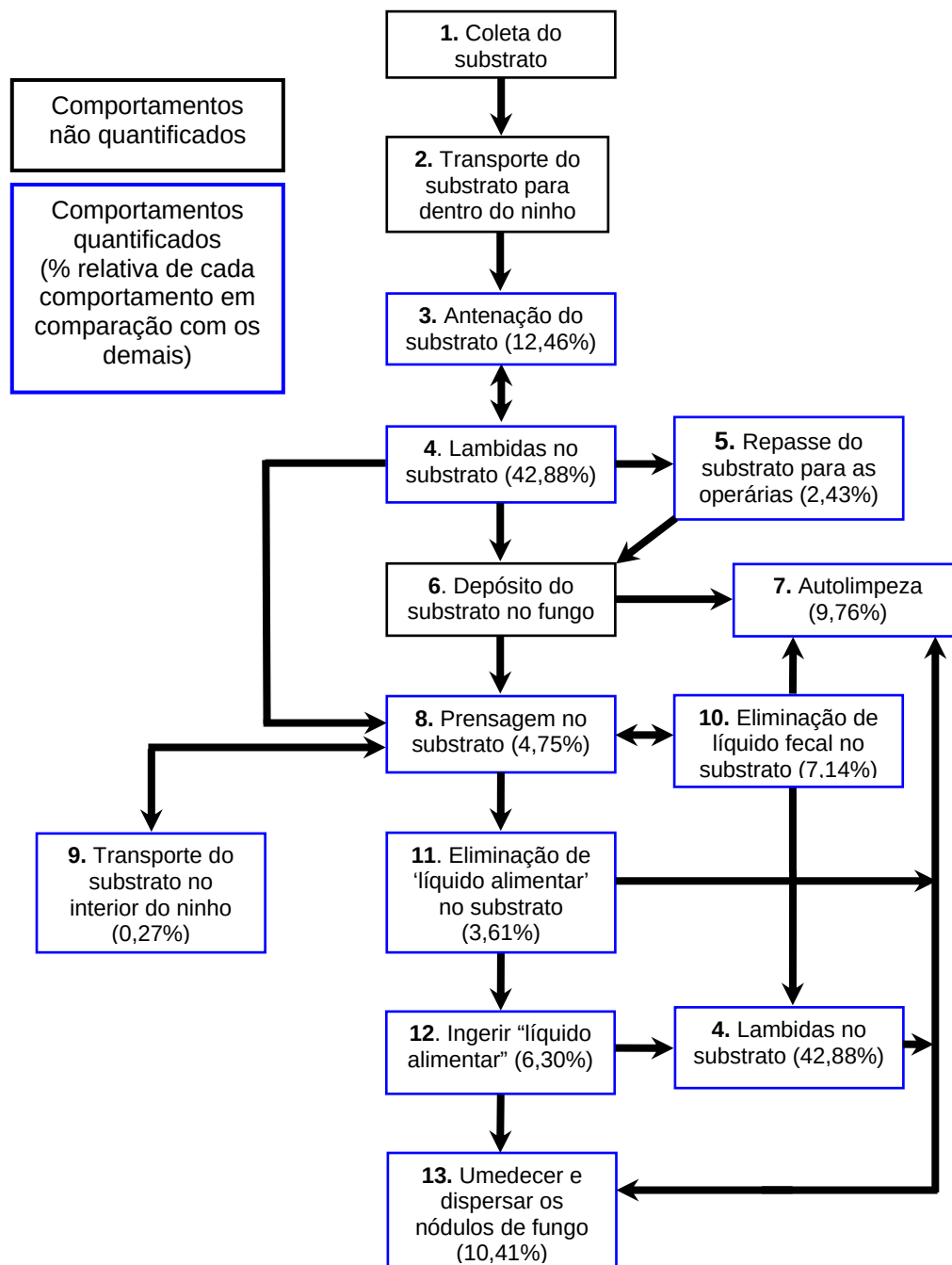


Figura 24. Diagrama dos atos comportamentais de preparação e incorporação do substrato em três colônias de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil).

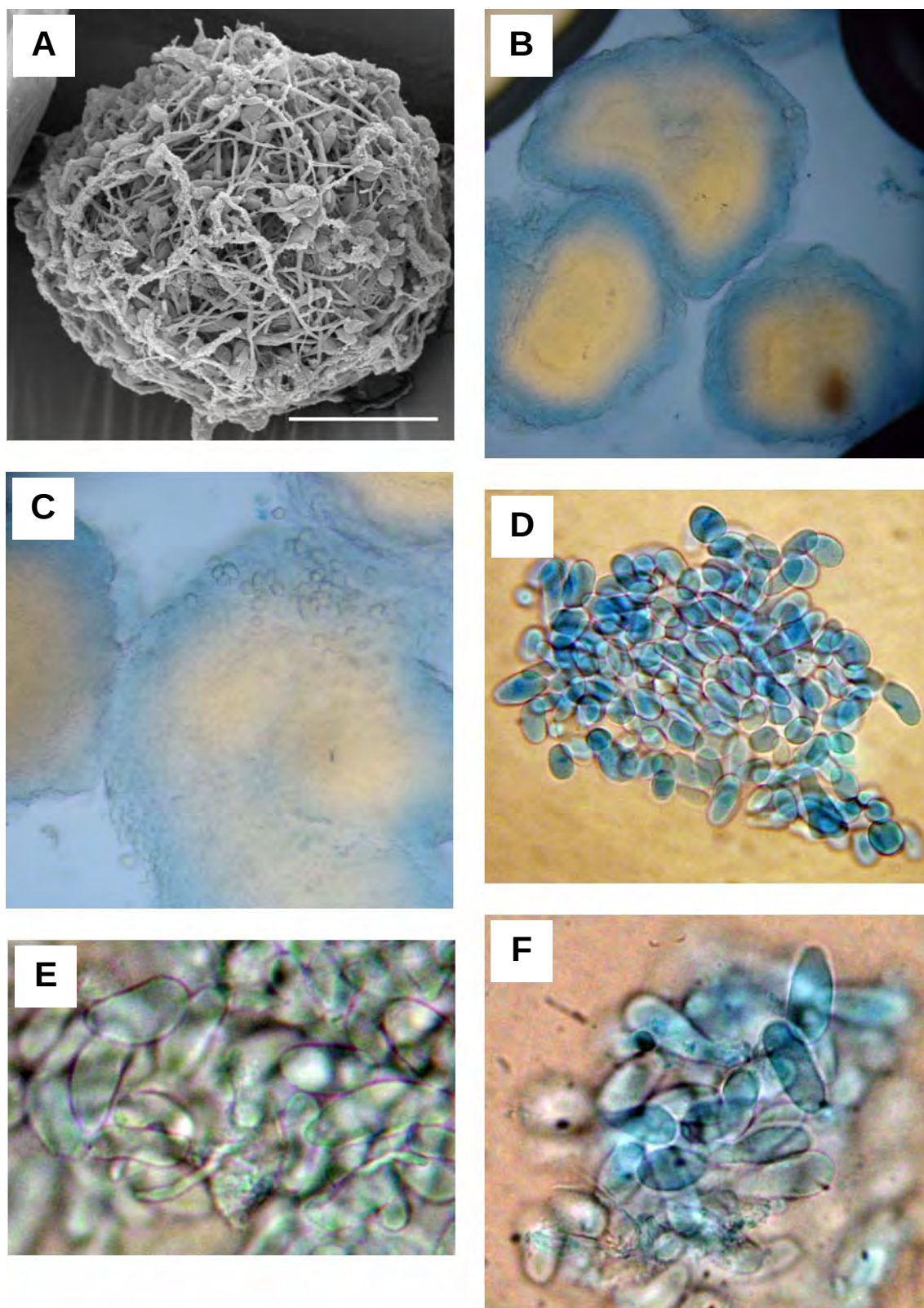


Figura 25. Morfologia do fungo leveduriforme cultivado por *Cyphomyrmex transversus*. **A:** nódulo de fungo leveduriforme em microscopia eletrônica de varredura. **B-C:** idem, microscopia óptica. **D-F:** detalhe das células do fungo em microscopia óptica.



O estudo morfológico das pró-pleuras em microscopia eletrônica de varredura revelou a presença de modificações cuticulares associadas a pontuações brancas na região da borda mediana (Figs. 29A-B). De forma geral, a cutícula possui inúmeros relevos em forma de cristas (Figs. 29C-E). A maioria delas é concêntrica, formando cúpulas circulares, com um diâmetro médio de 12 μm . Cada uma contém uma grande população de bactérias simbiotes de forma alongada e de comprimento micrométrico (Figs. 30A-B). As mesmas são responsáveis pela cor branca das cúpulas. Algumas cúpulas se encontravam parcialmente cheias e outras totalmente vazias (Figs. 30A-D), permitindo observar os seus fundos que se apresentavam sistematicamente com uma pequena dobra central (Fig 30D). No centro de algumas cúpulas menores e mais rasas, observou-se uma seta simples, fina, levemente curvada e pontiaguda no seu ápice (Fig 30E).

Apesar de muitas observações dos comportamentos durante a preparação do substrato, não foi possível observar nenhum comportamento relacionado com a presença das bactérias simbiotes tal como em *C. lectus*.

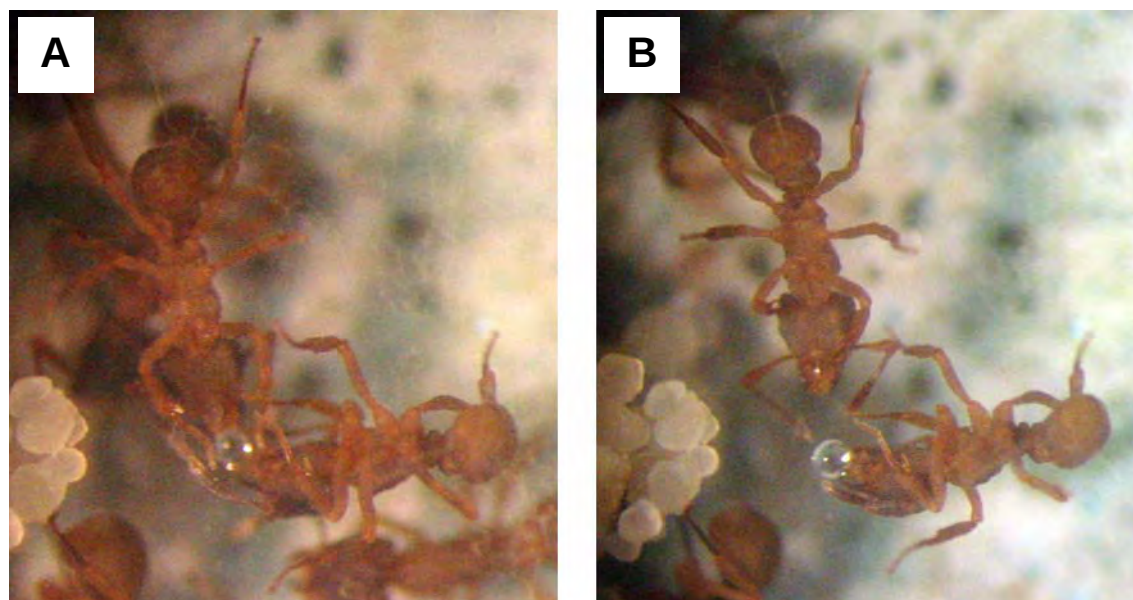


Figura 26. Operárias de *Cyphomyrmex transversus*. **A-B:** trofalaxia estomodeal

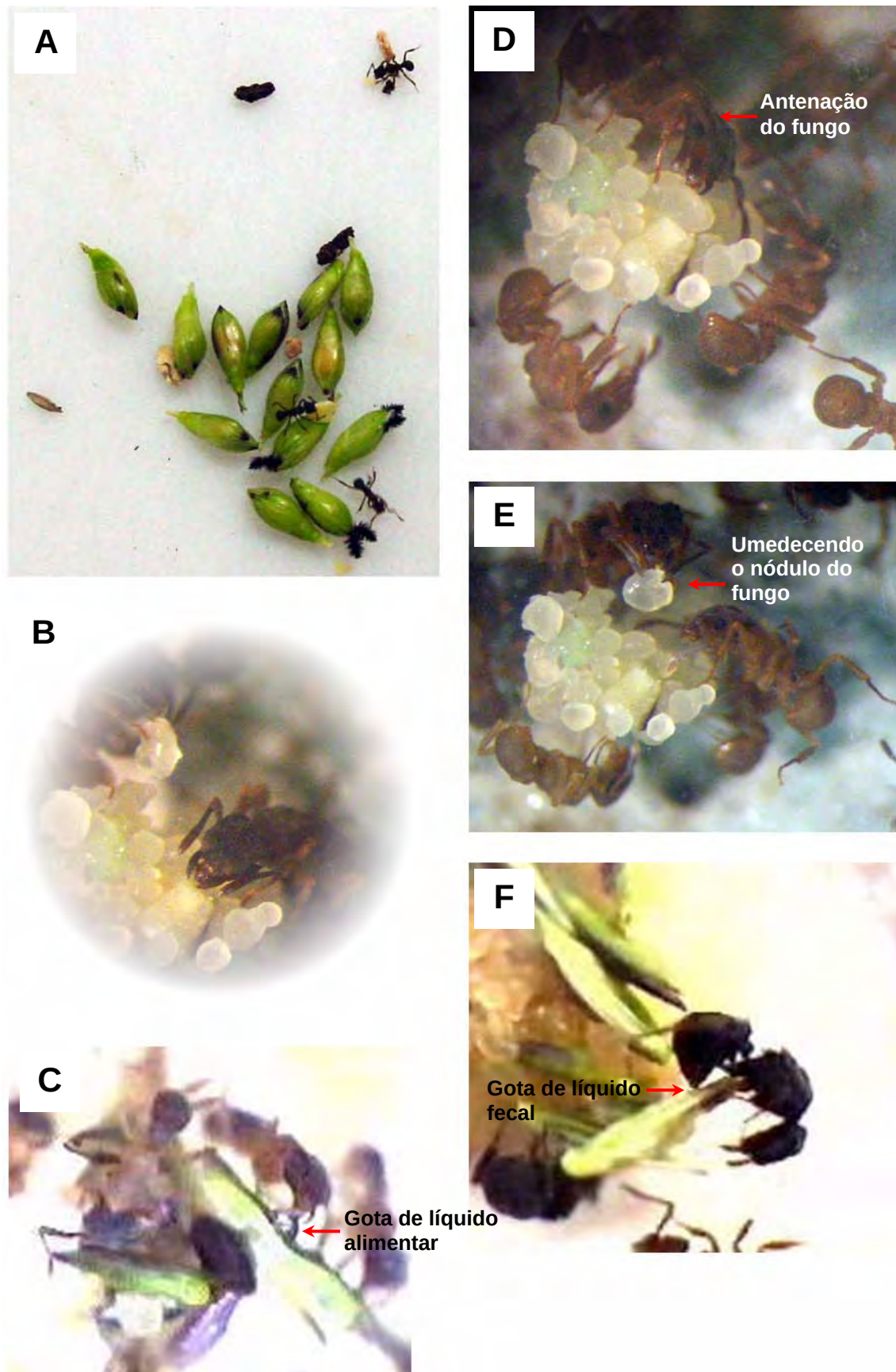


Figura 27. Comportamentos de incorporação do substrato no fungo simbiote das operárias de *Cyphomyrmex transversus*. **A:** forrageamento das sementes. **B:** ato de lamber a semente. **C:** adição de líquido alimentar. **D:** antenação da semente. **E:** umedecer o nódulo de fungo. **F:** adição de líquido fecal por uma gine.

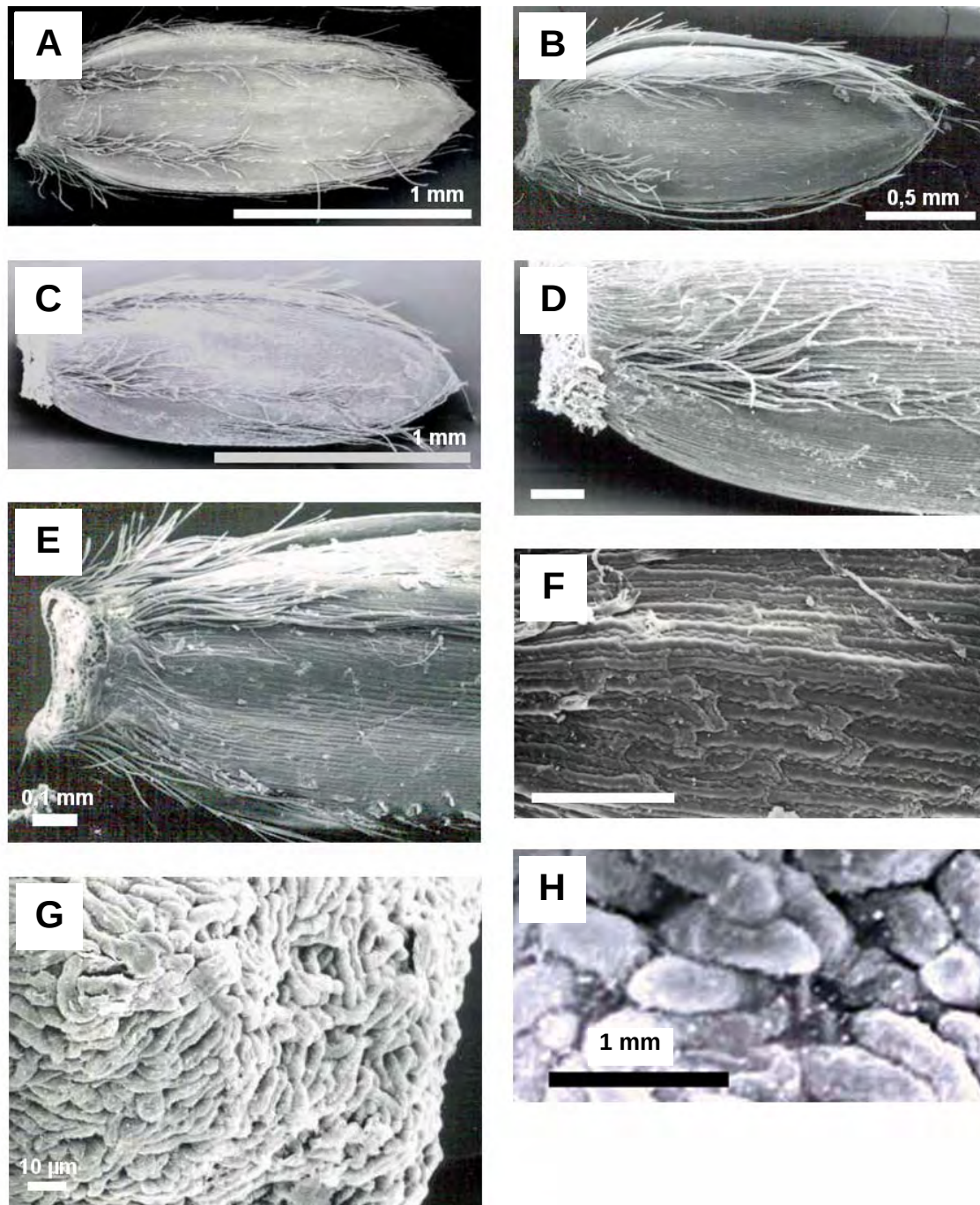


Figura 28. Sementes de *Chloris* sp. (Gramineae) incorporadas no fungo por *Cyphomyrmex transversus*. **A:** semente intacta (substrato não preparado). **B:** semente parcialmente incorporada. **C-D:** semente com 24h de incorporação. **E-F:** semente descartada. **G:** nódulo de fungo. **H:** detalhe das células do fungo leveduriforme.

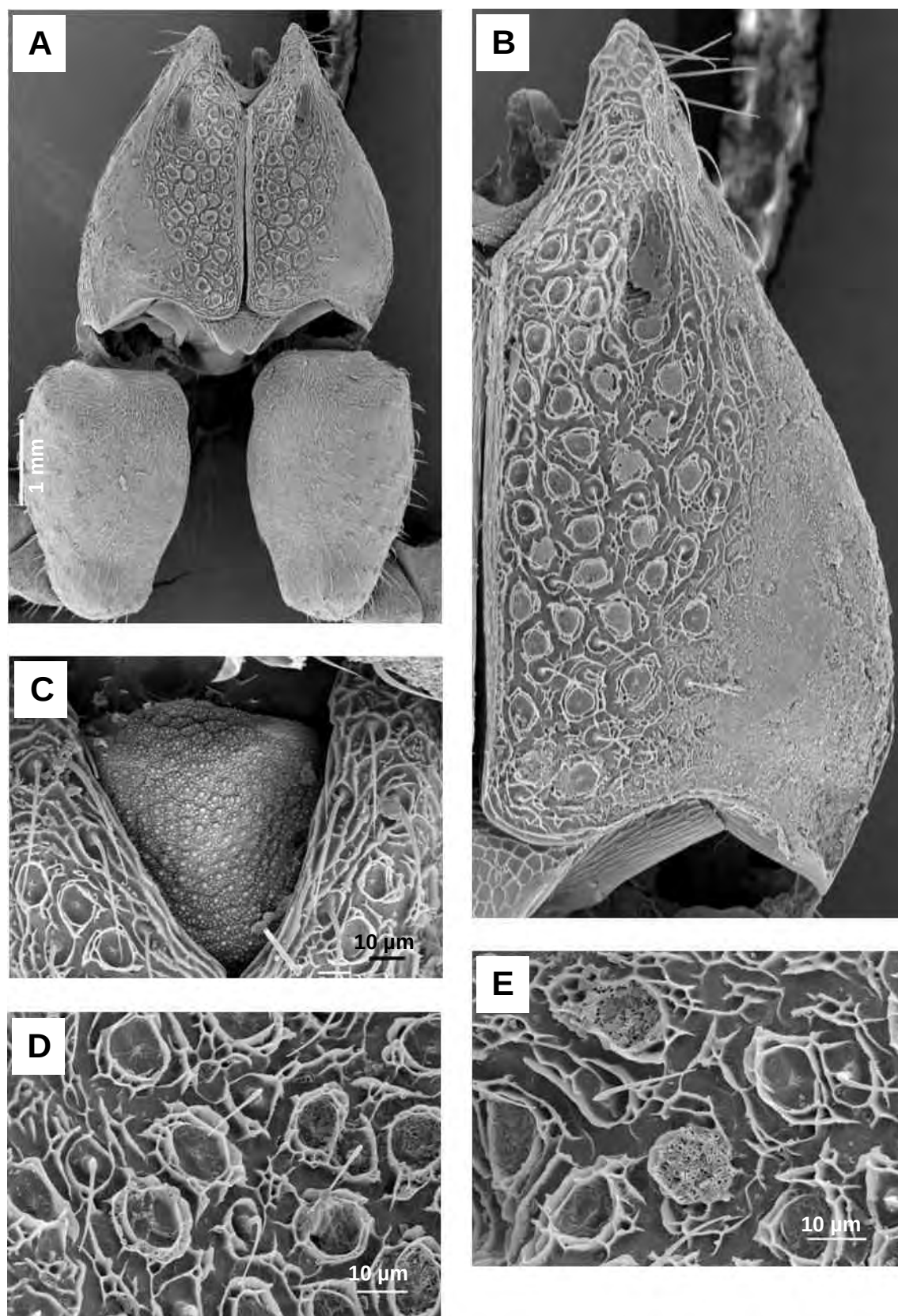


Figura 29. Pró-pleuras de operárias de *Cyphomyrmex transversus*. **A:** pró-pleura completa. **B:** pró-pleura esquerda ampliada. **C:** membrana inter-pleural, vista ventral. **D:** escultura do tegumento sem bactérias. **E:** escultura do tegumento com bactérias

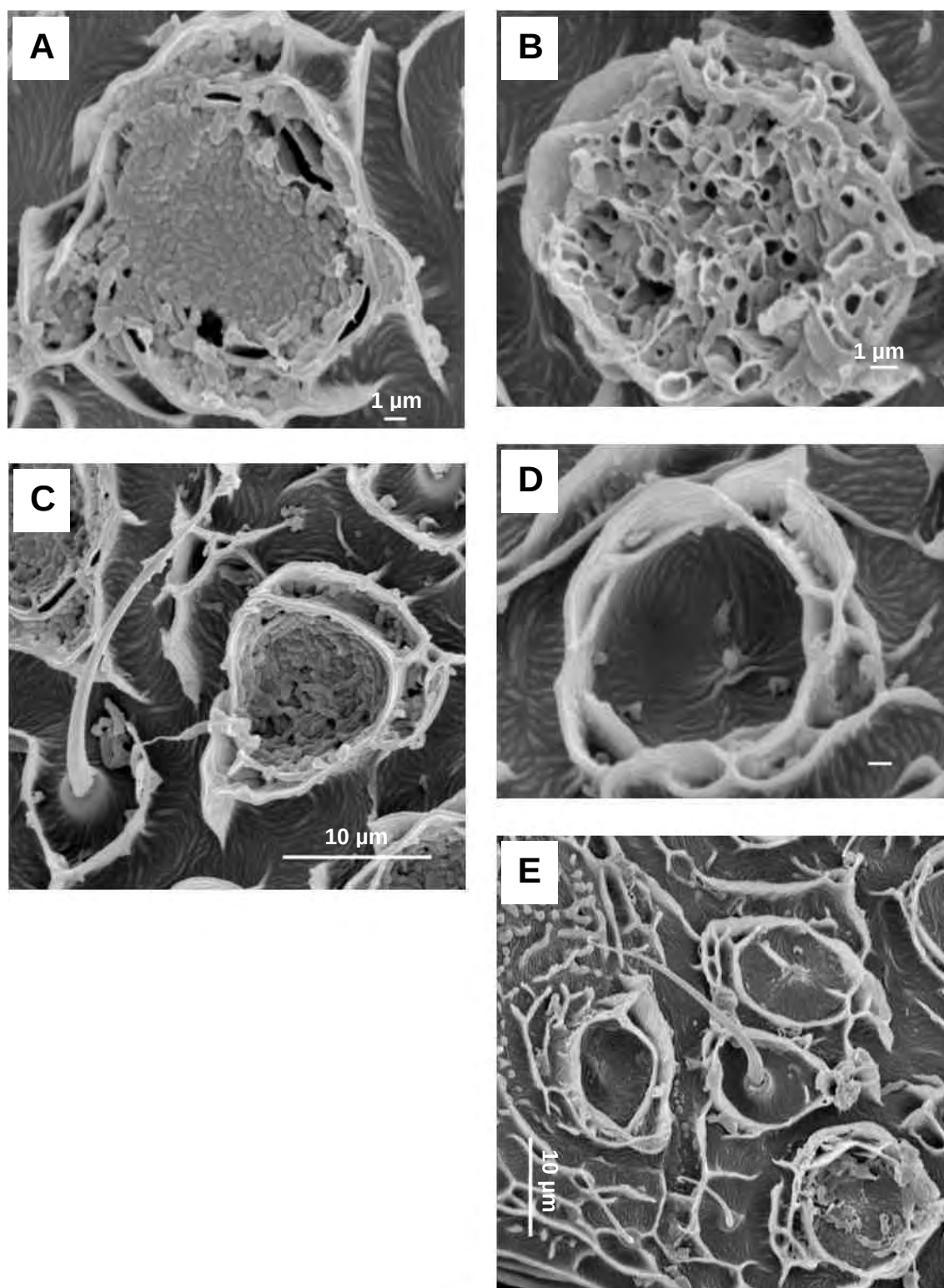


Figura 30. Pró-pleura de *Cyphomyrmex transversus* detalhando as cavidades em que se alojam as bactérias simbiotes. **A:** cavidade fechada por bactérias. **B e C:** cavidade com bactérias. **D:** cavidade vazia. **E:** cavidades rasas com uma seta.



2.4. Discussão

Dinâmica do forrageamento em condições naturais

Foram observadas diferenças marcantes na atividade de forrageamento entre *C. lectus* e *C. transversus*. As operárias de *C. lectus* apresentaram dois picos de atividade no forrageamento, paralisando a atividade entre os picos. É possível que a ausência de vegetação e de ventos no local em que foram realizadas as observações tenha tornado o ambiente totalmente desprotegido do sol, elevando assim a temperatura nas horas mais quentes do dia (entre 11:00h e 14:00h) e diminuindo no final da tarde. Conseqüentemente, apesar de não ter observado uma relação direta entre temperatura e atividade de forrageamento é de se esperar que *C. lectus* tenha utilizado o parâmetro temperatura como pista para iniciar, paralisar e finalizar seu ciclo diário de forrageamento.

Outra relação com a temperatura diz respeito à atividade de forrageamento e a distância percorrida pelas operárias de *C. lectus*. Foi verificado que, aparentemente, a atividade de forrageamento dessa espécie é maior somente quando a temperatura alcança 27°C. Por conseqüência, quando a temperatura alcança 30°C, a distância percorrida pelas operárias para encontrar o substrato é maior.

O aumento do número de forrageadoras de *C. lectus* (em temperaturas mais elevadas) originou uma distância individual de forrageamento maior, possivelmente para melhor explorar os recursos disponíveis, fazendo com que algumas das operárias necessitassem forragear mais longe para encontrar o substrato.

Por sua vez, *C. transversus* apresentou um só pico de forrageamento, diminuindo gradualmente a atividade no final da tarde. Nos dois casos, sugere-se que os diferentes habitats correlacionados com a temperatura do ar tenham alguma influência na atividade. Para *C. transversus*, a proximidade do mar em que brisas constantes amenizam a temperatura nas horas mais quentes do dia, pode contribuir para que não haja a paralisação do forrageamento, havendo apenas a sua diminuição no final da tarde. Conseqüentemente, essa queda pode ter contribuído também para o decréscimo da atividade de forrageamento. Numa espécie filogeneticamente próxima, *Cyphomyrmex morschei*, as suas operárias não são ativas no período mais quente do dia, com temperaturas acima de 40°C (LOPES, 2001). Essa diferença pode estar ligada ao fato de que as duas espécies de *Cyphomyrmex*



nidificam em microhabitat diferentes: dunas no caso de *C. morschi* e zona sombreada por vegetação rasa em coqueiral para *C. transversus*. Segundo Leal (1998), na estação chuvosa-quente algumas colônias de Attini basais também permaneceram ativas no início da manhã e diminuíram a atividade ao meio-dia, tornando a aumentá-la no meio da tarde.

Além da temperatura, vários outros fatores podem influenciar tanto positiva quanto negativamente o padrão ou a taxa de forrageamento das formigas, como por exemplo: a umidade relativa, a luminosidade, a precipitação, o vento, a pressão atmosférica (LOPES, 2001), as necessidades do fungo (LEWIS et al., 1974a e b), os estágios do ciclo da colônia, as interações bióticas com parasitas (FEENER e MOSS, 1990; BRAGANÇA et al., 1998), as interações com espécies agressivas e a sobreposição entre áreas de forrageamento (WIRTH et al., 1997). Os ritmos de atividade diferenciados decorrem então de uma adaptação de cada espécie às condições do meio onde vivem.

O presente estudo revelou a existência de um comportamento raro entre as Attini e observado apenas em *C. lectus*: o fechamento da entrada dos ninhos. Esse comportamento pode estar diretamente relacionado com a diminuição da temperatura durante o início da manhã e no final da tarde, com a proteção do ninho contra predadores ou devido à proximidade dos ninhos da espécie com outras Attini do local, evitando a invasão.

Para realizar a exploração trófica do meio ambiente, as operárias de *C. lectus* e de *C. transversus* forrageiam solitariamente formando provavelmente trilhas químicas. Segundo Mayhé-Nunes (1995) o forrageamento solitário pode trazer vantagens para a colônia, uma vez que as operárias são, ao mesmo tempo, exploradoras e coletoras. Os padrões de forrageamento mostraram que *C. lectus* é diurna. Para *C. transversus*, isso não pode ser afirmado, devido à falta de observações noturnas. Apesar disso, pôde-se notar que o forrageamento dessa espécie diminuiu consideravelmente no final do dia. Esse resultado discorda aos apurados por Leal (1998), que encontrou um padrão noturno de forrageamento para outras espécies de *Cyphomyrmex* estudadas.

Nas duas espécies em questão, o forrageamento foi bem sucedido, ou seja, mais de 50% das operárias que saíam para forragear chegavam ao ninho com alguma carga destinada a ser incorporada ao fungo. No entanto, não se pode



descartar a possibilidade de que as operárias forrageadoras que chegavam sem carga estivessem transportando líquidos. Como mostrado por Murakami e Higashi (1997), além das operárias incorporarem esses líquidos coletados no fungo simbionte, estes também podem ser utilizados como alimento à população do ninho.

Apesar desse estudo não quantificar os substratos utilizados, pôde-se constatar que as duas espécies utilizam tanto material de origem vegetal quanto de origem animal. Outras análises relacionadas com o uso de substratos pelas Attini basais mostraram que os substratos são similares para o gênero, porém o uso de recursos de origem vegetal é maior que os de origem animal (TORRES, 1984; WALLER, 1989; MAYHÉ-NUNES, 1995; LEAL, 1998 e LOPES, 2001). Portanto, torna-se evidente que as espécies de *Cyphomyrmex* estudadas são ecologicamente oportunistas, coletando vários tipos de substratos ao redor do seu ninho. Esse aspecto as torna muito importantes no funcionamento do ecossistema, de uma maneira que contribuem diretamente para o processo de decomposição da matéria orgânica e para a ciclagem de nutrientes (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990).

A escolha do substrato coletado no momento do forrageamento pode estar diretamente relacionada com a estação do ano ou com as condições em que se encontra o ambiente. Nesse caso, *C. lectus* utilizou flores de gramíneas, cascas de sementes e pedaços de exoesqueleto de insetos antes da queimada da área onde nidificava e, após a mesma, as operárias aproveitaram os substratos que se encontravam disponíveis, como cascas de sementes parcialmente queimadas e fezes de insetos e aves. De acordo com Lopes (2001), as colônias de *C. morschii* não exibiram mudanças sazonais dos itens forrageados, com exceção do outono e inverno, enquanto Leal (1998) mostrou que flores e frutos do cerrado são mais utilizados pelas espécies de Attini basais no período quente e chuvoso e que sementes e fezes são mais usadas no período frio e seco.

Preparação e incorporação do substrato

Através da comparação do diagrama de seqüência dos comportamentos de preparação e incorporação das sementes (Figs. 19 e 24) observou-se que dez deles foram semelhantes, à exceção de: depositar o substrato na câmara do ninho e abandoná-lo por um tempo (comportamentos não quantificados) e colocar tufos de fungo no substrato (CT) (comportamento quantificado), que foram encontrados



apenas em *C. lectus*. A eliminação do “líquido alimentar” no substrato (**ELA**), os comportamentos de ingerir o “líquido alimentar” (**IL**), umedecer e fazer a dispersão do fungo no substrato (**UD**) (comportamentos quantificados) foram encontrados apenas em *C. transversus*. As diferenças relacionadas com os comportamentos, com a sequência e com as frequências dos mesmos estão provavelmente ligados ao grupo de *Cyphomyrmex* implicado, à espécie de *Cyphomyrmex* em questão e à forma do fungo cultivado por cada espécie.

Um comportamento comum às duas espécies de *Cyphomyrmex* foi o ato de repassar a semente (**RE**) para outras operárias que se encontravam no interior do ninho. Esse ato nunca foi registrado para nenhuma espécie de Attini basal e pode estar ligado ao polietismo da colônia, baseado na idade dos indivíduos. Pode-se supor que as operárias mais velhas forrageiem fora do ninho, enquanto as operárias mais jovens permanecem dentro do ninho sendo frequentemente responsáveis pela incorporação do produto da coleta. Segundo Murakami e Higashi (1997), *M. ednaella* e *C. rimosus* desempenham diferentes atividades de acordo com a idade. As operárias mais velhas fazem o trabalho fora do ninho, coletando o substrato, as mais jovens cuidam do fungo e da cria, enquanto as operárias de idade intermediária permanecem no interior do ninho defendendo a colônia e realizando a trofalaxia.

A frequência do comportamento de lambar (**LA**) o substrato foi maior para *C. transversus* e também foi o mais utilizado na preparação do mesmo para as duas espécies. Esse comportamento é considerado o mais importante para as espécies de Attini derivadas, corroborando os estudos de Quinlan e Cherrett (1977) sobre *Acromyrmex octospinosus* (Reich); Diniz (2000) sobre *Atta sexdens* Forel e Diniz (2003) sobre *Atta laevigata* (Smith) e *Atta bisphaerica* (Forel), e Andrade et al. (2002) sobre *Atta sexdens rubropilosa*. Para Hölldobler e Wilson (1990), lambar o substrato é um comportamento primordial e imprescindível para a sobrevivência de toda a colônia. É realizado pelas operárias com o objetivo de eliminar impurezas, como bactérias, nematóides, fungos oportunistas e outros agentes patogênicos do fungo simbiote, através das enzimas contidas na saliva das formigas (QUINLAN e CHERRETT, 1977; ANDRADE et al., 2002). Toda essa quantidade de material removido da superfície do substrato é armazenada na cavidade infrabucal das formigas (QUINLAN e CHERRETT, 1977; DINIZ, 2000 e 2003).



O comportamento de prensar (**PR**) a semente nas bordas se constituiu num ato inédito para o gênero e foi mais freqüente para *C. lectus*. Ele também faz parte dos atos comportamentais observados para *Atta*, com o objetivo de remover a camada de cera da folha, o que facilita a inoculação das hifas de fungo (ANDRADE et al., 2002). Além disso, a prensagem pode permitir um maior contato interno da folha com o líquido fecal, aumentando a eficiência das suas enzimas e auxiliando na degradação do substrato (DINIZ, 2003). Conseqüentemente, supõe-se que o comportamento de prensar é utilizado pelas espécies de *Cyphomyrmex* com o mesmo objetivo sugerido para o gênero *Atta*.

A freqüência do comportamento de transporte (**TR**) da semente dentro do ninho apresentou diferenças significativas para as espécies (Tab. 8). Isso ocorreu possivelmente devido à forma do fungo e à sua maior quantidade no ninho de *C. lectus*. Por isso, as operárias escolhem o local ideal para o depósito do substrato, a fim de ocorrer um desenvolvimento eficiente do fungo.

O ato de antenar (**AN**) o substrato é comum para todas as espécies de formigas e outros insetos, uma vez que as antenas são os seus principais órgãos sensoriais. Nelas são encontrados numerosos receptores gustativos, olfativos e mecano-sensoriais que ajudam na identificação do alimento (FOWLER et al., 1991).

O comportamento de colocar tufos (**CT**) de fungo na semente foi característico de *C. lectus* e pode ser considerado como inédito para o gênero. A similaridade desse comportamento com *Myrmicrocrypta ednaella* (MURAKAMI e HIGASHI, 1997) sugere que ele seja encontrado em todas as Attini basais e em algumas derivadas. Estudos realizados nesse sentido com *Atta* (ANDRADE et al. 2002; DINIZ, 2002 e 2003) mostraram igualmente que, após a completa preparação do substrato pelas operárias, as folhas foram recortadas em pequenos fragmentos e, em seguida foram depositados tufos de fungo. A eliminação do “líquido alimentar” (**ELA**) foi observada primeiramente por Murakami e Higashi (1997) com *Cyphomyrmex rimosus*; no entanto, não foi constatada por eles a ingestão do mesmo. Considera-se, portanto, que a ingestão desse líquido (**IL**) foi descrita somente para *C. transversus*. Depositar esse líquido sobre o substrato pode ser prioritário apenas para as espécies de *Cyphomyrmex* do grupo *rimosus* que cultiva um fungo leveduriforme. Sugere-se que a porção líquida do fungo ingerida pelas formigas, seja posteriormente eliminada por elas através da boca. Segundo Bueno (2005), as



porções sólida e líquida dos alimentos ingeridos pelas formigas possuem dois caminhos distintos. A porção sólida pode ser retida por dobras cuticulares e espinhos presentes na cavidade infrabucal e na metade anterior da faringe, enquanto a porção líquida pode seguir pela faringe, passando pelo esôfago. Esse líquido é possivelmente rico em substâncias solúveis em água e em enzimas, com uma forte ação digestiva do substrato, complementando assim a ação do líquido fecal, como mostrado pelo mesmo autor. Como sugerido anteriormente, esse líquido pode ser proveniente da mastigação do próprio fungo leveduriforme e sendo assim, as formigas o ingerem novamente.

O comportamento de eliminar líquido fecal (**ELF**) no substrato apresentou diferenças significativas para as espécies (Tab. 8), sendo mais frequente em *C. transversus*. Isso ocorreu, possivelmente, porque a adição do líquido fecal em *C. lectus* foi realizada constantemente por essa espécie, porém no decorrer do desenvolvimento do fungo e não na incorporação do substrato. Esse comportamento também já foi retratado para as Attini derivadas (MARTIN et al., 1975; ANDRADE et al., 2002; DINIZ, 2002 e 2003) e apenas para duas espécies de Attini basais (MURAKAMI e HIGASHI, 1997). Esse líquido possui enzimas digestivas importantes, como as xilanases e as pectinases produzidas pelo próprio fungo, os quais são capazes de facilitar a degradação do substrato e enriquecer o crescimento do fungo (MARTIN et al., 1975; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; SILVA, 2000 e D'ETTORRE et al., 2002).

Umedecer e dispersar (**UD**) as massas de fungo foram registradas somente para *C. transversus* e ainda não foi descrito para o gênero. Uma vez conhecido que a água é indispensável para a germinação e o desenvolvimento dos fungos (JOLY e NICOT, 2002), torna-se evidente que o fungo se aproveite parcialmente da água contida na saliva das operárias, que lambem a massa fúngica. É também provável que o umedecimento dos nódulos de fungo facilite a sua fixação aos substratos e ao processo de degradação pelas enzimas contidas na saliva e no “líquido alimentar e fecal”. Esse resultado difere dos encontrados por Murakami e Higashi (1997). Segundo esses autores, *C. rimosus* transporta os nódulos de levedura para o substrato fixando-os nas gotas dos “líquidos alimentar e fecal”, sem que os mesmos passem primeiramente pelo umedecimento com a saliva das formigas.



O comportamento de autolimpeza (**AL**) foi observado nas duas espécies estudadas e provavelmente serve para evitar a contaminação do fungo durante o processo de preparação ou incorporação do substrato. Ele não está totalmente relacionado com a seqüência comportamental da preparação e incorporação do substrato, mas pode ser um ato complementar a esse comportamento.

O destino das sementes incorporadas para as duas espécies de *Cyphomyrmex* foi o mesmo, ou seja, elas são finalmente depositadas no lixo do ninho e a sua diferença se resume no tempo em que uma semente permanece incorporada ao fungo. O longo tempo de permanência da semente no fungo de *C. lectus* pode está ligado à necessidade que as hifas do fungo miceliforme têm, para conseguir capturar os nutrientes encontrados nas sementes e necessários para o seu desenvolvimento. Para *C. transversus* supõe-se que as células do fungo leveduriforme (Figs. 25 D-F e 28 G-H) capturem os nutrientes do substrato através do auxílio das enzimas dos líquidos fecal e alimentar, quando se observa o pouco tempo que a semente ficou incorporada. Sendo o fungo um organismo heterótrofo, ele se nutre dos alimentos dissolvidos por osmose, através da parede celular. Eles são capazes de explorar o substrato e utilizar principalmente os hidratos de carbono que são os mais facilmente assimilados (JOLY e NICOT, 2002).

A trofalaxia estomodeal foi verificada somente em *C. transversus*. Por ter sido um comportamento observado simplesmente ao acaso, não se pode afirmar que ele não exista em *C. lectus*. Esse comportamento se constituiu num canal de troca de alimento entre os membros da colônia e é a forma mais comum de trofalaxia nas formigas. Ele ocorre quando um indivíduo adulto regurgita o conteúdo do seu papo, que é ingerido por outro indivíduo adulto. Ele já foi observado em muitas espécies de formigas (MURAKAMI e HIGASHI, 1997; DIETEMANN et al., 2002), porém nunca foi detectado entre as Ponerinae (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990) e nem em *Atta sexdens rubropilosa* (ANDRADE et al., 2002 e SCHNEIDER, 2003).

A trofalaxia proctodeal representa também uma maneira rápida de troca de alimento pelos indivíduos da colônia e será discutido no capítulo 4 (cf. § 4.4).

Apesar da assimilação do substrato pelo fungo poder ser comparada a uma digestão progressiva, não foram observadas alterações morfológicas significativas nas sementes. Isso sugere que a incorporação da semente é bem simples quando comparada com o que ocorre com o gênero *Atta* (ANDRADE et al., 2002; DINIZ,



2002 e 2003). Provavelmente, a preparação e a incorporação de um substrato fresco no fungo pelos gêneros derivados necessitem de maiores cuidados, traduzindo na retirada da camada de cera epicuticular e na danificação da folha pela prensagem. Como resultado, as formigas obtêm um crescimento mais eficiente do fungo sobre o substrato. Nas Attini basais, os substratos utilizados provêm de material orgânico tanto morto quanto vivo, não sendo necessário grandes danos na semente para que o fungo possa extrair os nutrientes básicos para o seu desenvolvimento.

