

Utilização de alimentos contendo
substâncias lipídicas e açucaradas
por formigas urbanas.

CARLOS MASSURETTI DE JESUS

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade Estadual
Paulista "Júlio de Mesquita Filho",
Campus de Rio Claro, para a obtenção do
título de Mestre em Ciências Biológicas
(Área de Concentração: Zoologia)

Rio Claro
Estado de São Paulo - Brasil
Fevereiro de 2006

Utilização de alimentos contendo substâncias lipídicas e açucaradas por formigas urbanas.

CARLOS MASSURETTI DE JESUS

Orientador: Profº Dr. ODAIR CORREA BUENO

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biotecnologia da Universidade Estadual
Paulista “Júlio de Mesquita Filho”,
Campus de Rio Claro, para obtenção do
título de Mestre em Ciências Biológicas
(Área de Concentração: Zoologia)

Rio Claro
Estado de São Paulo - Brasil
Fevereiro de 2006

“A impaciência em que vivemos provém da nossa ignorância, queremos que os homens e as cousas sejam o que não podem ser, e deixem de ser o que são por sua essência e natureza”.

“As opiniões circulam como as moedas, poucas pessoas são capazes de verificar o seu peso, toque e valor intrínseco”.

Marquês de Maricá, em “Máximas, Pensamentos e Reflexões, 1958”

Aos meus pais, **Carlos de Jesus e Stela Massuretti de Jesus**, por me educar, ajudar a conquistar os meus sonhos e pelo amor que me dão todos os dias.

Dedico este trabalho

Saibam que tudo o que eu fizer nessa vida será reflexo do pouco que vocês acham que fizeram por mim, mas que na verdade foi muito mais do que qualquer filho no mundo poderia querer. Vocês me deram praticamente tudo e vão estar para sempre em tudo o que eu fizer.

À minhas irmãs, **Ana Lúcia, Cristina e Eliane**, por ajudarem a enxergar os meus erros, pela contribuição na formação do meu caráter e por todo carinho demonstrado.

Ofereço

Amo vocês até o infinito.

AGRADECIMENTOS

★Em primeiro lugar agradeço a toda essa “Energia” que me foi concedida e permitiu que eu realizasse mais um sonho.

★Ao meu orientador Prof. Dr. Odair Correa Bueno, por todos os ensinamentos e conhecimentos compartilhados durante todos esses anos, mas principalmente, pelo respeito, amizade, paciência e compreensão dos meus erros.

★À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pelo auxílio financeiro concedido para o desenvolvimento deste trabalho (Processo nº 03/04955-3).

★À todas “formiguinhas” que foram utilizadas nos bioensaios, sem as quais esse trabalho não poderia ter sido realizado.

★À bióloga Itamar Cristina Reiss por toda ajuda técnica prestada e, principalmente, pela convivência e amizade.

★À amiga Priscila Cintra pelo grande auxílio na correção e elaboração do resumo em inglês deste trabalho.

★Aos amigo(a)s de trabalho Cintia, Eduardo, Eliane, Érica, Fabiana Casarin, Fabiana Correa, Lucimeire, Maria de Fátima e Maria Fernanda pela convivência e idéias compartilhadas, e em especial, à Daniel Russ pelo suporte com os equipamentos de informática.

★À Ana Carolina Amaral Pereira pelas conversas extremamente ricas e ajuda na finalização deste trabalho, mas principalmente, pela dedicação, companheirismo e amor demonstrados.

★Aos meus irmãos de alma Alessandro (Perdido), Daniel (Inri), Felipe (Close) e Leandro (Jack), por tornarem minha vida mais feliz, principalmente, por todo amor, carinho e amizade compartilhados.

★Aos amigos Douglas Araujo, Mauro Nogueira, Lye Otani e Rodrigo Fadini por sempre estarem presentes quando preciso, pelo amor e amizade compartilhados.

★À Carolina Lepri Frisanco por ter me incentivado durante boa parte deste trabalho.

★À Necis Miranda de Lima pela auxílio prestado durante todos esses anos e pela convivência mais que agradável.

★Aos pesquisadores do Centro de Estudos de Insetos Sociais que com muito trabalho, dedicação e esforço tornaram possível a realização deste trabalho.

★À seção de Pós-Graduação do Instituto de Biociências da Unesp-Rio Claro, nas pessoas de Heloisa Ap. Scopinho Nicoletti, Rute Maria Raiss Camargo, Catalina Gasparini Zumpano e Sandra Maria Godoy Fuzaro.