Além da aquisição desses comportamentos para tornar estável a manutenção do fungo, algumas Attini também utilizam bactérias do gênero *Pseudonocardia* (CURRIE, 2001; CAFARO e CURRIE, 2005) com a finalidade de proteger o seu fungo simbiote contra o inimigo natural, o fungo oportunista do gênero *Escovopsis*. Esse fungo parasita foi isolado das colônias de *Cyphomyrmex longiscapus* Weber, *Cyphomyrmex muelleri* Schultz e Solomon e *Cyphomyrmex costatus* Mann, sendo considerado como um hospedeiro específico do fungo simbiote dessas espécies (GERARDO et al., 2004).

As bactérias associadas e encontradas em *C. lectus* e *C. transversus* são aparentemente de morfologia distintas (Figs. 22A-C e 30A-B). Os dados relacionados com a região das pró-pleuras das formigas em que foram encontradas as bactérias corroboram os estudos apresentados por Currie et al. (1999, 2006). Para esses autores, dependendo do gênero de formiga, a adesão da bactéria ocorre em diferentes partes da cutícula. Assim, *Myrmicocrypta*, *Apterostigma* e *Mycocepurus* possuem a bactéria aderida à pró-pleura enquanto que *Cyphomyrmex*, *Trachymyrmex* e *Acromyrmex* possuem a bactéria nas placas latero-cervicais da pró-pleura.

Segundo Currie et al. (2006), o que ajuda a manter as bactérias aderidas à cutícula das formigas são os tubérculos e fendas presentes e as glândulas que produzem nutrientes e apóiam o crescimento das bactérias mutualísticas. Sugere-se, portanto, que a glândula responsável pela manutenção das bactérias esteja localizada no fundo das cúpulas e das cavidades observadas nas duas espécies de *Cyphomyrmex* estudadas e que estas utilizam a bactéria com a mesma finalidade: proteger a sua principal fonte alimentar.



De uma maneira geral, os comportamentos de preparação do substrato e de incorporação no fungo foram diferentes entre as duas espécies, assim como para os comportamentos descritos para as Attini derivadas. Os cuidados com o fungo simbionte adicionado à existência de uma bactéria protetora, podem representar passos importantes e esclarecedores sobre a origem e evolução do cultivo do fungo pelas Attini.

2.5. Referências bibliográficas

ANDRADE, A.P.; FORTI, L.C.; MOREIRA, A.A.; BOARETTO, M.A.C.; RAMOS, V.M.; MATOS, C.A.O. Behavior of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) workers during the preparation of the leaf substrate for symbiont fungus culture. **Sociobiology**, v. 40, p. 1-14, 2002.

BOARETTO, M.A.C.; FORTI, L.C.; BUENO, O.C.; FERNANDES, J.B. Seletividade de *Atta capiguara* Gonçalves e *Atta bisphaerica* Forel, (Hymenoptera: Formicidae) por iscas granuladas contendo extratos orgânicos de gramíneas forrageiras, em campo. **Naturalia**, v. 24: 179-181, 1999.

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

BUENO, O.C.B. Alimentação em formigas cortadeiras: subsídios para o controle. In: SIMPÓSIO DE MIRMECOLOGIA, 17., 2005, Campo Grande. **Anais do XVII, Simpósio de Mirmecologia**, Campo Grande: Universidade Estadual de Campo Grande, 2005. v. 1, p. 39-42.

CAFARO, M.J.; CURRIE, C.R. Phylogenetic analysis of mutualistic filamentous bacteria associated with fungus-growing ants. **Canadian Journal of Microbiology**, v. 51, p. 441-446, 2005.

CURRIE C.R.; SCOTT, J.A.; SUMMERBELL, R.C.; MALLOCH, D. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. **Nature**, v. 389, p. 701-704, 1999.

CURRIE C.R. A community of ants, fungi, and bacteria: a multilateral approach to studying symbiosis. **Annual Review of Microbiology**, v. 55, p. 357-380, 2001.

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



D'ETTORRE, P.; MORA, P.; DIBANGOU, V.; ROULAND, C.; ERRARD, C. The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of two species of fungus-growing ants. **Journal of Comparative Physiology B**, v. 172, p. 169-176, 2002.

DIETEMANN, V.; HÖLLDOBLER, B.; PEETERS, C. Caste specialization and differentiation in reproductive potential in the phylogenetically primitive ant *Myrmecia gulosa*. **Insectes Sociaux**, v. 49, p. 289–298, 2002.

DINIZ, E.A. **Comportamentos de preparação do substrato vegetal e cuidado com a rainha de *Atta sexdens***. 2000. 37 f. Trabalho de conclusão de curso (Graduação em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, 2000.

DINIZ, E.A. **Preparação do substrato vegetal para o cultivo do fungo simbiote em duas espécies de formigas cortadeiras: *Atta laevigata* (Smith, 1858) e *Atta bisphaerica* (Forel, 1908)**. 2003. 83 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, 2003.

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

FORTI, L.C.; SILVEIRA-NETO, S.; PEREIRA-DA-SILVA, V. Atividade forrageira de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae): fluxo e velocidade dos indivíduos na trilha, caracterização dos indivíduos na trilha, caracterização dos indivíduos forrageiros e duração de jornadas de coleta de vegetais. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 28, p. 275-284, 1984.

FOWLER, H.G.; FORTI, L.C.; BRANDÃO, C.R.F.; DELABIE, J.H.C.; VASCONCELOS, H.L. Ecologia nutricional das formigas. In: PANIZZU, A.R. e PARRA, J.R.P. (Org.) **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo: Manole, 1991. p. 131-223.

GARLING, L. Origin of ant-fungus mutualism: a new hypothesis. **Biotropica**, v. 11, p. 284-291, 1979.

GERARDO, N.M.; MUELLER, U.G.; PRICE, S.L.; CURRIE, C.R. Exploiting a mutualism: parasite specialization on cultivars within the fungus-growing ant symbiosis. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 271, p. 1791-1798, 2004.

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

JOLY, P.; NICOT, J. **Champignons**. Paris: Encyclopédie Universalis, 2002. v. 8, 2 DVD.



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

LEWIS, T.; POLLARD, G.V.; DIBLEY, G.C. Micro-environmental factors affecting diel patterns of foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). **Journal of Animal Ecology**, v. 43, p. 143-153, 1974 b.

LEAL, I.R. **Ecologia e história natural de formigas Attini em vegetação de cerrado**. 1998. 142 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1998.

LOPES, B. C. **Ecologia comparativa de *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863) e de *Cyphomyrmex morschi* Emery, 1887 (Formicidae: Myrmicinae: Attini) em dunas da Praia da Joaquina**. 2001. 191 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Zoologia, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, 2001.

MAYHÉ-NUNES, A. J. **Filogenia de los Attini (Hymenoptera: Formicidae), un aporte al conocimiento de las hormigas fungívoras**. 1995. 274 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biologia, Universidade Simon Bolívar, Caracas, Sartenejas, 1995.

MARTIN, M.M.; BOYD, N.D.; GIESELMANN, M.J.; SILVER, R.G. Activity of fecal fluid of a leaf-cutting ant toward cell wall polysaccharides. **Journal of Insect Physiology**, v. 21, p. 1887-1892, 1975.

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

MURAKAMI, T.; HIGASHI, S. Social organization in two primitive Attine ants, *Cyphomyrmex rimosus* and *Myrmicocrypta ednaella*, with reference to their fungus substrates and food sources. **Journal of Ethology**, v. 15, p. 17-25, 1997.

PRICE, S.L.; MURAKAMI, T.; MUELLER, U.G.; SCHULTZ, T.R.; CURRIE, C.R. Recent findings in fungus-growing ants: evolution, ecology, and behavior of a complex microbial symbiosis. In: KIKUCHI, T.; AZUMA, N.; HIGASHI, S. (Org.). **Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects**. Sapporo: Hokkaido University, 2003, p. 255-280.

QUINLAN, R.J.; CHERRETT, J.M. The role of substrate preparation in the symbiosis between the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and its food fungus. **Ecological Entomology**, v. 2, p. 161-170, 1977.

RAMOS, L.S.; BUENO, O.C.; DELABIE, J.H.C.; RAMOS, L.S.; LACAU, S. Dinâmica do forrageamento em condições naturais em *Cyphomyrmex transversus* Spinola, 1851 (Myrmicinae: Attini). In: SIMPÓSIO DE MIRMECOLOGIA, 16., 2003, Florianópolis. **Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia**, Florianópolis: Universidade Federal de Santa Catarina, 2003. v.1, p. 281-284.



SÁNCHEZ-PEÑA, S.R. New view on origin of Attini ant-fungus mutualism: exploitation of a preexisting insect-fungus symbiosis (Hymenoptera: Formicidae). **Entomological Society of America**, v. 98, n. 2, p.151-164, 2005.

SANTOS, J.F.L.; MOREIRA, A.A.; BOARETTO, M.A.C.; ANDRADE, A.P.P.; FORTI, L.C.; BUENO, O.C.; FERNANDES, J.B. Seletividade de *Atta bisphaerica* Forel, 1908 por extratos hexânicos de gramíneas, em laboratório. **Naturalia**, v. 24, p. 185-187, 1999.

SCHNEIDER, M.O. **Comportamento de cuidado da prole da saúva-limão *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera, Formicidae)**. 2003. 80 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, 2003.

SILVA, A. **Participação do fungo *Leucoagaricus gongylophorus* na pr de enzimas intestinais da formiga *Atta sexdens***. 2000. 104 f. Dissertação (Mestrado em Microbiologia Aplicada) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, 2000.

TORRES, J.A. Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. **Biotropica**, v. 16, p. 284-295, 1984.

VASCONCELOS, H.L. Variação espaço-temporal na atividade forrageira da saúva (*Atta laevigata*). **Acta Amazonica**, v. 32, p. 141-154, 2002.

VITÓRIO, A.C.; FORTI, L.C. Seletividade de gramíneas por *Atta capiguara* Gonçalves 1944 (Hymenoptera: Formicidae) em duas épocas do ano e com colônias de diferentes idades. **Naturalia**, v. 24, p. 197-199, 1999.

WALLER, D. Size-related foraging in the leaf-cutting ant *Atta texana* (Buckley) (Formicidae: Attini). **Functional Ecology**, v. 8, p. 461-468, 1989.

WEBER, N.A. Fungus-growing ants. **Science**, v. 153, p. 587-604, 1966.

WILSON, E.O. **The insect societies**. Cambridge: Belknap Press, 1971, p.548.

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



3. MORFOLOGIA DOS INSTARES LARVAIS

3.1. Introdução

O presente capítulo tem como objetivo estudar, pela primeira vez, a morfologia externa dos ovos e das larvas de *C. transversus* e *C. lectus*. O reconhecimento dos instares larvais e suas descrições representa freqüentemente uma etapa primordial para os estudos ecológicos dos insetos sociais, tal como no estudo do desenvolvimento da colônia por meio de análise da distribuição da idade (MASUKO, 1990). No presente estudo da bioecologia de *C. lectus* e *C. transversus*, o conhecimento das principais características do desenvolvimento pré-imaginal representa um pré-requisito para o estudo das interações comportamentais entre adultos e larvas estudadas no capítulo 4.

O número de ínstares larvais foi estabelecido para as duas espécies; no entanto, a identidade sexual das larvas não foi considerada. Os resultados constituem as primeiras informações disponíveis para o gênero *Cyphomyrmex*.

Os resultados relativos à *C. transversus* foram publicados na revista Zootaxa e estão aqui apresentados na forma do artigo no prelo.



3.2. *Cyphomyrmex transversus*

Artigo enviado para publicação na revista Zootaxa
dia 18 de dezembro de 2005.

Aceito para publicação dia 08 de maio de 2006.

(Artigo no prelo)

Description of the immature stages of *Cyphomyrmex transversus* Emery (Formicidae: Myrmicinae: Attini), and a note on their relationship with the symbiotic fungus.

LUCIMEIRE DE S. RAMOS LACAU^{1, 2}, ODAIR C. BUENO¹,
JACQUES H. C. DELABIE² & SÉBASTIEN LACAU²

¹ Centro de Estudos dos Insetos Sociais, IB-UNESP, av. 24-A, 1515, Bela Vista, Rio Claro, 13506900, São Paulo, Brazil; ramosls@cepec.gov.br; odaircb@rc.unesp.br

² UPA. Laboratório de Mirmecologia, convênio UESC/CEPLAC, km 26 rod. Ilhéus-Itabuna, 45600-000 Itabuna, Bahia, Brazil; delabie@cepec.gov.br; slacau@cepec.gov.br

Abstract

The immature stages (eggs and larvae) are described in the ant *Cyphomyrmex transversus* Emery for the first time. Morphometric data for the eggs and larvae were used to establish the number of larval instars and Dyar's rule was applied to determine the larval growth rate. We observed that workers of *C. transversus* have four instars, while gyne and male larvae have five. The morphology of the *C. transversus* larvae agrees perfectly with the Attini diagnosis. The average larval growth rate is 1.26 in this species. The morphology of each instar is described, and the major morphological transformations between instars are discussed. The results confirm that Dyar's rule is an efficient tool for studying the post-embryonic



development of ants. Some morphological characteristics of the symbiotic fungus that covers the eggs and bodies of the larvae and pupae are discussed.

Keywords. - Formicidae, Myrmicinae, Attini, *Cyphomyrmex transversus* Emery, egg, larvae, morphology, post-embryonic development, Dyar's rule, symbiotic fungus, Basidiomycota, Agaricaceae.

Introduction

The tribe Attini Smith, 1858 (Formicidae: Myrmicinae) includes 13 genera from which *Cyphomyrmex* Mayr, 1862 is the second most diversified, with 37 valid species (Bolton, 1995a; Brown, 2000; Fernández, 2003; see table 1). This genus is monophyletic (Hölldobler & Wilson, 1990; Mayhé-Nunes, 1995; Schultz & Meier, 1995), but its exact phylogenetic relationship inside the tribe remains unclear (Schultz & Meier, 1995). All the *Cyphomyrmex* species known are Neotropical, except one Nearctic (Kempf, 1966 and 1972; Bolton, 1995b).

Two informal species groups are recognized (Kempf, 1964 and 1966): the *strigatus* group is the smaller (Table 1) and accounts for 16 species spread throughout the southern part of South America (Kempf, 1964 and 1972). Schultz & Meier (1995) established that the *strigatus* group is paraphyletic in relation to the second species group of the genus (*rimosus* group); the *rimosus* group is monophyletic (Schultz & Meier, 1995) and includes 21 species that are geographically concentrated between Central America and the Northern part of South America (Snelling & Longino, 1992).

The colonies of *Cyphomyrmex* are generally small -- less than 300 workers comprise colonies of the *strigatus* group (Fowler *et al.*, 1986) -- but some species of the *rimosus* group have colonies with more than 4000 individuals (Price *et al.*, 2003). The nest may be found in several types of habitat, such as rotting wood on the forest floor, simple cavities formed between leaves in the litter, or underground (Snelling & Longino, 1992).

As in other Attini, the *Cyphomyrmex* species cultivate a typical Attini leucocoprineaceous, symbiotic fungus (Basidiomycota: Agaricaceae) inside their nest as the main food source for the colony (Hölldobler & Wilson, 1990; Mueller *et al.*,



2005). Several types of substrate are used as food for the fungus, such as seeds, insects or body parts of dead Arthropods. However, Murakami & Higashi (1997) showed that millipede frass is a preferred substrate, at least of *C. rimosus*, and that ants gather and store in their crops nectar, which they subsequently regurgitate onto the fungus garden. Yet, *Cyphomyrmex* is a genus of unique interest in the tribe Attini for two reasons. First, its phylogenetic position seems intermediate between genera morphologically more “basal” or “derived” (Kusnezov, 1949; Schultz & Meier, 1995; Schultz, 1998 and 2000; Villensen *et al.*, 2002). Second, it is a very peculiar Attini genus because two distinct forms of fungus are cultivated (Schultz *et al.*, 2002). All species in the *strigatus* group and a few ones of the *rimosus* group cultivate fungus with typical mycelial form (as in all other Attini), while all other species farm a unicellular yeast-like form of fungus (Wheeler, 1907; Kempf, 1964 and 1966; Weber, 1972; Schultz & Meier, 1995; Mueller *et al.*, 2001, Schultz *et al.*, 2002; Price *et al.*, 2003). In the tribe, *Apterostigma* is the sole other known genus farming more than one kind of fungus. These ants cultivate the typical leucocoprineaceous Attini fungus (*auriculatum* group) and two kinds of pterulaceous fungi (non-*auriculatum* species) (Price *et al.*, 2003; Schultz, pers. com.). These phylogenetic and ecological characteristics make the genus *Cyphomyrmex* a very interesting case-study for understanding the evolution of the behaviors involved in the ant's fungus-growing habits (Kusnezov, 1949; Schultz & Meier, 1995).

One aspect of the *Cyphomyrmex* biology that remains very poorly known is its post-embryonic development. Larval morphology has been partially described for only eight species: four in the *strigatus* group and four in the *rimosus* group (see Snelling & Longino, 1992; Bolton, 1995a; Schultz *et al.*, 2002 and Table 1). In addition to the absence of knowledge on larval morphology for the majority of the *Cyphomyrmex* species, the rare available descriptions are often too superficial, limited to only one instar, and lack any indication about the exact instars considered in the studies (see Wheeler, 1949; Wheeler & Wheeler, 1974 and 1976). Moreover, the exact number of larval instars has yet to be established for any species of the genus.

The present study considers, for the first time, the complete post-embryonic development of a *Cyphomyrmex* species. We attempt to establish the number of larval stages and to describe their external morphology, as such contributing to the



taxonomic definition of the genus. Some morphological aspects of the layers of symbiotic fungus that recover the body surface of the brood are also presented.

Materials and methods

Biological material. Immatures of *Cyphomyrmex transversus* Emery, 1894 (*rimosus* group) were collected in six colonies found at Ponta da Tulha (14°35'S-39°02'W), in the municipality of Ilhéus, state of Bahia, Brazil. Three colonies were collected in April-May 2003, and the others in January 2004. The locality is on the coast, and the resident vegetation is known as “restinga”, the typical ecosystem of seashore of the Brazilian Atlantic Forest biome. The area is subject to human activity and planted with spaced coconut trees (*Cocos nucifera* L.). Locally, the *C. transversus* colonies are very abundant, nesting mainly under and/or inside dry coconuts fallen on the floor (Ramos *et al.*, 2003). After collection, the colonies were reared in artificial nests at the Center of Social Insect Studies (UNESP, Rio Claro, Brazil). Seeds of Poaceae and excrement of insects were supplied as substrate for fungus-cultivation.

Morphological study. Larvae were periodically taken from the reared colonies and then measured for the maximum width of their cephalic capsule, in order to be separated per instar. For their study in light microscopy, the larvae of each instar were fixed in 92% ethanol, their external layer of fungus removed with a pin, and then cleared in a hot solution of lactic acid (80°C, 12 h). The larvae were then stained with an alcoholic solution of “black chlorazol” (Carayon, 1969). Their morphology was studied under a ZEISS JENA microscope (100x to 400x) and the microphotographs were made using a SONY MVC-CD 330 numeric camera affixed to it. The scanning electron microphotographs were made with a SUPER ROLEX camera coupled to a PHILLIPS SEM-505 microscope at the Institute of Biosciences, Department of Biology of the UNESP (Rio Claro, Brazil). In preparation for microphotography, larvae of different instars were fixed in a modified “Karnovsky solution” (glutaraldehyde 2.5%, formaldehyde 2.5% in buffer solution, cacodylic acid + sodium 0.05 M, pH 7.2) and then washed with a cacodylic buffer solution (0.1M) in order to remove the excess of lipids of the cuticle. The larvae were then gradually dehydrated in ethanol at 50%, 70%, 90%, 95% and 100%, critical point-dried (Balzers CPD-030) and then metallized with gold in a Sputtering SCD-050 (Balzers).



Morphometric study. 63 eggs and 277 larvae were fixed in Dietrich solution [96% Ethanol (30ml), formaldehyde (10 ml), acid acetic (2 ml) and distilled water (60 ml)] for 48 hours and were then placed in 70% ethanol. Measurements of specimens were made at 64x using the ocular micrometer of a *ZEISS Stemi SV 11* stereomicroscope. They were recorded to the nearest 0.001 mm but rounded off to the second decimal. The maximum width in frontal view of the larval cephalic capsule was measured. This was accomplished by placing each larva inside a Petri plate, with its caudal part buried in a sand layer in order to permit its optimal orientation under the stereomicroscope. Because of the difficulty manipulating the minute first-instar larvae hidden inside the eggs piles and fungal masses, we considered that a mature embryo (well visible through the egg chorion) is biometrically equivalent to a newly hatched larva (first instar). To substantiate this, beyond the direct measure of 277 larvae, 19 mature embryos were also measured inside eggs for the maximum width of their cephalic capsule. The maximum length and the maximum width of 63 eggs were also measured. Aiming to test the applicability of Dyar's rule (Parra & Haddad, 1989), the number of larval instars was established graphically, considering the frequency distribution of the biometric data. Facilitated by the great size of the sample ($n = 296$), the minimum and maximum values of each instar, as well as its mode (major size frequency observed for each instar), were graphically projected and later estimated after the separation between the curves relative to each instar. The growth rates between two successive instars were calculated considering the modes, as well as the average growth rate for the species. For the direct application of Dyar's rule, the mode corresponding to each instar was recalculated (theoretical mode). Finally, this method was tested using a simple regression coefficient based on a linear correlation between the two series of data (observed mode/theoretical mode).

Ethological observations. The brood care by the workers (inclusive the fixation of yeast tuffs on the larvae body) was filmed in five colonies of *C. transversus*, during 20 hours, using a VPC 1100 micro-camera coupled with the stereomicroscope.

Terminology and nomenclature. For the larval morphology, we followed the terminology defined by Wheeler & Wheeler (1976) and Schultz & Meier (1995). Generally, three edges are recognized in the mandibular shape of ant larvae: basal, apical (masticatory) and external margins. In this study, we define the "articulatory



margin” as being the edge where the basal portion of mandible is articulated with the cephalic capsule (very distinct in light microscopy). Systematic nomenclature refers to Bolton (1995a).

Results

Morphometry and number of larval instars. A total of 359 immature specimens of *C. transversus* were measured (63 eggs, 19 mature embryos and 277 larvae of diverse instars). The average width of eggs is $19.49 \pm 13.2 \mu\text{m}$ (16.18 and $22.06 \mu\text{m}$). The average length of eggs is $25.82 \pm 17.9 \mu\text{m}$ (20.59 and $27.94 \mu\text{m}$). A simple regression coefficient based on a linear correlation showed that there is no correlation between the maximal width and the maximal length of the eggs of *C. transversus* ($r = 0.345$).

Considering the frequency distribution of the maximal width of the cephalic capsule (embryos and larvae), we were able to identify graphically five larval stages (Plate 1). Using Dyar’s rule, we calculated that the average growth rate is 1.26 in this species. The range variation of the head capsule width estimated for each stage, as well as its observed and theoretical modes, are presented in **Table 2**. Thus, it was calculated that the growth of *C. transversus* larvae follows the subsequent equation:

$$\text{HW}_{(\mu\text{m})} = 1.26 * \text{HW}^{(i-1)} \quad (\text{Eqn 1})$$

where HW is the Head Width (μm) of the larva (modal value) and i = larval instar.

Taxonomic description

SUBFAMILY MYRMICINAE

TRIBE ATTINI

Cyphomyrmex transversus Emery

(Plates 1-7)

Reproductive egg (E; figs 1A-G). Typical shape of myrmicine eggs, the body in lateral view very short (maximal length $27 \mu\text{m}$ ($n=63$)) and slightly oval (about 1.3 times longer than wide), with the transversal section nearly circular. Anterior pole (**paE**) slightly more convex than the posterior pole (**ppE**), with the micropyle (**miE**) well distinct and forming a discrete rise in lateral view; surface of chorion smooth; color white-milky.



First larval stage (Plate 2A). Body in lateral view very short and robust, circa 1.5 times longer than height; head (**CA**) very close to the more anterior point of the body; occiput succeeded by a small tegumentary fold (**dtC**) formed by the anterior margin of the prothoracic segment (**spG**); maximal distance between occiput and anus (**aG**) less than 1.5 times the maximal body length; ventral surface (**svG**) very short, nearly flat and without any protuberance; body with a long and very convex dorsal profile; caudal part of the body in lateral view forming a clear protuberance; body segmentation poorly visible in lateral view (except the presence of the spiracles), the intersegmental limits only distinct at the dorsal and ventral surfaces; the six last abdominal segments with a dorsal intersegmental fold in lateral view; height of body biggest in the medium region, slightly and equally diminishing in the direction of each extremity; thoracic (except the prothorax) and abdominal segments, each one with a lateral pair of small circular spiracles (**eG**), positioned at its the anterior half; succession of the whole spiracles in lateral view drawing a “J”, their diameters decreasing posteriorly; mesothoracic spiracle (**emG**) with diameter more than twice bigger than the one of the metathoracic spiracle. Body in dorsal view, without constriction between the thorax and the abdomen, the two parts with a similar width; maximal diameter of the body observed at the first abdominal segment.

Head positioned antero-ventrally to the body axis and of big volume proportionally to the rest of the body; cephalic capsule (**ccC**) in lateral view short and well rounded, its dorsum well convex; head shape in frontal view “subelliptic” (*sensu* Wheeler & Wheeler, 1976: 30), wider than long; occipital margin (**moC**) subrectilinear ; frons large (**fc**) and genal lobes (**lgC**) absent; antennae (**anC**) small, positioned dorso-laterally at the mid-length of the cephalic capsule, and forming some discoidal depressions (**lddC**) bearing three sensillae (**slG**); tentorial orifices present and well distinct; clypeus (**clC**) with the posterior and lateral margins indistinct, and its anterior margin slightly convex; two supraclypeal setae present, with basiconic appearance and positioned symmetrically at the mid-length of the sclerite; mouthparts small and poorly sclerotised; mandibles (**MA**) short and robust, not crossed when closed; shape typically “attoid” (*sensu* Wheeler, 1949: 669): subtriangular and subconical, at the same time that they are slightly falciform (apical part strongly curved medially); apex more sclerotised than the basal part; gnathobasis absent; articulatory margin large (**maM**); external margin (**meM**) very convex in dorsal view, an angle obtuse and well



rounded at one fourth of its basis; apical margin (**mpM**) long and concave, the denticulation as follows: a fine and acute apical tooth (**daM**) followed by 2-3 short denticles (**dm**), poorly distinct and more or less acute, similar in shape to the spines that recover the whole surface of the mandibles (**esM**); basal margin (**mbM**) short and slightly convex, forming an obtuse and rounded angle at its contact with the apical margin; labrum (**lbC**) trapezoidal, narrow and thick, its anterior part declivous and the anterior margin well convex; eight papiliform sensillae on the labrum, distributed as follows: one basal pair positioned medially and 3 lateral ones aligned at the distal margin; maxilla (**mxC**) moderately developed, relatively long and thick, its basal part fused with the head; maxillar articulation (**amC**) visible between the palp and the galea; maxillar palp (**pmC**) well developed, strongly dislocated ventro-laterally and distant from the galea (**gC**), and with accessory sensillae (**saC**); galea reduced, forming a simple plate bearing two sensillae (**slG**) of coelonic appearance; apical part free and with discrete spines (**egC**), very short and sparse; two maxillar setae (**smC**) present between the palp and the galea; labium (**lC**) short but well developed, nearly entirely partially recovered in frontal view; no sericteries; labial palps (**plC**) very reduced, only formed by three setae positioned closed together ventro-laterally.

Thorax (**TG**). Segments long, forming together about one third of the whole body surface; prothorax with a very poorly distinct lobe in medio-ventral position, and without papiliform micro-spines (**mpG**) on its ventral part; ventro-median protuberance of mesothorax (**pmvG**) absent; diameter of mesothoracic spiracle (**emG2**) circa 14,2 μm ($n = 1$).

Abdomen (**AG**). No ventro-median protuberance (**pavG**); anus (**aG**) positioned ventrally and distant from the more posterior point of the body; anal orifice (**oaG**) forming a transversal slit, with a dorsal fold, prominent and rounded at the ventral face of tenth abdominal segment in lateral view.

Pilosity according the diagnosis of Wheeler & Wheeler (1976: 26) for Attini larvae: body nearly glabrous, with sparse setae and concentrated at the anterior part of head, as well as in the ventral surface of thorax and of the first and last abdominal segments. Setae simple, relatively fine, slightly curved and gradually pointed apically; setae biggest on the head, of variable size on thorax and shortest near the anus; cephalic capsule with four pairs of sub-antennal setae (**ssbC**), transversally aligned



at midlength between the anterior margin of clypeus and the level of antennal insertion; no supra-antennal setae; ventral faces of thoracic segments and of the three first abdominal segments, each one with two pairs of setae, the whole setae drawn two external and two internal longitudinal lines of setae delimiting a narrow glabrous territory, positioned postero-ventrally to the head; ventral surface of ninth abdominal segment with a pair of long setae; ventral surface of tenth abdominal segment with a lateral pair of long setae and an internal pair of short ones.

Sculpture. Body smooth, but covered by very numerous microspines that form concentric lines all over the body surface; microspines more dense at the ventral parts of the thorax and of the first and last abdominal segments; head smooth, except the mouthparts: mandible very sculptured, the external face entirely covered by short and acute denticles (**dm**), well defined and individualized; labrum entirely covered by acute microspines, isolated or aligned; maxilla with microspines isolated and aligned; labium bearing microspines transversally aligned at its postero-dorsal surface.

Color. Head and body naturally white-opaque; apex of mandible slightly yellowish.

Second larval stage (Plates 2B-C). Morphology similar to the first larval stages, with the exception of the following characteristics: body slightly bigger and less compressed; last abdominal segments in lateral view with the dorsal intersegmental fold more discrete; mouthparts a few more sclerotised.

Third larval stage (Plates 2D and 2F). Morphology similar to the second larval stages, with the exception of the following characteristics: body in lateral view short and robust, slightly more long; dorsal intersegmental fold of the last abdominal segments poorly distinct in lateral view; head in lateral view distant from the more anterior point of the body and positioned a few more ventrally to the body; body in lateral view with the ventral face slightly more concave. Cephalic capsule in lateral view longer and with the dorsum less convex; cephalic capsule in frontal view wider than long, with a “subelliptic” to “sub-trapezoidal” shape (*sensu* Wheeler & Wheeler, 1976: 30); genal lobes present but poorly developed and slightly rounded; tentorial orifices not observed; mandibles more sclerotised and with the external margin forming a continue convexity in dorsal view; labrum with distal margin well convex. Prothorax without lobe.



Fourth larval stage. Morphology similar to the third larval stages, with the exception of the following characteristics: body in lateral view moderately short and robust but bigger, with a typical “attoid” shape (*sensu* Wheeler & Wheeler, 1986: 686); head in lateral view more distant to the more anterior point of the body; body in lateral view with its ventral face strongly more long; first abdominal segment in lateral view forming a well distinct protuberance; caudal part in lateral view with no distinct protuberance; last abdominal segments in lateral view, without any dorsal intersegmental fold. Head with a volume proportionally smaller to the rest of the body; cephalic capsule slightly more long and with its dorsum less convex; cephalic capsule in frontal view with a clear “subtrapezoidal” shape (*sensu* Wheeler & Wheeler, 1976: 30), wider than long; genal lobes well developed; antennae small and tentorial orifices well visible; mandibles more robust. Thorax in lateral view long, its length slightly shorter than the half of the body length. Abdomen in lateral view with a ventro-median protuberance well developed (**pavG**), slightly inclined posterior. Mandibles strongly more sculptured and labrum with numerous acute microspines, multidenticulated and aligned transversally.

Fifth larval stage (Plates 2E, 3A-B, 4A-E, 5A-E and 6A-F). Morphology similar to the fourth larval stage, with the exception of the following characteristics: body in lateral view longer and more robust, with a “bean” shape, about two times longer than height; head in lateral view more distant to the more anterior point of the body; maximal distance between occiput and anus two times shorter than the maximal body length following its longitudinal axis. Head with a volume strongly smaller proportionally to the rest of the body. Mesothoracic spiracle with diameter ($n=1$) circa 15,8 μm . Abdomen with ventro-median protuberance (**pavG**) moderately developed.

Observation on the morphology of the symbiotic fungus and its importance for the post-embryonic development of *C. transversus*

The morphological study of the *C. transversus* eggs and larvae showed that their integument is characteristically recovered by a layer of mycelium (**cfL**). This layer is formed by numerous discoid tufts (**tfL**) composed by two cellular types: some yeast-like cells and mycelial cells. The first could be some chlamidospore-like cells (resistance form) or conidiospore-like cells (reproductive form) (José Luis Bezerra, pers. com.). A detailed observation of the tufts reveals their radial shape resulting of



the formation of numerous elongated hyphens (Plates 7A-C). These tuffs are spaced by a few micrometers and interconnected by the mycelium (**fiL**), forming together a compact network which covers the brood specimens' body.

In adult colonies, we observed that an egg laid by a queen is systematically taken by a worker with its mandibles, in order to be immediately added to a cluster of eggs. We observed too, that the workers always assist the larvae during their ecdysis. In the both cases, eggs or larvae are intensively licked by the workers, behavior that anticipates the yeast development on their integument. Using mouthparts, antennae and front legs, the workers take a white yeast-package cultivated in the nest (**pIL**) and scrape it, before depositing a yeast tuff on the integument of the immature specimen. After some hours, the numerous yeast tuffs deposited on the integument grow and interconnect themselves with the formation of numerous mycelium. This process permits the formation of a new fungus layer on the surface of a newly laid eggs or an ecdysed larva. We observed that the old larval exuviae and its fungus layer are systematically eaten by the adults of the colony. We noted that a fungus tuff deposited on brood has a white colour, whereas a tuff deposited on substrate has a light yellow colour.

Discussion

The morphometric study of the *C. transversus* reproductive eggs did not allow us to discriminate egg populations that would indicate the occurrence of a sexually determined size polymorphism. This result agrees with the observations of Masuko (1990) on *Amblyopone silvestrii* (Amblyoponinae). Moreover, it was confirmed that egg shape is constant in this species, its length being always slightly greater than its width.

Results of the morphometric study of the larvae of *C. transversus* show that the frequency distribution of the maximum width of the head capsule of the larvae follows a multimodal curve (Plate 1). According to Parra & Haddad (1989), each peak corresponds to one larval instar. For that reason, the multimodal curve was decomposed in five distinct unimodal curves, characterizing the occurrence of five larval instars during the post-embryonic development of *C. transversus*. Dyar's rule predicts that the head capsule, as well as the other parts of an insect body, grows geometrically following a constant index that is characteristic of each species and



varies between 1.2 to 1.4 (Parra & Haddad, 1989). Consequently, the value determined for *C. transversus* (1.26) agrees perfectly with Dyar's rule. Furthermore, the values of the theoretical modes that were determined for each instar, very similar to the observed ones, confirm that Dyar's rule applies in this study. For each instar, the comparison between the two modes: observed vs theoretical, in addition to the growth rate determined from Dyar's rule, although partially auto-correlated, show that both series can be considered similar ($r^2 = 0.995$).

The number of larval stages has already been determined in several ant genera, as for example in: *Pheidole* (Wheeler & Wheeler, 1953), *Pseudomyrmex* (Wheeler & Wheeler, 1956), *Solenopsis* (O'neal & Markin, 1975), *Acromyrmex* (Torre-Grossa *et al.*, 1982), *Amblyopone* (Masuko, 1990), *Monomorium* (Álvares *et al.*, 1993), *Forelius* (Cuezzo, 1996), *Ectatomma* (Antoniali-Junior & Giannotti, 2000) and *Pachycondyla* (Zara & Caetano, 2001). With five stages defined to *C. transversus*, this result corroborates what is already known about the other ant species, where they vary between three to six (Hölldobler & Wilson, 1990; Masuko, 1990). *Cyphomyrmex transversus* is the first species of the genus to be studied with this focus and is the second in the Attini tribe, since Torre-Grossa *et al.* (1982) have found five stages in the post-embryonic development of *Acromyrmex octospinosus* (Reich). Torre-Grossa *et al.*, (1982) have shown that, in *A. octospinosus*, the fifth stage is exclusive of the reproductive sub-castes (males and gynes). For that reason, since the both species are close from the phylogenetic point of view and because ant reproducers have in general one supplementary stage to the workers during their larval development (Torre-Grossa *et al.*, 1982), it is here inferred that the fifth larval stage observed in *C. transversus* corresponds exclusively to larvae of future alate reproducers, males and gynes.

The morphology of the last instars of *C. transversus* agrees with the diagnosis of the Attini larvae of Wheeler (1949) and Wheeler & Wheeler (1976): they are "apodous", "eucephalic"¹ and of the "Attoid" type. The main characteristics of *C. transversus* larvae that agree with the Attini diagnosis are: short, robust and thick body, bean-shaped, weakly enlarged in the middle and with its smooth surface; anterior and posterior extremities rounded; indistinctly segmented; ten small

¹ The term "apod" (here emended "apodous") used by Wheeler (1949) and Wheeler & Wheeler (1976) in the diagnosis of the Attini larvae is not a useful distinction, because *all* ant larvae are apodous. For the same reasons, "eucephal" (here emended "eucephalic") represents a simplesiomorphic character for ants as all Hymenoptera larvae possess a true head.



spiracles organized in “J”; head sub-trapezoidal, with the genal lobes well developed and ventral, considerably distant from the apex of the body; mouthparts discrete, with the mandibles short and covered by microdenticles; anus ventral; pilosity very weak, formed by simples setae, all situated on the head, on the ventral face of the thorax and on the anterior and posterior parts of the abdomen.

The morphology of the ventral region of a larva body is related to its feeding behavior. In ants, the larvae that do not have this specialized region are fed by liquids regurgitated by workers and their head do not attempt the ventral region of the body. On the contrary, when the larva is feed by solids, such as insect fragments or fungus, this region is probably ornamented by hair arrangements and setae, small spines, tubercles, protuberance, trophothylax and praesaepium (Petrulia & Vinson, 1979).

The comparison between the larval stages showed a great transformation from the first to the fifth stage (compare the Plates **2A** and **3A**). In fact, few differences can be observed between the first three stages. The larvae of the first and second stages are almost identical, differing only in their size and volume. At the third stage, the main transformations are: the head position that begins to have a clear ventral position, and the disappearing of the intersegmental folds on the last abdominal segments. The third stage is intermediate between the first and the last two stages for the head capsule format, between elliptical and sub-trapezoidal, and by the genal lobes, well-drawn but clearly littler that in the following stages. The main morphological transformation remains in the body form that, in the fourth stage, becomes truly Attoid, bean-shaped, while the head assumes a position well distanced from the apex body point, in lateral view. Furthermore, a well marked protuberance in the abdominal anterior region is differentiated (first abdominal segment in lateral view). The fifth stage is almost identical to the fourth, but significantly larger.

As observed by O’neal & Markin (1975) in *Solenopsis invicta* Buren, the main differences between the *C. transversus* stages are relative to the body form and the head capsule. The mouth pieces do not vary significantly from a stage to another, contrary to what O’neal & Markin (1975) observed in *S. invicta*.

The morphological study showed that the maxillary palps of *C. transversus* are different to those studied by Schultz & Meier (1995) in the genus *Cyphomyrmex*.



They noted the absence of sensilla accessory to the palp in the species they studied, while our own observations showed the occurrence of such sensilla in the whole larvae stages of *C. transversus*. For that reason, this character has to be considered as polymorph in this genus.

The published observations about the fungus layer that adheres to the larvae cuticle in Attini referred to a single structural pattern, which is common on eggs, larvae and pupae. This fungus layer is found in all the genera of the Attini tribe (Weber, 1956 and 1972; Schultz & Meier, 1995; Adams *et al.* 2000), except in *Atta*. The fungus grown by the yeast-cultivating *Cyphomyrmex* is a typical Attini leucocoprineaceous fungus except that it is capable of growing in two forms: typical mycelial form (as in all other Attinis) and a unicellular "yeast" form (Price *et al.*, 2003). When it is growing on the larval or pupal integuments or on the eggs, it is growing as a mycelium. Several hypotheses have been proposed to explain the development of the fungus on the body surface of juveniles. This characteristic should be a direct consequence of the behavior of the workers that use to lick the surface of the larvae body during the moult, and the saliva should facilitate the fungus growth (Weber, 1956). We observed yet that the workers, in addition to licking the larvae, take away yeast fragments from the garden that they actively fix on the larvae body soon after the moult. It is also possible that the saliva possesses chemical compounds that favor the fungus development. Another alternative is that the fungus cover is beneficial to the larvae, and protects them against pathogens, parasites or parasitoids through a physical or chemical barrier (Weber, 1972; Swartz, 1998; Schultz & Meier, 1995). Lapolla *et al.* (2002) discussed the hypothesis that the fungal coat may protect brood of Attini ants during army-ant raids. The last hypothesis is that the fungus layer on the larvae would be related with the moult process, with the aim to facilitate it: as other *Cyphomyrmex*, the ant uses dead insect carcasses to cultivate its symbiotic fungus, and possibly, the fungus layer on the larva cuticle should promote a superficial degradation of the old integument and facilitate directly the immature moult.

Despite the fact that knowledge of post-embryonic development represents a very important pre-requisite for the biological, ecological and toxicological studies in ants (Wheeler & Wheeler, 1976; Hölldobler & Wilson, 1990), we note a shortage of information available in the literature. For exemple, regarding the Attini, we noted that



from 217 valid species only 25 were studied for their larval morphology (Table 1). Such paucity is especially surprising considering the great ecological and economical importance of ants (Petrulia & Vinson, 1979). In the case of Attini, any research on the metabolic process that is involved with the fungus-growing habits requires knowledge of the number of larval instars and its characteristics (Torre-Grossa *et al.*, 1982). For this, it is necessary to promote more biological studies on the pre-imaginal instars, especially in all the Attini genera.

Acknowledgments. We sincerely acknowledge the staff of the CEIS Laboratory (UNESP, Rio Claro-SP, Brazil) where this study was carried out, especially M.F.S. de Oliveira and A.M.T. Yabuki for their help with SEM pictures. We also thank the staff of the Myrmecology Laboratory at the Cocoa Research Center CEPEC (CEPLAC, Itabuna-BA, Brazil), especially L.S. Ramos Nascimento for her help in collecting the biological material, and Dr. Kazuyuki Nakayama and Dr José Luis Bezerra (CEPLAC/CEPEC, Itabuna-BA, Brazil) for their helpful comments. We acknowledge Kimberley Y. Epps (University of Florida, USA), Brian Heterick (Curtin University of Technology, Perth, WA, Australia) and Ted Schultz for reviewing the final version of the manuscript. This study received financial support from the CNPq through a doctoral student grant to the first author and research grants to the senior authors.

References

- ADAMS, R.M.M., MUELLER, U.G., SCHULTZ, T.R. & NORDEN, B. (2000) Agropredation: usurpation of Attini fungus gardens by *Megalomyrmex* ants. *Naturwissenschaften*, 87: 549-554.
- ÁLVARES, L.E., BUENO, O.C. & FOWLER, H.G. (1993) Larval instars and immature development of a Brazilian population of pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.) (Hym., Formicidae). *Journal of Applied Entomology*, 116: 90-93.
- ANTONIALI-JUNIOR, W.F. & GIANNOTTI, E. (2000) Immature stages of workers of *Ectatomma edentatum* Roger, 1863 (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Zoociências*, 2: 105-113.
- BOLTON, B. (1995a) *A new general catalogue of the ants of the World*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. London, England, 504 p.



- BOLTON, B. (1995b) A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*, 29: 1037-1056.
- BRANDÃO, C.R.F. & MAYHÉ-NUNES, A.J. (2001) A new fungus-growing ant genus, *Mycetagroicus* gen. nov. with the description of three new species and comments on the monophyly of the Attini (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 38 (3B): 639-665.
- BROWN, W.L. (2000) Diversity of ants. In: AGOSTI, D., MAJER, J.D., ALONSO, L.E. & SCHULTZ, T.R. (Eds.), *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC pp 45-79.
- CARAYON, J. (1969) Emploi de noir chlorazol en anatomie microscopique des insectes. *Annales de la Société Entomologique de France* (N.S.), 5: 179-193.
- CUEZZO, F. del C. (1996) Estudio morfológico de larvas maduras de *Forelius* Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 55: (1-4):149-152.
- FERNANDEZ, F. (2003) Capítulo 28: Lista de las especies de hormigas de la región Neotropical. In: FERNÁNDEZ, F. (ed.), *Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt Press, Bogotá, Colombia, p. 379-411.
- FOWLER, H.G., PEREIRA DA SILVA, V., FORTI, L.C. & SAES, N.B. (1986) Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. In: LOFGREN, C.S. & VANDER MEER, R.K. (Ed.), *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*. Westview Press, Boulder, p. 123-145.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. (1990) *The Ants*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, 732 p.
- KEMPF, W.W. (1964) A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part 1: Group of *strigatus* Mayr (Hym., Formicidae). *Studia Entomologica*, 7: 1-44.
- KEMPF, W.W. (1966) ("1965") A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part II: group of *rimosus* (Spinola) (Hym., Formicidae). *Studia Entomologica*, 8: 161-200.
- KEMPF, W.W. (1972) Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica*, 15: 3-344.