★Às inúmeras pessoas que fazem parte da minha vida e a tornam mais simples e muito melhor.

SUMÁRIO

	Página.
LISTA DE FIGURAS.....	ix
LISTA DE TABELAS.....	xi
1. RESUMO.....	1
2. ABSTRACT.....	2
3. INTRODUÇÃO.....	3
4. REVISÃO DA LITERATURA.....	7
4.1. Aspectos gerais da alimentação.....	7
4.2. Fatores que influenciam a alimentação e distribuição de alimento.....	8
4.3. Utilização do alimento pelas castas.....	10
4.4. Sistema digestório.....	11
4.4.1. Morfologia.....	11
4.4.2. Adaptações.....	14
4.5. Cavidades e glândulas associadas ao sistema digestório.....	15
4.5.1. Cavidade infrabucal.....	15
4.5.2. Glândulas.....	17
4.5.3. Papo e proventrículo.....	19
4.6. Digestão e metabolismo secundário.....	20
5. MATERIAIS E MÉTODOS.....	21
5.1. Espécies de formigas.....	21
5.2. Coleta e manutenção das colônias.....	22
5.3. Formulação do alimento e incorporação.....	22
5.4. Especificidade dos corantes.....	23
5.5. Bioensaios e análise da dispersão dos corantes.....	23

6. RESULTADOS.....	26
6.1. <i>Linepithema humile</i>	26
6.1.1. Dieta líquida.....	26
6.1.1.1. Solução de água e mel + Rodamina.....	26
6.1.1.2. Solução de óleo de amendoim + Sudan Black.....	29
6.1.2. Dieta sólida - Mistura de corantes.....	33
6.2. <i>Monomorium pharaonis</i>	39
6.2.1. Dieta líquida.....	39
6.2.1.1. Solução de água e mel + Rodamina.....	39
6.2.1.2. Solução de óleo de amendoim + Sudan Black.....	41
6.2.2. Dieta sólida - Mistura de corantes.....	44
6.3. <i>Tapinoma melanocephalum</i>	50
6.3.1. Dieta líquida.....	50
6.3.1.1. Solução de água e mel + Rodamina.....	50
6.3.1.2. Solução de óleo de amendoim + Sudan Black.....	55
6.3.2. Dieta sólida - Mistura de corantes.....	57
6.4. <i>Paratrechina fulva</i>	62
6.4.1. Dieta líquida.....	62
6.4.1.1. Solução de água e mel + Rodamina.....	62
6.4.1.2. Solução de óleo de amendoim + Sudan Black.....	66
6.4.2. Dieta sólida - Mistura de corantes.....	70
7. DISCUSSÃO.....	75
7.1. Solução de água e mel: Distribuição da Rodamina B (Reagent).....	75
7.2. Solução de óleo de amendoim : Distribuição do Sudan Black (Vetec).....	82
7.3. Dieta Sólida: Mistura de corantes (Rodamina + Sudan Black).....	88
8. CONCLUSÕES.....	91
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	92

LISTA DE FIGURAS

Página

- Figura 1.** Principais estruturas encontradas no sistema digestório dos adultos de formigas. ① - Cavidade infrabucal; ② - Faringe; ③ - Glândulas pós-faríngeas; ④ - Esôfago; ⑤ - Papo; ⑥ - Proventrículo; ⑦ - Ventrículo; ⑧ - Íleo; ⑨ - Reto (Modificado de HÖLLDOBLER; WILSON; 1990).....12
- Figura 2.** Gráfico mostrando o índice de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Linepithema humile* (n=80).....28
- Figura 3.** Fotomicrografia de operárias de *Linepithema humile* com o gáster dissecado e expondo o papo em diferentes situações: A - Papo cheio e totalmente corado pela Rodamina; B - Papo parcialmente cheio e medianamente corado pela Rodamina; C - Papo flácido e com pequena quantidade de Rodamina.....29
- Figura 4.** Fotomicrografia do gáster de uma operária de *Linepithema humile* dissecado, mostrando o ventrículo contendo uma pequena quantidade de corante (seta).....30
- Figura 5.** Gráfico mostrando o índice de ingestão do óleo de amendoim contendo Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Linepithema humile* (n=80).....32
- Figura 6.** Fotomicrografia das glândulas pós-faríngeas de uma operária de *Linepithema humile* com as digitações apresentando variações na intensidade de coloração após a ingestão do óleo de amendoim contendo Sudan Black (tempo: 24 horas).....33
- Figura 7.** Fotomicrografia da operária de *Linepithema humile* com o papo exposto e repleto de Sudan Black.....34
- Figura 8.** Gráfico mostrando o índice de ingestão da dieta sólida contendo Rodamina e Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Linepithema humile* (*Rodamina; **Sudan Black)(n=80).....35

- Figura 9.** Fotomicrografia da cabeça de uma operária de *L. humile* evidenciando a eliminação de um pellet corado pelos marcadores lipossolúvel (seta fina) e hidrossolúvel (seta grossa).....37
- Figura 10.** Gráfico mostrando o índice de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Monomorium pharaonis* (n=80).....41
- Figura 11.** Gráfico mostrando o índice de ingestão do óleo de amendoim contendo Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Monomorium pharaonis* (n=80).....44
- Figura 12.** Gráfico mostrando o índice e de ingestão da dieta sólida contendo Rodamina e Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Monomorium pharaonis* (* Rodamina; ** Sudan Black)(n=80).....46
- Figura 13.** Número de operárias de *Monomorium pharaonis* contendo os corantes Sudan Black e Rodamina no interior da cavidade infrabucal nos vários tempos analisados.....47
- Figura 14.** Fotomicrografia do gáster dissecado de uma operária de *Monomorium pharaonis* indicando a presença da Rodamina e do Sudan Black no interior do papo. A seta indica a região posterior do papo, próxima ao proventrículo.....49
- Figura 15.** Gráfico mostrando o índice de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Tapinoma melanocephalum* (n=80).....52
- Figura 16.** Fotomicrografia de uma operária de *Tapinoma melanocephalum* ilustrando o pellet da cavidade infrabucal (seta) e o papo contendo uma pequena quantidade de alimento após 72 horas.....54
- Figura 17.** Fotomicrografia do ninho de observação confeccionado a partir de lâminas de vidro (1:1).....55

- Figura 18.** Gráfico mostrando o índice de ingestão do óleo de amendoim contendo Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Tapinoma melanocephalum* (n=80).....57
- Figura 19.** Gráfico mostrando o índice de ingestão da dieta sólida contendo Rodamina e Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Tapinoma melanocephalum* (* Rodamina; ** Sudan Black)(n=80).....60
- Figura 20.** Micrografia ilustrando o movimento de flexão do gáster realizado por uma operária antes de iniciar o processo de alimentação (modificado de HÖLLDOBLER; WILSON 1990).....63
- Figura 21.** Gráfico mostrando o índice de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Paratrechina fulva* (n=80).....64
- Figura 22.** Gráfico mostrando o índice de ingestão do óleo de amendoim contendo Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Paratrechina fulva* (n=80).....67
- Figura 23.** Fotomicrografia das glândulas pós-faríngeas de uma operária de *Paratrechina fulva* corada pelo Sudan Black. 1- lóbulos anteriores; 2- lóbulos posteriores; 3- pálato.....69
- Figura 24.** Gráfico mostrando o índice de ingestão da dieta sólida contendo Rodamina e Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Paratrechina fulva* (*Rodamina; **SudanBlack)(n=80).....72

LISTA DE TABELAS

	Página
Tabela 1. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Linepithema humile</i> (Corante: Rodamina)(n=80).....	27
Tabela 2. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Linepithema humile</i> (Corante: Sudan Black)(n=80).....	31
Tabela 3. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Linepithema humile</i> (Corantes: Rodamina B + Sudan Black)(n=80).....	35
Tabela 4. Comparação entre as principais diferenças encontradas nos bioensaios de ingestão das dietas sólidas e líquidas pelas operárias de <i>Linepithema humile</i>	39
Tabela 5. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Monomorium pharaonis</i> (Corante: Rodamina)(n=80).....	40
Tabela 6. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Monomorium pharaonis</i> (Corante: Sudan Black)(n=80).....	43
Tabela 7. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Monomorium pharaonis</i> (Corantes: Rodamina B + Sudan Black)(n=80).....	46
Tabela 8. Comparação entre as principais diferenças encontradas nos bioensaios de ingestão das dietas sólidas e líquidas pelas operárias de <i>Monomorium pharaonis</i>	50
Tabela 9. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Tapinoma melanocephalum</i> (Corante: Rodamina)(n=80).....	52
Tabela 10. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Tapinoma melanocephalum</i> (Corante: Sudan Black)(n=80).....	56
Tabela 11. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Tapinoma melanocephalum</i> (Corantes: Rodamina B + Sudan Black)(n=80).....	58