- KLINGENBERG, C. & BRANDÃO, C.R.F. (2005) The type specimens of fungus growing ants, Attini (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) deposited in the Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 45 (4): 41-50.
- KUSNEZOV, N. (1949) El género *Cyphomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) em la Argentina. *Acta Zoologica Lilloana*, 7: 427-456.
- LAPOLLA, J.S., MUELLER, U.G., SEID, M. & COVER, S.P. (2002) Predation by the army ant *Neivamyrmex rugulosus* on the fungus-growing ant *Trachymyrmex arizonensis*. *Insectes Sociaux* 49: 251-256.
- MASUKO, K. (1990) The instars of the ant *Amblyopone silvestrii*. *Sociobiology*, 17: 221-244.
- MAYHÉ-NUNES, A.J. (1995) *Filogenia de los Attini (Hymenoptera: Formicidae); un aporte al conocimiento de las hormigas fungívoras*. Tese de doutorado, Universidade Simon Bolívar, Caracas, 274p.
- MAYHÉ-NUNES, A.J. & BRANDÃO, C.R.F. (2002) Revisionary studies on the attine ant genus *Trachymyrmex* Forel. Part 1: Definition of the genus and the *opulentus* group (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 40(3):667-697.
- MUELLER, U.G., SCHULTZ, T.R., CURRIE, C.R., ADAMS C.R. and MALLOCH, D. (2001) The origin of the attine ant-fungus mutualism. *Quarterly Review Biology*, 76: 169-197.
- MUELLER, U.G., GERARDO, N., AANEN, D.K., SIX, D.L., SCHULTZ, T.R. (2005) The evolution of agriculture in insects. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36 : 563-595.
- MURAKAMI, T. & HIGASHI, S. (1997) Social organization in two primitive attine ants, *Cyphomyrmex rimosus* and *Myrmicocrypta ednaella*, with reference to their fungus substrates and food sources. *Journal of Ethology*, 15: 17-25.
- PARRA, J.R.P. & HADDAD, G.M.L. (1989) *Determinação do número de instares de insetos*. Piracicaba, FEALQ, 49 p.
- PETRALIA, R.S. & VINSON, S.B. (1979) Developmental morphology of larvae and eggs of the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Annals of the Entomological Society of America*, 72: 472-484.



- PRICE, S.L., MURAKAMI, T., MUELLER, U.G., SCHULTZ, T.R. & CURRIE, C.R. (2003) Recent findings in fungus-growing ants: evolution, ecology, and behavior of a complex microbial symbiosis. *In*: KIKUCHI, T.; AZUMA, N. & HIGASHI, S. (Eds.), *Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects*. Hokkaido University Press, Sapporo, p. 255-280.
- RAMOS, L. S., BUENO, O.C. DELABIE, J.H.C. RAMOS, L.S. DE & LACAU, S (2003) Dinâmica do forrageamento em condições naturais em *Cyphomyrmex transversus* Spinola, 1851 (Myrmicinae: Attini). *In*: Simpósio de Mirmecologia. Anais do XVI Simpósio de Mirmecologia, Florianópolis: Universidade de Santa Catarina, p. 281-284.
- SCHULTZ, T.R. (1998) Phylogeny of the fungus-growing ants (Myrmicinae: Attini): Evidence from DNA sequences (nuclear elongation factor-1 alpha and mitochondrial cytochrome oxidase I) and morphology. *In*: SCHWARZ, M.P. & HOGENDOORN, K. (Eds.), *Social Insects at the Turn of the Millenium*. Proceedings of the 13th International Congress IUSSI, Flinders University Press, Adelaide, Australia, p. 429.
- SCHULTZ, T.R. (2000) The origin and evolution of fungus-growing: Clues from the phylogeny of the fungus-growing ants. *In*: *Abstract of the International Congress of Entomology.*, Vol. 2 (Foz do Iguassu, Brazil). Londrina, Brasil: Embrapa Soja, p. 865.
- SCHULTZ, T.R. & MEIER, R. (1995) A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology*, 20: 337-370.
- SCHULTZ, T.R., SOLOMON, S., A., MUELLER, U.G., VILLESSEN, P., BOOMSMA, J.J., ADAMS, R.M.M. and NORDEN, B. (2002) Cryptic speciation in the fungus-growing ants *Cyphomyrmex longiscapus* Weber and *Cyphomyrmex muelleri* Schultz & Solomon, new species (Formicidae, Attini). *Insectes Sociaux*, 49: 331-343.
- SNELLING, R. & LONGINO, J. (1992) Revisionary notes on the fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex*, *rimosus* group. (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *In*: QUINTERO, D. & A. AIELLO (Eds.), *Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies*. Oxford University Press, p. 479-494.



- SWARTZ, M.B. (1998) Predation on an *Atta cephalotes* colony by an army ant, *Nomamyrmex esenbeckii*. *Biotropica*, 30: 682-684.
- TORRE-GROSSA, J.P., FEBVAY, G. & KERMARREC, A. (1982) Larval instars of the worker caste in the Attini ant, *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Colemania*, 1: 141-147.
- VILLENSSEN, P., MURAKAMI, T., SCHULTZ, T.R. & BOOMSMA, J.J. (2002) Identifying the transition between single and multiple mating of queens in fungus-growing ants. *Proceedings of the Royal Society (London) B*, 269 (1500) : 1541-1548.
- WEBER, N.A. (1956) Treatment of substrate by fungus-growing ants. *Anatomical Record*, 125: 604-605.
- WEBER, N.A. (1972) Gardening ants: The Attini. *Memoirs of the American Philosophical Society*, 92: 1-146.
- WHEELER, W.M. (1907) The fungus-growing ants of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 23: 669–807.
- WHEELER, G.C. (1949) The larvae of the fungus-growing ants. *The American Midland Naturalist*, 40: 664-689.
- WHEELER, G.C. & WHEELER, J. (1953) The ant larvae of the myrmicine tribe Pheidolini (Hymenoptera, Formicidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 55: 49-84.
- WHEELER, G.C. & WHEELER, J. (1956) The ant larvae of the subfamily Pseudomyrmecinae. *Annals of the Entomological Society of America*, 49: 374-398.
- WHEELER, G.C. & WHEELER, J. (1974) Ant larvae of the Myrmicine tribe Attini: second supplement (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 76: 76-81.
- WHEELER, G.C. & WHEELER, J. (1976) Ant larvae: review and synthesis. *Memoirs of the Entomological Society of Washington*, 7: 1-108.
- WHEELER, G.C. & WHEELER, J. (1983) Supplementary studies on ant larvae: Myrmicinae. *Transactions of the American Entomological Society*, 108: 601-610.



WHEELER, G.C. & WHEELER, J. (1986) Ten-year supplement to "Ant larvae: review and synthesis". *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 88: 684-702.

ZARA, F.G. & CAETANO, F.H. (2001) Number of larval instars of the ant *Pachycondyla* (= *Neoponera*) *villosa* (Formicidae: Ponerinae) determined by the rule of Dyar. *Sociobiology*, 37: 679-686.

Caption to figures

Figure 1. Frequency distribution of the maximum width of the cephalic capsule of mature embryos and larvae of *C. transversus* (n = 296).

Plate 1: egg morphology of *Cyphomyrmex transversus*. **A:** eggs interconnected by their fungus layers. **B** (detail of **A**): habitus of an egg with detail of its fungus layer. **C** (detail of **B**): cellular organization of the yeast layer. **D:** habitus of an egg after removing its fungus layer. **E:** detail of the vitelline membrane, with the epidermal cells visible through the chorion. **F:** eggs and first instar larvae forming a brood package. **G:** habitus of an egg after removing the fungus layer.

Plate 2: larval morphology of *Cyphomyrmex transversus*. **A:** first larval instar, habitus in lateral view. **B-C:** second larval instar, habitus in lateral view. **D:** third larval instar, head in front view. **E:** fifth larval instar, head in front view. **F:** third larval instar, head in ventral view.

Plate 3: fifth larval instar's morphology of *Cyphomyrmex transversus*. **A:** habitus in lateral view. **B:** habitus in ventral view.

Plate 4: fifth larval instar's morphology of *Cyphomyrmex transversus*. **A:** head in ventral view. **B:** head in front view, detail of the clypeo-mandibular region. **C:** detail of the left mandible, external view. **D:** detail of the labrum in dorsal view. **E:** head and anterior region of the body, ventral view, detail of the pilosity.

Plate 5: fifth larval instar's morphology of *Cyphomyrmex transversus*. **A:** detail of the maxillary palp, lateral view. **B:** idem, frontal view. **C:** detail of the left sub-antennal setae. **D:** right mandible, antero-dorsal view. **E:** right antennae, antero-dorsal view.

Plate 6: larval morphology of *Cyphomyrmex transversus*. **A:** Schematic representation of a fifth-instar larva, lateral view, focusing on larval segmentation and the position of spiracles. **B:** detail of an abdominal spiracle of a first-instar larva,



frontal view. **C-F**: fifth larval instar. **C**: Detail of the left metathoracic spiracle, frontal view. **D**: detail of the protuberance of the first abdominal segment, ventral view. **E**: caudal region, lateral view: anal slit. **F**: ventral part of the body, lateral view.

Plate 7: *Cyphomyrmex transversus*. **A**: workers taking care of the brood. **B**: habitus of a pupa, lateral view, its whole body covered by mycelium. **C**: detail of a mycelial tuff of the symbiotic fungus.



APPENDIX

Abbreviations of the figures

The following list presents, in alphabetic order, the names of the morphological structures studied and the corresponding abbreviations used in the figures.

CA Head

amC, maxillar articulation
anC, antenna
clC, clypeus
ccC, cephalic capsule
dtC, tegumentary post-cephalic fold
fC, front
gC, galea
lC, labium
lbC, labrum
lddC, discoidal depression of the antennae
lgC, genal lobe
moC, occipital margin
mxC, maxilla
pIC, labial palp
pmC, maxillar palp
saC, accessories sensillae of
maxillar palp
smC, maxillary setae
ssbC, sub-antennal setae

MA Mandible

maM, articulatory margin;
mbM, basal margin;
cdM, condyle;
daM, apical tooth;
dM, denticle
esM, spine;
mpM, apical margin;
meM, external margin;

MG Morphology

aeG, spiracle orifice;
AG, abdomen;
aG, anus
eG, spiracle
emG2, mesothoracic spiracle
L, larva
oaG, anal orifice
pavG, ventro-abdominal
protuberance;
rcG, caudal region;
sG, seta;
slG, sensilla
TG, thorax
trG, trachea

E egg

cE, chorion;
cvE, cell;
liE, intercellular limit;
miE, micropyle;
mvE, vitelline membrane
paE, anterior pole
ppE, posterior pole

FL yeast-like fungus

tfL, fungus tuff
fiL, fungus filament (mycelium)
cfL, fungus layer
clL, yeast –like cell

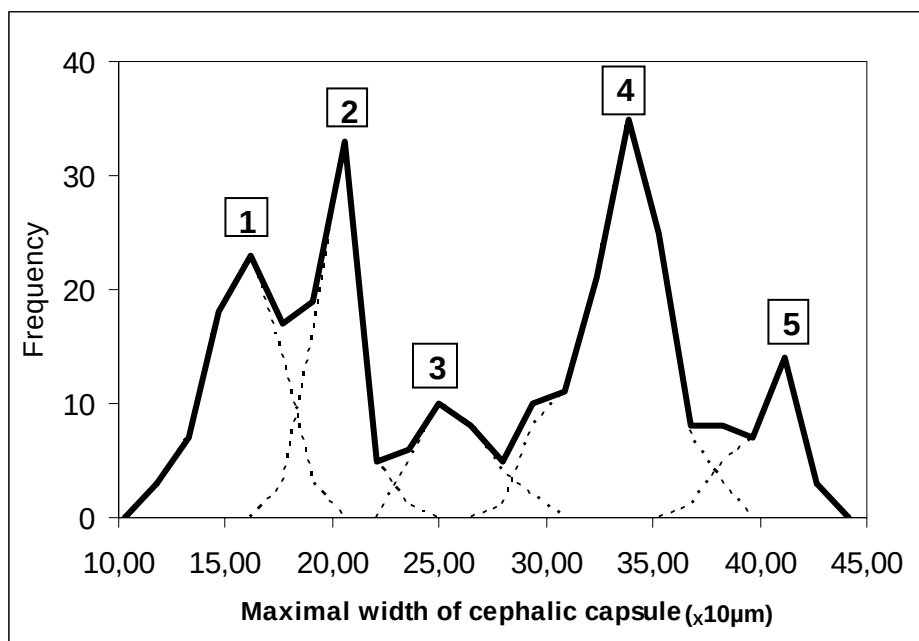


FIGURE 1



Table 1. Number of valid species per genus in the tribe Attini and species with at least one larval instar described (list of valid species adapted from: Wheeler (1949), Kempf (1972), Wheeler & Wheeler (1974, 1983 and 1986), Bolton, (1995a), Brandão & Mayhé-Nunes (2001), Mayhé-Nunes & Brandão (2002), Schultz *et al.* (2002), Price *et al.* (2003)).

Genera	Numbers of valid taxa and number of them with at least one larval instar described	Species and references
<i>Acromyrmex</i>	26 / 3	<i>Acromyrmex hystrix</i> Latreille: Wheeler (1949) <i>Acromyrmex lundii</i> Guérin-Menneville: Wheeler (1949) <i>Acromyrmex octospinosus</i> Reich: Wheeler (1949), Wheeler & Wheeler (1986) ; Torre-Grossa <i>et al.</i> (1982)
<i>Apterostigma</i>	34 / 2	<i>Apterostigma dentigerum</i> Wheeler: Wheeler (1949) <i>Apterostigma mayri</i> Forel: Wheeler (1949)
<i>Atta</i>	15 / 4	<i>Atta cephalotes</i> Linnaeus: Wheeler (1949) <i>Atta columbica</i> Guérin-Menneville: Wheeler (1949) <i>Atta sexdens</i> Linnaeus: Wheeler (1949) <i>Atta texana</i> Buckley: Wheeler & Wheeler (1974)
<i>Cyphomyrmex</i> (<i>rimosus</i> group)	21 / 4	<i>Cyphomyrmex costatus</i> Mann: Wheeler (1949) and Wheeler & Wheeler (1974) <i>Cyphomyrmex hamulatus</i> Weber : Wheeler & Wheeler (1983) <i>Cyphomyrmex minutus</i> Mayr <i>Cyphomyrmex rimosus</i> Spinola Wheeler (1949); Weber (1972) and Wheeler & Wheeler (1974)
<i>Cyphomyrmex</i> (<i>strigatus</i> group)	16 / 4	<i>Cyphomyrmex bigibbosus</i> Emery: Wheeler (1949) <i>Cyphomyrmex faunulus</i> Wheeler <i>Cyphomyrmex olitor</i> Forel: Wheeler (1949) <i>Cyphomyrmex strigatus</i> Mayr: Wheeler (1949)
<i>Mycetagroicus</i>	3 / 0	
<i>Mycetarotes</i>	4 / 0	
<i>Mycetophylax</i>	4 / 0	
<i>Mycetosoritis</i>	5 / 1	<i>Mycetosoritis hartmanni</i> Wheeler: Wheeler & Wheeler (1974)
<i>Mycocepurus</i>	5 / 0	
<i>Myrmicocrypta</i>	24 / 2	<i>Myrmicocrypta spinosa</i> Weber: Wheeler (1949) <i>Myrmicocrypta urichi</i> Weber: Wheeler (1949)
<i>Pseudoatta</i>	1 / 0	
<i>Sericomyrmex</i>	19 / 1	<i>Sericomyrmex amabilis</i> Wheeler: Wheeler (1949)
<i>Trachymyrmex</i>	44 / 4	<i>Trachymyrmex diversus</i> Mann: Wheeler & Wheeler (1974) <i>Trachymyrmex jamaicensis</i> André: Wheeler (1949) <i>Trachymyrmex septentrionalis</i> McCook: Wheeler (1949) <i>Trachymyrmex wheeleri</i> Weber: Wheeler (1949)
TOTAL	217 / 25	



Table 2. Observed and theoretical modes, minimum and maximum widths of the head capsule, worker larvae of *C. transversus* (μm)

[* Application of the Dyar's rule]

Stages	Observed Mode	Theoretical Mode*	Minimum	Maximum	Growing rate*	Average growing indices
I	161.7	161.7	117.6	191.2	1.27	1.26
II	205.9	204.3	176.5	235.3	1.21	
III	250.0	258.1	235.3	294.1	1.35	
IV	338.2	326.1	279.4	382.4	1.21	
V	411.8	412.0	367.6	426.5		

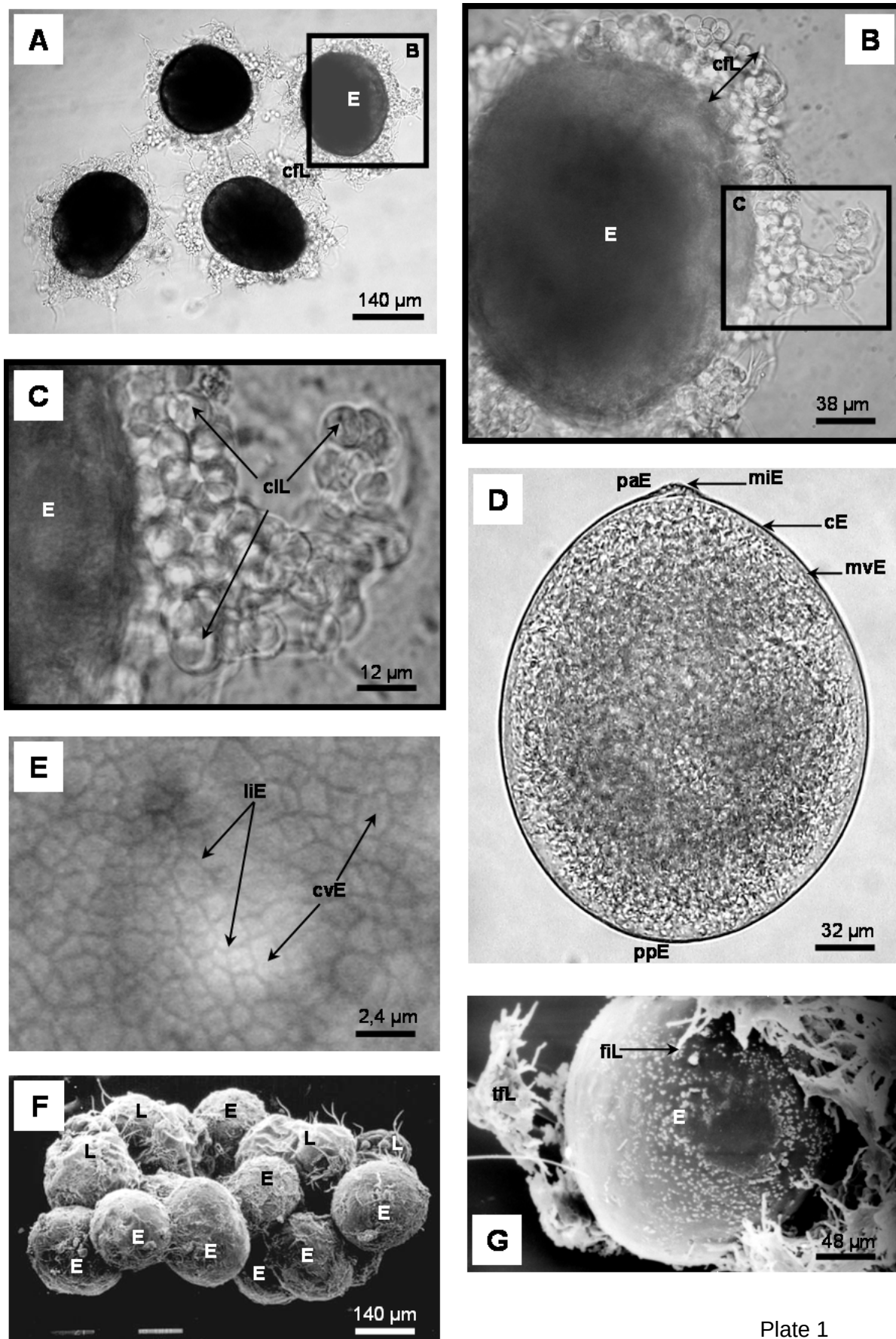
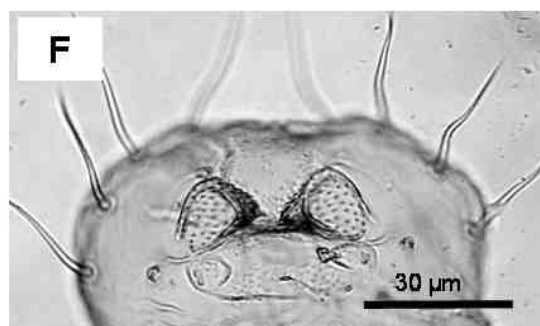
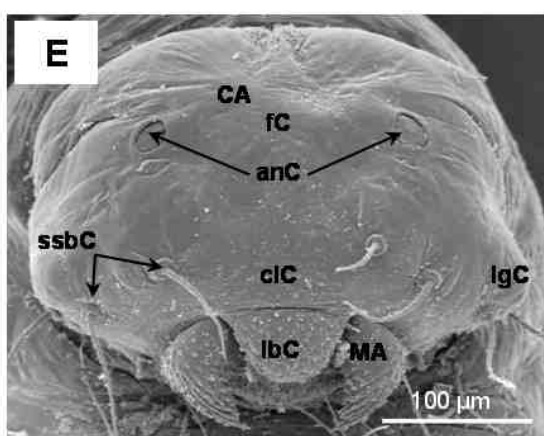
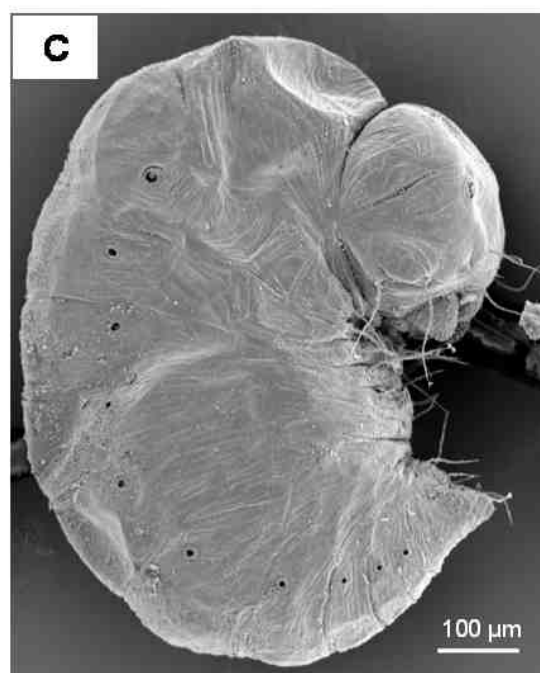
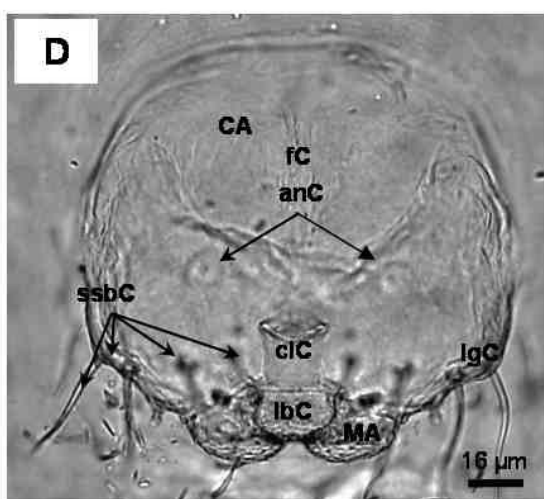
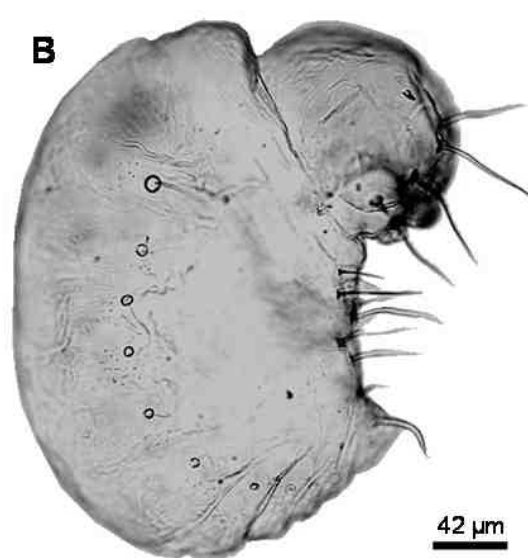
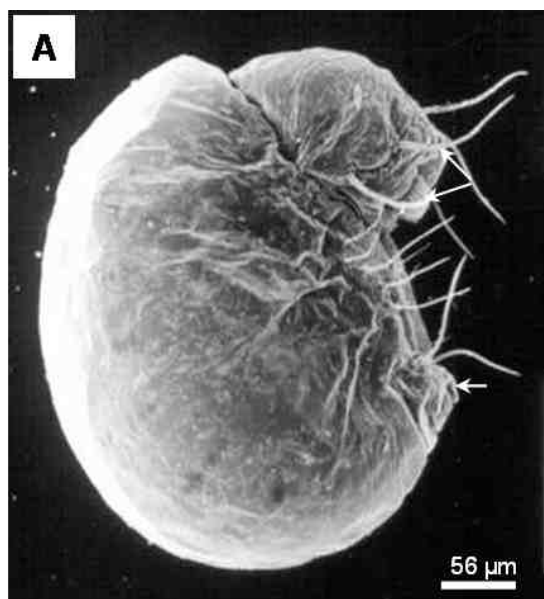


Plate 1



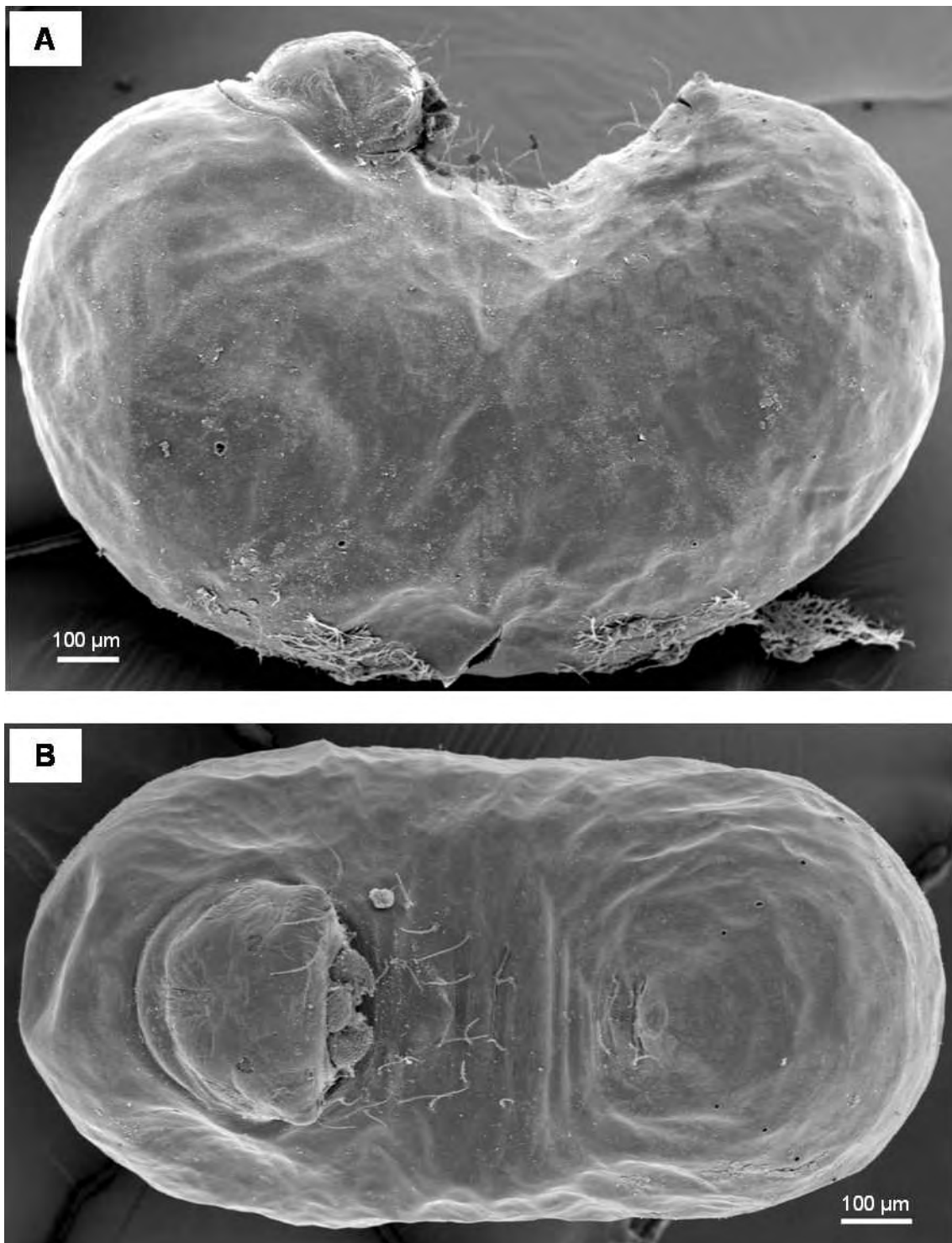


Plate 3

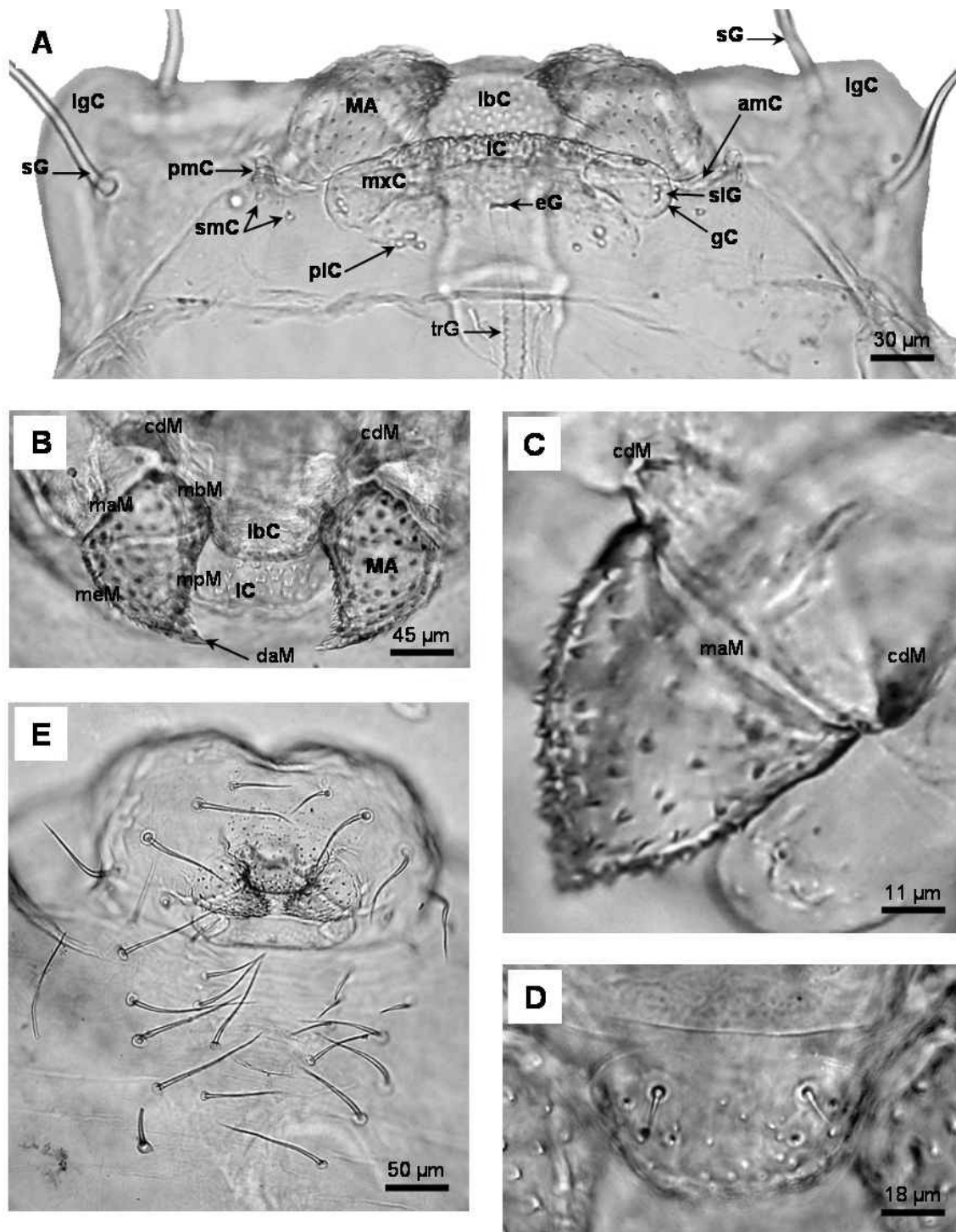


Plate 4

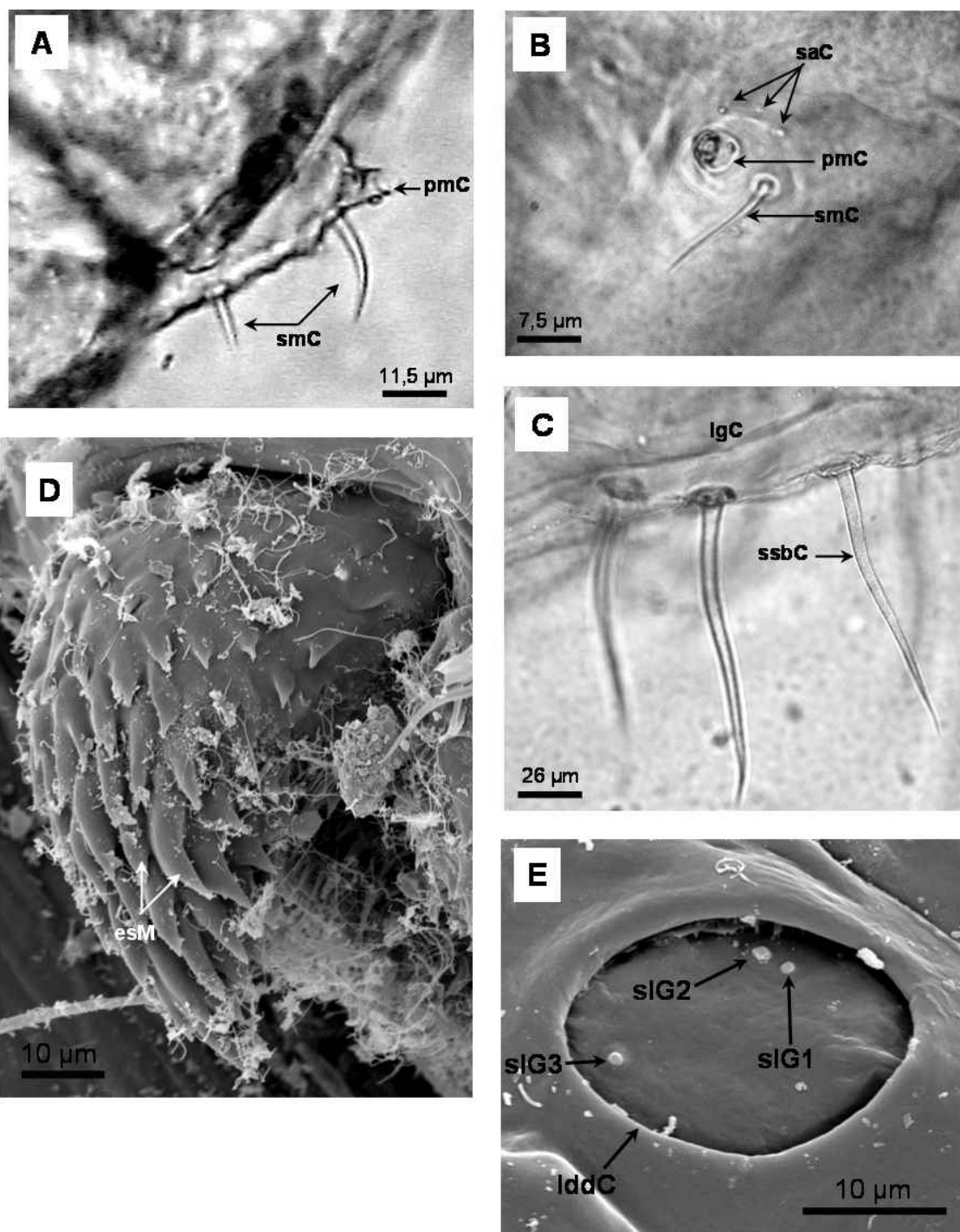


Plate 5

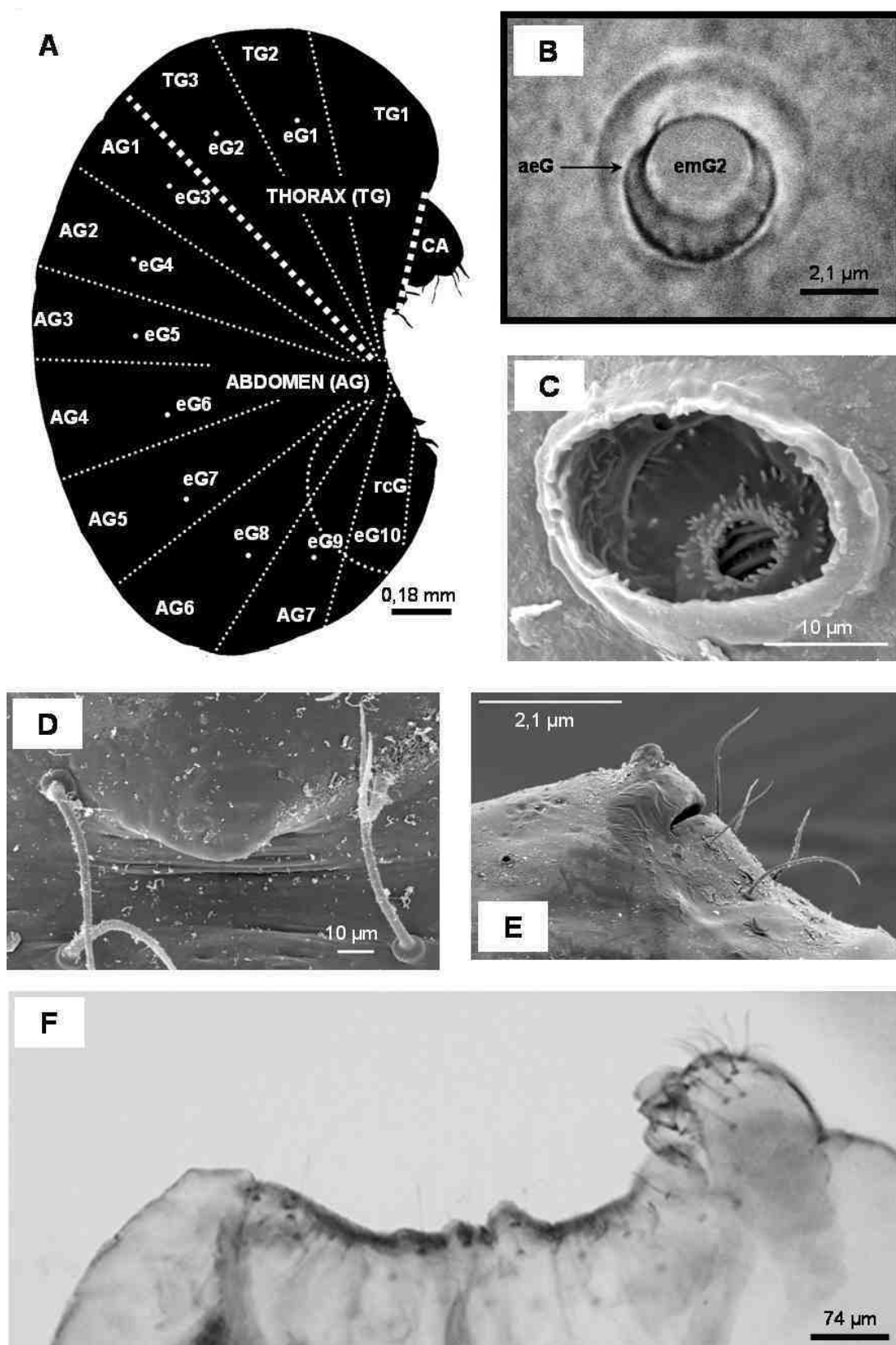


Plate 6

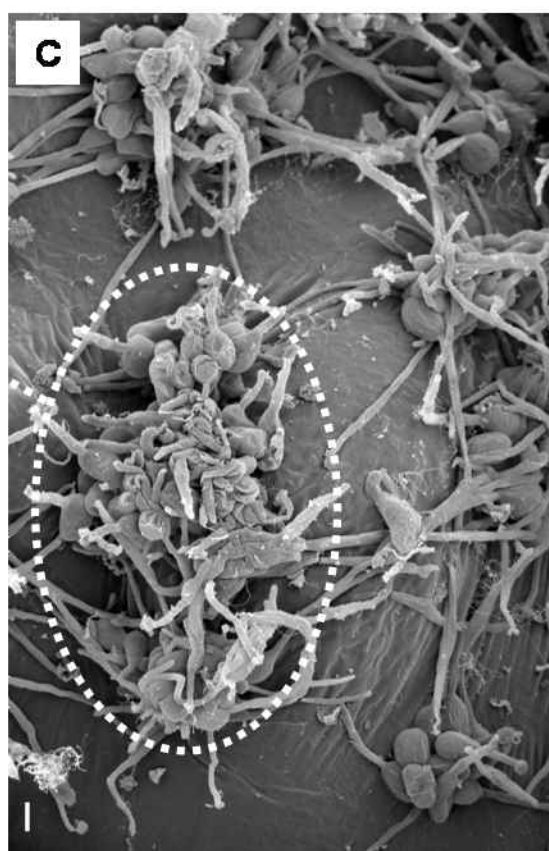
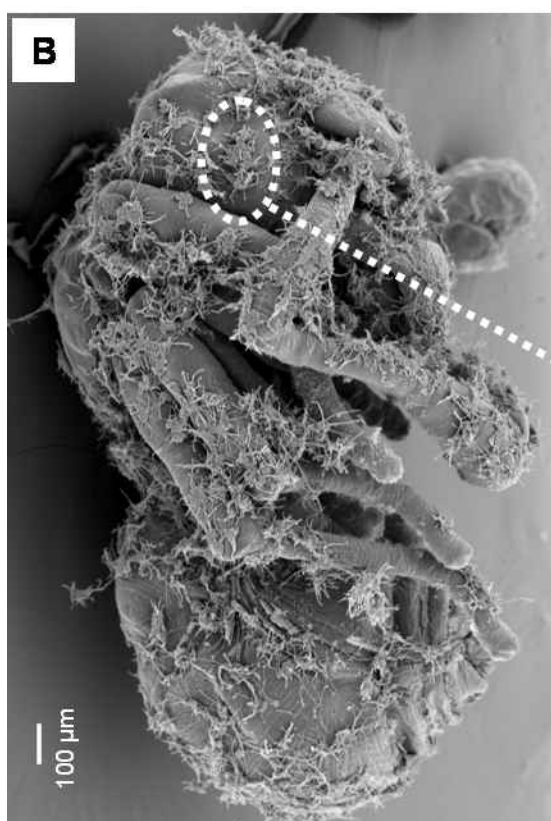
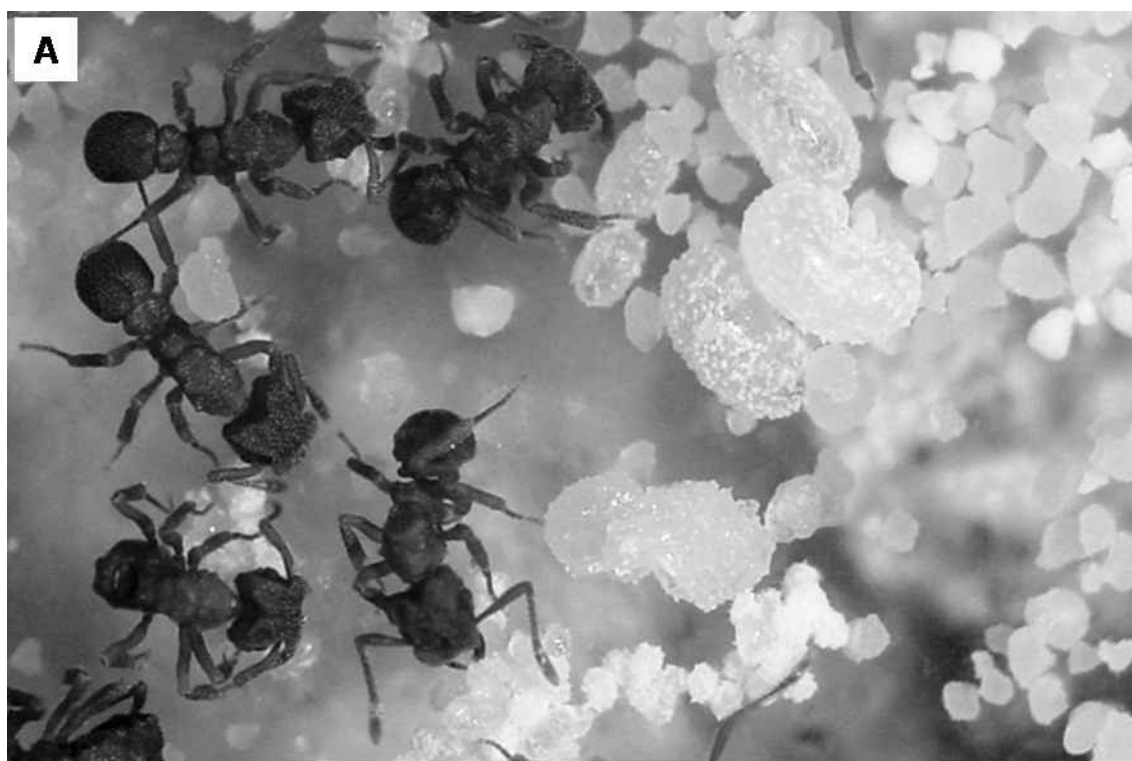


Plate 7



3.3. *Cyphomyrmex lectus*

3.3.1. Introdução

Nessa parte do estudo, o número de ínstaes larvais será estabelecido para *C. lectus* e a morfologia do seu quarto instar larval será descrito. Os resultados serão discutidos em função de *C. transversus*.