Tabela 12. Comparação entre as principais diferenças encontradas nos bioensaios de ingestão das dietas sólidas e líquidas pelas operárias de <i>Tapinoma melanocephalum</i>	61
Tabela 13. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Paratrechina fulva</i> (Corante: Rodamina)(n=80).....	63
Tabela 14. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Paratrechina fulva</i> (Corante: Sudan Black)(n=80).....	66
Tabela 15. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de <i>Paratrechina fulva</i> (Corantes: Rodamina B + Sudan Black)(n=80).....	71
Tabela 16. Comparação entre as principais diferenças encontradas nos bioensaios de ingestão das dietas sólidas e líquidas pelas operárias de <i>Paratrechina fulva</i>	74

1. Resumo

A capacidade de obtenção de alimento pelas formigas tem um impacto direto no crescimento e na reprodução da colônia. A forma de utilização dos alimentos, a atividade das glândulas anexas e os órgãos do sistema digestório são fatores importantes para avaliar e entender o padrão alimentar de um determinado grupo. Sendo que estes fatores permitem identificar os possíveis locais onde ocorre a digestão e a absorção do alimento. Assim, o objetivo do presente projeto foi analisar comparativamente o trajeto e acúmulo de diferentes tipos de alimentos no interior do sistema digestório de quatro espécies de formigas, pertencentes a três das principais subfamílias que ocorrem em áreas urbanizadas no Brasil. Para tal, corantes com solubilidades específicas para água ou lipídeos foram incorporados em dietas sólidas e líquidas, e oferecidos às colônias. Em intervalos regulares, após a ingestão dos alimentos, as operárias foram dissecadas e observado e avaliado a localização dos marcadores no interior do seu sistema digestório.

Os resultados encontrados permitiram concluir que o padrão de utilização das fontes alimentares é basicamente o mesmo para as espécies de formigas utilizadas. Os carboidratos são consumidos após um período menor de jejum quando comparados aos lipídeos, ao passo que as dietas líquidas são ingeridas em maior quantidade que as sólidas. Além disso, o trajeto percorrido pelos alimentos contendo as substâncias hidrossolúveis no interior do sistema digestório das operárias compreende a cavidade infrabucal, papo e ventrículo. Por outro lado, os alimentos contendo as substâncias lipídicas passam pela cavidade infrabucal, glândulas pós-faríngeas e papo; mas nunca foram encontrados no ventrículo.

2. Abstract

The capacity of ants to obtain food has direct impacts on reproduction and colony growth. The different forms to use food, the annexed glands and digestive tract organs are important factors to evaluate and understand the alimentary patterns of ants. These patterns allow us to identify the possible places where the digestion and absorption of food occurs. Then, the objective of present study were analyze the distribution and accumulation of different types of food inside the digestory system of workers of four ant species, belonging to three main families that occur in Brazilian urbanized areas. For this, dyes with specific solubility in water or lipids were incorporated in solid and liquid diets, being offered to the colonies. At regularly periods of time, after ingestion of diets, the workers were dissected and the localization of dyes registered and analyzed.

Our results suggests that the pattern in food utilization is basically the same to all species tested. Carbohydrates were consumed after a minor period of starvation, when compared to lipids, and liquid diets were ingested in greater quantities than solid diets. Moreover, carbohydrates entered the infrabucal pocket, crop and midgut. In the other hand, diets containing lipids passed trough infrabucal cavity, post-pharyngeal glands and crop, but they don't reach the midgut.

3. Introdução

Os insetos estavam entre os primeiros organismos que colonizaram o ecossistema terrestre há aproximadamente 400 milhões de anos. No Permiano, as florestas já estavam povoadas por baratas, percevejos e besouros; entre outros insetos. As formigas, da mesma forma que abelhas e vespas sociais, surgiram no período Cretáceo, há 100 milhões de anos. Os insetos eussociais, particularmente formigas e cupins, tornaram-se espécies dominantes a partir de 50 a 60 milhões de anos atrás (HÖLLDOBLER; WILSON 1994).

Na classificação taxonômica as formigas fazem parte de uma única família: Formicidae, da ordem Hymenoptera (BOLTON 1995); sendo que ela está subdividida em 21 subfamílias atuais e quatro subfamílias extintas (BOLTON 2003). De acordo com Wilson e Hölldobler (2005) já foram descritas aproximadamente 11.000 espécies de formigas, ao passo que outras 10.000 estariam por ser conhecidas (HÖLLDOBLER; WILSON 1994).

A grande riqueza de espécies de alguns gêneros e subfamílias é amplamente conhecida. Como exemplo pode-se citar a mega diversidade do gênero *Pheidole*, com mais de 900 espécies de formigas; podendo chegar a 1500 se forem consideradas as espécies não descritas. Trata-se de um gênero cosmopolita que representa 6 % de toda a fauna de formigas conhecida.

Apesar disso, a diversidade de espécies é um fenômeno biológico pouco entendido, sendo necessário citar alguns fatores que contribuem para que um grupo se torne diversificado: 1 - tamanho reduzido dos indivíduos, associado a uma série de fatores demográficos; 2 - antecipação na colonização de novas áreas e posterior beneficiamento do local; 3 - grande potencial de explorar novos nichos ou excluir espécies competidoras (WILSON 2003). A união desses fatores somado à organização social encontrada nas formigas, considerada a estratégia de maior sucesso na história evolutiva dos organismos, proporcionou a diversificação e sucesso desses insetos (HÖLLDOBLER; WILSON 1994). Assim, combinação de todas essas características permitiu às formigas constituírem o grupo eussocial

mais amplamente distribuído, habitando praticamente toda a superfície terrestre do planeta, com exceção das regiões polares.

As espécies de formigas que obtiveram maior sucesso na colonização de diferentes áreas, utilizando uma grande variedade de estratégias em sua adaptação ao novo habitat, receberam o nome de “tramp species”. A maioria delas é encontrada no ambiente urbano, ou seja, em regiões que sofreram um grande impacto antrópico (CLARK et al. 1982; PASSERA 1994). Uma vez que essas espécies estão intimamente associadas às atividades humana, na maioria das vezes, estabelecem seus ninhos nas estruturas de prédios comerciais e residências. De acordo com Schultz e Mcglynn (2000) as espécies que apresentam a maior distribuição geográfica são: *Monomorium pharaonis*, *Linepithema humile*, *Paratrechina longicornis*, *Tapinoma melanocephalum* e *Pheidole megacephala*. Além dessas espécies, nas regiões Sudeste do Brasil e Sul da Bahia as formigas *Paratrechina fulva*, *Monomorium floricola*, *Wasmannia auropunctata* e algumas espécies dos gêneros *Camponotus* e *Crematogaster* são consideradas de grande importância econômica (CAMPOS-FARINHA et al. 2002).

No ambiente urbano, as formigas consideradas praga têm um impacto econômico significativo nas indústrias e residências em geral. No levantamento realizado por Whitmore (1992) sobre o uso de pesticidas residenciais e rurais, as formigas foram classificadas como sendo o maior problema residencial nos Estados Unidos, ultrapassando até mesmo as baratas. Algumas dessas espécies de formiga já foram bastante estudadas, como por exemplo a formiga lava-pés (*Solenopsis* spp.), devido ao seu impacto na saúde pública e agricultura nos Estados Unidos (BANKS 1990); a formiga-do-faraó, *M. pharaonis*, que é considerado o inseto de maior importância sanitária na Europa Central, já que pode atuar como vetor de infecções hospitalares (EICHLER 1978); e as formigas carpinteiras, *Camponotus* spp., que são importantes organismos destruidores de madeira nos Estados Unidos e parte da Europa (AKRE; HANSEN 1990).

Apesar dos problemas causados pelas formigas ao homem, amplamente discutidos na literatura, esse grupo de organismos tem grande importância para o

bom funcionamento dos ecossistemas terrestres. As operárias de algumas espécies de formigas são responsáveis pela dispersão das sementes de várias espécies de vegetais; elas coletam e utilizam mais de 90 % dos restos de animais e vegetais encontrados no ambiente; revolvem grandes quantidades de solo e contribuem para a circulação de nutrientes essenciais para o ecossistema (HÖLLDOBLER; WILSON 1990). Além disso, espécies como *T. melanocephalum* são predadoras primárias dos ovos de insetos vetores de doenças como *Rhodnius prolixus* (Hemiptera: Reduviidae) (GÓMES-NUNEZ 1971), e o ácaro *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae) (OSBORNE et al. 1995), considerado uma praga de orquídeas e outras plantas ornamentais. A energia acumulada na biomassa desses insetos é tão grande que se somado o peso seco de todas as formigas presentes na Floresta Amazônica ele seria aproximadamente quatro vezes maior que a fauna de vertebrados terrestres desse ambiente (HÖLLDOBLER; WILSON 1994).