3.3.2. Material e métodos

O material biológico de *C. lectus* provém das mesmas colônias que no capítulo 1 (cf. § 1.2.1). Os métodos de estudo morfométrico (cápsula cefálica) e morfológico dos imaturos são idênticos aos do estudo de *C. transversus* (cf. § 3.2). A partir dos dados morfométricos e utilizando a regra de Dyar, o número de instares larvais de *C. lectus*, assim como a taxa de crescimento entre cada instar e o índice de crescimento médio da espécie, foram estabelecidos identicamente a *C. transversus* (cf. § 3.2).

3.3.3. Resultados

Morfometria e número de ínstaes larvais.

Um total de 466 imaturos de *C. lectus* foi medido: 37 ovos, 1 embrião maduro e 428 larvas de diversos ínstaes.

A largura máxima dos ovos ($234,1 \pm 15,25 \mu\text{m}$) variou entre 205,88 e 264,7 μm . O comprimento máximo dos ovos ($319,15 \pm 16,2 \mu\text{m}$) variou entre 294,11 e 352,94 μm . Verificou-se por meio de uma análise de regressão linear que não houve correlação entre a largura e o comprimento máximo dos ovos de *C. lectus* ($r^2 = 0,21$).

Considerando a distribuição de frequência da largura máxima da cápsula cefálica dos embriões e das larvas, apenas 4 ínstaes larvais foram graficamente identificados (Figs. 31A-B). Utilizando a regra de Dyar, foi calculado que o índice de crescimento médio da espécie é de 1,22. A amplitude da largura da cápsula cefálica estimada para cada instar, assim como as modas observadas e teóricas correspondentes estão apresentadas na tabela 9.

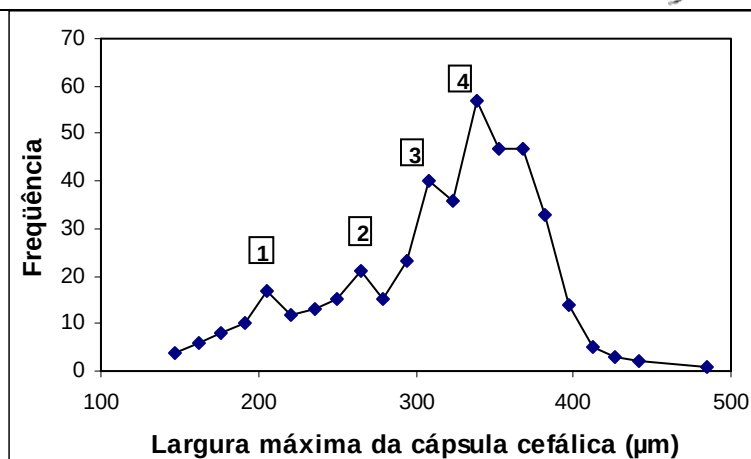


Tabela 9: Modas observadas e teóricas, larguras mínimas e máximas da cápsula cefálica das larvas de operárias de *C. lectus* (μm) [* Aplicação da regra de Dyar].

Estágios	Moda observada	Moda teórica*	Mínimo	Máximo	Taxa de crescimento*	Índice de crescimento médio
I	205,9	205,9	147,05	264,7	1,29	
II	264,7	251,2	191,17	352,94	1,16	1,22
III	308,8	306,5	279,41	367,64	1.20	
IV	367,7	373,9	323,52	485,29		



A



B

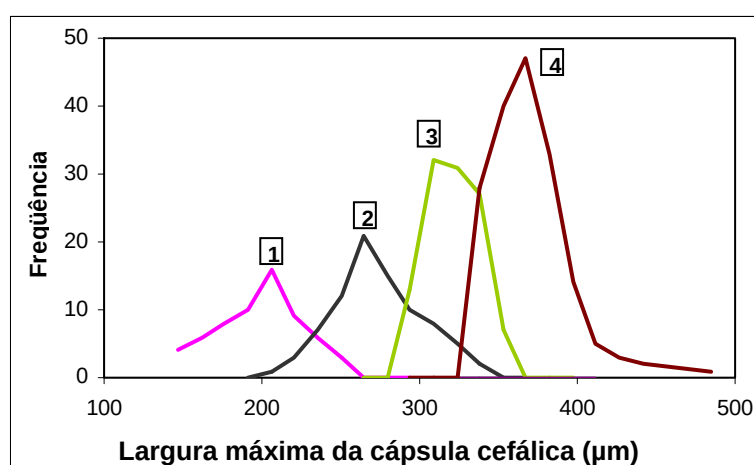


Figura 31: Morfometria das larvas de *Cyphomyrmex lectus*. **A:** distribuição de frequência da largura máxima da cápsula cefálica (n= 428 larvas). **B:** interpretação da distribuição dos instares larvais em função da regra de Dyar.

Estudo morfológico.

SUBFAMÍLIA MYRMICINAE

TRIBO ATTINI

Cyphomyrmex lectus (Forel)

Quarto instar larval (Fig. 32A-H): morfologia geral, pilosidade e escultura idênticas à das larvas de *C. transversus* (cf. § 3.2) exceto as seguintes diferenças: cabeça em vista frontal levemente mais larga do que longa, de forma “trapezoidal”, com os lobos genais pouco desenvolvidos e as faces laterais muito convexas (Fig. 32D); labro curto, mais largo do que longo, espesso, trapezoidal e com a borda anterior retilínea (Figs. 32D-E); dente apical da mandíbula muito agudo (Figs. 32E-F); primeiro segmento abdominal com um lobo transversal mediano muito



desenvolvido (Fig. 32C); segundo segmento abdominal com um discreto lobo mediano (Fig. 32C); face ventral do tórax e do abdome com setas muito alongadas (Figs. 32C e D) e distribuídas como segue: 3 pares no primeiro segmento torácico, dois pares no quarto e no nono segmentos abdominal e um par no quinto segmento abdominal.

3.3.4. Discussão

O estudo morfométrico dos ovos de *C. lectus* e de *C. transversus* revelou a existência de uma única categoria de ovos nas duas espécies. Esse resultado sugere que, no gênero *Cyphomyrmex*, não existe dimorfismo sexual que esteja ligado ao tamanho dos ovos. Identicamente, através de um estudo morfométrico, Masuko (1990) não observou diferenças significativas entre os ovos que vão originar machos e fêmeas de *Amblyopone silvestrii*.

Apesar das duas espécies pertencerem ao mesmo gênero, o número de instares larvais revelou-se diferente entre elas: 4 instares em *C. lectus* e 5 em *C. transversus*. No entanto, no caso de *C. lectus* é possível que um quinto instar não foi detectado graficamente e poderia ter sido confundido com o pico do quarto instar. A favor dessa hipótese, deve-se notar que, numa grande desproporção, a maioria das larvas medidas pertenciam ao último instar (ver a excepcional largura do pico nas Figs. 31A-B). Foi possível interpretar que o último instar larval (quinto instar) de *C. transversus* correspondia ao desenvolvimento das gines e dos machos. Apesar de não ter observado graficamente um quinto instar para *C. lectus*, constatou-se que suas colônias criadas no laboratório produziram sexuais em quantidades significativas. Por isso, é obrigatório que uma parte significativa das larvas de *C. lectus* medidas correspondia também ao desenvolvimento de sexuais de *C. lectus*. O quarto instar poderia corresponder à produção das gines e dos machos. A grande desproporção de larvas de *C. lectus* pertencentes ao último instar poderia também ser explicada por um artefato de coleta. Uma parte importante das pequenas larvas poderia ter sido perdida durante a coleta das colônias. Uma vez que as colônias foram criadas no laboratório, essa situação inicial iria levar a um desequilíbrio populacional em favor dos últimos instares depois de um certo tempo. No entanto, como discutido no § 1.4, considera-se que a totalidade das larvas de cada colônia foi coletada.

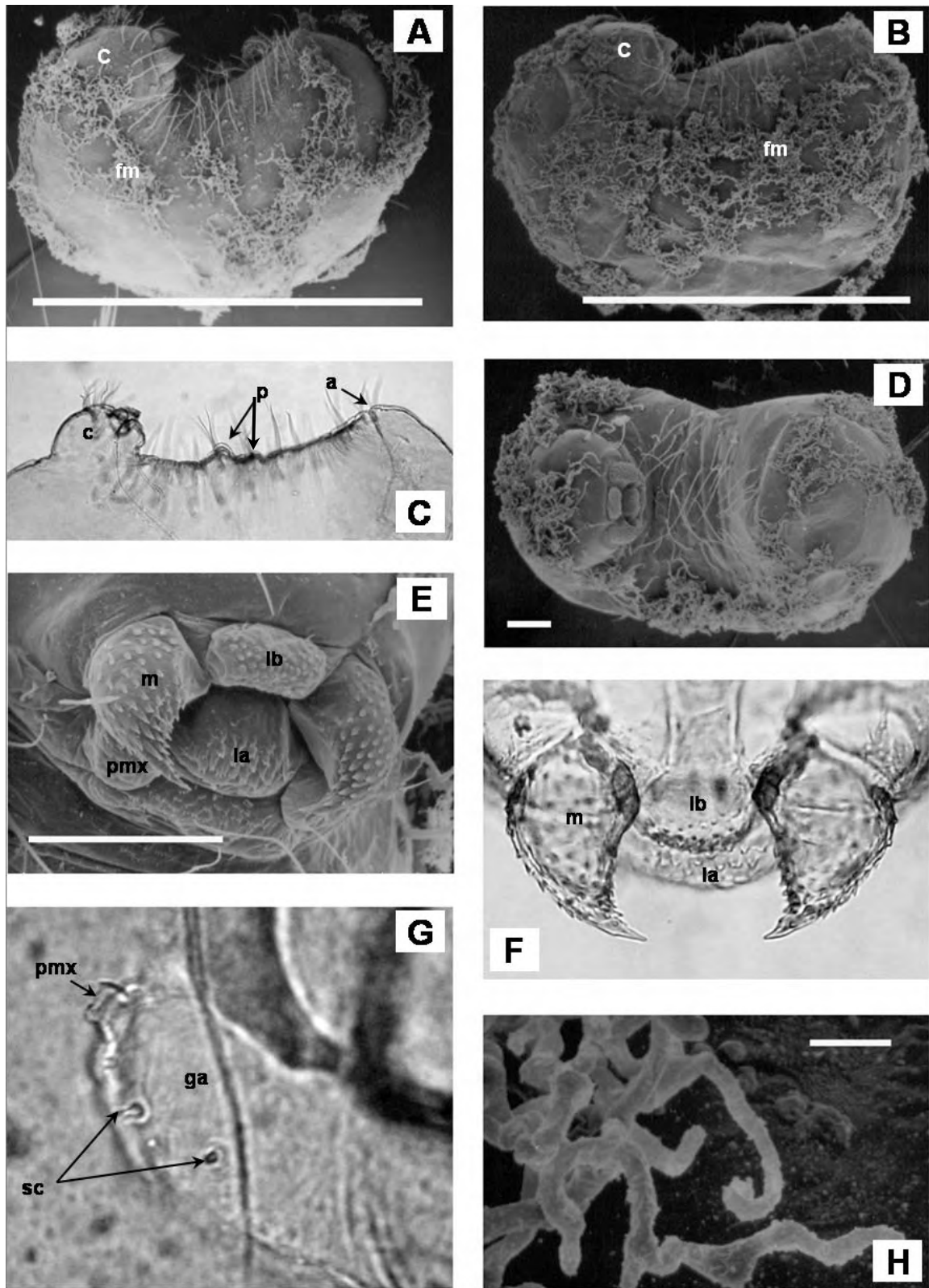


Figura 32: Morfologia do quarto instar larval de *Cyphomyrmex lectus*. **A-B:** habitus, vista lateral (**c**: cabeça; **fm**: fungo miceliforme). **C:** *idem*, detalhe da morfologia ventral dos segmentos torácicos e abdominais (**c**: cabeça; **a**: ânus; **l**: lobo). **D:** habitus, vista ventral. **E:** detalhe do aparelho bucal, vista antero-lateral (**la**: lábio; **lb**: labro; **m**: mandíbula; **pmx**: palpo maxilar). **F:** *idem*, vista dorsal (**la**: lábio; **lb**: labro; **m**: mandíbula). **G:** detalhe de um palpo maxilar (**ga**: gálea; **sc**: sensilas; **pmx**: palpo maxilar). **H:** Detalhe das hifas do fungo simbionte miceliforme.



A maioria das espécies de Formicidae estudadas quanto ao número de instar larval apresentam cinco instares distintos (Masuko, 1990; cf. § 3.2). Por isso, a presença confirmada de cinco instares no caso de *C. transversus* corrobora o que se conhece sobre as Formicidae (Hölldobler & Wilson, 1990; Masuko, 1990). *C. transversus* e *C. lectus* são as duas primeiras espécies do gênero e as segundas dentro da tribo Attini a serem estudadas com esse objetivo (cf. § 3.2).

O estudo da morfometria larval mostrou que os valores das taxas de crescimento entre cada instar, assim como o seu desenvolvimento foram bastante semelhantes entre *C. transversus* (cf. § 3.2) e *C. lectus* (Tab. 9). O índice médio de crescimento das duas espécies segue perfeitamente a regra de Dyar como aplicada nesse estudo (Parra & Haddad, 1989; cf. § 3.2).

Apesar das duas espécies apresentarem um número diferente de instares larvais, notou-se que suas morfologias larvais respectivas são muito semelhantes e correspondem perfeitamente à diagnose das larvas de Attini de Wheeler (1949) e Wheeler e Wheeler (1976) (cf. § 3.2). As poucas diferenças observadas entre elas são relativas aos lobos genais, ao labro, à presença de um lobo transversal mediano no primeiro segmento abdominal e à quetotaxia ventro-torácica e abdominal. A forte semelhança não é surpreendente, uma vez que as duas espécies pertencem ao mesmo gênero. As diferenças de pilosidade das suas larvas poderiam estar relacionadas ao tipo do fungo cultivado que é diferente: leveduriforme no caso de *C. transversus* e miceliforme para *C. lectus*.



3.3.5. Referências bibliográficas

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

MASUKO, K. The instars of the ant *Amblyopone silvestrii*. **Sociobiology**, v. 17, p. 221-244, 1990.

PARRA, J.R.P.; HADDAD, G.M.L. **Determinação do número de instares de insetos**: São Paulo, Piracicaba, 1989. p.49.

WHEELER, G.C. The larvae of the fungus-growing ants. **The American Midland Naturalist**, v. 40, p. 664-689, 1949.

WHEELER, G.C.; WHEELER, J. Ant larvae: review and synthesis. **Memoirs of the Entomological Society of Washington**, v. 7, p. 1-108, 1976.



4 . REPRODUÇÃO E CUIDADO AOS IMATUROS

4.1. Introdução

Quase todas as espécies de Formicidae apresentam dois tipos morfológicos de fêmeas: as “gines” e as “operárias” (ANDRADE e BARONI-URBANI, 1999). Comportamentalmente, correspondem a duas castas funcionais de indivíduos, com papéis sociais distintos (PASSERA, 1984; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). As gines são fêmeas férteis, com ovários e espermateca desenvolvidos. Quando não fecundadas, elas põem ovos reprodutores haplóides e/ou tróficos e, uma vez fecundadas perdem suas asas e podem pôr ovos diplóides, sendo então denominadas “rainhas”. Os ovos diplóides resultarão em fêmeas (gines ou operárias) enquanto os ovos haplóides originarão machos. As operárias são fêmeas geralmente estéreis, com ovários e espermateca reduzidos e não funcionais. No entanto, elas são eventualmente capazes de pôr ovos tróficos e/ou ovos haplóides e, em algumas subfamílias, elas possuem uma espermateca desenvolvida. Nesse caso, essas operárias férteis podem ser fecundadas e são capazes de pôr ovos diplóides, sendo então denominadas “gamergates” (WHEELER e CHAPMAN, 1922 ; PEETERS e CREWE, 1984).

As colônias com uma só rainha são qualificadas de “monogínicas” e as com mais de uma rainha são ditas “poligínicas”. Na colônia, a função social da rainha é integralmente orientada para a reprodução (PASSERA, 1984). Ao contrário da rainha, as operárias têm papel de criar os imaturos, trazer recursos tróficos para a colônia e cuidar do ninho. Durante todo o período em



que a rainha põe ovos, eclodem as larvas que fazem parte dos membros imaturos da colônia. Elas são inteiramente dependentes das operárias e o sucesso do seu cuidado está relacionado com mecanismos de comunicação entre ambas (SUDD, 1982). As trocas alimentares acontecem não somente no sentido operárias-larvas, mas as operárias também consomem secreções das larvas, tais como exudados anais, mecônio, ou ainda as exúvias descartadas (WILSON, 1971).

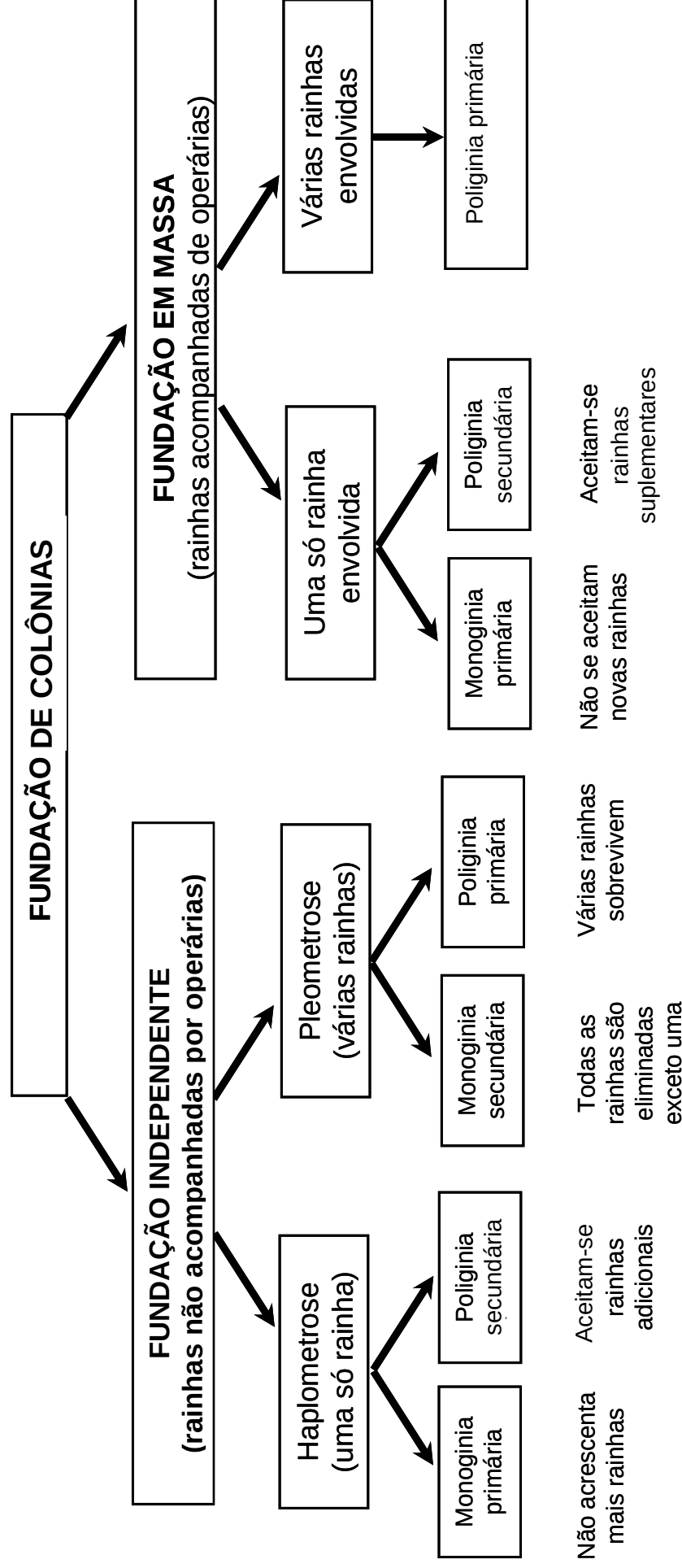
Diferentes modalidades de fundação das colônias se encontram nas formigas (Fig. 33). Em recente estudo Fernández-Marín et al. (2004), trataram da fundação das colônias em várias espécies de Attini. Morfologicamente, as gines de *Cyphomyrmex* são maiores do que as operárias, apresentando um dimorfismo bem mais discreto do que nas Attini superiores (ex: gêneros *Acromyrmex* e *Atta*). Fernández-Marín et al. (2004) mostraram que, no Panamá, as fundações das colônias de *Cyphomyrmex* são haplométricas e do tipo claustral. Essa modalidade é supostamente a regra para o gênero. Identicamente a outros gêneros de Attini inferiores tais como *Myrmicocrypta* e *Apterostigma*, a gine de *Cyphomyrmex* é monoandrica (MURAKAMI et al., 2000; VILLESEN et al., 2002; PRICE et al., 2003). Murakami e Higashi (1997) estudaram as interações comportamentais entre a rainha e os outros membros das colônias de *Cyphomyrmex rimosus* e *Myrmicocrypta ednaella*. Apesar de existir muitas informações relativas ao cuidado com os imaturos para várias espécies de formigas (WHEELER, 1948; AUTUORI, 1949; MARICONI, 1970; WILSON, 1971; WEBER, 1972; O'NEAL E MARKIN, 1973; WHEELER e WHEELER, 1979; SORENSEN et al., 1981; HOLLOBLER e WILSON, 1990; WHEELER, 1994; MURAKAMI e HIGASHI, 1997; SCHNEIDER, 2003), poucos dados são disponíveis sobre os gêneros de Attini inferiores, e particularmente sobre *Cyphomyrmex*.

A partir desses fatos, objetivou-se nesse capítulo:

- ❖ Quantificar e comparar os comportamentos entre as rainhas e as gines de *C. transversus*; e entre as rainhas de *C. lectus* e *C. transversus*;
- ❖ Quantificar e comparar os comportamentos de cuidado com os imaturos das operárias de *C. lectus* e de *C. transversus*.



Figura 33. Tipos de fundação das colônias de Formicidae (modificado de HÖLDOBLER e WILSON (1990) e FERNÁNDEZ (2003))





4.2. Material e métodos

4.2.1. *Cyphomyrmex lectus*

O comportamento das gines (n=3) de três colônias coletadas e depois criadas em ninhos artificiais como no § 2.2.1 foram estudadas. Uma pequena quantidade de fungo foi inicialmente disponibilizada a fim de impedir que a rainha se escondesse na massa fúngica. A cada quatro dias, as colônias receberam substratos idênticos aos do § 2.2.1, para permitir um desenvolvimento limitado do fungo. Mel diluído em água foi oferecido de dois em dois dias. Três semanas de observações comportamentais foram realizadas em junho e julho de 2005, com o auxílio de estereomicroscópios *Olympus SZ 40*, *Leica MZ 7* e *Wild M3*, em conjunto com duas luminárias de luz fria. As três colônias foram diariamente observadas concomitantemente, durante duas horas em diferentes turnos. Cada rainha foi observada 20 vezes com uma hora de duração para cada turno. Utilizando o mesmo material óptico, o aparelho reprodutor das rainhas de 15 operárias e de cinco gines aladas foi dissecado em solução fisiológica (0,90g de cloreto de sódio, 100ml de água purificada QSP) com auxílio de pinças finas sob estereomicroscópio.

O comportamento de cuidado com os imaturos pelas operárias foi observado durante seis dias em agosto e setembro de 2005, em seis colônias criadas em ninhos artificiais como no § 2.2.1. A cada dia, com cinco repetições, dez larvas de cada colônia foram observadas concomitantemente durante três minutos no foco do estereomicroscópio. Sua distribuição espacial foi mapeada e um número foi atribuído a cada uma a fim de facilitar sua localização sobre o fungo. Esse procedimento permitiu identificar as larvas que pudessem ser transportadas pelas operárias. Para estabelecer o catálogo comportamental completo da espécie, duas horas de observações preliminares das colônias foram realizadas. Um estereomicroscópio *Olympus SZ 40* foi utilizado com uma luminária de luz fria para as observações. Os dados coletados foram anotados e digitados em matrizes para serem analisados com auxílio do programa informático *Microsoft Office Excel* (2003) e *Estatística* 6.0.



4.2.2. *Cyphomyrmex transversus*

O comportamento das gines (n=11) de seis colônias coletadas e depois criadas em ninhos artificiais como no § 2.2.2 foram estudadas. Duas colônias foram observadas concomitantemente em cada semana. As observações duraram seis semanas em abril, maio e junho de 2005. Três colônias continham uma só gine dealada (sendo a priori a rainha) e três outras contavam com diversas gines dealadas ao mesmo tempo. As gines das últimas colônias foram marcadas no tórax ou gáster, com gotas de tinta de cores (gloss enamel, Testors Corp. USA) (Fig. 37 B). Cada gine foi marcada por uma combinação única de três cores, a fim de identificá-la e localizá-la dentro dos ninhos. Os seguintes códigos foram utilizados: **TB** (gine de **T**órax **B**ranco), **TV** (gine de **T**órax **V**erde), **TL** (gine de **T**órax **L**aranja), **AB** (gine de **A**bdome **B**ranco) e **AV** (gine de **A**bdome **V**erde). Finalmente, o aparelho reprodutor de todas as rainhas e gines dealadas de todas as colônias, assim como de 10 gines aladas e 15 operárias, foi dissecado como para *C. lectus* (cf. § 4.2.1).

O comportamento de cuidado com os imaturos pelas operárias foi estudado em agosto e setembro de 2005 em seis colônias criadas em ninhos artificiais como no § 2.2.2. O período e os instrumentos utilizados no estudo foram os mesmos de *C. lectus*, porém o método de observação divergiu entre elas, devido ao constante transporte das larvas pelas operárias.

As seis colônias foram sucessivamente estudadas durante seis dias (uma colônia por dia). A cada dia, cinco larvas de uma mesma colônia foram observadas individualmente durante 50 minutos, com intervalos de um minuto. Duas horas de observações suplementares das colônias foram realizadas para caracterizar todos os comportamentos. O catálogo comportamental da espécie foi estabelecido segundo as mesmas modalidades de *C. lectus*. Os dados coletados foram tratados segundo o mesmo método que *C. lectus* (cf. § 4.2.1).



4.3. Resultados

4.3.1. Comportamento das rainhas e das gines

4.3.1.1. *Cyphomyrmex lectus*

Um total de 96 h de observações das colônias de *C. lectus* foi realizado, somando 1.800 registros comportamentais. O catálogo comportamental das rainhas de *C. lectus* está apresentado na tabela 10. A frequência relativa de cada comportamento está apresentada na figura 34.

A imobilidade das rainhas dentro do ninho (**IM**: 71,22%) (Fig. 34) foi o item comportamental mais freqüente de todos os comportamentos registrados. As rainhas permaneciam sobre o fungo ou dentro dos seus orifícios. Observou-se a imobilidade de uma rainha próxima a uma larva jovem após a sua eclosão.

A locomoção das rainhas (**L**: 8,78%) (Fig. 34) ocorreu sempre quando estas necessitavam se alimentar dentro do ninho. Ela nunca foi observada fora do ninho.

A autolimpeza das rainhas (**AL**: 5,17%) (Fig. 34) foi realizada por lambidas, principalmente nas pernas anteriores e nas antenas, movimentando a glossa de baixo para cima.

As interações sociais com outros adultos da colônia (**IS**: 0,5%) (Fig. 34) foram, sobretudo representadas pela limpeza das rainhas pelas operárias. Por isso, as rainhas ficavam imóveis enquanto uma ou diversas operárias ao mesmo tempo lambiam sucessivamente todas as partes do seu corpo. As rainhas nunca foram observadas limpando outro adulto da colônia.

A atividade alimentar das rainhas (**AA**: 3,78%) (Fig. 34) foi sempre individual. Para se alimentar, estas recortavam as partes mais desenvolvidas do fungo, antes de ingeri-las. No entanto, uma rainha foi observada roubando um pedaço de fungo de uma larva, e uma outra foi observada devorando uma larva. As observações extras mostraram que, raramente, as rainhas solicitavam líquido proctodeal das larvas. No entanto, quando isso acontecia, elas estimulavam as regiões ventral e anal das larvas, respectivamente com toques das mandíbulas e das antenas. Em resposta à estimulação, a larva eliminava uma gota de líquido transparente pelo orifício anal (líquido proctodeal) (Fig 40 D), o qual era imediatamente sugado pela rainha.



A manipulação do fungo pela rainha (**MF**: 6,61%) (Fig. 34) também ocorreu cada vez que ela necessitava se alimentar (Fig. 41 B).

Tabela 10. Catálogo comportamental das rainhas de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil) baseado em 1.800 observações visuais ("scanning") para três colônias (os itens comportamentais elementares, em *itálico* foram agrupados em algumas categorias comportamentais, em **negrito**). As interações sociais (**IS**) foram definidas como qualquer interação entre a rainha e outro membro da colônia que não esteja ligado à realização de um dos comportamentos já listados no catálogo.

CÓDIGO	DESCRIÇÃO DO COMPORTAMENTO
IM	Imobilidade dentro do ninho
L	Locomoção dentro do ninho
AL	Autolimpeza
IS	Interações sociais dentro do ninho <i>Operária limpando a rainha</i> <i>Operária antenando a rainha</i>
AA	Atividades alimentares <i>Alimentação</i> <i>Furto do fungo da larva</i> <i>Mastigação do fungo para alimentar a cria</i>
MF	Manipulação do fungo <i>Antenação</i> <i>Lambidas</i>
O	Oviposição
CC	Cuidado com a cria <i>Antenação</i> <i>Transporte</i> <i>Lambidas</i> <i>Alimentação</i> <i>Colocação de tufo de fungo</i>



No comportamento de cuidado com a cria (**CC**: 3,78%) (Fig. 34) as rainhas inspecionavam freqüentemente a cria através de várias antenações e alimentavam esta com pedaços de fungo. O transporte das mesmas dentro do ninho foi raramente observado. Em duas ocasiões, uma rainha foi observada alimentando as larvas com os próprios ovos tróficos e outras vezes ela colocava tufo de fungo sobre as larvas (cf. § 4.3.2.1) sempre que estas se encontravam desprovidas de fungo na cutícula.

O comportamento mais raro das rainhas foi a oviposição (**O**: 0,17%) (Fig. 34). Foi possível acompanhá-lo completamente em três ocasiões. As rainhas permaneceram com o gáster curvado para baixo entre as pernas e a cabeça inclinada. Movimentos do gáster foram repetidos até o momento da oviposição. Quando os ovos se encontravam completamente expelidos, as rainhas os seguravam com as mandíbulas. Imediatamente, eram acomodados sobre o fungo e as rainhas se encarregavam de cobri-lo com pequenos tufo de fungo.

O estudo anatômico do aparelho reprodutor das rainhas e das gines confirmou a monoginia da espécie através da dissecação dos ovários e da espermateca das rainhas. Os ovários são formados por três ovaríolos (Figs. 35A-B) e são do tipo politrófico. As células nutridoras são nitidamente separadas das câmaras dos ovócitos por uma constrição (Fig. 35E). Cada ovaríolo forma um filamento terminal comprido, que se afunila gradativamente (Figs. 35A-C). Os ovaríolos de cada ovário são sustentados por um oviduto lateral que se funde ao outro formando um oviduto comum (Figs. 36B, D). No germário, observou-se uma massa de células germinativas. Logo abaixo, no vitelário, foram observados os ovócitos em desenvolvimento, de cor translúcida a branco-leitosa (Figs. 35A-B), com uma camada de células foliculares ao seu redor (Figs. 35E e 36C). Na base de alguns dos ovaríolos foram observados ovócitos desenvolvidos apresentando tecidos amarelos (Figs. 35A-B, 36A). Seu conteúdo interno apresentou-se denso e homogêneo (Fig. 35F). A espermateca da rainha de *C. lectus* possui uma forma oval, com tecidos gordurosos centralizados sobre ela (Figs. 35 A, C-D). Sua cor é branco-perolada (Fig. 35 A) e apresenta-se fundida com o oviduto comum (Fig. 35C).

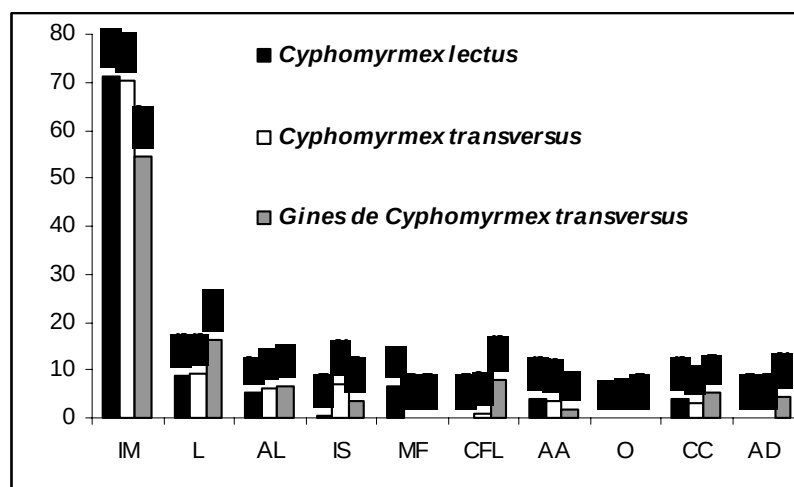
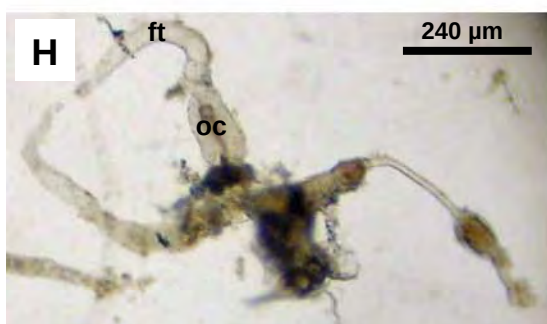
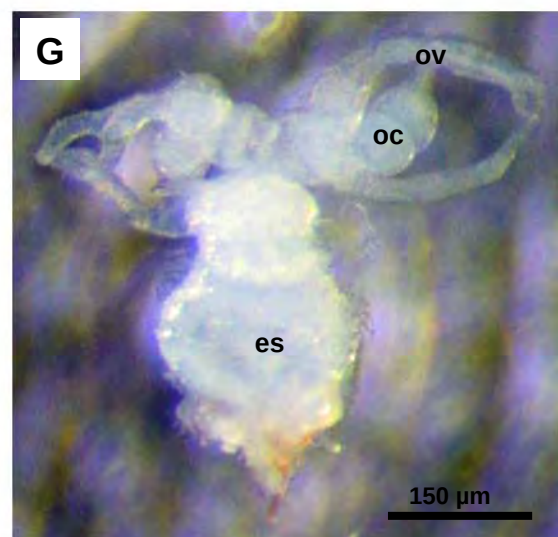
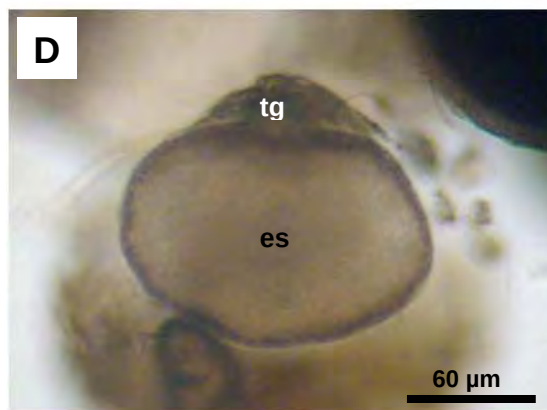
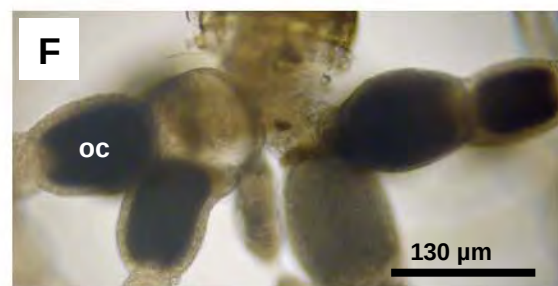
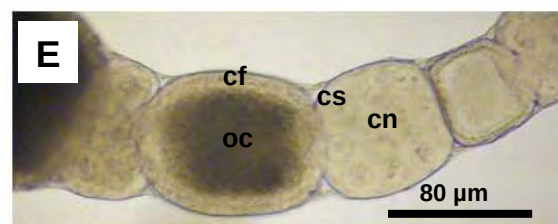
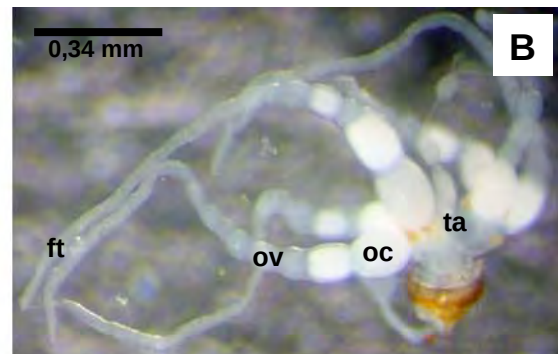
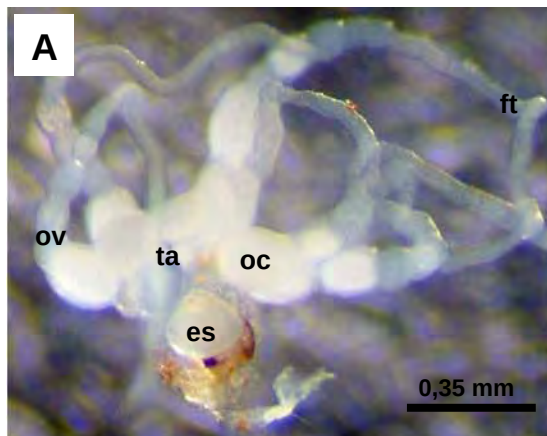


Figura 34. Frequência relativa comparada dos comportamentos das rainhas de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil) e das rainhas e gínes de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil). **IM** (imobilidade), **L** (locomução), **AL** autolimpeza, **IS** (interação social), **MF** (manipulação do fungo), **CF** (cuidado com o fungo), **AA** (atividades alimentares), **O** (oviposição), **CC** (cuidado com a cria), **AD**, (atividades domésticas).

Observou-se que os ovários das gínes virgens são menores do que os das rainhas, com os filamentos terminais dos ovaríolos mais curtos, afunilando gradativamente. O germário apresentou-se também mais curto e somente alguns ovócitos estavam em desenvolvimento no vitelário. Todos os ovócitos são pequenos e com um conteúdo interno translúcido (Fig 35 G). Na maioria das gínes, nenhum ovócito maduro foi observado; no entanto, quando presente, apresentou-se menor que os da rainha e rodeado por uma camada muito fina de células foliculares. Eles se apresentaram isentos de tecidos amarelos na sua base. A espermateca das gínes se apresentou idêntica à da rainha, contendo tecidos gordurosos centralizados sobre ela, porém totalmente transparente (Fig. 35 G).



Figura 35 (página seguinte). Morfologia do aparelho reprodutor das fêmeas de *Cyphomyrmex lectus*. **A-F:** rainhas. **A-C:** aparelhos reprodutores vista geral, apresentando ovários (**ov**), ovócitos (**oc**), com tecidos amarelos (**ta**) na base espermateca (**es**) e filamento terminal (**ft**). **D:** detalhe da espermateca (**es**) com tecido gorduroso (**tg**). **E:** estrutura tissular dos ovários (**ov**) com um ovócito bem visível (**oc**), apresentando uma camada de células foliculares (**cf**); células nutridoras (**cn**) separadas por uma constrição (**cs**). **F:** região basal dos ovários. **G:** aparelho reprodutor de uma gine, vista geral. **H:** aparelho reprodutor de uma operária, vista geral (somente um ovário está visível).



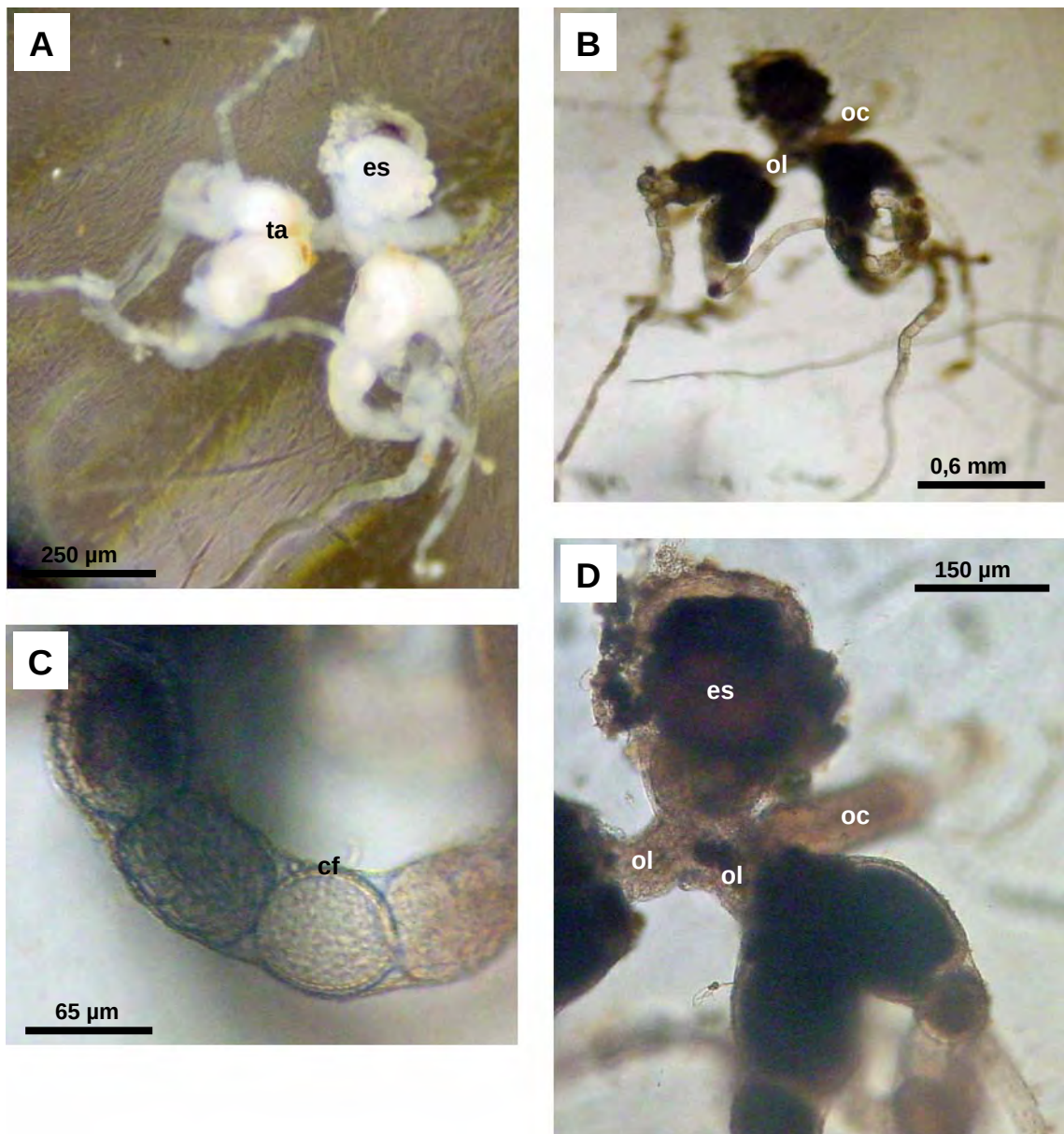


Figura 36. Morfologia do aparelho reprodutor da rainha de *Cyphomyrmex lectus*. **A-B:** aparelhos reprodutores dissecados, vista geral apresentando tecidos amarelos (**ta**). **C:** detalhe da estrutura tissular de um ovaríolo, apresentando células foliculares (**cf**). **D:** detalhe da região basal dos ovários apresentando ovidutos laterais (**ol**) e o oviduto comum (**oc**).



Os ovários das operárias se apresentaram ainda mais reduzidos que os das gines, contando também com três ovaríolos. Estes possuem filamentos terminais muito curtos que se afinam bruscamente (Fig. 35 H). Células germinativas foram observadas no germário, mas nenhum ovócito em desenvolvimento no vitelário. No entanto, observou-se que as operárias colocaram muitos ovos tróficos que se destinaram à alimentação das larvas. Não foi possível a observação da espermateca nas operárias.

4.3.1.2. *Cyphomyrmex transversus*

Um total de 72h de observações das colônias de *C. transversus* foi realizado, somando 2.800 registros comportamentais. O catálogo comportamental está apresentado na tabela 11.

A imobilidade das rainhas (**IM**: 70,21%) e das gines (**IM**: 54,37%) dentro do ninho (Fig. 34) foi o item mais freqüente de todos os comportamentos registrados. As rainhas permaneciam imóveis, geralmente no interior da câmara onde se encontravam os imaturos. Foram observadas algumas operárias antenando o seu gáster (Fig. 37 D). Ao contrário, não foi observada a permanência das operárias ao redor das gines.

A locomoção das rainhas (**L**: 9,13%) e das gines (**L**: 16,37%) (Fig. 34) foi distinta. As rainhas sempre se locomoveram dentro do ninho, principalmente precedendo à alimentação ou a oviposição. Ao contrário, as gines se locomoviam tanto dentro, quanto na área de forrageamento externa ao ninho, à procura de substratos.

A autolimpeza das rainhas (**AL**: 6,21%) e das gines (**AL**: 6,65%) (Fig. 34) foi realizada da mesma forma para as duas categorias. No caso das gines, (Fig. 37 B) a sua maior freqüência foi observada quando elas cuidavam do fungo, da cria ou após o forrageamento. Nas rainhas, a autolimpeza foi freqüentemente observada após a alimentação.



Tabela 11. Catálogo comportamental das rainhas e gines de *Cyphomyrmex transversus* baseado em 2.800 observações visuais ("scanning") para seis colônias. Os itens comportamentais elementares (em *italico*) foram agrupados em categorias comportamentais (em **negrito**). As interações sociais (**IS**) foram definidas como qualquer interação entre a rainha e outro membro da colônia que não esteja ligado à realização de um dos comportamentos já listados no catálogo.

CÓDIGO	DESCRIÇÃO DO COMPORTAMENTO
IM	Imobilidade dentro do ninho
L	Locomoção dentro do ninho
AL	Autolimpeza
IS	Interações sociais dentro do ninho <i>Rainha antenando uma operária (solicitação de alimento)</i> <i>Gine limpando uma operária</i> <i>Gine limpando uma rainha ou uma gine</i> <i>Operária limpando uma rainha ou uma gine</i> <i>Operária antenando a gine</i>
CF	Cuidado com o fungo <i>Antenando fungo</i> <i>Transportando fungo</i> <i>Lambendo fungo</i> <i>Colocando líquido fecal sobre o fungo</i> <i>Cortando fungo</i>
AA	Atividades alimentares <i>Alimentando-se de fungo</i> <i>Tentativa de furto do fungo da operária</i> <i>Furto do fungo da operária</i> <i>Furto do fungo da larva</i> <i>Mastigando fungo para alimentar a cria</i>



Tabela 11. Continuação...

CÓDIGO	DESCRIÇÃO DO COMPORTAMENTO
AD	Atividades domésticas <i>Transportando substrato</i> <i>Lambendo substrato</i> <i>Antenando substrato</i> <i>Antenando lixo</i> <i>Transportando lixo</i> <i>Raspando o chão do ninho</i>
O	Oviposição
CC	Cuidado com a cria <i>Antenando cria</i> <i>Transportando a cria</i> <i>Lambendo a cria</i> <i>Alimentando a cria</i> <i>Colocando tufos de fungo na cria</i>

As interações sociais com outros adultos da colônia (**IS**: 6,92%) para as rainhas e (**IS**: 3,40%) para as gines (Fig. 34) são representadas, sobretudo pela limpeza da rainha pelas operárias ou por outras gines. Observou-se também que, através de antenações rápidas nas operárias, as rainhas solicitavam freqüentemente o alimento (Fig. 37C). Pelo menos quatro operárias foram observadas antenando constantemente o gáster da rainha, no momento da postura. Assim, o cálculo da freqüência de ocorrência indicou diferenças significativas entre as rainhas e as gines para essa categoria comportamental (Teste U de Mann-Whitney; $U = 7,5000$; $p < 0,0207$) (Tab. 12).

As atividades alimentares (**AA**: 3,58%) para as rainhas e (**AA**: 1,76%) para as gines (Fig. 34) foram essenciais para distingui-las. Para se alimentar, as rainhas roubavam um pedaço de fungo das operárias, o qual se destinaria à alimentação das larvas. Em outras ocasiões, elas localizavam algum pedaço de fungo preso no aparelho bucal da larva e, imediatamente o levava (Fig. 37A).



Raramente as rainhas foram observadas se alimentando sozinhas, enquanto nas gines esse comportamento foi verificado. Não foram observadas rainhas se alimentando de larvas, nem a alimentação passiva das mesmas pelas operárias. Assim, o cálculo da frequência de ocorrência das atividades alimentares (**AA**) indicou diferenças significativas entre as rainhas e as gines (Teste U de Mann-Whitney, $U = 7,5000$, $p < 0,0206$) (Tab. 12).

Tabela 12. Frequência comparada dos comportamentos da rainha e das gines de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil) usando o teste U de Mann-Whitney ($U < 0,05$). **IM** (imobilidade), **L** (locomção) **AL** (autolimpeza), **IS** (interação social), **CF** (cuidados com o fungo), **AA** (atividades alimentares), **O** (reprodução), **CC** (cuidado com a cria).

	IM	L	AL	IS	CF	AA	O	CC
Valor de U	16,0000	10,5000	22,5000	7,5000	0,0000	7,5000	13,5000	26,0000
Valor de P	0,1949	0,0516	0,5952	0,0207	0,0014	0,0206	0,0219	0,9059

As frequências dos comportamentos das rainhas de *C. lectus* e de *C. transversus* foram comparadas estatisticamente na tabela 13.

Tabela 13. Frequência comparada dos comportamentos das rainhas de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil) e de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil), (teste U de Mann-Whitney ($P < 0,05$)). **IM** (imobilidade), **L** (locomção) **AL** (autolimpeza), **IS** (interação social), **AA** (atividades alimentares), **O** (oviposição) e **CC** (cuidado com a cria).

	IM	L	SG	IS	AA	O	CC
Valor de U	9,0000	7,0000	7,0000	0,0000	9,0000	9,0000	2,0000
Valor de P	1,0000	0,6056	0,6056	0,0201	1,0000	1,0000	0,0660

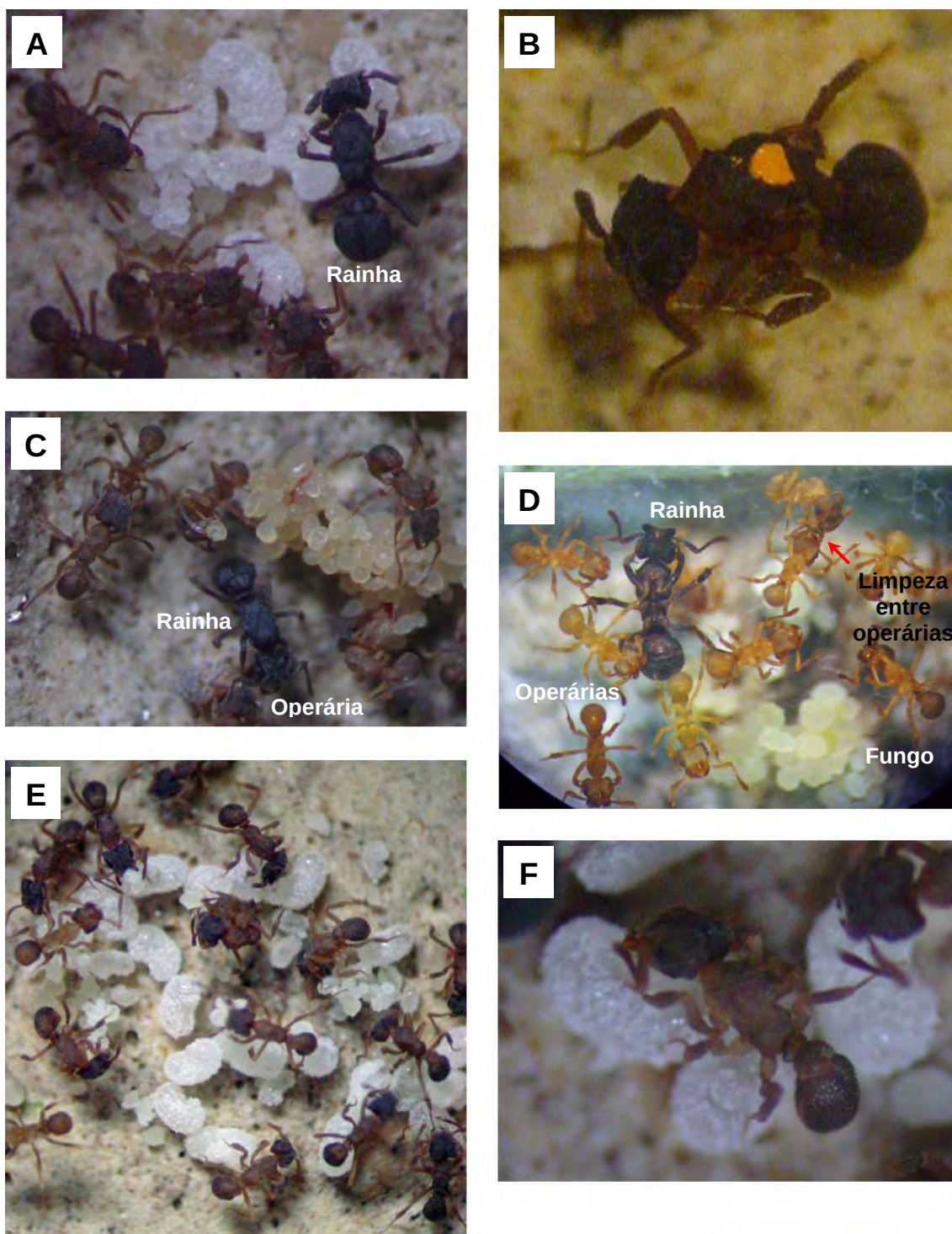


Figura 37. Comportamentos das fêmeas e do cuidado com os imaturos pelas operárias de *Cyphomyrmex transversus*. **A:** rainha roubando o fungo de uma larva. **B:** autolimpeza de uma gine marcada. **C:** rainha solicitando alimento através de antenações com uma operária. **D:** rainha imóvel com operárias ao seu redor e limpeza entre operárias. **E:** cuidado com a cria pelas operárias. **F:** operária lambendo uma larva.



O cuidado com a cria (**CC**: 3,17%) para as rainhas e (**CC**: 5,10%) para as gines (Fig. 34) foi realizado com maior frequência pelas últimas, mas sem haver diferença significativa. Através de várias antenações e lambidas, as gines inspecionavam as larvas. Mais detalhes sobre os cuidados com a cria podem ser conferidos no § 4.3.2.2.

O cuidado com o fungo (**CF**) representou 0,67% de todos os itens comportamentais registrados para as rainhas e 8,03% para as gines (Fig. 34). Raramente, as rainhas foram encontradas depositando líquido fecal no fungo ou no substrato incorporado, sendo esse comportamento mais frequentemente observado nas gines. Assim, o cálculo da frequência de ocorrência indicou diferenças significativas entre elas (Teste U de Mann-Whitney, $U = 0,0000$, $p < 0,0014$) (Tab. 12).

O comportamento mais raro e atributo próprio da rainha foram a oviposição (**O**: 0,13%) (Fig. 34). Foi possível acompanhá-lo completamente em três ocasiões, sendo idêntico à rainha de *C. lectus* (cf. § 4.3.1.1). Quando o ovo se encontrava completamente expelido, uma das operárias que estava próxima às rainhas se encarregava de segurar o ovo com as suas mandíbulas, acomodá-lo sobre outros ovos e cobri-lo com pequenos tufo do fungo. Nas observações, a rainha nunca foi observada cuidando do ovo após a sua postura.

As rainhas não participaram das atividades domésticas que se referem ao cuidado com o substrato e com a limpeza do ninho, e nunca saem do ninho. As atividades domésticas (**AD**) representaram 4,32% das atividades das gines (Fig. 34). Os cuidados com os substratos a serem incorporados no fungo podem ser conferidos no § 2.3.2.2. A manutenção do ninho foi representada pela antenação e pelo transporte do lixo encontrado dentro e fora do ninho.

Observações extras permitiram verificar alguns comportamentos referentes às rainhas ou às gines de *C. transversus* e que não puderam ser quantificados. Um deles consistiu na exclusão de uma gine pelas operárias no interior do ninho. Essa gine foi posta várias vezes na câmara de lixo do ninho ou numa câmara vazia e depois foi arrastada para o exterior do ninho,



onde acabou morrendo. A morte de algumas gines foi também observada em outras colônias, porém, a causa foi desconhecida.

O estudo morfológico do aparelho reprodutor das rainhas e das gines confirmou a monoginia da espécie. Sua morfologia externa é idêntica à de *C. lectus* (Fig. 38B) (cf. § 4.3.1.1). A spermateca das rainhas se apresentou bastante volumosa e levemente oval (Figs. 38E e 39A-B). O ducto espermático é curto (Figs. 38C-D e 39A-E).

Nas gines os ovários são menores que os da rainha e os filamentos terminais dos ovariolos apresentaram-se mais curtos, se afunilando gradativamente ou bruscamente (Figs. 38A e F). Não foi possível observar os ovários das operárias.

4.3.2. Comportamento do cuidado com os imaturos

4.3.2.1. *Cyphomyrmex lectus*

No total, 42h de observações de seis colônias de *C. lectus* foram realizadas, somando 6.000 registros comportamentais. O catálogo comportamental está apresentado na tabela 14. Foi definida como interação social (**IS**) qualquer interação entre uma operária e uma larva que não esteja ligada à realização de um dos outros comportamentos listados no catálogo.

Na guarda das larvas (**G**: 2,88% de todos os comportamentos registrados) (Fig. 40), as operárias permaneciam paradas sobre elas, com as antenas inclinadas para cima movimentando-as lentamente.

O transporte das larvas (**TR**: 1,03%) (Fig. 40) foi o mais raro dos comportamentos das operárias. As larvas permaneciam concentradas num determinado local do fungo durante muito tempo (Figs. 41A-C).

As atividades alimentares das larvas (**AA**: 60,12%) (Fig. 40) foi o comportamento mais freqüente. Os movimentos de abertura e fechamento das mandíbulas das larvas foram intensos quando as mesmas solicitavam alimentos. Esse comportamento foi mais comum quando as operárias antenavam ou tocavam o corpo da larva. Na maioria das vezes, as larvas



foram alimentadas com hifas do fungo simbiote. Uma porção do fungo foi retirada com o auxílio das mandíbulas pela operária antes de ser manipulado pelo aparelho bucal para se transformar numa minúscula esfera fúngica. Com o auxílio do aparelho bucal e dos primeiros pares de pernas, a operária colocava a esfera de fungo diretamente em contato com as peças bucais das larvas. A ingestão do fungo foi realizada por simples movimentos verticais da cabeça e outros laterais das peças bucais externas. Além do fungo, as larvas também eram alimentadas com ovos tróficos postos pelas operárias.

Houve trofalaxia proctodeal entre as larvas de todos os instares e as operárias. O líquido proctodeal foi constantemente liberado quando a operária o solicitava ou mesmo era ofertado espontaneamente pela larva (Fig. 41D).

A eliminação do mecônio foi também observada no início da metamorfose e até três operárias ingeriam a sua porção líquida e transportava para outra parte do fungo a sua porção sólida.

As interações sociais (**IS**: 32,46%) (Fig. 40) foram sobretudo representadas por antenações e lambidas das operárias nas larvas. As antenações do corpo e da região anal foram mais intensas quando as operárias solicitavam o líquido proctodeal ou quando auxiliavam a larva na muda (Fig. 41E). As antenações do aparelho bucal foram mais intensas durante a alimentação das larvas (Fig. 41E). A limpeza das larvas pelas operárias foi frequentemente observada quando estas eram lambidas, sobretudo no aparelho bucal.

No cuidado da ecdise das larvas (**CE**: 3,50%) (Fig. 40), observou-se que até três operárias realizavam juntas inúmeros toques antenais e lambidas por todo o corpo da larva. Os tufo de fungo foram removidos juntamente com a velha cutícula. Depois, uma pequena porção de fungo foi sistematicamente retirada pelas operárias e depois aderida à nova cutícula. Esse comportamento foi sempre observado depois da muda das larvas ou da postura dos ovos pela rainha.

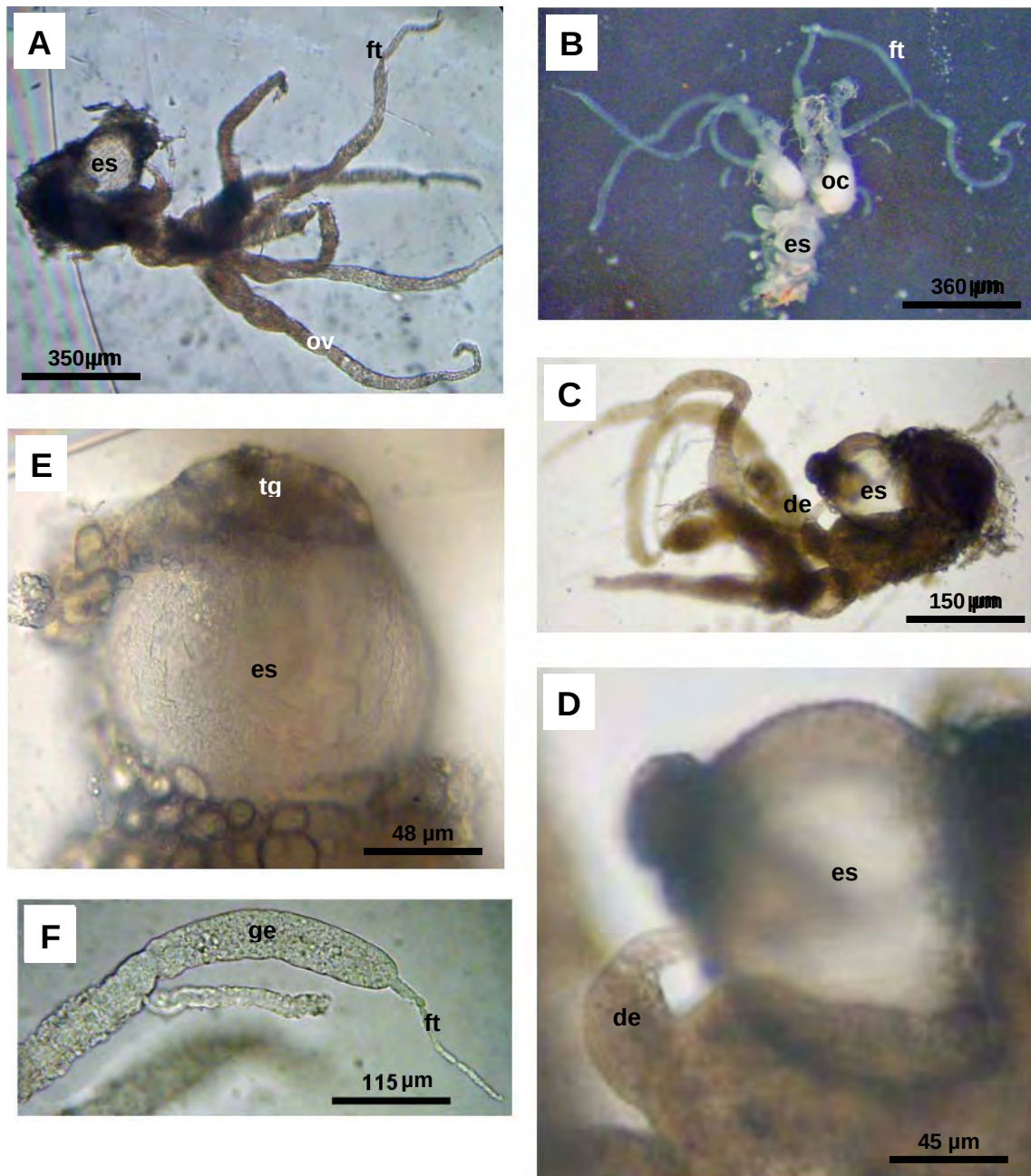


Figura 38. Morfologia do aparelho reprodutor das fêmeas de *Cyphomyrmex transversus*. **A e C:** aparelhos reprodutores das gines, vista geral. **B:** aparelho reprodutor de rainha, vista geral. **D:** detalhe da espermateca (**es**) e do ducto espermático (**de**) da gine. **E:** detalhe de espermateca (**es**) da rainha com tecido gorduroso (**tg**), vista dorsal. **F:** extremidade de um ovário de gine (**ge**: germário).

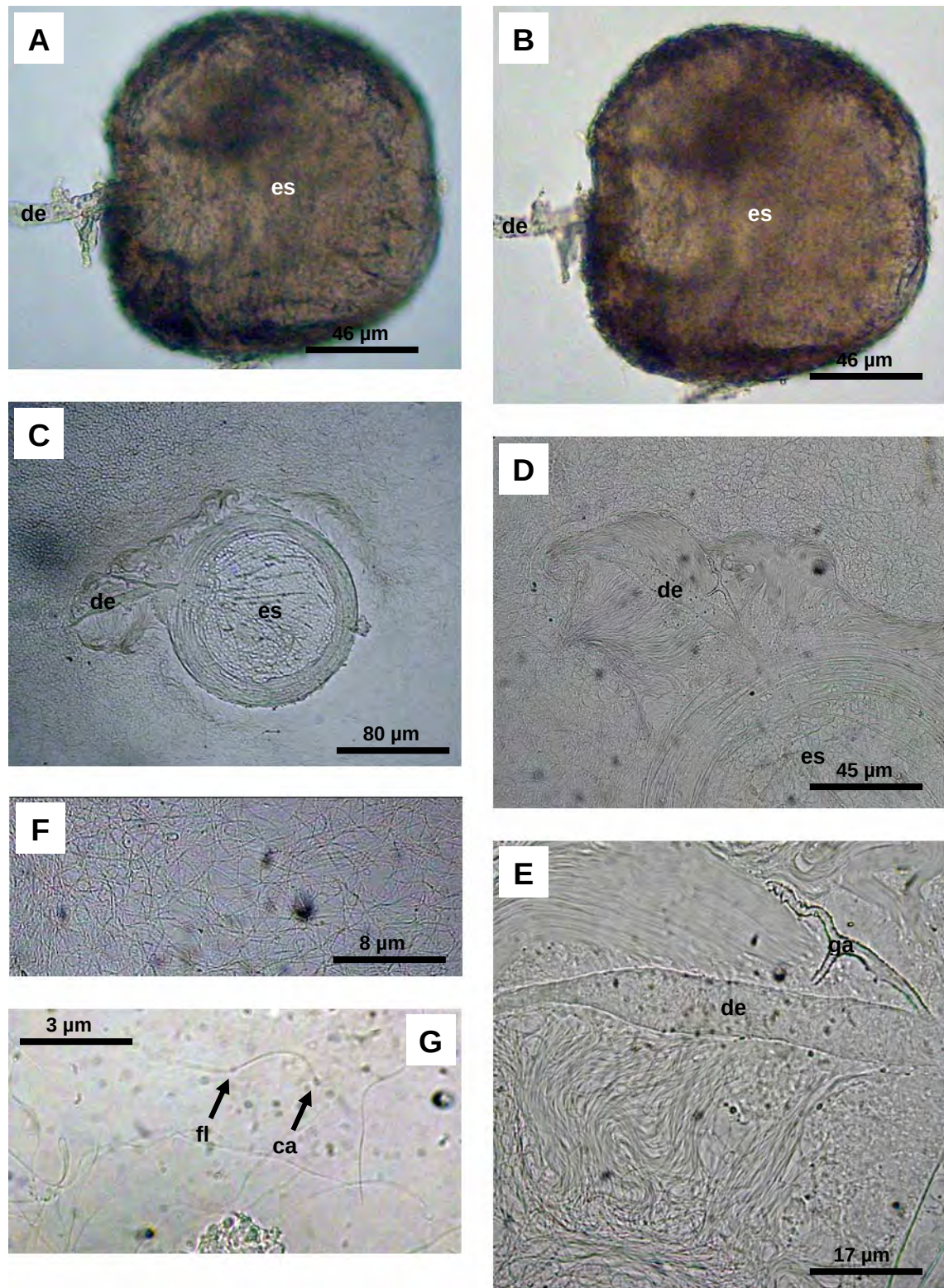


Figura 39. Rainha de *Cyphomyrmex transversus*, morfologia da espermateca (**es**). **A:** espermateca (**es**) dissecada, vista ventral (base do ducto espermático (**de**) visível). **B:** idem, vista dorsal. **C:** espermateca (**es**), vista por transparência (ducto espermático (**de**) visível). **D-E:** detalhe do ducto espermático (**es**) e do canalículo da glândula anexa (**ga**). **F:** espermatozóides expulsos da espermateca. **G.** detalhe de alguns espermatozóides (**fl**: flagelo; **ca**: cabeça).

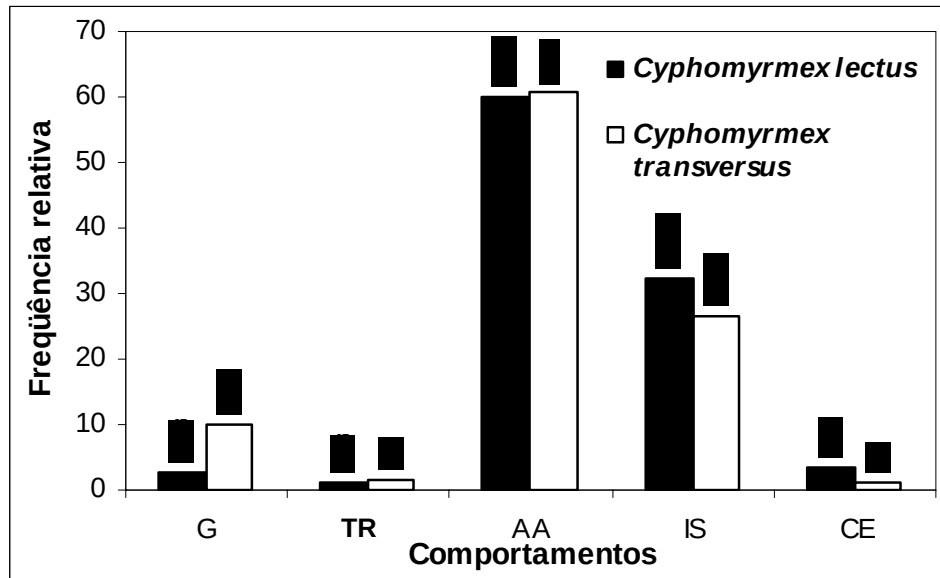


Figura 40. Frequência relativa comparada dos comportamentos das operárias de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil) e de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil), no cuidado com os imaturos. **G** (guarda), **TR** (transporte), **AA** (atividades alimentares), **IS** (interação social) e **CE** (cuidados na ecdise).

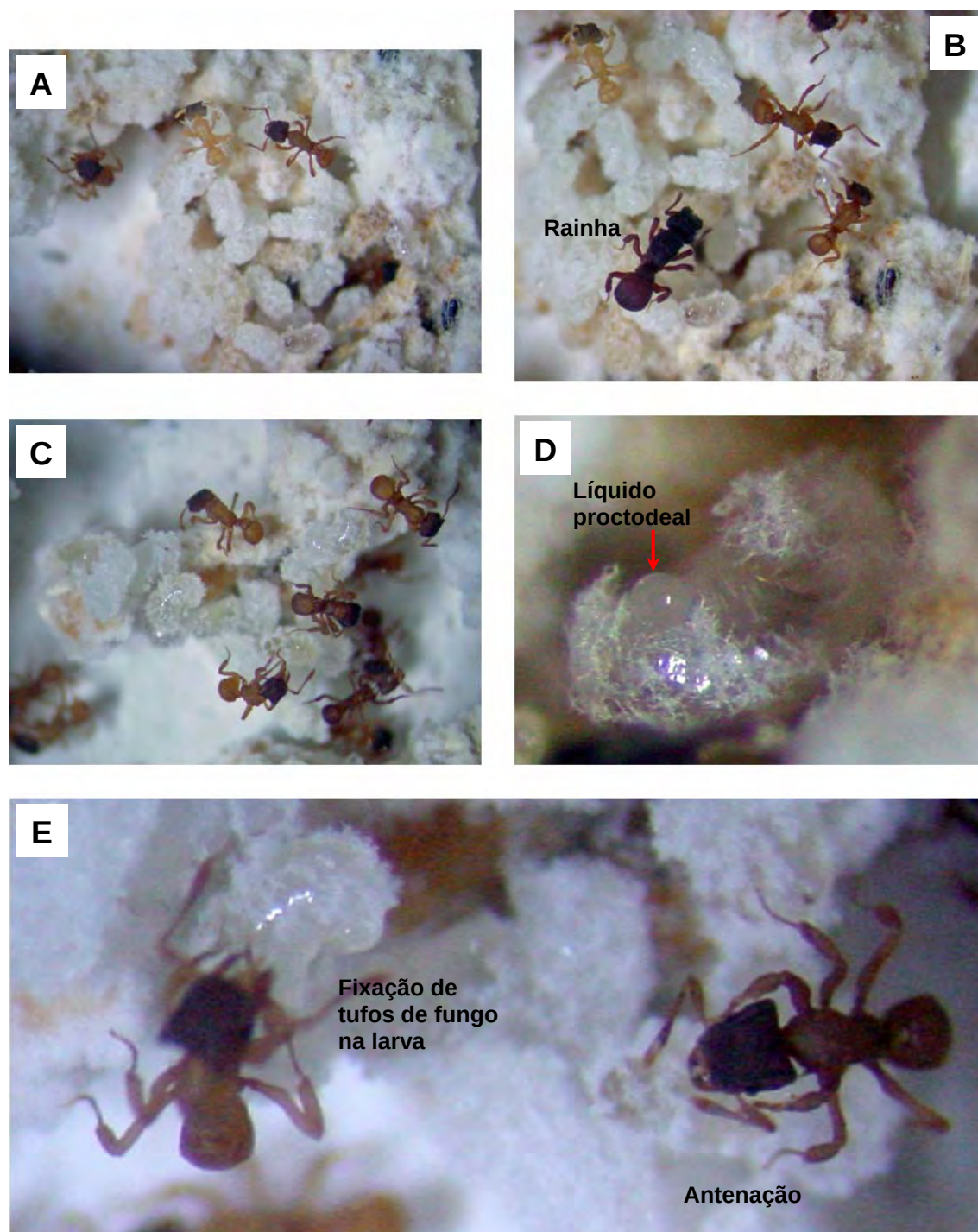


Figura 41. Comportamento de cuidado com os imaturos pelas operárias de *Cyphomyrmex lectus*. **A:** vista geral da cria. **B:** lambendo a cria e rainha antenando o fungo. **C:** antenando a cria. **D:** detalhe da larva expelindo líquido proctodeal. **E:** fixação dos tufo de fungo na larva e antenação do aparelho bucal da larva.



4.3.2.2. *Cyphomyrmex transversus*

No total, 25h de observações de seis colônias de *C. transversus* foram realizadas, somando 1.500 registros comportamentais. O catálogo comportamental está apresentado na tabela 14. Foi definida como interação social (**IS**) qualquer interação entre uma operária e uma larva que não esteja ligada à realização de um dos outros comportamentos listados no catálogo.

A guarda das larvas (**G**: 10,12% de todos os comportamentos registrados) (Fig. 40) revelou-se idêntico à de *C. lectus*.

No transporte (**TR**: 1,41%) (Fig. 40) as larvas menores eram continuamente transportadas para as câmaras de alimentação ou para as câmaras em que se encontravam as larvas mais desenvolvidas (Fig. 37E). Sempre que as operárias percebiam algum perigo iminente, todos os imaturos eram transportados e acondicionados sob o fungo ou nas câmaras internas do ninho.

As atividades alimentares das larvas (**AA**: 60,82%) foram os comportamentos mais freqüentes (Fig. 40). A solicitação do alimento pelas larvas de *C. transversus* foi idêntico ao de *C. lectus*. As larvas foram alimentadas com pedaços dos nódulos poligonais de fungo (Figs. 25A-C) os quais apresentavam uma coloração branca a bege, aparentemente secos e individualizados. Um pedaço dos nódulos poligonais de fungo foi retirado com o auxílio das mandíbulas pela operária antes de ser mastigado, para se transformar numa minúscula porção úmida. A partir daí, iniciava-se a tomada alimentar, com comportamentos idênticos aos das larvas de *C. lectus*. Não foram observados ovos tróficos fazendo parte da dieta das larvas. Em apenas uma ocasião foi observada a troca de alimentos entre uma operária e uma larva, através da trofalaxia proctodeal. O líquido proctodeal foi liberado espontaneamente pela larva, sendo rapidamente deglutido por uma operária. Foi observada a eliminação do mecônio pelas pré-pupas de *C. transversus*.

As interações sociais das operárias com as larvas (**IS**: 26,50%) (Fig. 40) foram também representadas por antenações das operárias nas larvas semelhantemente a *C. lectus*. As antenações foram mais intensas no período da alimentação ou quando as operárias auxiliavam a larva na muda. A limpeza



das larvas pelas operárias foi frequentemente observada. As larvas eram lambidas, sobretudo no aparelho bucal e na região ventral (Fig. 37F).

O comportamento das operárias de menor frequência foi o cuidado na ecdise das larvas (**CE**: 1,15%) (Fig. 40). Até cinco operárias de *C. transversus* auxiliaram na muda de um único imaturo, tal como em *C. lectus*. Os tufos de fungo foram removidos juntamente com a velha cutícula, que foi mastigada pelas operárias e posteriormente incorporada ao fungo. Pequenos tufos dos nódulos poligonais de fungo foram raspados pelas operárias com as mandíbulas e depois aderidos à nova cutícula, utilizando suas pernas anteriores. Esse comportamento foi sempre observado depois da muda das larvas ou da postura dos ovos pela rainha.

Tabela 14. Catálogo comportamental do cuidado com os imaturos pelas operárias de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil) (6.000 observações visuais em seis colônias) e de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil) (1.500 observações visuais em seis colônias). Os itens comportamentais elementares (em *italico*) foram agrupados em categorias comportamentais (em **negrito**).

CÓDIGO	DESCRIÇÃO DOS COMPORTAMENTOS
G	Operária de guarda
TR	Transporte das larvas
AA	Atividades alimentares <i>Larva solicitando alimento</i> <i>Operária pondo ovos tróficos para alimentar a larva</i> <i>Operária alimentando a larva</i> <i>Larva alimentando-se</i> <i>Trofalaxia proctodeal</i>
IS	Interações sociais entre operárias e larvas <i>Operárias antenando as larvas</i> <i>Limpeza das larvas</i>
CE	Cuidados na ecdise <i>Operárias auxiliando na muda das larvas</i> <i>Operárias cobrindo a larva com tufos de fungo</i>



Alguns comportamentos referentes exclusivamente às operárias quando se encontravam cuidando da cria não foram quantificados. No entanto, o contato direto das operárias com a cria, por exemplo, promoveu o comportamento constante de autolimpeza e de limpeza entre operárias (Fig. 37D).

As frequências dos comportamentos de cuidado com os imaturos de *C. lectus* e de *C. transversus* foram comparadas estatisticamente na tabela 15. O comportamento de guarda das larvas (**G**) foi o único que resultou de diferenças significativas entre as espécies (Tab. 15).

Tabela 15. Frequência comparada do cuidado com os imaturos pelas operárias de *Cyphomyrmex lectus* (Rio Claro-SP, Brasil) e *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil) usando o teste estatístico U de Mann-Whitney ($P < 0,05$). **IS** (interação social), **AA** (atividades alimentares), **G** (guarda), **CE** (cuidados com a ecdise), **TR** (transporte).

Comportamentos	IS	AA	G	CE	TR
Valor de U	13,0000	17,0000	4,0000	6,0000	18,0000
Valor de P	0,4233	0,8728	0,0247	0,0542	1,0000

4.4. Discussão

Aparelho reprodutor das fêmeas

Todas as colônias de *C. lectus* continham uma única gine dealada e a dissecação do aparelho reprodutor confirmou a monoginia da espécie. Diversas colônias de *C. transversus* continham mais de uma gine dealada. No entanto, a dissecação do aparelho reprodutor das gines e o estudo dos seus comportamentos confirmaram a monoginia da espécie. A monoginia representa uma estrutura reprodutiva comum nas Myrmicinae (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). Nas Attini, a monoginia primária já foi observada em algumas espécies de *Acromyrmex* e *Atta* (FOWLER et al., 1986), porém muitos gêneros apresentam fundações pleométricas (RISSING e POLLOCK, 1986; DIEHL-FLEIG e ARAÚJO, 1996; FERNÁNDEZ-MARÍN et al., 2004). A coleta em dois momentos de fundação de *C. transversus* com apenas uma rainha



sugere uma estratégia de fundação por haplometrose. Essa hipótese poderia ser sustentada pelo fato de que as colônias que continham inicialmente mais de uma gine dealada apresentavam apenas uma rainha depois de alguns meses de criação. As gines encontradas junto com a rainha perderam as suas asas e permaneceram na colônia sem copular. Com exceção das formigas poneromorfas, existem poucos estudos sobre a morfologia do trato genital em Formicidae e, particularmente, no caso da tribo Attini. No caso de *C. lectus* e *C. transversus*, a morfologia geral do trato genital e dos seus órgãos associados é diferente ao que já se conhece sobre a morfologia do aparelho reprodutor das Attini derivadas, como por exemplo do gênero *Acromyrmex* (ANTUNES et al. 2002). Observou-se que a rainha, as gines e as operárias de *C. lectus* possuem um mesmo número de ovariolos (três ovariolos por ovário). No entanto, o estudo referente aos ovários das operárias de *C. transversus* foi dificultado pela sua atrofia. Nenhuma diferença foi observada no grau de desenvolvimento entre as rainhas das duas espécies. No entanto, a morfologia das suas espermatecas apresentou diferenças: nitidamente oval em *C. lectus* (Fig. 35D) e levemente oval em *C. transversus* (Fig. 39A-B). A cor da espermateca se diferenciou entre a rainha (cor perolada) (Fig. 38E) e a gine (transparente) (Fig. 38D), devido à presença ou não de esperma (Figs. 39C-G). A maior diferença observada entre a rainha e a gine de *C. transversus* diz respeito à ausência de ovócitos maduros no caso das gines. Isso sugere que estas somente produzem ovos tróficos. Esses ovos tróficos são postos no estágio imaturo de desenvolvimento e servem para a alimentação das larvas. Na Formicinae *Plagiolepis pygmaea*, a degeneração prematura das células nutrizes e do epitélio folicular resulta em pequenos ovos tróficos, não corionados (PASSERA, 1968).

As características encontradas para os ovócitos, que vão originar ovos tróficos, concordam com os estudos encontrados por Lara (1992). A existência de dois tipos de ovos morfologicamente distintos está correlacionada com a ocorrência de dois padrões de ovogênese. A rainha possui os ovariolos longos com uma sucessão de numerosos ovócitos seja em estágio de maturação pré-vitelogênico, seja vitelogênico e com largos corpos amarelos escuros. Esse



traço representa uma indicação de oviposição ativa (PEETERS, 1991). Ao contrário, as gines têm ovaríolos curtos, que podem ter um único ovócito na base e isento de tecido amarelo.

O fato das gines e das operárias de *C. lectus* e *C. transversus* possuírem o mesmo número de ovaríolos por ovário é esperado, já que as duas espécies pertencem ao mesmo gênero.

Nas duas espécies, o fato do número de ovaríolos por ovário ser idêntico entre gines e operárias e ao mesmo tempo pequeno é filogeneticamente interessante. Segundo Matsuda (1976), o plano de organização primitivo do aparelho reprodutor das fêmeas de Hymenoptera, implica um número de ovaríolos por ovário situado entre 3-4. Segundo Villet (1990), as Formicidae basais possuem necessariamente um tal plano de organização, do mesmo modo em que o número de ovaríolos deve ser idêntico entre gines e operárias pouco dimórficas. Por isso, o modesto dimorfismo das fêmeas de *Cyphomyrmex* associados aos resultados do estudo do seu aparelho reprodutor é logicamente oposto ao do número bem maior de ovaríolos das gines e ao forte dimorfismo das fêmeas dos gêneros de Attini superiores (*Atta* e *Acromyrmex*) (VILLET, 1990).

Comportamento das rainhas e das gines

Nas duas espécies, as rainhas não desempenharam quase nenhuma função de operárias, se dedicando somente a pôr ovos e permanecer junto à cria. Elas possuem um catálogo comportamental similar, exceto a manipulação do fungo (**MF**) próprio de *C. lectus*, e o cuidado com o fungo (**CF**) observado somente em *C. transversus*. As diferenças poderiam estar exclusivamente relacionadas com diferente tipo de fungo nas duas espécies.

A imobilidade das rainhas (**IM**) nas duas espécies durante a grande maioria do tempo é compatível com o seu papel reprodutor. Grande parte do investimento energético do seu corpo é destinada à realização da ovogênese. Tal imobilidade da rainha já foi observada, por exemplo, em *Myrmicocrypta ednaella* e *C. rimosus* (MURAKAMI e HIGASHI, 1997). A frequência do comportamento de locomoção (**L**) revelou-se quase idêntica entre as rainhas



das duas espécies provavelmente, porque ele tornou-se indispensável para realizar outros comportamentos, tais como se alimentar. No caso de *C. transversus*, observou-se que esse comportamento foi mais intenso para as gines do que para as rainhas. Isso se justifica pelo fato de que as gines têm um papel social similar ao das operárias.

A frequência do comportamento de autolimpeza (**AL**) foi também semelhante entre as rainhas das duas espécies. Provavelmente ele é muito importante para a saúde da colônia, evitando a contaminação do ninho e do corpo das formigas por organismos patogênicos.

A frequência das interações sociais (**IS**) revelou-se bem mais alta para a rainha de *C. transversus* do que para *C. lectus*, implicando em diferenças significativas (Tab. 13). Isso poderia ser explicado pela freqüente solicitação de alimento pela rainha às operárias, através de antenações rápidas e resultando no roubo do alimento. Observou-se também em *C. transversus* que o mesmo comportamento foi mais freqüente para as rainhas do que para as gines.

Não foi observada nenhuma solicitação de alimento pelas gines com as operárias. A limpeza corporal entre indivíduos adultos também ajudou na distinção entre rainhas e gines de *C. transversus*. Nunca uma rainha foi observada limpando outro indivíduo e esse comportamento revelou-se exclusivo das operárias e das gines. As mesmas cuidam da cria e a limpeza corporal entre operárias permite a transmissão dos hidrocarbonetos cuticulares que compõem o odor característico de cada colônia (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). Observou-se que as antenações das operárias de *C. transversus* nas rainhas são geralmente aplicadas na extremidade do gáster no momento da postura.