Entre as estratégias aplicadas pelas formigas durante o processo evolutivo, as quais permitiram seu estabelecimento nos diferentes ambientes, destacam-se aquelas envolvidas em sua alimentação. De uma maneira geral, a utilização dos alimentos pelos insetos é semelhante àquela observada para a maioria dos grupos de animais. Eles utilizam alimentos ricos em proteínas, carboidratos e lipídeos, uma vez que sua dieta deve conter as mesmas substâncias básicas para o crescimento e desenvolvimento das formas juvenis, e reprodução dos adultos (MACFARLANE 1985).

Entretanto, os Hymenoptera apresentam algumas particularidades. Primeiro, ocorreram alterações no sistema fisiológico nutricional que possibilitaram a diferenciação das castas, observadas nos grupos que apresentam comportamento social; segundo, o comportamento social apresenta uma série de fatores que interagem na maneira de como os imaturos e os adultos utilizam o alimento, e na forma como ocorre a integração entre os indivíduos de diferentes castas. Particularmente no grupo das formigas, para analisar a fisiologia nutricional da colônia é necessário primeiro compreender como os indivíduos utilizam os recursos individualmente (WHEELER 1994). Considerando esse fato, a preferência

por determinados recursos, o padrão alimentar, a morfologia, os aspectos funcionais do sistema digestório das formigas, além de suas glândulas anexas, têm sido freqüentemente estudados e descritos. Apesar disso, os estudos relacionados à alimentação individual e síntese de produtos derivados do próprio alimento, e que de alguma forma são posteriormente distribuídos dentro do ninho, são raros e apresentam algumas discordâncias, além de serem relativamente antigos.

A capacidade de obtenção de alimento pelas formigas tem um impacto direto no crescimento e reprodução da colônia. A forma de utilização dos recursos alimentares não é homogênea no interior da colônia, sendo que as formas jovens e adultas apresentam necessidades específicas (MARKING 1970; FOWLER et al. 1991).

O processamento do alimento no interior do sistema digestório e as estruturas envolvidas no metabolismo alimentar apresentam formas e dimensões variáveis, os quais estão relacionados aos hábitos alimentares de cada grupo. Assim, as formigas que realizam intensa trofalaxia, como *T. melanocephalum*, possuem o papo relativamente maior do que espécies que não têm esse comportamento; como por exemplo pode-se citar o papo reduzido da formiga cortadeira *Atta sexdens rubropilosa* (CAETANO 1984).

Ainda, o aproveitamento das substâncias presentes no alimento parece estar relacionado aos hábitos alimentares da espécie, ao tamanho das partículas que compõe esse alimento e sua concentração; e em última instância, esses fatores seriam responsáveis por determinar o padrão alimentar da espécie.

O objetivo do presente trabalho foi analisar comparativamente o trajeto e acúmulo de alimentos sólidos e líquidos, de diferentes solubilidades, no interior do sistema digestório de quatro espécies de formigas que ocorrem em áreas urbanizadas no Brasil.

4. Revisão da Literatura

4.1. Aspectos gerais da alimentação

A nutrição pode ser definida simplesmente como uma seqüência de reações fisiológicas que leva o indivíduo a procurar e consumir um determinado tipo de alimento, porém, ela envolve várias atividades químicas e processos fisiológicos que transformam o alimento em tecido animal e energia (HOUSE 1974a). A maioria das espécies de formiga utiliza em sua dieta alimentar uma grande variedade de itens de origem animal e vegetal mas, como outros organismos, elas possuem exigências nutricionais específicas. De acordo com Fowler et al. (1991) e Parra (1991) a dieta das formigas é constituída por proteínas, carboidratos e lipídeos. O padrão básico encontrado nesses insetos como fonte de proteínas é a predação ou a alimentação baseada em cadáveres de outros insetos; os carboidratos podem ser adquiridos por meio da ingestão de açúcares e polissacarídeos provindos do néctar de plantas ou de outros insetos, e os lipídeos adquiridos pela ingestão de diferentes tipos de óleos e gorduras.