A frequência das atividades alimentares (**AA**) foi também semelhante entre as duas espécies. No entanto, observou-se que os atos comportamentais implicados são diferentes e isso poderia ser explicado pelo fato da rainha de *C. lectus* se alimentar sozinha, ao contrário da rainha de *C. transversus* que rouba seus alimentos. Observou-se que o líquido proctodeal foi utilizado pelas rainhas das duas espécies, embora tenha sido mais freqüente em *C. lectus*. Ele representa um complemento alimentar rico em glicose, proteínas e



aminoácidos livres (SCHNEIDER, 2003). Os ovos tróficos da rainha de *C. lectus*, destinados a alimentar as larvas, são transparentes, não possuem um cório rígido e que se deformam entre as mandíbulas das formigas. Nos Formicidae é conhecido que os ovos tróficos podem servir para alimentar a cria (MARICONI, 1970; WEBER, 1972) ou os adultos da colônia (AUTUORI, 1949; GOBIN e ITO, 2000; DIETEMANN et al., 2002; SCHNEIDER, 2003).

A frequência do comportamento de oviposição (**O**) pelas rainhas foi semelhante em ambas às espécies. Notou-se que cada ovo posto pela rainha foi sempre recolhido entre suas mandíbulas ou por uma operária. Esse comportamento difere notadamente do da rainha de *Myrmecia gulosa* que põe seus ovos lançando-os e deixando-os cair, enquanto permanece na posição de repouso (DIETEMANN et al., 2002). Os ovos reprodutivos de *Cyphomyrmex* são opacos, com um cório mais espesso, por manter a sua forma após a oviposição.

A frequência do comportamento de cuidado com a cria (**CC**) foi semelhante entre as duas espécies. No entanto, diferenças na frequência desse comportamento foram observadas entre a rainha e a gine de *C. transversus*. Isso poderia ser explicado pelo papel social similar das gines com as operárias, as quais são responsáveis pelo cuidado com os imaturos, enquanto a rainha dedica-se quase exclusivamente à produção de ovos. Segundo Bazire-Bénazet (1974) e Hölldobler e Wilson (1990), o comportamento de cuidado com a cria pelas rainhas de Formicidae é observado somente no momento da fundação.

Constatou-se que os catálogos comportamentais das rainhas são muito similares entre *C. lectus* e *C. transversus*, porém foram notadas diferenças significativas entre as duas espécies quanto à frequência relativa de alguns dos seus comportamentos. As diferenças observadas na frequência relativa dos comportamentos da rainha e das gines de *C. transversus* são explicadas pelo papel social distinto que cada uma desempenha. Socialmente, a rainha representa a casta reprodutiva, enquanto as gines são similares à casta operária pelo comportamento.



Comportamento do cuidado com os imaturos

Os catálogos comportamentais são idênticos pelo número de comportamentos entre as duas espécies. No entanto, eles diferem levemente pela ocorrência da postura de ovos tróficos pelas operárias de *C. lectus*. Essa diferença poderia estar correlacionada aos ovários das operárias de *C. transversus* que são atrofiadíssimos e, por isso, não funcionais.

A frequência do comportamento de guarda das larvas (**G**) foi notadamente maior em *C. transversus*, resultando em diferenças significativas entre elas (Tab. 15). Essa diferença poderia está ligada ao diferente modo com que essas duas espécies acondicionam suas larvas dentro do ninho. Provavelmente, como as grandes larvas de *C. transversus* não se encontravam aderidas ao fungo, faz com que as operárias vigiem mais intensamente suas larvas.

A frequência das atividades alimentares (**AA**) foi idêntica entre as duas espécies.

A trofalaxia proctodeal foi observada nas duas espécies. Esse comportamento representa uma forma rápida de transferência alimentar entre indivíduos da colônia e minimiza as diferenças de níveis de provisionamento entre os indivíduos (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). A trofalaxia proctodeal já foi retratada em diversas espécies de Formicidae por Le Masne (1953), Wilson (1971) e O'neal e Markin (1973). Schneider (2003), estudando *Atta sexdens rubropilosa* notou que a trofalaxia proctodeal representa uma forma de transferência de alimento particularmente rico em açúcares, aminoácidos, ácido fosfórico, glicerol e trealase (o principal açúcar da hemolinfa dos insetos). A menor frequência desse comportamento em *C. transversus* poderia ser explicada pelo fato das operárias se alimentarem de uma parte do fungo distribuído para as larvas.

A sobrevivência das larvas de *C. lectus* e de *C. transversus* depende diretamente das atividades alimentares das operárias. As larvas de *Cyphomyrmex* têm entre outras características morfológicas, a de possuir uma cabeça fixada antero-ventralmente a seu corpo que se apresenta em forma de feijão (cf. § 3.2). A ausência de “pescoço” móvel diferenciado entre a cabeça e



o corpo faz com que elas não possam projetar sua cabeça para prender alimentos situados na sua proximidade. Por isso, as larvas de *Cyphomyrmex* dependem totalmente das operárias que vêm depositar os alimentos diretamente entre suas peças bucais. Segundo Fowler et al. (1991), as larvas de *Camponotus* e *Dolichoderus* também dependem das operárias por se alimentarem somente de alimento líquido regurgitado.

As estratégias alimentares são diferentes nos gêneros cujas larvas possuem uma mobilidade eficiente dos primeiros segmentos do corpo permitindo a orientação da cabeça e sua projeção. Por exemplo, as larvas de *Typhlomyrmex* (Ectatomminae: *Typhomyrmecini*) são perfeitamente capazes de capturar presas paralisadas situadas a seu redor, e mesmo de roubar alimento de outras larvas situadas próximas a elas (Sébastien LACAU, com. pess.).

As interações sociais (**IS**) entre operárias e larvas foram mais frequentes para *C. lectus*. Isso pode ser explicado pela freqüente trofalaxia proctodeal observada entre elas. A limpeza das larvas pelas operárias é obrigatória. Quando realizado no aparelho bucal e na região ventral, esse comportamento permite retirar os restos alimentares. Segundo Schneider (2003), as operárias de *Atta sexdens rubropilosa* praticam sobretudo a limpeza das larvas na região da boca e do ânus. Sugere-se que, através das antenações, as operárias verificam a continuidade dos movimentos mastigatórios das larvas, assim como a permanência dos alimentos entre suas mandíbulas.

A freqüência do comportamento de cuidados na ecdise (**CE**) foi maior para *C. lectus*, provavelmente devido ao maior número de larvas observadas. O auxílio da muda das larvas pelas operárias foi também observado em *Atta sexdens rubropilosa* por Schneider (2003). A cobertura do corpo das larvas com fungo foi observada em *C. lectus* e *C. transversus*. Considerando-se que as enzimas do fungo simbiote são capazes de “digerir” carcaças de insetos oferecidas pelas operárias, sugere-se então que o fungo que recobre a cutícula das larvas poderia também ajudar na degradação da velha cutícula no momento da ecdise. Isso ilustra novamente a grande dependência das larvas com as operárias. Esse comportamento foi observado nos gêneros basais de



Attini (ADAMS et al., 2000), nunca no gênero *Atta* (SCHNEIDER et al., 2000) e a sua presença em *Acromyrmex* representaria um traço primitivo mantido (SANTOS, 2004). Segundo Weber (1972) e Schultz e Meier (1995), a cobertura beneficia as larvas, promovendo uma proteção física ou química contra organismos microbianos patógenos, parasitas ou predadores, ou uma camuflagem (ADANS et al., 2000) (cf. § 3.2). Notou-se que a colocação de tufos de fungo no corpo da larva pelas operárias de *C. lectus* representa um comportamento similar à deposição de tufos na semente que serve de substrato para o fungo. No entanto, a operária utiliza bem menos fungo no caso da larva. Em *C. transversus*, esse comportamento divergiu da deposição dos nódulos poligonais de fungo sobre a semente (cf. § 2.3.2.2).

4.5. Referências bibliográficas

- ADANS, R.M.M.; MUELLER, U.G.; SCHULTZ, T.R.; NORDEN, B. Agropredation: usurpation of Attine fungus gardens by *Megalomyrmex* ants. **Naturwissenschaften**, v. 87, p. 549-554, 2000.
- ANDRADE M.L.; BARONI URBANI, C. Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present. **Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde**, v. 271, p. 1-889, 1999.
- ANTUNES E.C.; SERRÃO J.E.; DELLA LUCIA, T.M.C. Morphology of the reproductive tract of *Acromyrmex subterraneus subterraneus* queens (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 39, p. 269-279, 2002.
- AUTUORI, M. Investigações sobre a biologia da saúva. **Ciência e Cultura**, v.1, p. 4-12, 1949.
- BAZIRE-BÉNAZET, M. Evolution du comportement de la femelle fondatrice d'*Atta sexdens* L. (Hym. Form.) au cours du développement de la colonie. **Compte-rendus de l'Académie des Sciences**, v. 279, p. 1201-1204, 1974.
- DIEHL-FLEIG, E.; ARAÚJO, A.M. Haplometrosis and pleometrosis in the ant *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae) **Insectes Sociaux**, v. 43, p. 47-51, 1996.
- DIETEMANN, V.; HÖLLDOBLER, B.; PEETERS, C. Caste specialization and differentiation in reproductive potential in the phylogenetically primitive ant *Myrmecia gulosa*. **Insectes Sociaux**, v. 49, p. 289–298, 2002.
- FERNÁNDEZ, F. Breve introducción a la biología social de las hormigas. In:



_____. **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical.** Bogotá: Instituto Humboldt Press, 2003. p. 89-95.

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

FOWLER, H.G.; PEREIRA-DA-SILVA, L.C.; SAES, N.B. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. In: LOFGREN, C.S.; VANDER MEER, R.K. (Org.). **Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management.** Boulder: Westview Press, 1986. p. 123-145.

FOWLER, H.G.; FORTI, L.C.; BRANDÃO, C.R.F.; DELABIE, J.H.C.; VASCONCELOS, H.L. Ecologia nutricional das formigas. In: PANIZZI, A.R.; PARRA, J.R.P. (Org.) **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas.** São Paulo: Manole, 1991. p. 131-223.

GOBIN, B.; ITO, F. Queens and major workers of *Acanthomyrmex ferox* redistribute nutrients with trophic eggs. **Naturwissenschaften**, v. 8, p. 323-326; 2000.

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

LARA, F.M. **Princípios de entomologia.** 3ª ed., São Paulo: Ícone, 1992. p.131.

LE MASNE, G. Observations sur les relations entre couvain et les adultes chez les fourmis. **Annales des Sciences Naturelles Zoologie**, v. 15, p. 1-56, 1953.

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

MATSUDA, R. **Morphology and evolution of insect abdomen.** Oxford: Pergamon Press, 1976, p. 543.

MURAKAMI, T.; HIGASHI, S. Social organization in two primitive Attine ants, *Cyphomyrmex rimosus* and *Myrmicocrypta ednaella*, with reference to their fungus substrates and food sources. **Journal of Ethology**, v. 15, p. 17-25, 1997.

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

O'NEAL, J.; MARKIN, G.P. Brood nutrition and parental relationships of the imported fire ant *Solenopsis invicta*. **Journal of the Georgia Entomological Society**, v. 8, p. 294-303, 1973.



PASSERA, L. Observations biologiques sur la fourmi *Plagiolepis grassei* Le Masne Passera, parasite social de *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hym. Formicidae). **Insectes Sociaux**, v. 15, n. 4, p. 327-336, 1968.

PASSERA, L. **L'organisation sociale des fourmis**. Provat: Toulouse, 1984. p.369.

PEETERS, C. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 44, p. 141-152, 1991.

PEETERS, C.; CREWE, R. Insemination controls the reproductive division of labour in a ponerine ant. **Naturwissenschaften**, v. 71, p. 50-51, 1984.

PRICE, S.L.; MURAKAMI, T.; MUELLER, U.G.; SCHULTZ, T.R.; CURRIE, C.R. Recent findings in fungus-growing ants: evolution, ecology, and behavior of a complex microbial symbiosis. In: KIKUCHI, T.; AZUMA, N.; HIGASHI, S. (Org.). **Genes, Behaviors and Evolution of Social Insects**. Sapporo: Hokkaido University, 2003. p. 255-280.

RISSING, S.W.; POLLOK, G.B. Social interaction among pleometrotic queens of *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae) during colony foundation. **Animal Behaviour**, v. 34, p. 226-233, 1986.

SANTOS, J.F.L. **Diferenciação comportamental de espécies de *Acromyrmex* spp. (Mayr, 1865) (Hymenoptera, Formicidae) cortadeiras de monocotiledôneas e dicotiledôneas**. 2004. 81 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual de São Paulo, Botucatu, 2004.

SCHNEIDER, M. O. DE. **Comportamento de cuidado da prole da saúvalimão *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera, Formicidae)**. 2003. 80 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro, 2003.

SCHULTZ, T.R.; MEIER, R. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. **Systematic Entomology**, v. 20, p. 337-70, 1995.

SORENSEN, A.; MIRENDA, J.T.; VINSON, S.B. Food exchange and distribution by three functional worker groups of the imported fire ant *Solenopsis invicta* Buren. **Insectes Sociaux**, v. 28, p. 383-394, 1981.

SUDD, J.H. Ants: foraging, nesting, brood behavior and polyethism. In: HERMANN, H. R. (Org.), **Social Insects**. New York: Academic Press, 1982, p. 107-156.



VILLENSEN, P.; MURAKAMI, T.; SCHULTZ, T.R.; BOOMSMA, J.J. Identifying the transition between single and multiple mating of queens in fungus-growing ants. **Proceeding of the Royal Society**, v. 269, n. 1500, p. 1541-1548. 2002.

VILLET, M. Qualitative relations of egg size, egg production and colony size in some ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Natural History**, v. 24, p. 1321-1331, 1990.

WEBER, N.A. Gardening ants: The attines. **Memoirs of the American Philosophical Society**, v. 92, p. 1-146, 1972.

WHEELER, D.E. Nourishment in ants: patterns in individuals and societies. In: HUNT, J.; NALEPA, C.A. (Org.). **Nourishment and Evolution in Insect Societies**. Boulder: Westview Press, 1994. p. 245-278.

WHEELER, G.C. The larvae of the fungus-growing ants. **The American Midland Naturalist**, v. 40, p. 664-689, 1948.

WHEELER, G.C.; WHEELER, J. Larvae of the social Hymenoptera. In: HERMANN, H.R. (Org.). **Social Insects**. New York: Academic Press, 1979. p. 287-338.

WHEELER, W. M.; CHAPMAN, J. W. The mating of *Diacamma*. **Psyche**, v. 29, p. 203-211, 1922.

WILSON, E.O. **The insect societies**. Cambridge: Belknap Press, 1971. p. 548.



5. UM CASO EXCEPCIONAL DE PARASITISMO MÚLTIPLO EM COLÔNIAS DE *CYPHOMYRMEX TRANSVERSUS*

5.1. Introdução

Na biosfera, existem dois tipos dominantes de transferência energética entre organismos vivos: a predação (sistema predador-presa) e o parasitismo (sistema parasita-hospedeiro). Nos dois casos, um organismo alimenta-se em detrimento ao outro. Segundo Mangelot (2002), os critérios válidos para distinguir o parasitismo da predação devem considerar que: (1) no parasitismo, além de uma relação trófica existe também uma relação de habitat; para um parasita, o hospedeiro representa não somente o “alimento”, mas também o “abrigo”; (2) na predação, a transferência energética implica necessariamente na morte imediata da presa.

Comparada às outras famílias de insetos, existe um largo conhecimento sobre associações bióticas entre formigas e outros artrópodes, a maioria correspondendo ao parasitismo (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). Vários organismos encontrados dentro dos formigueiros são denominados “mirmecófilos”. No entanto, esse termo recobre diversos tipos de associações bióticas entre formigas e organismos associados. Por exemplo, alguns mirmecófilos representam simples comensais enquanto outros são parasitóides da cria ou dos adultos (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990).



Todos os parasitas de formigas dependem da associação para completar seu ciclo vital ou parte dele (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). Evolutivamente, observa-se que muitos parasitóides mirmecófilos desenvolveram adaptações morfológicas e fisiológicas muito elaboradas para manter uma associação estreita com seu hospedeiro (AKRE e RETTENMEYER, 1966; HENDERSON e AKRE, 1986a, b; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; NIEVES-ALDREY e FONTAL-CAZALLA, 1999; MASNER e GARCÍA, 2002).

A maioria dos insetos parasitóides de formigas pertence a duas grandes ordens: Diptera e Hymenoptera (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990), as quais também incluem a maioria das espécies de parasitóides entomófagos conhecidos. Nos Diptera, os Phoridae representam os principais parasitóides das larvas de formigas (WILLIAMS et al. 1974; WILLIAMS e WHITCOMB, 1974; FEENER Jr, 1987; PESQUERO et al., 1993; POTER et al., 1995a e b; BRAGANÇA et al., 2003), especialmente os gêneros *Pseudacteon* e *Apodictia*. Nos Hymenoptera, os Braconidae, Chalcididae, Proctotrupidae e Diapriidae incluem também muitas espécies parasitóides de formigas (WHEELER, 1926; HOLLDOBLER e WILSON, 1990).

A família Diapriidae é a mais diversificada dos Hymenoptera parasitóides, com 52 gêneros e cerca de 2300 espécies descritas (MASNER e GARCÍA, 2002). As tribos neotropicais de Diapriinae foram revisadas ao nível genérico por Masner e García (2002). Na região neotropical e principalmente no Brasil, essa subfamília inclui muitas espécies endoparasitas de larvas de Diptera (NIEVES-ALDREY e FONTAL-CAZALLA, 1999) ou de formigas (MASNER e GARCÍA, 2002). As principais espécies de Formicidae parasitadas pertencem aos gêneros *Eciton* Latreille e *Neivamyrmex* Borgmeier (Ecitoninae: Ecitonini) (BORGMEIER, 1939). No entanto, quatro gêneros de Diapriidae são responsáveis por 50% dos casos de parasitismo sobre formigas (Tab. 16). Entre eles, o gênero *Acanthopria* Ashmead é o mais diversificado. Suas espécies são responsáveis pela maioria dos casos de parasitismos, principalmente sobre o gênero *Eciton* (Ecitoninae: Ecitonini) e formigas cultivadoras de fungo (Myrmicinae: Attini) (Tab. 17).



Tabela 16. Frequência relativa dos casos de parasitismo de formigas por 23 gêneros de Diapriinae (dados sintetizados a partir de Borgmeier (1939), Loíacono e Margaría (2002) e Masner E García (2002)).

Gênero	Frequência (%)
<i>Acanthopria</i>	20,55
<i>Mimopria</i>	13,70
<i>Mimopriella</i>	8,22
<i>Notoxoides</i>	6,85
<i>Trichopria</i>	5,48
<i>Caecopria</i>	5,48
<i>Asolenopsia</i>	5,48
<i>Szelenyiopria</i>	4,11
<i>Doliopria</i>	4,11
<i>Solenopsia</i>	2,74
<i>Oxypria</i>	2,74
<i>Myrmecopria</i>	2,74
<i>Leucopria</i>	2,74
<i>Labidopria</i>	2,74
<i>Plagiopria</i>	1,37
<i>Philolestoides</i>	1,37
<i>Paramesius</i>	1,37
<i>Neivapria</i>	1,37
<i>Lepidopria</i>	1,37
<i>Ecitovagus</i>	1,37
<i>Bruchopria</i>	1,37
<i>Auxopaedeutes</i>	1,37
<i>Apopria</i>	1,37
Total	100

Em 2004, através da coleta de colônias de *C. transversus* na região sul da Bahia, verificou-se o freqüente parasitismo dessa espécie por micro-himenópteros do gênero *Acanthopria*. Observou-se que: (1) isso era o primeiro caso de parasitismo notificado em *C. transversus*; (2) tratava-se de um excepcional caso de múltiplo parasitismo das colônias, pois algumas delas apresentavam até três morfo-espécies de *Acanthopria* ao mesmo tempo; (3) poucos Diapriidae eram conhecidos parasitando formigas Attini (Tab. 17); (4) o material biológico era abundante no campo, além de ser facilmente coletado e



criado; (5) o material de *Acanthopria* podia ser identificado ao nível específico, graças a revisão sistemática proposta por Masner e García (2002) e a colaboração da Dr^a Claire Villemant (MNHN), taxonomista especializada em himenópteros parasitóides.

Portanto, esse modelo biológico (*C. transversus* / *Acanthopria* spp.) representa uma excelente oportunidade para explorar de que maneira os inimigos naturais podem influenciar na biologia das formigas.

Os objetivos do presente capítulo foram:

- ❖ Caracterizar alguns comportamentos e traços ecológicos de *C. transversus* que poderiam estar ligados à presença ou ausência de Diapriidae parasitóides nas suas colônias.
- ❖ Caracterizar as estratégias desenvolvidas pelos parasitóides nas colônias de *C. transversus*.



Tabela 17. Registro de casos de parasitismo de diapiríneos (Hymenoptera: Diapriidae) sobre formigas (Hymenoptera: Formicidae).

O material biológico do presente estudo está enquadrado na linha pontilhada

Espécie parasitóide	Espécie hospedeira	Localidade geográfica	Fonte bibliográfica
<i>Acanthopria gracilicornis</i> Ferrière	<i>Eciton quadriglume</i> Haliday	Brasil: Paraná	Borgmeier, 1939; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Acanthopria gracilicornis</i> Ferrière	<i>Eciton burchelli</i> Westwood	Brasil: Santa Catarina	Borgmeier, 1939; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Acanthopria myrmecophila</i> Ferrière	<i>Eciton quadriglume</i> Haliday	Brasil: Paraná	Borgmeier, 1939; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Acanthopria</i> sp.1	<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery	Brasil: Bahia	Ramos-Lacau, obs. pess.
<i>Acanthopria</i> sp.2	<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery	Brasil: Bahia	Ramos-Lacau, obs. pess.
<i>Acanthopria</i> sp.3	<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery	Brasil: Bahia	Ramos-Lacau, obs. pess.
<i>Acanthopria</i> sp.4	<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery	Brasil: Bahia	Ramos-Lacau, obs. pess.
<i>Acanthopria</i> sp.5	<i>Cyphomyrmex transversus</i> Emery	Brasil: Bahia	Ramos-Lacau, obs. pess.
<i>Acanthopria</i> sp.6	<i>Cyphomyrmex minutus</i> Mayr	USA: Puerto Rico	Fernández-Marín et al., 2006
<i>Acanthopria</i> sp.7	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> Spinola	Panamá	Fernández-Marín et al., 2006
<i>Acanthopria</i> sp.8	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> Spinola	Panamá	Fernández-Marín et al., 2006
<i>Acanthopria</i> sp.9	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> Spinola	Panamá	Fernández-Marín et al., 2006
<i>Acanthopria</i> sp.10	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> Spinola	Panamá	Fernández-Marín et al., 2006
<i>Acanthopria</i> sp.11	<i>Cyphomyrmex salvini</i> Forel	Costa Rica	John LONGINO, com. pess.; Masner e García (2002); (em processo de identificação por Masner)
<i>Apopria coveri</i> Masner e García	<i>Neivamyrmex opacithorax</i> (Emery)	Região Neártica	Masner e García (2002)
<i>Asolenopsia mutilata</i> (Ferrière)	<i>Neivamyrmex pseudops</i> (Forel)	Brasil: Paraná	Borgmeier, 1939; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Asolenopsia mutilata</i> (Ferrière)	<i>Neivamyrmex legionis</i> (Smith)	Brasil: Paraná	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Asolenopsia rufa</i> Kieffer	<i>Neivamyrmex carettei</i> (Forel)	Argentina: Córdoba	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981
<i>Asolenopsia schwarzei</i> Borgmeier	<i>Neivamyrmex pseudops</i> (Forel)	Brasil: Goiás	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Auxopaedeutes</i> sp.	<i>Solenopsis</i> sp. 1	Região Neártica	Masner e García (2002)



Tabela 17. Continuação...

Espécie parasitóide	Espécie hospedeira	Localidade geográfica	Fonte bibliográfica
<i>Bruchopria hexatoma</i> Kieffer	<i>Solenopsis saevissima</i> (F. Smith)	Brasil: Santa Catarina	Loiacono e Margaria (2002);
<i>Caecopria bella</i> Masner	<i>Camponotus rufipes</i> (Fabricius)	Brasil: Santa Catarina	Loiacono e Margaria, 2002
<i>Caecopria plaumanni</i> Masner	<i>Camponotus rufipes</i> (Fabricius)	Brasil: Santa Catarina	Loiacono e Margaria, 2002
<i>Caecopria pygmaea</i> Masner	<i>Camponotus rufipes</i> (Fabricius)	Brasil: Santa Catarina	Loiacono e Margaria, 2002
<i>Caecopria</i> sp. nov.	<i>Acromyrmex</i> ou <i>Atta</i> ?	Brasil	Masner e Garcia (2002)
<i>Doliopria collegii</i> Ferrière	<i>Eciton burchelli</i> Westwood	Brasil: Santa Catarina	Borgmeier, 1939; Loiacono e Margaria, 2002
<i>Doliopria collegii</i> Ferrière	<i>Eciton quadriglume</i> Haliday	Brasil: Paraná	Borgmeier, 1939; Loiacono e Margaria, 2002
<i>Doliopria flavipes</i> Ferrière	<i>Eciton burchelli</i> Westwood	Brasil: Santa Catarina	Borgmeier, 1939; Loiacono e Margaria, 2002
<i>Ecitovagus</i> Masner	<i>Neivamyrmex</i> <i>nigrescens</i> (Cresson)	USA: Arizona	Masner e Garcia (2002)
Gen. Ind. sp.	<i>Cyphomyrmex</i> sp.	Brasil: São Paulo	Odair C. BUENO (com. pess.)
<i>Labidopria costaricana</i> Borgmeier	<i>Labidus praedator</i> Smith	Costa Rica	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaria, 2002
<i>Labidopria longicornis</i> Wasmann	<i>Labidus praedator</i> Smith	Brasil: Espírito Santo, Goiás, Paraná, Mato Grosso	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaria, 2002
<i>Lepidopria aberrans</i> Brues	<i>Solenopsis</i> sp. 2	USA: Arizona	Masner e Garcia (2002)
<i>Lepidopria pedestris</i>	<i>Solenopsis fugax</i>	França	Lachaud (1981)
<i>Leucopria</i> sp.1	<i>Apterostigma auriculatum</i> Wheeler	Costa Rica	Masner e Garcia (2002)
<i>Leucopria</i> sp.2	<i>Eciton burchelli</i> Westwood	Costa Rica	Masner e Garcia (2002)
<i>Mimopria barbata</i> Borgmeier	<i>Nomamyrmex esenbeckii</i> (Westwood)	Brasil: Goiás	Loiacono, 1981; Loiacono e Margaria, 2002
<i>Mimopria barbata</i> Borgmeier	<i>Nomamyrmex crassicornis</i> (F. Smith)	Brasil	Borgmeier, 1939
<i>Mimopria campbellorum</i> Masner	<i>Eciton hamatum</i> Fabricius	Brasil: Pará	Loiacono, 1981; Loiacono e Margaria, 2002
<i>Mimopria comes</i> Borgmeier	<i>Nomamyrmex crassicornis</i> (F. Smith)	Brasil	Borgmeier, 1939
<i>Mimopria comes</i> Borgmeier	<i>Labidus coecus</i> (Latreille)	Brasil: Goiás, Pernambuco, São Paulo	Loiacono, 1981; Loiacono e Margaria, 2002
<i>Mimopria comes</i> Borgmeier	<i>Nomamyrmex esenbeckii</i> (Westwood)		Loiacono, 1981; Loiacono e Margaria, 2002
<i>Mimopria comes</i> Borgmeier	<i>Nomamyrmex hartigi</i> (Westwood)		Loiacono, 1981; Loiacono e Margaria, 2002
<i>Mimopria ecitophila</i> Holgmren	<i>Eciton hamatum</i> Fabricius	Peru-Bolívia, Amazonas, Pará	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaria, 2002



Tabela 17. Continuação...

Espécie parasitóide	Espécie hospedeira	Localidade geográfica	Fonte bibliográfica
<i>*Mimopria horni</i> (Brèthes)	<i>Neivamyrmex goeldii</i> (Forel)		Loiacono e Margaría, 2002
<i>Mimopria pentatoma</i> Borgmeier, 1939	<i>Neivamyrmex goeldii</i> (Forel)	Brasil: Goiás	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Mimopriella</i> sp.1	<i>Cyphomyrmex rimosus</i> Spinola	Panamá	Fernández-Marín et al., 2006
<i>Mimopriella</i> sp.2	<i>Labidus</i> sp.		Masner e García (2002)
<i>Mimopriella</i> sp.3	<i>Neivamyrmex</i> sp.	Costa Rica	Masner e García (2002)
<i>Mimopriella</i> sp.4	<i>Nomamyrmex</i> sp.		Masner e García (2002)
<i>Mimopriella</i> sp.5	<i>Trachymyrmex opulutus</i> (Mann)		Masner e García (2002)
<i>*Mimopriella splendens</i> (Borgmeier)	<i>Neivamyrmex goeldii</i> (Forel)	Brasil: Goiás	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaría, 2002
<i>*Myrmecopria mellea</i> (Ashmead)	<i>Neivamyrmex carolinensis</i> (Emery)	Flórida-Carolina do Norte e Alabama	Masner, 1964
<i>*Myrmecopria mellea</i> (Ashmead)	<i>Neivamyrmex opacithorax</i> Emery	USA: Alabama	Masner e García (2002)
<i>Neivapria penicillata</i> Borgmeier	<i>Neivamyrmex minensis</i> (Borgmeier)	Brasil: Goiás	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Notoxoides brasiliensis</i> Ashmead	<i>Neivamyrmex pseudops</i> (Forel)	Brasil	Loiacono e Margaría, 2002
<i>Notoxoides cornutus</i> (Mann)	<i>Neivamyrmex legionis</i> (Smith)	Bolívia	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Notoxoides pedissequus</i> (Borgmeier)	<i>Neivamyrmex pseudops</i> (Forel)	Brasil: Goiás	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Notoxoides rufus</i> (Kieffer)	<i>Eciton dulcium</i> Forel	Argentina: Córdoba	Borgmeier, 1939
<i>Oxypria carinata</i> Kieffer	<i>Eciton quadriglume</i> Haliday	Brasil: Pará	Loiacono e Margaría, 2002
<i>Oxypria collegiales</i> Ferrière	<i>Eciton quadriglume</i> Haliday	Brasil: Paraná, Santa Catarina	Borgmeier, 1939; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Paramesius brasiliensis</i> Ferrière	<i>Eciton burchelli</i> Westwood	Brasil: Santa Catarina	Borgmeier, 1939; Loiacono e Margaría, 2002
<i>*Philolestes rufus</i> (Kieffer)	<i>Eciton dulcium</i> Forel	Brasil: Goiás	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaría, 20 e 02
<i>*Philolestes rufus</i> (Kieffer)	<i>Neivamyrmex sulcatus</i> (Mayr)		Loiacono, 1981
<i>Philolestoides wasmanni</i> Ferrière	<i>Neivamyrmex legionis</i> (Smith)	Brasil: Paraná	Borgmeier, 1939; Loiacono, 1981; Loiacono e Margaría, 2002
<i>Plagiopria passerai</i> Masner	<i>Plagiolepis pygmaea</i> (Latreille)		Lachaud e Passera, 1982
<i>Solenopsis castanea</i> Kieffer	<i>Solenopsis fugax</i> (Latreille)	Região Neártica	Lachaud e Passera, 1982



Tabela 17. Continuação...

Espécie parasitóide	Espécie hospedeira	Localidade geográfica	Fonte bibliográfica
<i>Solenopsis imitatrix</i> Wasmann	<i>Solenopsis fugax</i> (Latreille)	Argentina	Lachaud e Passera, 1982
<i>Szelenyopria lucens</i> (Loiácono)	<i>Acromyrmex ambiguus</i> (Emery)	Argentina	Loiácono, 1987
<i>Szelenyopria reichenspergeri</i> (Ferrière)	<i>Eciton quadriglume</i> Haliday	Brasil: Paraná	Borgmeier, 1939; Loiácono e Margaría, 2002
<i>Szelenyopria reichenspergeri</i> (Ferrière, 1929)	<i>Neivamyrmex legionis</i> (Smith)	Brasil: Paraná	Borgmeier, 1939; Loiácono e Margaría, 2002
<i>Trichopria acutiventris</i> (Brues)	<i>Labidus coecus</i> (Latreille)	USA: Texas	Borgmeier, 1939
<i>Trichopria brasiliensis</i> (Kieffer)	<i>Eciton burchelli</i> Westwood	Brasil: Rio de Janeiro, São Paulo	Loiácono e Margaría, 2002
<i>Trichopria brevicauda</i> (Kieffer)	<i>Eciton burchelli</i> Westwood		Loiácono e Margaría, 2002
<i>Trichopria catarinensis</i> Ferrière	<i>Eciton burchelli</i> Westwood		Borgmeier, 1939; Loiácono e Margaría, 2002

* Nomenclatura atualizada.



5.2. Material e métodos

Trinta e duas colônias de *C. transversus* foram coletadas, respectivamente nas áreas de Ponta da Tulha e de Olivença (norte e sul de Ilhéus-BA) (cf. § 1.2.2.) em agosto e setembro de 2004 e fevereiro de 2005. Elas foram criadas segundo o mesmo protocolo descrito no capítulo 2 (cf. § 2.2.2).

No laboratório, os ninhos foram mantidos por dois dias em sacos plásticos transparentes. Os parasitóides emergentes foram facilmente detectados e as referidas colônias foram prioritariamente triadas e acondicionadas em ninhos artificiais (cf. § 2.2.2). Os parasitóides de cada colônia foram fixados em etanol 80% e foram enviados para Dr^a C. Villemant (Muséum National d'Histoire Naturelle, França-MNHN). Parte do material foi preparado para ser estudado e fotografado no Serviço de Microscopia Eletrônica do MNHN, segundo o mesmo protocolo do capítulo 2 (cf. § 2.2.1).

Para cada espécie de *Acanthopria*, a taxa de infestação (**TI**) e o índice de parasitismo (**IP**) foram calculados segundo Lachaud e Passera (1982), considerando a frequência das colônias de *C. transversus* parasitadas:

TI = (Número de ninhos parasitados por cada espécie / Número total de ninhos) X 100

Considerando o número médio de Diapriidae adultos emergentes das colônias de *C. transversus*, foi calculado o índice de parasitismo de acordo com a seguinte fórmula:

IP = (Número de Diapriidae emergentes / Número total de ninhos) X 100

A fim de analisar as interações entre as formigas e seus parasitóides e de analisar a distribuição espacial da cria, fotos dos ninhos artificiais foram feitas diariamente com auxílio de uma câmera numérica SONY MVC-CD 300 acoplada às oculares da mesma lupa Olympus SZ40.

Tentativas de acasalamento entre machos e fêmeas de *Acanthopria* providos das mesmas colônias (espécies misturadas no caso de parasitismo múltiplo) foram realizadas dentro de vasilhas plásticas transparentes e



fechadas (altura 23 cm, diâmetro 15 cm). Água e mel diluído foram oferecidos diariamente. Posteriormente, observações da tentativa de posturas por algumas fêmeas foram realizadas colocando-se individualmente as mesmas ($n=8$) dentro de pequenas placas de Petri (diâmetro 5 cm), com dez larvas de *C. transversus* (vários instares e provenientes de cinco colônias não parasitadas) sob um papel filtro úmido. Depois de quatro horas, as larvas foram retiradas e reintroduzidas nas colônias de origem. Essas colônias foram cuidadosamente observadas durante dois meses a fim de verificar o aparecimento eventual de larvas parasitadas.

O comportamento de cuidado das operárias com a cria foi comparado em 10 larvas “sadias” e 10 larvas parasitadas nas colônias nº68 e nº69, assim como por quatro larvas “sadias” e quatro larvas parasitadas na colônia nº 67. Em cada colônia, repetitivamente, uma larva parasitada e uma não parasitada foram observadas concomitantemente durante 30 minutos. No total, cinco horas de observações foram realizadas nas colônias nº 68 e nº 69 e duas horas na colônia nº 67. Os dados coletados foram digitados em matrizes para serem analisados com auxílio do programa informático *Microsoft Office Excel* (2003).

As observações originais sobre as interações comportamentais entre *C. transversus* e os indivíduos imaturos e adultos dos seus parasitóides foram realizadas oportunamente e por isso não representam dados quantitativos padronizados.

5.3. Resultados

5.3.1. Identidade dos parasitóides

Machos e fêmeas de cinco morfo-espécies de *Acanthopria* foram encontrados em 11 colônias de *C. transversus*, parasitando as larvas da formiga (Tabs. 18 e 19). As identificações ao nível específico foram finalizadas pela Dr^a C. Villemant (MNHN) e constatou-se que pelo menos três das cinco espécies são novas para a ciência. Além disso, as coletas de Diapriidae representam o primeiro registro da família na Bahia. A morfologia dos adultos



de uma das espécies de *Acanthopria* estudadas está ilustrada nas figuras 42, 43 e 44.

Os principais caracteres que distinguem as morfo-espécies são: a quetotaxia (grandes variações na morfologia, no tamanho, na densidade e na topologia das setas); a forma dos antenômeros; a morfologia e desenvolvimento do escutelo e do propódeo (ex: diferenciação dos espinhos); a escultura cuticular; a forma da cápsula cefálica; a morfologia das tíbias. Nas espécies do presente estudo foram encontradas setas diferenciadas escamiformes (Fig. 43E-F).

Os adultos das cinco espécies possuem uma cor preta, no entanto *Acanthopria* sp.4 e *Acanthopria* sp.5 representaram espécies nitidamente menores do que as demais.

Observou-se que três espécies de Diapriidae estavam presentes simultaneamente nas colônias das duas localidades de coleta, sendo que 10 casos de parasitismo foram registrados em Ponta da Tulha (norte de Ilhéus) e cinco em Olivença (sul de Ilhéus) (Tab. 18).

Oito colônias de *C. transversus* apresentaram uma única espécie de *Acanthopria*, enquanto duas colônias e uma outra apresentaram respectivamente duas e três espécies de parasitóides ao mesmo tempo (Tab. 19). Todas as espécies de parasitóides foram encontradas, pelo menos uma vez na presença de outra espécie na mesma colônia da formiga. Verificou-se que, em média, cada espécie de *Acanthopria* ocorreu simultaneamente com duas outras espécies (Tab. 20).



Tabela 18: Número de casos de parasitismo das colônias de *Cyphomyrmex transversus* por cinco morfo-espécies de *Acanthopria* registrados em duas localidades. Cálculo da taxa de infestação (TI) e do índice de parasitismo (IP).

Ninhos parasitados	Ponta da Tulha (Norte)	Oliveira (Sul)	Total	Número adultos Norte	Número adultos Sul	Total adultos	TI	IP
<i>Acanthopria</i> sp.1	2	1	3	58	7	65	9,37	2166,66
<i>Acanthopria</i> sp. 2	2	0	2	7	0	7	6,25	350
<i>Acanthopria</i> sp. 3	4	1	5	33	3	36	15,62	720
<i>Acanthopria</i> sp. 4	0	2	2	0	9	9	6,25	450
<i>Acanthopria</i> sp. 5	2	1	3	5	1	6	9,37	200
Total	10	5	15	103	20	123		



Tabela 19. Identidade, sexo e número de indivíduos emergentes de *Acanthopria* spp. encontrados em 11 colônias de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil).

Localidade	Ponta da Tulha										Oliveira				Desvio padrão	Número de colônias parasitadas e % de indivíduos por colônia
	Colônias	60	61	62	67	68	69	70	63	64	65	66	Total	Média		
<i>Acanthopria</i> sp.1	Fêmea	0	0	0	0	4	16	0	6	0	0	0	26	2,36	4,98	3 (52,84%)
	Macho	0	0	0	0	11	27	0	1	0	0	0	39	3,55	7,12	
	Total	0	0	0	0	15	43	0	7	0	0	0	65	5,91	12,10	
<i>Acanthopria</i> sp.2	Fêmea	1	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	4	0,36	6,31	2 (5,69 %)
	Macho	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0,27	6,56	
	Total	1	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	7	0,64	12,87	
<i>Acanthopria</i> sp.3	Fêmea	0	1	0	7	0	13	3	0	3	0	0	27	2,45	7,13	5 (29,26 %)
	Macho	0	0	0	0	0	6	3	0	0	0	0	9	0,82	7,40	
	Total	0	1	0	7	0	19	6	0	3	0	0	36	3,27	14,53	
<i>Acanthopria</i> sp.4	Fêmea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	3	0,27	8,08	2 (7,31 %)
	Macho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	2	6	0,55	8,70	
	Total	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	2	9	0,82	16,78	
<i>Acanthopria</i> sp.5	Fêmea	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,18	10,53	3 (4,87 %)
	Macho	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	4	0,36	12,05	
	Total	0	0	2	0	3	0	0	0	0	0	1	6	0,55	22,58	
Número total de parasitas / colônia		1	1	2	7	18	68	6	7	3	7	3	123	11,18	78,86	
Número de espécies parasitas / colônia		1	1	1	1	2	3	1	1	1	1	2		1,36	0,67	

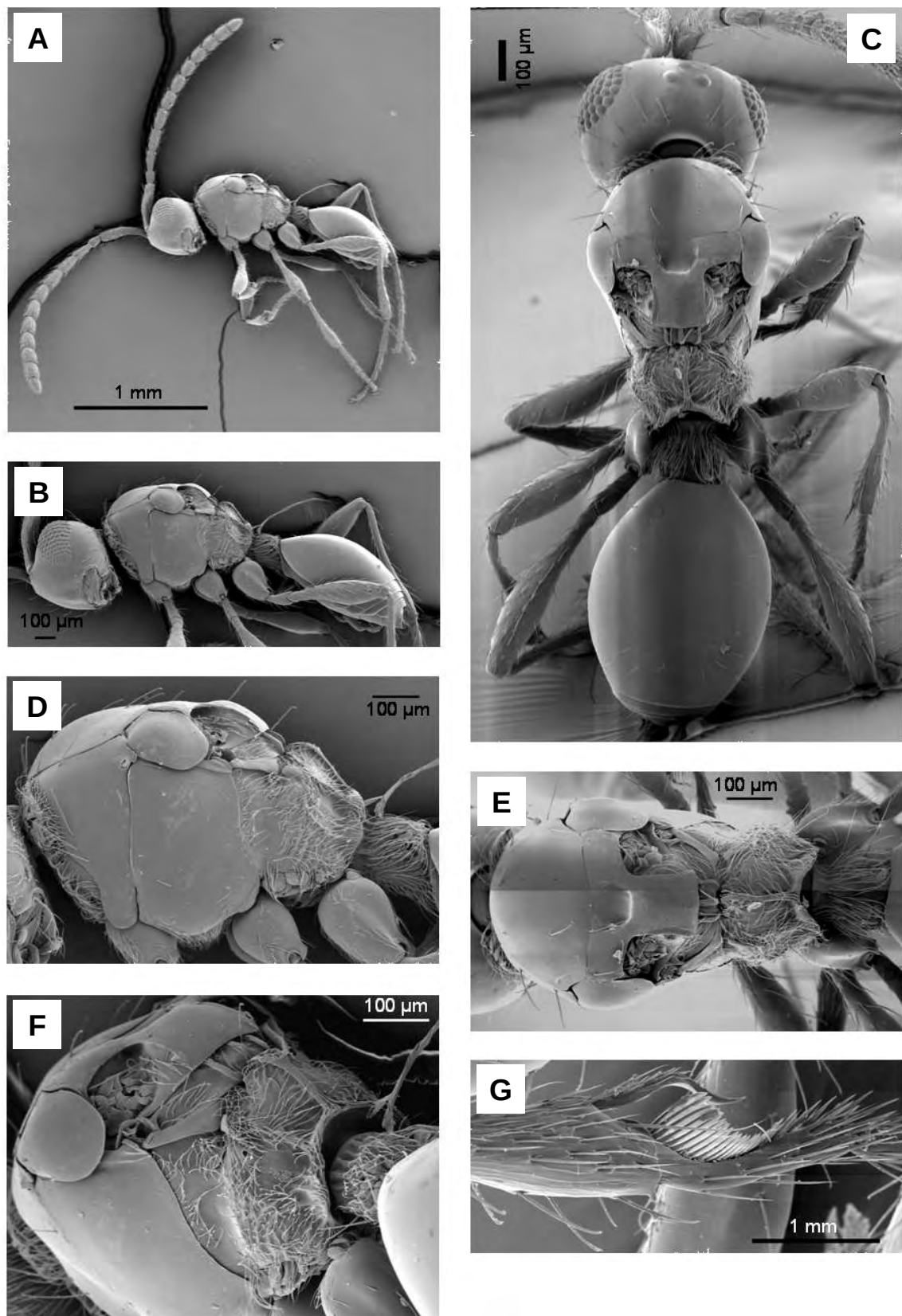


Figura 42. *Acanthopria* sp1 (asas extirpadas), morfologia das fêmeas. **A-B:** habitus, vista lateral esquerda. **C:** idem, vista dorsal. **D:** mesossoma, vista lateral esquerda. **E:** idem, vista dorsal. **F:** propodeum, vista postero-lateral. **G:** estrigilo.