Contudo, esse padrão diversificou-se bastante ao longo da evolução do grupo. Atualmente pode ser encontrado desde espécies predadoras ativas à coletoras de sementes, incluindo as generalistas extremas como as formigas de correição, e até as especialistas em coletar cupins e outras formigas (FOWLER et al. 1991). Uma outra especialização ocorreu nas formigas cultivadoras de fungo da tribo Attini, considerado um comportamento raro entre os animais (WEBER 1972; HÖLLDOBLER; WILSON 1990). Uma consequência da diversidade taxonômica e ecológica encontrada nas formigas é a dificuldade de se entender a ecologia nutricional desses insetos. Assim, para facilitar a discussão é conveniente dividir as formigas em grandes grupos de estratégias alimentares. O quadro apresentado a seguir contém um resumo do hábito alimentar de alguns gêneros de formigas de grande importância econômica encontradas no Brasil (FOWLER et al. 1991; modificado de BROWN 1973).

Subfamília Myrmicinae		Subfamília Dolichoderinae		Subfamília Formicinae	
Gênero	hábito alimentar	Gênero	hábito alimentar	Gênero	hábito alimentar
<i>Acromyrmex</i>	fungo	<i>Linepithema</i>	líquidos	<i>Brachymyrmex</i>	onívoro
<i>Atta</i>	fungo	<i>Dorymyrmex</i>	líquidos	<i>Camponotus</i>	onívoro
<i>Crematogaster</i>	onívoro	<i>Dolichoderus</i>	líquidos	<i>Paratrechina</i>	onívoro
<i>Monomorium</i>	onívoro	-	-	-	-
<i>Pheidole</i>	onívoro	-	-	-	-
<i>Solenopsis</i>	onívoro	-	-	-	-
<i>Wasmannia</i>	onívoro	-	-	-	-

Considerando que as subfamílias Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae apresentam alguns dos gêneros derivados entre as formigas (HÖLLDOBLER; WILSON 1990), observa-se que grande parte das espécies que compõe essas subfamílias é onívora ou subsiste primariamente de uma dieta líquida. Uma explicação para esse fato é que apesar de certos grupos de formigas possuírem funções ecológicas e necessidades nutricionais amplamente definidas, como predadoras, granívoras, cortadeiras, etc.; outras formigas não são tão fáceis de serem classificadas, já que dependem das condições ecológicas (WILSON 1971). Assim, grande parte das espécies de formigas teria a plasticidade de explorar uma gama maior de recursos alimentares, sendo, portanto, muitas delas consideradas onívoras. De acordo com Fowler et al. (1991), a capacidade de uma espécie em utilizar vários tipos de recursos alimentares é um fator que permite a colônia passar por períodos de escassez alimentar e de competir com outras espécies de formigas, ou outros grupos de animais.

4.2. Fatores que influenciam a alimentação e distribuição de alimento

Numa colônia de formigas a resposta frente a uma fonte de alimento pode ser dividida em dois comportamentos básicos: primeiro, recrutamento das operárias

que irão transportar ou ingerir o alimento que se encontra fora do ninho e, segundo, troca e/ou distribuição dos recursos para os indivíduos no interior do ninho. De uma maneira geral, esses comportamentos estão sujeitos à interferência de outros fatores (SORENSEN et al. 1981).

Experimentos conduzidos por Josens et al. (1998) revelaram a influência da concentração de soluções de sacarose no processo de alimentação. Quando soluções de baixa concentração de sacarose (5%) eram oferecidas às operárias de *Camponotus mus*, a taxa de alimentação dos indivíduos era igualmente baixa (volume de alimento ingerido por unidade de tempo). Entretanto, com o aumento da concentração para 30% as operárias passavam a consumir um maior volume de alimento, em menor tempo; a partir dessa concentração a taxa de alimentação voltava a cair devido aos efeitos negativos da viscosidade dos líquidos. Em complementação a esse estudo, Josens e Roces (2000) verificaram a influência do estado nutricional de colônias de *Camponotus mus* frente a uma fonte de alimento (solução de sacarose a 10%). Esses autores observaram que o fator “motivação” das operárias é afetado pelo período de jejum da colônia. A taxa de ingestão do alimento e o volume final de solução presente no papo das operárias foram maiores após a colônia ter passado por um período de jejum de carboidratos.