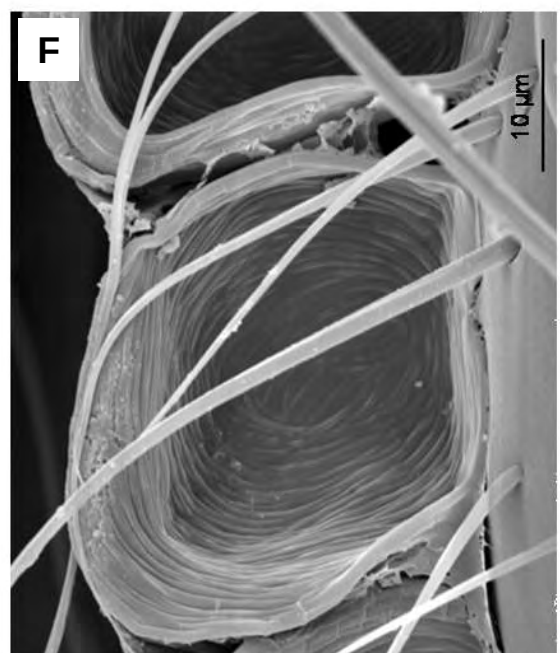
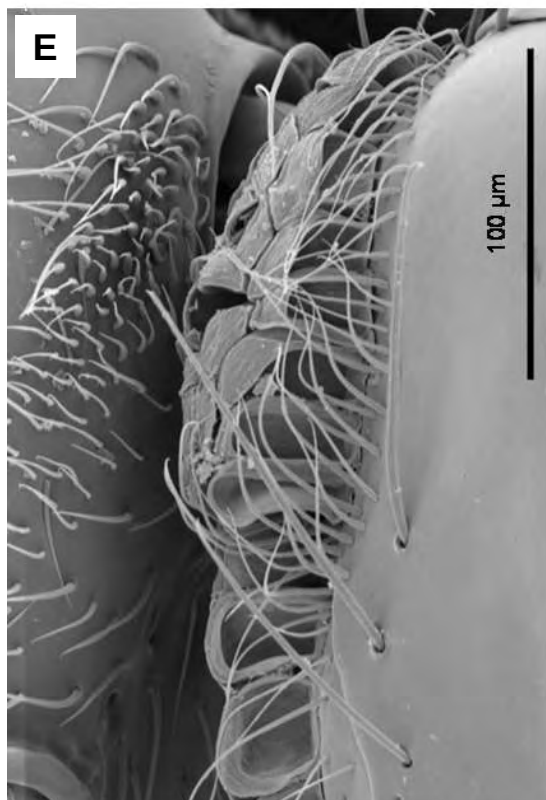
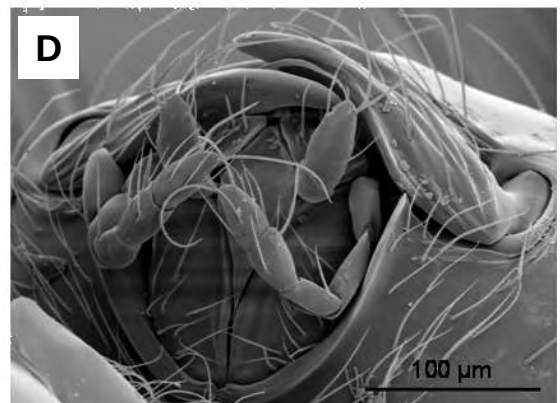
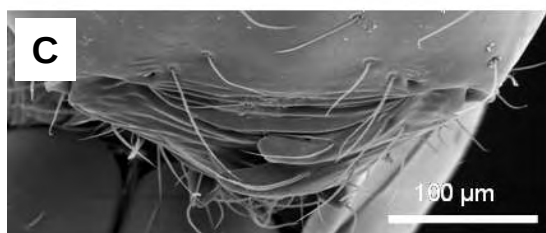
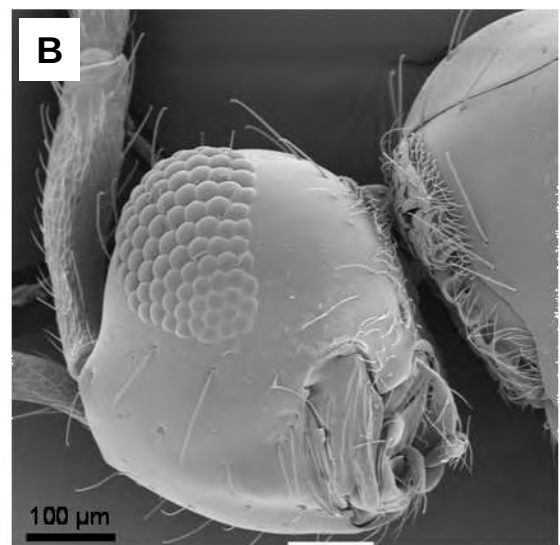
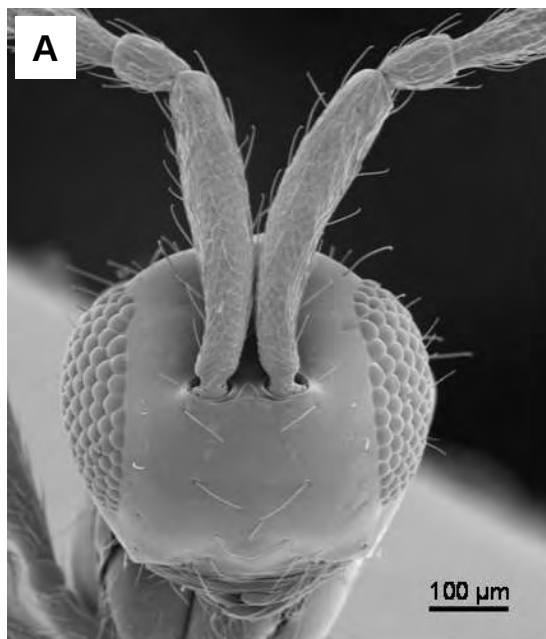


Tabela 20. Ocorrência simultânea das cinco espécies de *Acanthopria* nas colônias de *Cyphomyrmex transversus*: “+” indica que as duas espécies foram encontradas juntas e o caso contrário é indicado por “-“. Para cada uma das espécies, o número de espécies simultâneas está indicado na última coluna.

	<i>Acanthopria</i> sp.2	<i>Acanthopria</i> sp.3	<i>Acanthopria</i> sp.4	<i>Acanthopria</i> sp.5	Número de espécies observadas simultaneamente
<i>Acanthopria</i> sp.1	+	+	-	+	3
<i>Acanthopria</i> sp.2		+	-	-	2
<i>Acanthopria</i> sp.3	+		-	-	2
<i>Acanthopria</i> sp.4	-	-		+	1
<i>Acanthopria</i> sp.5	-	-	+		2



Figura 43 (página seguinte). *Acanthopria* sp1, morfologia da fêmea. **A:** cabeça, vista frontal. **B:** cabeça, vista lateral. **C:** detalhe da região cíleo-mandibular, vista frontal. **D:** detalhe do aparelho bucal, vista ventral. **E:** detalhe da borda anterior do pronotum mostrando um colar de setas escamiformes. **F:** idem, detalhe de uma seta escamiforme.



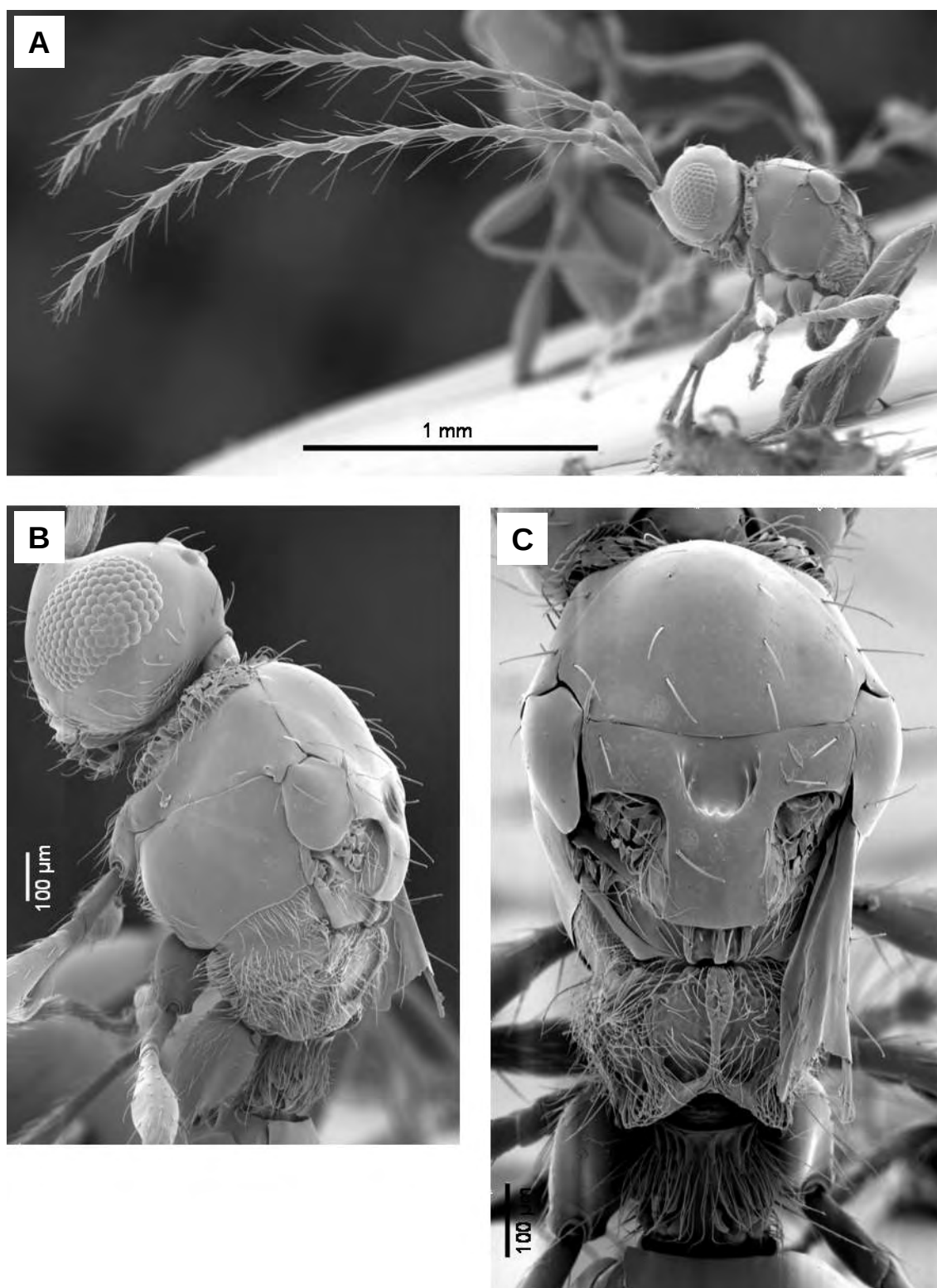


Figura 44. *Acanthopria* sp.1 (asas extirpadas), morfologia do macho. **A:** habitus, vista lateral esquerda. **B:** detalhe do mesossoma e da cabeça, vista lateral esquerda. **C:** mesossoma, vista dorsal.



No total, 123 parasitóides foram contabilizados (Tab. 19). Das cinco espécies, *Acanthopria* sp.3 foi encontrada em cinco colônias e apresentou a maior taxa de infestação de todas as espécies (TI= 15,62) (Tab. 18), representando 29,26% do total dos indivíduos encontrados em todas as colônias. Seu índice de parasitismo não foi o maior de todos (IP= 720). *Acanthopria* sp.1 foi encontrada somente em três colônias e apresentou uma taxa de infestação notadamente menor (TI= 9,37) que a de *Acanthopria* sp.3. No entanto, *Acanthopria* sp.1 representou até 52,84% do total dos indivíduos emergentes de Diapriidae em todas as colônias, com um índice de parasitismo bem superior (IP= 2166,66) ao de *Acanthopria* sp.3 (Tab. 18).

O valor da razão sexual foi superior a 1 (número de machos superior ao número de fêmeas) em três espécies: *Acanthopria* sp.1 (RS= 1,5), *Acanthopria* sp.4 e *Acanthopria* sp.5 (RS= 2), enquanto que, esse mesmo valor foi inferior a um (número de fêmeas superior ao número de machos) nas espécies de *Acanthopria* sp.2 (RS= 0,75) e *Acanthopria* sp.3 (RS= 0,33).



5.3.2. Demografia das colônias

Um total de 32 colônias de *C. transversus* foi coletado, sendo que 11 delas (34,37%) se encontravam parasitadas (Tab. 21).

Os dados relativos à demografia das 21 colônias não parasitadas está apresentada na tabela 7 do capítulo 1 (Tab. 7, colônias 33 a 53) e os dados relativos às colônias parasitadas estão apresentadas na tabela 21.

5.3.3. Estudo comportamental

5.3.3.1. Caracterização morfológica da cria parasitada

As cinco espécies de *Acanthopria* são endoparasitas das larvas de *C. transversus* e as visivelmente parasitadas encontravam-se no estágio de pré-pupa. As estruturas internas da larva da formiga já se encontravam atacadas pelos parasitóides, permanecendo apenas o tegumento quitinoso, utilizado como “pupário”. A cutícula da formiga era quase transparente, com uma coloração variando de cinza-claro (parasitóide em fase inicial de empupação) a cinza-escuro (parasitóide maduro). A fase larval das vespas não foi observada. Geralmente a polaridade antero-posterior das pupas de *Acanthopria* spp. foi idêntica à das larvas parasitadas (cabeça em posição anterior (Fig. 45A); no entanto, em três ocasiões foi observada uma situação inversa (cabeça da pupa do lado posterior ao da larva da formiga) (Fig. 45B). Quatro graus distintos de maturação das pupas dos parasitóides puderam ser distinguidos em função da cor dos seus olhos: brancos, marrom-claros, marrom-escuros e pretos, permitindo antecipar a proximidade da emergência do imago (Fig. 46A-D e Figs. 47A-D). Frequentemente as pupas das vespas realizaram movimentos dorso-ventrais do corpo.



Tabela 21. Demografia de 11 colônias parasitadas de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil) coletadas em agosto e setembro de 2004 e fevereiro de 2005. (Localidade norte = Ponta da Tulha; localidade sul = Olivença).

Colônias	Localidade	Data de coleta	Operárias	Gines dealadas	Gines aladas	Machos	Total de alados	Ovos	Larvas não parasitadas ou possivelmente parasitadas	Larvas parasitadas	Pupas	Total de cria	Total de indivíduos
60	Ponta da Tulha	24/8/2004	54	0	0	0	0	35	20	6	30	91	145
61	Ponta da Tulha	24/8/2004	105	1	0	0	0	0	4	16	6	26	131
62	Ponta da Tulha	24/8/2004	244	1	0	0	0	15	14	24	33	86	330
67	Ponta da Tulha	22/2/2005	536	7	9	15	24	0	0	10	65	75	635
68	Ponta da Tulha	22/2/2005	260	2	3	0	3	54	45	25	4	128	391
69	Ponta da Tulha	22/2/2005	110	1	1	0	1	45	22	35	36	138	249
70	Ponta da Tulha	14/9/2004	628	0	0	0	0	0	89	13	178	280	908
63	Olivença	2/9/2004	273	0	0	0	0	0	13	4	151	168	441
64	Olivença	2/9/2004	241	1	0	0	0	0	2	13	113	128	369
65	Olivença	2/9/2004	206	1	0	0	0	0	6	1	54	61	267
66	Olivença	2/9/2004	135	1	0	0	0	0	17	6	89	112	247
		Total	2792	15	13	15	28	149	232	153	759	1293	4113
		Média	253.82	1.36	1.18	0.00	2.5455	13.55	21.09	13.91	69.00	117.55	373.90
		Desvio padrão	178.74	1.96	2.75	0.00	7.1744	20.91	25.78	10.40	57.69	66.85	226.87
		Amplitude	54-628	0-7	0-9	0-15	0-24	0-54	0-89	1-35	4-178	26-280	131-908

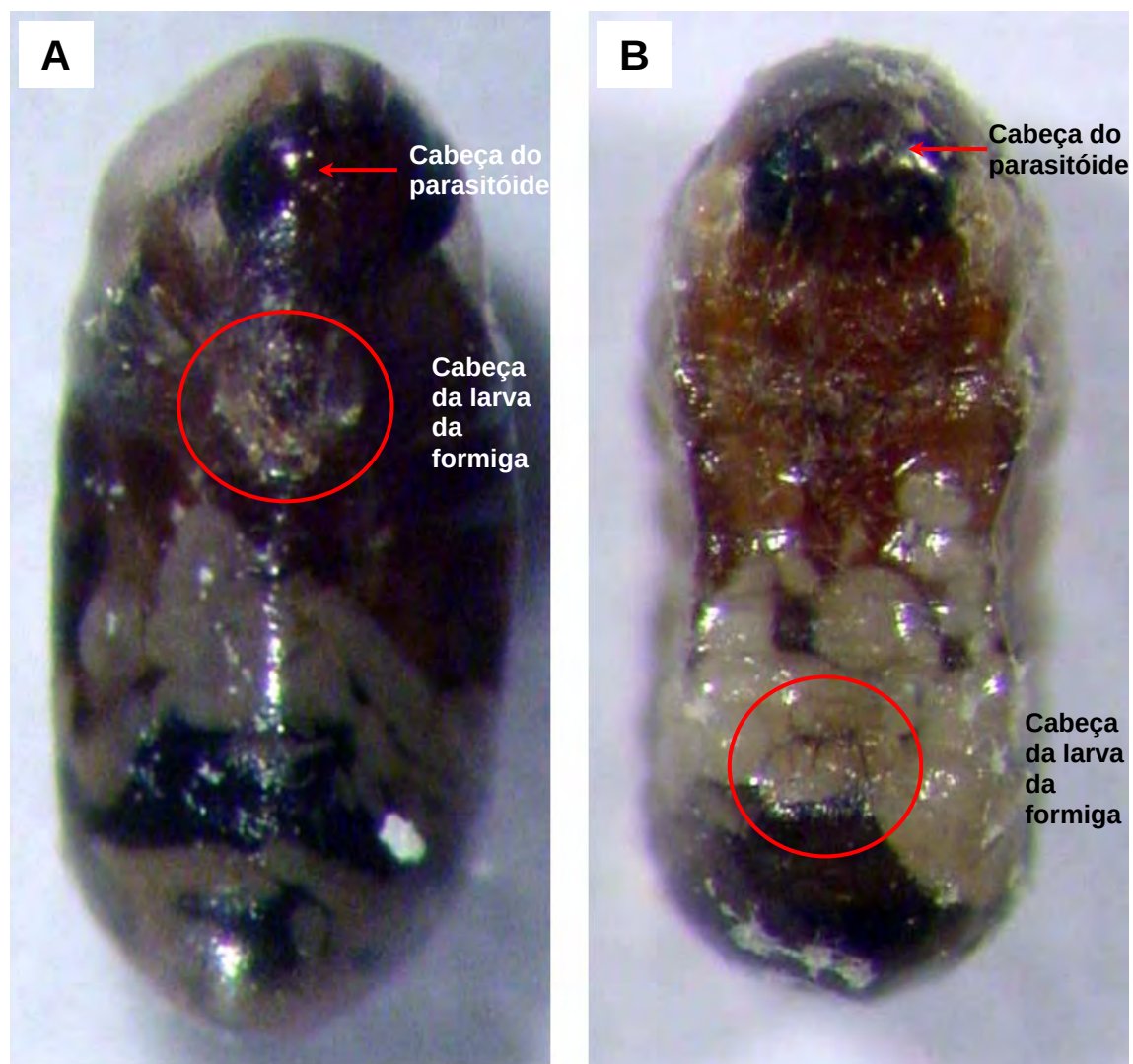


Figura 45. Habitus de pupas maduras de *Acanthopria* sp.1 (machos) visível dentro do corpo de pré-pupas mortas de *Cyphomyrmex transversus*, vista ventral. **A:** pupa do parasitóide com a cabeça voltada para a região anterior ao corpo da larva da formiga. **B:** pupa do parasitóide com a cabeça voltada para a região posterior ao corpo da larva da formiga.

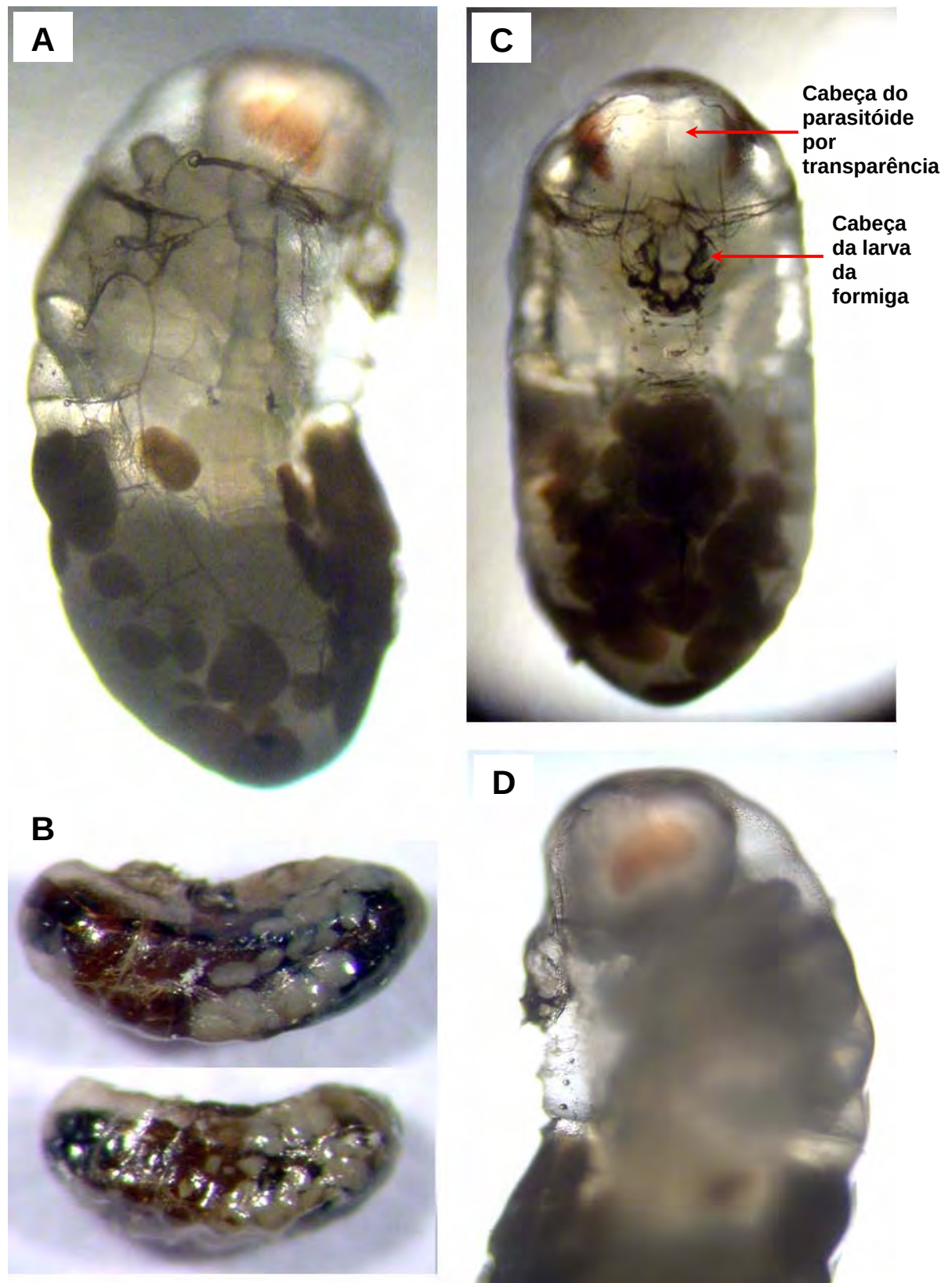


Figura 46. Diferentes graus de maturação de pupas de *Acanthopria* sp.1.(fêmea) visíveis através do tegumento de pré-pupas mortas de *Cyphomyrmex transversus*. **A-B:** habitus, vista lateral direita. **A:** pupa imatura. **B:** pupas maduras. **C:** idem, vista ventral (pupa imatura). **D:** detalhe da parte anterior do corpo, vista lateral esquerda (pupa imatura).

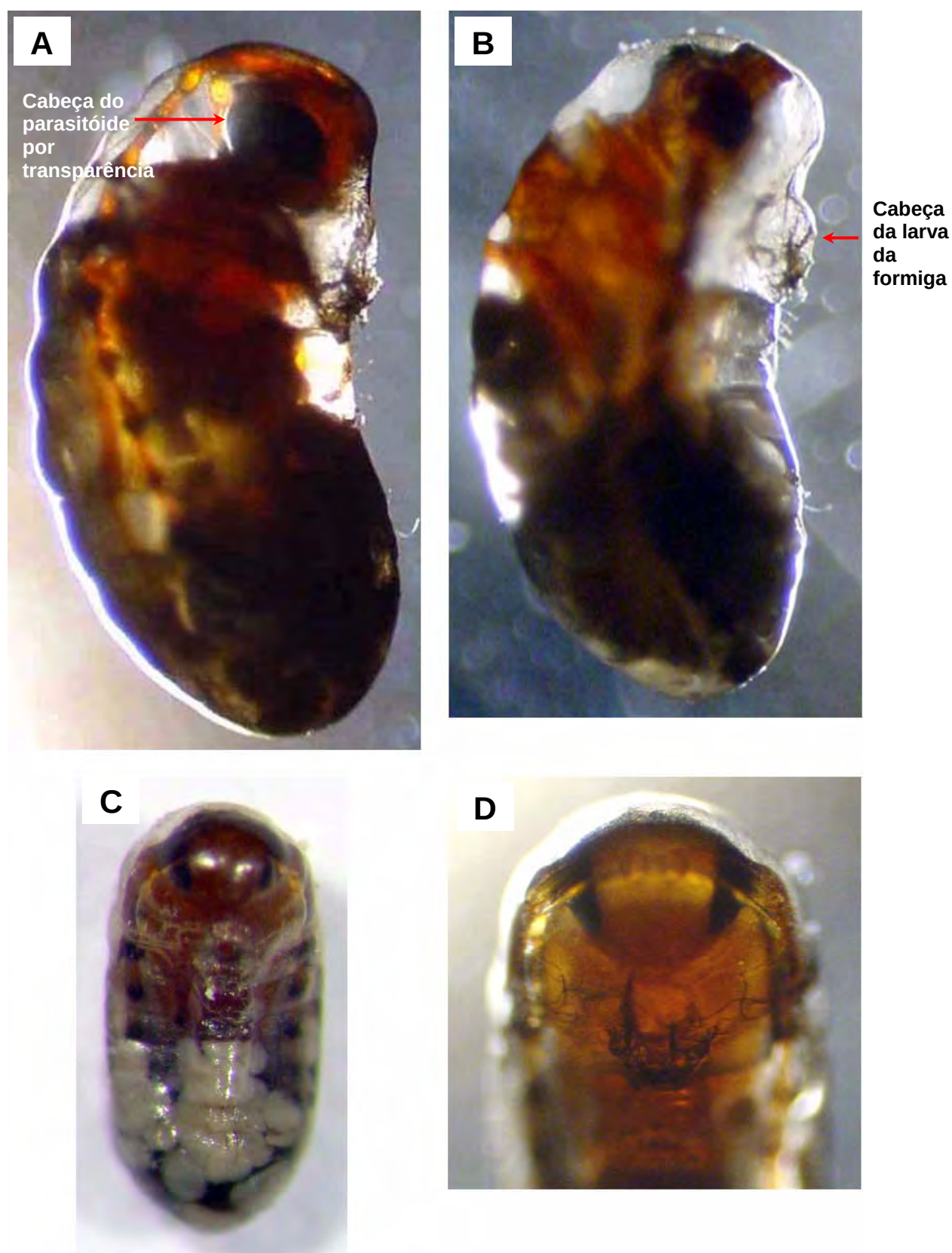


Figura 47. Pupas maduras de *Acanthopria* sp.1 (machos). **A-B:** habitus, vista lateral direita. **A:** pupa bem visível através do tegumento da larva da formiga morta. **B:** idem, com foco mostrando os contornos da larva da formiga (cabeça bem visível do lado direito da foto). **C:** idem, vista ventral. **D:** idem: detalhe da parte anterior do corpo da pupa.



5.3.3.2. Repartição espacial e cuidado com a cria parasitada

A distribuição da cria organizada dentro do ninho pelas operárias foi homogênea: pupas, larvas parasitadas e não parasitadas sempre permaneceram misturadas formando grupos individualizados (Figs. 48A-B).

O estudo comportamental do cuidado com a cria parasitada e não parasitada pelas operárias de *C. transversus* resultou em seis comportamentos básicos (Tab. 22 e Fig. 49). A caracterização e a quantificação dos comportamentos somaram 1.058 registros com um total de 12 horas de observações. Nenhum comportamento de rejeição das larvas parasitadas pelas operárias foi observado.

Tabela 22. Catálogo comportamental das operárias de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil) no cuidado com os imaturos. Baseado em 1.058 observações visuais para três colônias.

CÓDIGO	DESCRIÇÃO DOS COMPORTAMENTOS
G	Operária de guarda
TR	Transporte das larvas
LL	Limpeza das larvas
AN	Antenação das larvas
AA	Atividade alimentar das larvas
CT	Cobrir a larva com tufos de fungo



A frequência dos comportamentos das operárias com as larvas parasitadas e não parasitadas encontra-se na tabela 23 e os comportamentos de cuidado com a cria parasitada e não parasitada estão ilustradas nas figuras 48A-B e 50A-E. Observou-se que a antenação (**AN**) e a limpeza das larvas (**LL**) parasitadas pelas operárias foi muito freqüente, principalmente no momento em que o adulto do parasitóide encontrava-se prestes a emergir (Fig. 50 E). Notou-se que algumas larvas parasitadas possuíam pouco ou nenhum tufo de fungo cobrindo a sua cutícula (**CT**) e esta se apresentava com um aspecto completamente liso e brilhante (Fig. 50A-C e E e Fig. 53A).

Tabela 23. Frequência relativa dos comportamentos de cuidado com os imaturos parasitados e não parasitados por operárias de *Cyphomyrmex transversus* em três colônias (Ilhéus-BA, Brasil) multiparasitadas por espécies de *Acanthopria* (Hymenoptera: Diapriidae). Abreviação dos atos comportamentais: **AN** (antenação), **LL** (limpeza das larvas), **CT** (cobrir a larva com tufo de fungo), **AA** (atividades alimentares), **TR** (transporte), **G** (guarda).

Comportamentos								
	Nº colônia	AN	LL	CT	AA	TR	G	Total
Larvas não parasitadas	67	33	11	-	-	1	-	45
	68	141	29	14	31	4	3	222
	69	190	69	40	-	-	1	300
Total		364	109	54	31	5	4	567
Frequência (%)		64.20	19.22	9.52	5.47	0.88	0.71	
Larvas parasitadas	67	56	2	-	-	-	8	66
	68	138	72	15	-	2	2	229
	69	136	56	-	-	4	-	196
Total		330	130	15	-	6	10	491
Frequência (%)		67.21	26.48	3.05	0.00	1.22	2.04	

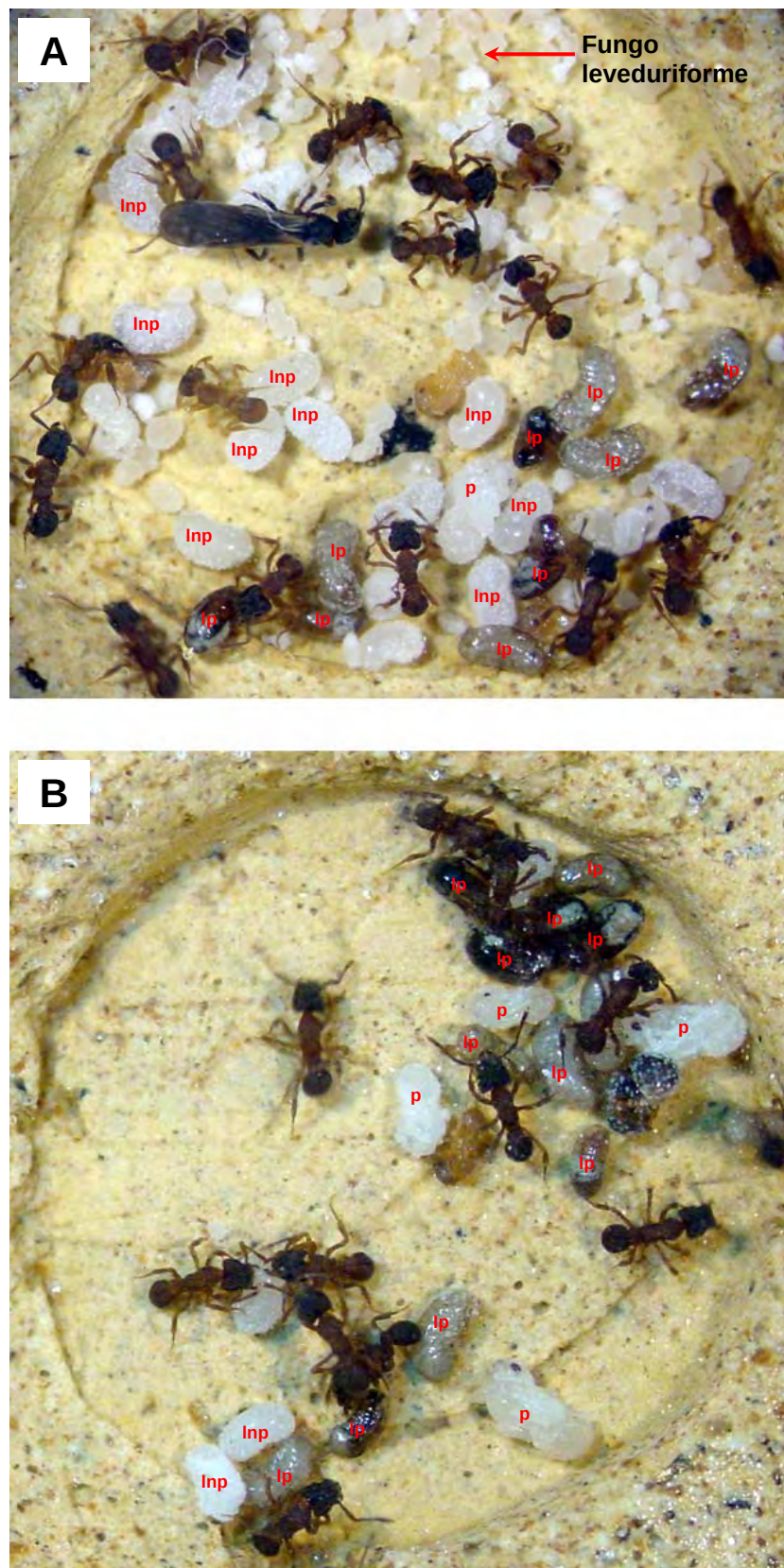


Figura 48. Distribuição espacial da cria não parasitada e parasitada por *Acanthopria* spp. nas colônias de *C. transversus*. **A:** colônia 68 parasitada por *Acanthopria* sp1. **B:** colônia 69 parasitada por *Acanthopria* sp1., *Acanthopria* sp.2 e *Acanthopria* sp.3. “lp” (larvas parasitadas), “Inp” (larvas não parasitadas), “p” (pupas).



A alimentação (**AA**) foi um comportamento exclusivo das larvas não parasitadas e o transporte (**TR**) foi raro para as duas categorias de larvas. Observou-se a dificuldade encontrada pelas operárias para transportar as larvas parasitadas, quando comparado com as não parasitadas (Fig. 50 C-D). O comportamento de guarda (**G**) foi similar para as larvas parasitadas e não parasitadas como descrito no capítulo 4 (cf. § 4.3.2.1).

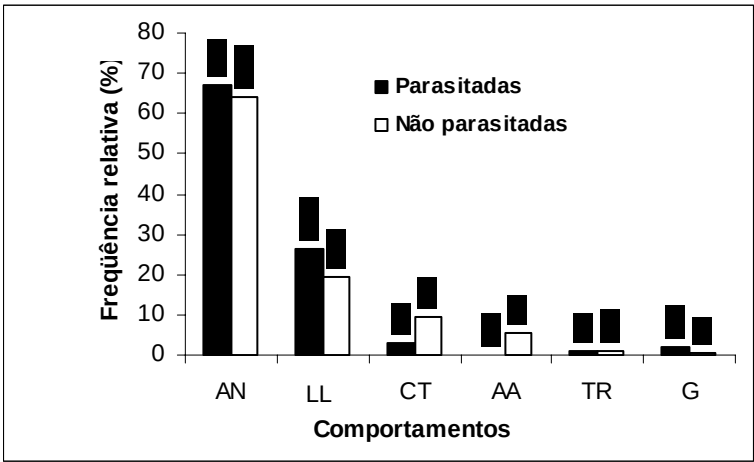


Figura 49. Frequência relativa comparada dos comportamentos de cuidado com os imaturos parasitados e não parasitados pelas operárias de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil). **AN** (antenas), **LL** (limpeza), **CT** (cobrir a larva com tufo de fungo), **AA** (atividades alimentares), **TR** (transportar), **G** (guarda).

Não foram observadas diferenças significativas entre o cuidado com as larvas parasitadas e não parasitadas, através do teste não paramétrico de Mann Whitney (Tab. 24).

Tabela 24. Comparação da frequência dos comportamentos de cuidado da cria não parasitada e parasitada pelas operárias de *Cyphomyrmex transversus* (Ilhéus-BA, Brasil). (Teste U de Mann-Whitney, $p < 0,05$). **AN** (antenas), **LL** (limpeza), **CT** (cobrir a larva com tufo de fungo), **TR** (transportar), **G** (guarda).

	AN	AG	CT	TR	G
Valor de U	10,0000	9,0000	12,0000	11,5000	9,5000
Valor de P	0,2182	0,6547	-0,6956	-0,4428	0,4428



5.3.3.3. Defesa do ninho e estratégia dos parasitóides

Observações das emergências dos parasitóides foram realizadas oportunamente para três machos e duas fêmeas de *Acanthopria* sp.1 e uma fêmea de *Acanthopria* sp.2 (Fig. 51A-G).

A emergência dos parasitóides se iniciou por um aumento significativo dos movimentos dorso-ventrais do corpo, sobretudo da cabeça dentro do corpo da larva parasitada.

O parasitóide recortou gradualmente a região anterior do tegumento do corpo da larva da formiga com auxílio das suas mandíbulas, movimentando freqüentemente a cabeça a fim de aumentar o corte (Figs. 51B-C). Em todos os casos constatou-se que, antes da emergência do parasitóide, a primeira operária que se encontrava próxima da larva parasitada, se encarregava de transportá-la rapidamente para fora do ninho, a fim de abandoná-la no lixo (Fig. 51A). Observou-se que a fase de corte da cutícula da larva parasitada pela vespa durou até 23 minutos.

No caso excepcional do parasitóide que se encontrava na posição inversa à posição habitual (Fig. 45B), verificou-se que ele apresentou dificuldades para perfurar a cutícula e conseguiu emergir somente após 4 horas. Foi observado sistematicamente que todos os parasitóides eram capazes de andar logo depois da emergência. Eles se refugiavam na tampa dos ninhos, mantendo-se distantes das formigas e iniciavam um comportamento de autolimpeza das antenas, pernas e asas.

Nas emergências observadas, constataram-se agressões e capturas do parasitóide pelas operárias forrageadoras. Até cinco operárias provocaram imediatamente o ataque contra o parasitóide recém emergido prendendo-o pelas antenas, pernas e asas, com o auxílio das suas mandíbulas e também muitas vezes lambiam as suas antenas (52A-B e 53B-C). Foi constatado que o parasitóide sempre adotou um comportamento de tanatose, deixando-se ser manipulado pelas formigas. Durante todo esse tempo, percebeu-se em alguns momentos, a mobilidade lenta das antenas, do aparelho bucal e das pernas do parasitóide. Houve o depósito de líquido fecal sobre o parasitóide.

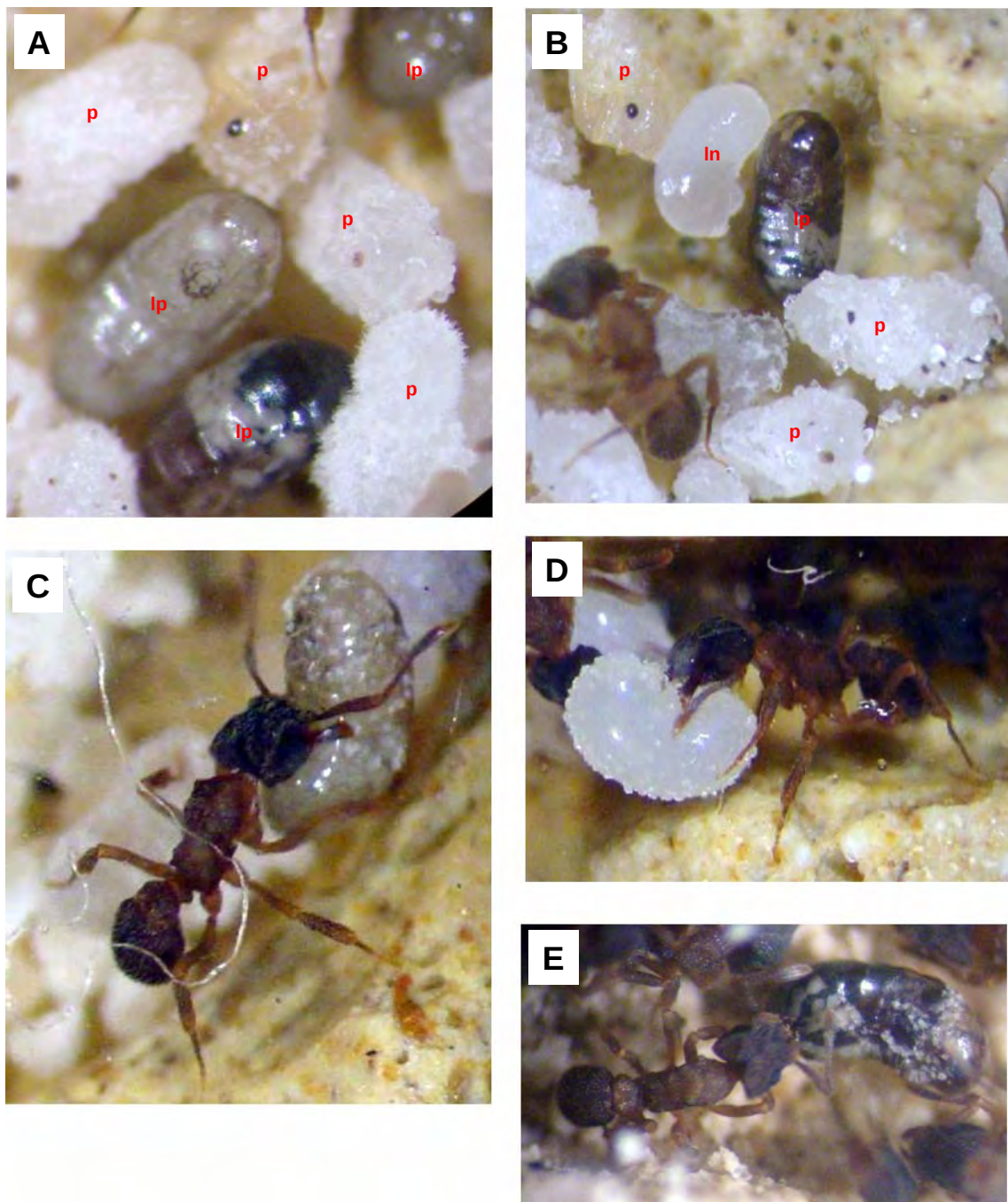


Figura 50. *Cyphomyrmex transversus*, colônia 68 parasitada por *Acanthopria* sp.1. **A-B:** mistura de cria não parasitada e parasitada. “lp” (larva parasitada), “lnp” (larva não parasitada), “p” (pupa). **C-E:** cuidado dos imaturos pelas operárias. **C:** transporte de uma larva parasitada. **D:** idem, larva não parasitada. **E:** antenação de uma larva parasitada.



Foram observadas solturas e recapturas de um parasitóide pelas formigas sucessivamente até onze vezes. Notou-se que, em condições de laboratório as formigas agrediam o parasitóide até a sua morte, abandonando-o posteriormente no lixo do ninho. Foi observada a permanência de uma operária que vigiava um parasitóide posto no lixo.

5.3.3.4. Acasalamentos e postura dos parasitóides

Um único acasalamento foi observado no momento da triagem dos parasitóides emergentes no ninho artificial. Essa observação pontual mostrou que o acasalamento já tinha sido iniciado e por isso não foi possível verificar outros eventuais comportamentos. Também, não foi possível observar posturas das fêmeas sobre as larvas de *C. transversus* no Laboratório.

5.4. Discussão

Parasitismo ou hiper-parasitismo?

Cada espécie de Diapriinae foi encontrada com uma outra em pelo menos uma colônia de *C. transversus*. Tais casos de múltiplo-parasitismo implicam possivelmente na “competição” entre parasitóides em relação ao recurso trófico.

Por isso, ao lado de casos simples de parasitismo das larvas de formiga, não se pode descartar a existência de casos de hiper-parasitismo. Todas as espécies de *Acanthopria* foram também encontradas sozinhas em pelo menos uma colônia. É possível que numa colônia uni-parasitada, todas as vespas emergentes sejam hiperparasitóides de uma outra espécie de *Acanthopria* originalmente presente. No entanto, isso seria pouco provável na natureza, já que tal situação desequilibrada levaria na eliminação da espécie hospedeira.

No limite atual dos conhecimentos adquiridos sobre esse novo modelo biológico, ainda não se pode descartar a existência de casos de hiperparasitismo.



No entanto, não existe registro de hiper-parasitismo em vespas *Acanthopria* e que, de forma geral, os casos de simples parasitismo são mais freqüentes nos himenópteros. Por isso, na ausência de qualquer evidência de hiper-parasitismo no presente estudo, considerou-se que houve apenas cinco casos distintos de simples parasitismo.

Identidade dos parasitóides

O gênero *Acanthopria* Ashmead representa um dos mais freqüentes gêneros de Diapriinae da região neotropical (MASNER e GARCÍA, 2002). No entanto é notável a captura das cinco espécies de Diapriinae parasitando as colônias de *C. transversus*, constituindo-se assim no primeiro registro para o gênero e para a família no estado da Bahia (LOIÁCONO e MARGARÍA, 2002 e MASNER e GARCÍA, 2002). A região de restinga onde foram realizadas as coletas pertence ao Corredor Central da Mata Atlântica. Essa zona biogeográfica é conhecida por abrigar uma extraordinária biodiversidade e contar com numerosas espécies animais e vegetais endêmicas (MORELLATO e HADDAD, 2000). Isso mostra o quanto esse bioma ainda está desconhecido e que provavelmente, muitas outras espécies de *Acanthopria* serão futuramente descobertas. Também, o fato de três das cinco espécies de *Acanthopria* serem novas para a ciência, demonstra o quanto a diversidade real desse gênero deve ser superior ao que se conhece. Na revisão do gênero *Acanthopria*, Masner e García (2002) estimaram que ainda sejam descritas centenas de novas espécies. As cinco espécies de parasitóides foram coletadas em somente 11 ninhos amostrados, sugerindo então que a diversidade desses parasitóides é localmente muito alta. Por tudo isso, futuramente é muito provável que novas espécies de *Acanthopria* parasitóides de *C. transversus* sejam capturadas à medida que a coleta em ninhos parasitados aumente.

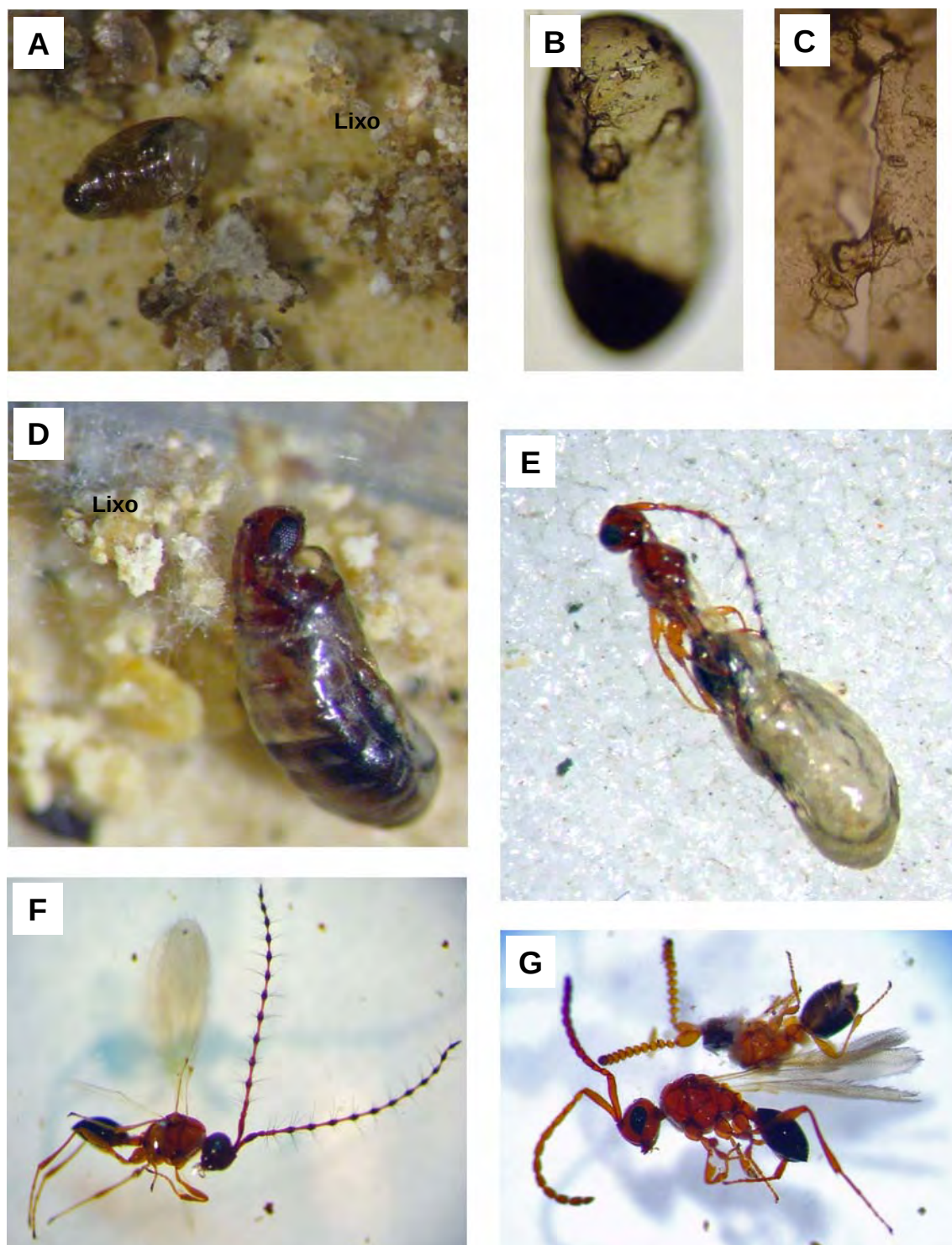


Figura 51. Parasitismo de *Cyphomyrmex transversus* por *Acanthopria* sp.1. **A-E:** emergência dos parasitóides. **A:** parasitóide pronto a emergir da exúvia de uma pré-pupa morta de *Cyphomyrmex transversus*. **B:** pré-pupa vazia após a emergência do parasitóide. **C:** idem, detalhe do corte realizado pelo parasita no tegumento da larva. **D-E:** macho adulto emergente. **F:** macho adulto recém emergido. **G:** fêmeas adultas de *Acanthopria* sp.1 e *Acanthopria* sp.5 recém emergidas.

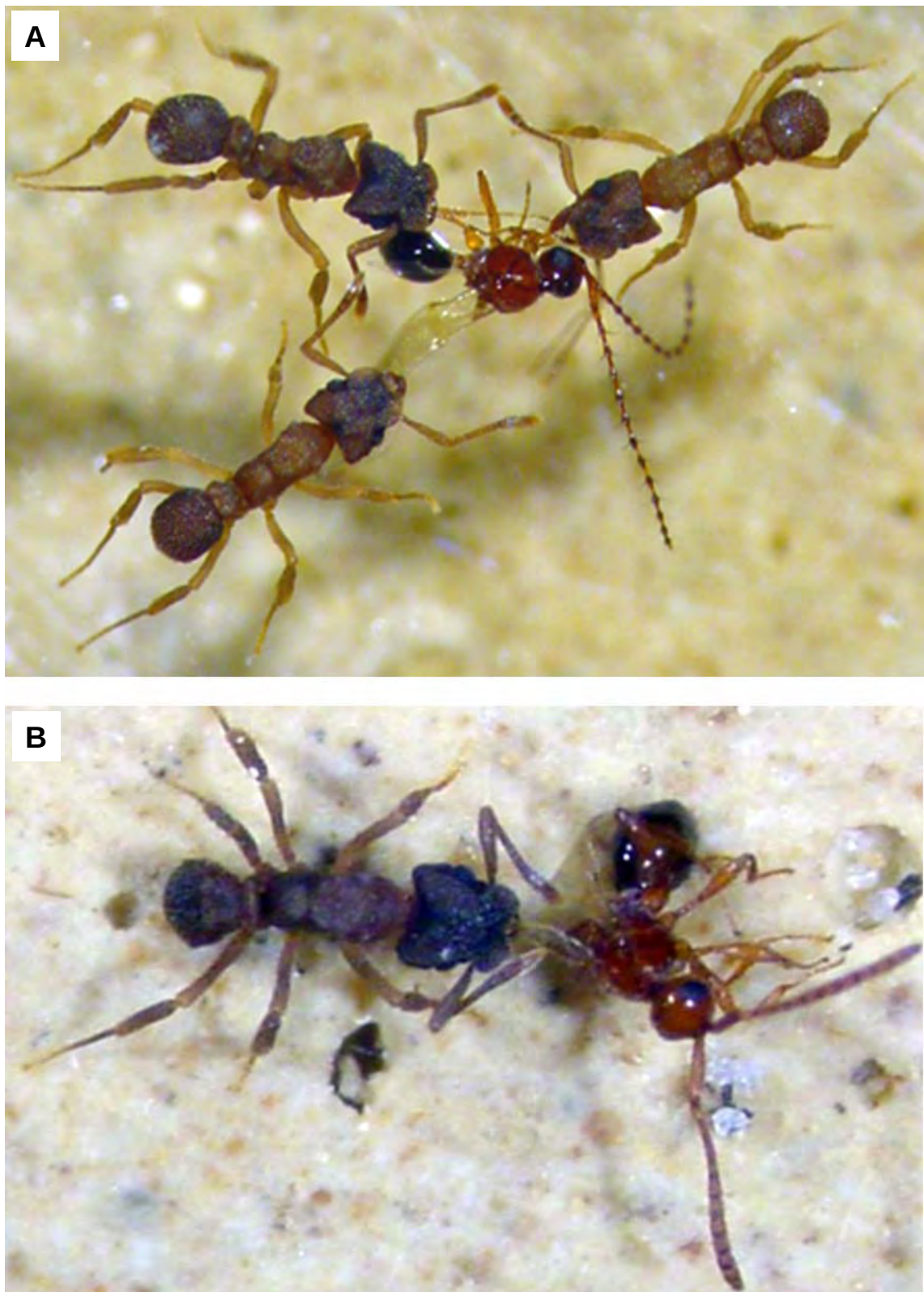


Figura 52. *Cyphomyrmex transversus* e *Acanthopria* sp1 (colônia 68). **A:** agressão a um macho recém emergido por três operárias. **B:** agressão a uma fêmea recém emergida por uma operária.



Com as observações atuais, não se sabe se as espécies de *Acanthopria* são parasitóides específicos de *C. transversus* ou se são também capazes de parasitar outras espécies do gênero ou de outras formigas. A literatura revela que muitas espécies de himenópteros parasitóides são específicos de uma espécie hospedeira (parasitóides monófagos) e que muitas outras são capazes de parasitar diversas espécies hospedeiras ao mesmo tempo (parasitóides polífagos) (GAULD e BOLTON, 1988). No entanto, observações em 35 colônias de duas outras espécies de *Cyphomyrmex* (grupo *rimosus*) nas mesmas áreas não apresentaram casos de parasitismo. Por isso, até serem encontradas novas informações, foi considerado no presente estudo, que todas as espécies de *Acanthopria* são parasitóides específicos de *C. transversus*.

Frequência do parasitismo

De forma geral, o parasitismo das colônias de *C. transversus* por vespas do gênero *Acanthopria* revelou-se freqüente na região sul da Bahia, com 34,3% de todas as colônias, ou seja, 1/3 estavam parasitadas. Os gêneros *Cyphomyrmex* e *Acanthopria* são diversificados, contando respectivamente com 37 e sete espécies descritas, além de possuírem largas distribuições na Região Neotropical. Isso sugere que, numa grande escala geográfica, tal modelo de parasitismo deve ser freqüente. Poucos casos similares de espécies de *Cyphomyrmex* parasitadas pelo gênero *Acanthopria* são relatados na literatura: *Cyphomyrmex salvini* Forel na Costa Rica (LONGINO, 2004), *Cyphomyrmex minutus* Mayr em Porto Rico e *Cyphomyrmex rimosus* Spinola no Panamá (FERNÁNDEZ-MARÍN et al., 2006), *Cyphomyrmex* sp.1 em Porto Rico (MASNER e GARCÍA, 2002), e *Cyphomyrmex* sp.2 no sudeste do Brasil¹ (Odair Correa BUENO, comun. pess). Alguns gêneros de Attini são também conhecidos por serem parasitados por outros gêneros de Diapriidae: *Acromyrmex ambiguus* (Emery) no Uruguay (LOIÁCONO, 1987), *Trachymyrmex opulentus* Mann e *Apterostigma auriculatum* Wheeler na Costa Rica (MASNER e GARCÍA, 2002) (Tab. 17).

¹ Uma colônia de uma espécie diferente de *C. transversus*, coletada no estado de São Paulo.



A frequência do parasitismo nos ninhos de *C. transversus* pelas várias espécies de *Acanthopria* parece similar entre a localidade norte e a localidade sul, com cerca de 1/3 dos ninhos parasitados (Tab. 18). Três das cinco espécies de *Acanthopria* encontraram-se nas duas localidades de coleta. Ao contrário, *Acanthopria* sp.2 e *Acanthopria* sp.4 foram respectivamente coletadas somente na localidade norte e na localidade sul (Tab. 18). Já que essas duas espécies foram observadas sozinhas em algumas colônias, sua distribuição local não parece acompanhar a das outras espécies. Na realidade, o número total de ninhos parasitados ($n=11$) é pequeno em comparação com o número total de espécies de parasitóides ($n=5$). Isso sugere que a ausência de uma espécie numa localidade pode estar relacionada a um esforço de coleta insuficiente. Da mesma maneira, foram registrados dez casos de parasitismo relativos a quatro espécies de *Acanthopria* na localidade norte e cinco casos relativos a quatro espécies na localidade sul (Tab. 18). Isso pode estar correlacionado com o esforço de coleta maior na localidade norte (19 ninhos) do que na localidade sul (13 ninhos). No entanto, não se pode descartar a existência de diferenças entre os locais próximos aos de coletas quanto ao grau de preservação ambiental, fazendo com que a diversidade seja superior na localidade norte (cf. § 1.2.2.).

Observaram-se diferenças significativas nas taxas de infestação entre espécies de parasitóides. Assim, *Acanthopria* sp.3 que apresentou a maior taxa de infestação ($TI=15,62$), seria considerada a mais adaptada biologicamente, sendo a mais eficiente para infestar as colônias de *C. transversus*, quando comparadas com *Acanthopria* sp.2 e *Acanthopria* sp.4 ($TI=6,25$).

Constatou-se que *Acanthopria* sp.3 parasitou tanto pequenas quanto grandes colônias de *C. transversus* (Tab. 21). De forma geral, suas colônias hospedeiras tinham uma população de operárias notadamente maior ($454,4 \pm 313,19$ $n=5$) do que as de *Acanthopria* sp.2 ($197 \pm 73,54$; $n=2$) e *Acanthopria* sp.4 ($257 \pm 14,14$; $n=2$). Da mesma maneira, as colônias parasitadas por *Acanthopria* sp.3 tinham mais larvas e pupas ($120,4 \pm 96,50$) do que as de *Acanthopria* sp.2 ($74,5 \pm 26,16$) e *Acanthopria* sp.4 ($86,5 \pm 36,06$) (Tab.21). Isso sugere que *Acanthopria* sp.3 parasita colônias de *C. transversus* mais maduras. No entanto, esse resultado é muito limitado pelo pequeno tamanho da amostra.

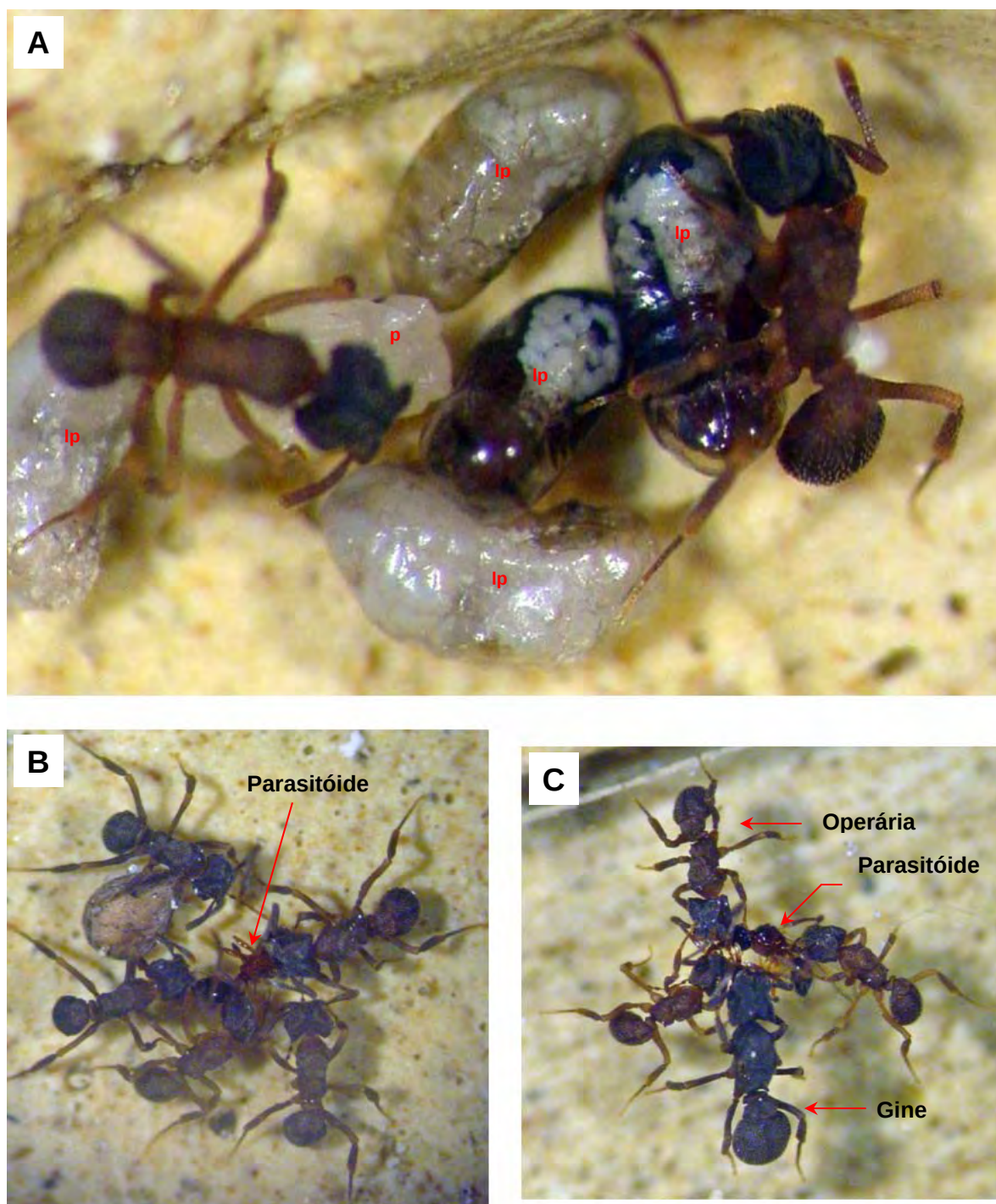


Figura 53. *Cyphomyrmex transversus* e *Acanthopria* sp1 (colônia 68). **A:** cuidado dos imaturos pelas operárias. "lp" (larvas parasitadas), "p" (pupas). **B-C:** agressão aos parasitóides adultos na área externa do ninho artificial.



Ciclos dos parasitóides

Os ciclos completos dos cinco parasitóides ainda não são conhecidos. Os raros dados disponíveis sobre as suas biologias se resumem em observações comportamentais pontuais relativas ao estágio de pupa e aos primeiros momentos de vida dos adultos emergentes.

Oviposição da fêmea parasitóide

Não foi possível observar a oviposição das fêmeas de *Acanthopria* e, por isso, não se conhece qual é o estágio imaturo de *C. transversus* que está sendo atacado. Na literatura, não existe registro sobre a oviposição das fêmeas de *Acanthopria* em ovos de Formicidae. Lachaud e Passera (1982) estudaram o parasitismo de *Plagiolepis pygmaea* (Formicinae: Formicini) por *Plagiopria passerai* (Hymenoptera: Diapriidae), sugerindo que a oviposição é feita numa larva ou num casulo de gine.

No caso das espécies de *Acanthopria* associadas com *C. transversus*, é possível que a oviposição ocorra durante as mudanças, já que Fernández-Marín et al. (2006) observaram vespas *Acanthopria* próximas à trilha de *C. rimosus*, quando faziam a mudança do ninho. Outra sugestão seria que as fêmeas de *Acanthopria* penetram nos ninhos de *C. transversus* e ovipositam imediatamente, mesmo sendo depois detectadas e agredidas até a morte pelas formigas, ou ainda que elas sejam adotadas pelas formigas, facilitando assim a sua oviposição. Tal caso de adoção já foi encontrado por Lachaud e Passera (1982) com *Solenopsis imitatrix* (Hymenoptera: Diapriidae) adotados por colônias de *Solenopsis (Diplorhoptrum) fugax* (Hymenoptera: Formicidae). Por outro lado, não se conhece também o comportamento de oviposição da fêmea do parasitóide, porém sabe-se que se trata de koinobiontes, assim como foi observado por Fernández-Marín et al. (2006) para outras espécies de *Acanthopria* parasitóides de *C. rimosus* e *C. minutus*. Tais parasitóides nunca paralisam o seu hospedeiro, uma vez que a fêmea efetua a postura sobre ele (NIEVES-ALDREY e FRONTAL-CAZALLA, 1999).

As posturas das fêmeas de *Acanthopria* poderiam também estarem relacionadas a fatores físicos, como a luminosidade, a temperatura e a



umidade. Segundo Masner e García (2002), muitas espécies de Diapriinae são noturnas, enquanto o experimento foi realizado durante o dia. As diferenças entre espécies de *Acanthopria* quanto ao valor da razão sexual podem traduzir estratégias reprodutivas diferentes. No entanto, elas podem também depender da quantidade e da qualidade dos estágios larvais disponíveis nas colônias no momento da oviposição. Segundo Patel e Habib (1987) é freqüente que as fêmeas dos parasitóides ponham ovos férteis ou não, de acordo com a quantidade de recurso. Os mesmos autores, estudando *Campoletis flavicincta* (Hymenoptera: Ichneumonidae), observaram um número maior de machos quando as larvas hospedeiras eram de primeiro e de segundo estágios. Para a mesma espécie, o valor da razão sexual é de 1 quando todas as larvas hospedeiras disponíveis estão no quarto estágio.

Estágio larval do parasitóide

No presente estudo, não foram observadas as características morfológicas das larvas de *Acanthopria*. No entanto, elas podem apresentar um grau de redução do segmento do corpo, três espiráculos funcionais e a presença ou ausência de espinho. Provavelmente, numerosas larvas de *C. transversus* com aparência normal já estavam endoparasitadas, uma vez que as características de larvas parasitadas só afloram no seu último instar. De acordo com Nieves-Aldrey e Fontal-Cazalla (1999), a estratégia koinobionte tem como característica que a larva hospedeira continua a se desenvolver, enquanto a larva do parasitóide passa a se alimentar apenas dos seus órgãos não vitais.

Estágio de pupa do parasitóide

Os parasitóides eram visíveis unicamente através da cutícula das larvas de *C. transversus* mortas no último estágio (pré-pupa). Esse fato ajudou a confirmar a estratégia do parasitóide de matar o seu hospedeiro somente quando ele alcançava o seu estágio de pupa. A freqüência dos comportamentos de cuidado das operárias com a cria (antenações (AN), limpeza (LL), cobrir a larva com tufos de fungo (CT),



transporte (**TR**), guarda (**G**)) mostrou que elas não são capazes de fazer distinção entre larvas parasitadas e não parasitadas. Esse tratamento quase idêntico da cria, menos a alimentação (**AA**) das larvas parasitadas, sugere uma perfeita adaptação dos diaprídeos como organismos endoparasitas. Aparentemente, eles não modificaram as características físicas e químicas (feromônios e perfil dos hidrocarbonetos cuticulares) da cutícula das larvas parasitadas, para evitar sua rejeição pelas operárias.

Emergência do parasitóide

Os parasitóides estão perfeitamente adaptados ao parasitismo com o seu hospedeiro. Os primeiros cortes da cutícula da larva pelo parasitóide emergente resultaram na detecção imediata do invasor pelas operárias. A larva parasitada foi imediatamente transportada para fora do ninho e depositada no lixo. De acordo com Lenoir et al., (2001), os hidrocarbonetos cuticulares permitem o reconhecimento eficiente entre indivíduos de uma mesma colônia ou, ao contrário, a detecção de qualquer invasor.

A velocidade com a qual a larva parasitada foi levada para fora do ninho sugere a difusão de um alomônio, quando o parasitóide cortou a cutícula. O fato de ela ser transportada até o lixo sugere que a substância implicada poderia ser o ácido oléico. Ele é conhecido como o principal composto químico emitido pelos indivíduos mortos da colônia e que provoca seu transporte até o lixo pelas operárias (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). Os comportamentos de fuga e de tanatose dos parasitóides recém emergidos, conseqüentemente, ajudaram na sobrevivência dos parasitóides. Tais comportamentos foram observados em *Dilocantha* (Hymenoptera: Eucharitidae) por Lachaud et al., (1998) e em *Acanthopria* por Fernández-Marín et al., (2006).

As vespas do gênero *Dilocantha* permaneceram imóveis quando reconhecidas pelas formigas, adotando uma posição de pupa para serem transportadas para fora do ninho. Fernández-Marín et al., (2006) sugerem que o comportamento “juvenil” ou de “submissão” no gênero *Acanthopria* poderia representar uma defesa preventiva para evitar a agressão pelas formigas. Considerando-se a estrutura superficial dos ninhos de *C. transversus* em



condições naturais (cf. § 1.3.1.2), é provável que uma grande proporção de parasitóides fujam rapidamente do ninho, logo após a emergência dos adultos. De acordo com Hölldobler e Wilson (1990), quando os parasitas vivem durante algum tempo ou em todo o seu ciclo na colônia, geralmente não são atacados pelas formigas. Esse comportamento se dá pela aquisição do odor do hospedeiro, que normalmente é feito no momento do contato com o material do ninho, através da limpeza da larva, da trofalaxia ou pela síntese dos hidrocarbonetos cuticulares similares aos do hospedeiro (LENOIR et al., 2001). O fato dos parasitóides não co-habitarem com as formigas pode significar uma resposta agressiva de *C. transversus* que, quando consegue capturar o parasitóide, acaba por matá-lo.

Acanthopria não exhibe adaptações morfológicas de verdadeiros mirmecófilos, tais como: especializações na escultura, na pilosidade, na cor do tegumento, na redução dos palpos e das esporas tibiais, na perda das asas, dos olhos e dos ocelos, como apresentadas pelos gêneros *Apopria*, *Mimopria*, *Mimopriella*, *Notoxoides*, *Philolestoides* e *Solenopsia* (LACHAUD e PASSERA, 1982; MASNER e GARCÍA, 2002). No entanto, as cinco espécies do gênero possuem em comum, setas diferenciadas escamiforme (Fig. 43 E-F). Essas setas foram estudadas por Lachaud (1981) confirmando que em *Solenopsia imitatrix* e *Lepidopria pedestris* (ambas da família Diapriidae) essas setas estão associadas a uma estrutura glandular, que secreta uma substância atrativa para as operárias que lambem a área do corpo do parasitóide onde são encontradas as setas. Esse comportamento pode favorecer o parasitóide a adquirir o odor do ninho, resultando numa futura adoção deste pelas formigas. Através de estudos futuros, essas características poderão talvez, caracterizar uma adaptação que poderá explicar como esses parasitóides vivem e são protegidos pelas formigas.

Vida adulta do parasitóide

A proximidade das áreas naturais de restinga pode ser indispensável para o favorecimento e manutenção das populações de parasitóides. As colônias parasitadas foram encontradas em três meses distintos do ano,



sugerindo que os parasitóides possuem um ciclo de dispersão que oscila de acordo com a estação do ano. Segundo Sperber et al., (2004), a diversidade de parasitóides encontrada na região cacauieira do sul da Bahia aumenta nas estações mais quentes do ano, como na primavera e no verão, diminuindo no inverno. Esses fatores devem provavelmente aplicar-se também às espécies de *Acanthopria* estudadas.

A procura de parceiros e o acasalamento das espécies de *Acanthopria* devem ocorrer próximos aos ninhos de *C. transversus*. Fernández-Marín et al., (2006) observaram que adultos de outras espécies de *Acanthopria* voavam e caminhavam próximos aos ninhos de *C. minutus* e *C. rimosus*. A única observação de acasalamento no laboratório sugere que este ocorra poucas horas após a emergência do macho e da fêmea, para que, dessa forma, seja dado início a mais um ciclo de vida parasitária.

Parasitismo múltiplo

No presente estudo foi considerado que o parasitismo múltiplo das colônias de *C. transversus* ocorre quando mais de uma espécie de *Acanthopria* parasita uma colônia. Observou-se que, das 11 colônias parasitadas, três apresentavam mais de uma espécie de *Acanthopria*, o que constitui um evento raro. Resultados similares foram encontrados por Fernández-Marín et al., (2006) também com o gênero *Acanthopria* e em colônias de *Cyphomyrmex*.

Efeitos do parasitismo

A fim de correlacionar variáveis demográficas com os efeitos globais da presença de parasitóides nas colônias, devem ser considerados os resultados relativos às oito colônias uni-parasitadas. Isso evitaria considerar efeitos suplementares ligados às interações entre parasitóides nas colônias multi-parasitadas.

No total, 123 parasitóides adultos emergiram das colônias. Se for considerado que as 32 colônias (parasitadas e não parasitadas) totalizaram juntas mais de 6984 operárias e de 1370 larvas não parasitadas e pupas (Tab.



21) sugere-se que o custo global do parasitismo pelas cinco espécies de *Acanthopria* juntas é relativamente modesto para *C. transversus*.

Na realidade, observa-se localmente que, se muitas colônias são parasitadas (1/3 do total), os efeitos da ocorrência dos parasitóides são muito heterogêneos de uma colônia para outra. De forma geral, observou-se que o número de operárias foi, em média, superior para as colônias parasitadas ($253,82 \pm 178,74$; $n= 11$) às não parasitadas ($199,62 \pm 195,55$; $n= 21$). O número de larvas não parasitadas e de pupas foi em média muito superior para as colônias parasitadas ($253,82 \pm 178,74$; $n= 11$) do que para as não parasitadas ($31,58 \pm 42,32$; $n= 21$). Isso poderia significar que, de forma geral, os parasitóides atacam as colônias adultas de *C. transversus* contendo mais operárias e, sobretudo, mais larvas. Esse resultado corrobora Hölldobler e Wilson (1990), segundo os quais a maior diversidade de parasitóides mirmecófilos encontra-se em colônias grandes e maduras. Isso porque a média de vida dessas colônias é longa e garante assim o sucesso ecológico dos parasitóides.

O número de adultos de *Acanthopria* emergentes independentemente da espécie, foi notadamente maior em Ponta da Tulha (103 parasitóides) do que em Olivença (20 parasitóides). No entanto, constatou-se que 56,31% dos parasitóides adultos emergentes da localidade norte pertencem a *Acanthopria* sp.1. Essa espécie possui um índice de parasitismo bem maior ($IP= 2166,66$) do que todas as outras espécies, mas apresenta uma taxa de infestação relativamente modesta ($TI= 9,37$), igual à de *Acanthopria* sp.5. Biologicamente, isso sugere que *Acanthopria* sp.1 e *Acanthopria* sp.5 apresentam uma eficiência globalmente idêntica para infestar as colônias de *C. transversus*, porém, *Acanthopria* sp.1 afeta mais significativamente a demografia das colônias do seu hospedeiro, sendo mais eficiente para pôr seus ovos e parasitar as larvas de *C. transversus*.

Considerando os dados demográficos das colônias infestadas por essas duas espécies, constatou-se que, em média, as colônias parasitadas por *Acanthopria* sp.1 ($n= 3$) tinham uma população de operárias ($214,33 \pm 90,59$) similar à *Acanthopria* sp.5 ($n= 3$) ($213 \pm 68,02$). Por outro lado, notou-se que,



em média, as colônias parasitadas por *Acanthopria* sp.1 tinham uma população de larvas e pupas maior ($111,67 \pm 49,7$) do que *Acanthopria* sp.5 ($85,67 \pm 22,85$). Esse resultado sugere que *Acanthopria* sp.1 parasita colônias de *C. transversus* utilizando adaptações na infestação do formigueiro hospedeiro mais eficiente do que *Acanthopria* sp.5. No entanto, esse resultado deve ser relativizado em função do pequeno tamanho das amostras relativas às duas espécies de *Acanthopria*.

Não-ocorrência de parasitismo de *Cyphomyrmex lectus* por Diapriidae

Não foi observado parasitismo em *C. lectus* (grupo *strigatus*). Esse resultado pode estar relacionado à especificidade do parasitóide, à superficialidade do ninho de *C. transversus* que certamente facilita a entrada do parasitóide ou, até mesmo, porque as larvas de *C. lectus* estão mais camufladas e protegidas pelo fungo miceliforme. Weber (1972) considerou que essa cobertura de fungo é benéfica às larvas, promovendo uma proteção física e/ou química contra patógenos microbianos, parasitas e parasitóides (cf. 3.2). Apesar disso, houve parasitismo dos Diapriidae em *C. transversus* e isso pode estar ligado à forma e à quantidade de fungo cultivado pela espécie que, provavelmente não promove uma grande proteção à suas larvas, de tal maneira que elas acabam sendo continuamente parasitadas.

De qualquer forma, é necessário compreender as causas associadas ao parasitismo e ao desenvolvimento das adaptações desses parasitóides que utilizam as formigas como hospedeiros. Por isso, estudos adicionais devem ser realizados sobre esses aspectos no gênero *Acanthopria*, a fim de tentar assim descobrir se eles podem ser potenciais agentes de controle biológico de algumas espécies da Tribo Attini.

5.5. Referências bibliográficas

AKRE, R.D.; RETTENMEYER, C.W. Behavior of Staphylinidae associated with army ants (Formicidae: Ecitonini). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 39, p. 745-782, 1966.



BORGMEIER, T. Sobre alguns diapriídeos myrmecófilos, principalmente do Brasil (Hym. Diapriidae). **Revista de Entomologia**, v. 10, p. 530-545, 1939.

BRAGANÇA, M.A.L.; DELLA LUCIA, T.M.C.; TONHASCA, A. Jr. First record of phorid parasitoids (Diptera: Phoridae) of the leaf-cutting ant *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, v. 32, n. 1, p. 169-171, 2003.

FEENER, D.H. Jr. Size-selective oviposition in *Pseudacteon crawfordi* (Diptera: Phoridae), a parasite of fire ants. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 80, p. 148-151, 1987.

FERNÁNDEZ-MARÍN, H.; ZIMMERMAN, J.K.; WCISLO, W.T. *Acanthopria* and *Mimopriella* parasitoid wasps. (Diapriidae) attack *Cyphomyrmex* fungus-growing ants (Formicidae, Attini). **Naturwissenschaften**, v. 93, p. 17-21, 2006.

GAULD I.; BOLTON B. **The Hymenoptera**. British Museum (Natural History): Oxford, Oxford University Press, 1988, p.452.

HENDERSON, G.; AKRE, R.D. Biology of the myrmecophilous cricket, *Myrmecophila manni* (Orthoptera: Gryllidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 59, p. 454-467, 1986 a.

HENDERSON, G.; AKRE, R.D. Morphology of *Myrmecophila manni*, a myrmecophilous cricket (Orthoptera: Gryllidae). **Journal of the Entomological Society of British Columbia**, v. 83, p. 57-62, 1986 b.

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

LACHAUD, J.P. Le glandes tegumentaires chez deux especes de Diapriidae: aspects structuraux et ultrastructuraux. **Bulletin Itérieur, Section Francaise de L'union Internationale Pour le Etude des Insects Sociaux**. Toulouse, p. 83-85, 1981.

LACHAUD, J.P.; PASSERA, L. Données sur la biologie de trois diapriidae myrmécophiles: *Plagiopria passerai* Masner *Solenopsia imitatrix* Wasmann et *Lepidopria pedestris* Kieffer. **Insectes Sociaux**, v. 29, n. 4, p. 561-568, 1982

LACHAUD, J.P.; PÉREZ-LACHAUD, G.; HERATY, J.M. Parasites associated with the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) first host record for the genus *Dilocantha* (Hymenoptera: Eucharitidae). **Florida Entomologist**, v. 81, p. 570-574, 1998.

LENOIR, A.; D'ETTORRE, P.; ERRARD, C. Chemical ecology and social parasitism. **Annual Review of Entomology**, v. 46, p. 573-599, 2001.

LOIÁCONO, M.S. Notas sobre Diapriidae neotropicales (Hymenoptera, Diapriidae). **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**, v. 40, p. 237-241, 1981.



LOIÁCONO, M.S. Um nuevo diaprido (Hymenoptera) parasitóide de larvas de *Acromyrmex ambiguus* (Emery) (Hymenoptera, Formicidae) em el Uruguay. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**, v. 44, p. 129-136, 1987.

LOIÁCONO, M.S.; MARGARÍA, C.B. Systematics, morphology and physiology: Ceraphronoidea, Platygastroidea and Proctotrupoidea from Brazil (Hymenoptera). **Neotropical Entomology**, v. 31, p. 551-560, 2002.

LONGINO, J.T. 2004. *Cyphomyrmex salvini* Forel, 1899. Apresenta informações sobre a identificação e história natural de *Cyphomyrmex salvini*. Disponível em www.D:\Biblioteca\Longino\Formicidae_Cyphomyrmex_salvini.htm. Acesso em: 10 de jun. de 2004.

MANGENOT, L. **Parasitisme**. Paris: Encyclopédie Universalis, 2002. v. 8, 2 DVD.

MASNER, L. A comparison of some Nearctic and Palearctic genera of Proctotrupoidea (Hymenoptera) with revisional notes. **Casopis Československé Společnosti Entomologické**, v. 61, p. 123-155, 1964.

MASNER, L.; GARCÍA, R.J.L. The genera of Diapriinae (Hymenoptera: Diapriidae) in the new world. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 268, p. 1-138, 2002.

MORELLATO, L.P.C.; HADDAD, C.F.B. Introduction: The Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v.32, n. 4b, p. 786-792, 2000.

NIEVES-ALDREY, J.L.; FONTAL-CAZALLA, F.M. Filogenia y evolución del orden Hymenoptera. **Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa**, v. 26, p. 459-474, 1999.

PATEL, P.N.; HABIB, M.E.E. Biological studies on *Campoletis flavicincta* (Ashmead, 1890) (Hym., Ichneumonidae), an endoparasite of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Abbot and Smith, 1797) (Lepid., Noctuidae). **Journal of Applied Entomology**, v. 104, p. 28-35, 1987.

PESQUERO, M.A. CAMPIOLO, S.; FOWLER, H.G. Phorids (Diptera: Phoridae) associated with mating swarms of *Solenopsis saevissima* (Hymenoptera: Formicidae). **Florida Entomologist**, v. 76, n. 1, p. 179-181, 1993.

POTER, S.D.; PESQUERO, M.A.; CAMPIOLO, S.; FOWLER, H.G. Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). **Environmental Entomology**, v. 24, n. 2, p. 475-479, 1995a.

POTER, S.D.; FOWLER, H.G.; CAMPIOLO, S.; PESQUERO, M.A. Host specificity of several *Pseudacteon* (Diptera:Phoridae) parasites os fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in south América. **Florida Entomologist**, v. 78, n. 1, p. 70-74, 1995 b.



SPERBER, C.F.; NAKAYAMA, K.; VALVERD, M.J.; NEVES, F.S.N. Tree species richness and density affect parasitoid diversity in cacao agroforestry. **Basic and Applied Ecology**, v. 5, p. 241-251, 2004.

WEBER, N.A. Gardening ants: The attines. **Memoirs of the American Philosophical Society**, v. 92, p. 1-146, 1972.

WHEELER, W.M. **Ants, their structure, development and behavior**. New York: Columbia University Press, 1926. p. 663.

WILLIAMS, R.N.; WHITCOMB, W.H. Parasites of fire ants in South America. **Proceedings tall timbers. Conference ecology animal: control habitat management**, v. 5, p. 49-59, 1974.

WILLIAMS, R.N. PANAI, J.R., GALLO, D.; WHITCOMB, W.H. Fire ants attacked by phorid flies. **Florida Entomology**, v. 56, p. 259-262, 1973.



6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

- 1) *Cyphomyrmex lectus* e *Cyphomyrmex transversus* são duas espécies terrícolas cuja estrutura dos ninhos é simples. O ninho subterrâneo de *C. lectus* é formado por uma galeria vertical que se abre numa única câmara elipsoidal na qual é cultivado o fungo simbiote, com um único orifício externo sem murundu. O ninho superficial de *C. transversus* é formado por uma fina câmara principal situada sob frutos de cocos na qual é cultivado o fungo simbiote. As duas espécies têm pequenas colônias; no entanto as sociedades de *C. lectus* são notadamente menores do que as de *C. transversus*.
- 2) Ambas espécies apresentam um forrageamento individual bem sucedido; no entanto suas dinâmicas de forrageamento são distintas. *Cyphomyrmex lectus* apresenta dois picos de atividade diurnos e seu ninho é fechado durante a noite, enquanto *C. transversus* apresenta um só pico de atividade diurno. O fungo cultivado por *C. lectus* é “miceliforme” e o de *C. transversus* é “leveduriforme”. A preparação e a incorporação do substrato no fungo simbiote revelam comportamentos originais para as espécies estudadas. As pró-pleuras possuem inúmeras ornamentações cuticulares diferenciadas que formam cavidades onde se alojam bactérias simbiotes.
- 3) *Cyphomyrmex lectus* possui 4 ínstaras larvais enquanto *C. transversus* possui 5 ínstaras larvais. No entanto, a morfologia larval das duas espécies é muito semelhante e as poucas diferenças poderiam estar



- ligadas ao tipo de fungo simbiote diferente. Os imaturos das duas espécies são sempre recobertos por uma camada de fungo simbiote colocada pelas próprias operárias
- 4) As duas espécies possuem colônias monogínicas. Suas fêmeas têm aparelhos reprodutores com ovários politróficos compostos de 3 ovariolos. Os ovários são bem desenvolvidos e funcionais na rainha, mas reduzidos na gine. Ao contrário, a espermateca na rainha e na gine possui igual volume. Ovários e espermateca são muito reduzidos na operária. Para as duas espécies, a rainha representa uma casta social exclusivamente dedicada à reprodução. A gine de *C. transversus* tem um papel social similar ao da casta operária.
 - 5) Todos os comportamentos implicados no cuidado dos imaturos pelas operárias foram idênticos em ambas as espécies, diferenciando-se apenas nas suas frequências. A trofalaxia proctodeal e a postura de ovos tróficos revelaram uma troca mútua de alimentos entre operárias e larvas de *C. lectus*.
 - 6) No sul da Bahia, as colônias de *Cyphomyrmex transversus* são freqüentemente multiparasitadas por vespas do gênero *Acanthopria*, endoparasitas das suas larvas. As diversas espécies de parasitóides apresentam estratégias diferentes e são altamente adaptadas morfológica e comportamentalmente.