De forma semelhante, Howard e Tschinkel (1980) ofereceram alimentos contendo marcadores radioativos para operárias de *Solenopsis invicta*. Nas colônias que estavam bem alimentadas apenas 30% dos indivíduos receberam alimento após um período de 24 horas. Entretanto, as operárias que permaneceram em jejum por até duas semanas, distribuíram alimento para 20 a 50% da colônia após um intervalo de sessenta minutos.

Em um estudo recente, Paul e Roces (2003) sugeriram que a taxa de ingestão de fluidos não estaria relacionada somente à morfologia do proventrículo e/ou tamanho do papo, mas também seria reflexo das adaptações ecológicas de forrageamento. As operárias de espécies que freqüentemente se alimentam de líquidos, como *Camponotus rufipes*, apresentam uma maior taxa de ingestão de

líquidos do que operárias de *A. sexdens* e *Rhytidoponera impressa* que não são especializadas na coleta de recursos líquidos.

Além dos itens citados anteriormente existem outros fatores que também podem interferir na dinâmica nutricional das formigas, tais como tamanho da colônia (HOWARD; TSCHINKEL 1980) e idade das crias (BRIAN; ABBOTT 1977).

4.3. Utilização do alimento pelas castas

De uma maneira geral, a procura de alimento é realizada por apenas uma pequena parcela das operárias, conseqüentemente, a distribuição dos recursos entre os indivíduos é de extrema importância para a sobrevivência da colônia (EISNER; BROWN 1958). Devido à variedade dos tipos de alimentos que podem ser ingeridos, as formigas desenvolveram diferentes maneiras de como esse alimento é utilizado e consumido pelos indivíduos (SLANSKY; SCRIBER 1985).

Uma importante característica dos insetos holometábolos é a exploração de fontes alimentares distintas pelos indivíduos jovens e adultos. Enquanto larvas necessitam de elementos nutricionais estruturais (proteínas, sais minerais e vitaminas), os adultos, por apresentarem alta atividade forrageira, suprem suas necessidades energéticas utilizando principalmente os carboidratos e gorduras (FOWLER et al. 1991). Segundo Terra (1991), o sucesso dos Hymenoptera, assim como dos artrópodes em geral (RUPPERT et al. 2005), estaria relacionado ao fato de suas formas jovens estarem adaptadas a nichos ecológicos distintos dos adultos, o que de certa forma as impediria de competir por alimento.

Em colônias de *S. invicta* os alimentos ricos em proteína são coletados pelas operárias e distribuídos para a cria mais rapidamente do que substâncias ricas em óleo ou méis (VINSON 1968; SORENSEN et al. 1981); e em maior quantidade (WEEKS et al. 2004). De forma semelhante, as operárias de *L. humile* transferem as proteínas para as larvas e para as rainhas, contudo retêm as substâncias açucaradas (MARKIN 1970). Os lipídeos, assim como os carboidratos, são rapidamente dispersados entre as operárias da colônia (ECHOLS 1966),

embora eles também sejam oferecidos para as larvas em grande quantidade (VINSON 1968; LOFGREN et al. 1975 apud FOWLER et al. 1991).

Outra característica que deve ser considerada é o fato das operárias adultas filtrarem partículas sólidas durante sua alimentação, ou seja, ingerem somente líquidos. Eventualmente, partículas menores que 1 mm (GLANCEY et al. 1981) podem ser encontradas no papo dos adultos. Por outro lado, as larvas utilizam recursos tanto sólidos quanto líquidos. Um exemplo desse comportamento foi verificado por Petralia e Vinson (1978), que constataram que alimentos sólidos (gema de ovo liofilizada) oferecidos para as operárias de *S. invicta* foram utilizados para alimentar as larvas no interior da colônia. Contudo, devido a especializações em sua morfologia externa (projeções cuticulares), apenas os indivíduos do último instar receberam o alimento. Os alimentos líquidos foram distribuídos para todas as larvas.

4.4. Sistema digestório

Independente da preferência, do padrão alimentar ou da maneira pela qual os recursos alimentares são adquiridos, o metabolismo nutricional ocorre no interior do sistema digestório de larvas e adultos. Um dos aspectos mais importantes que deve ser abordado nos estudos relacionados à fisiologia nutricional de formigas, é sem dúvida, a morfologia e adaptações encontradas no sistema digestório de cada uma das castas que compõem a colônia.

4.4.1. Morfologia

O sistema digestório das formigas adultas é semelhante ao encontrado em outros insetos e está dividido em três regiões distintas: intestino anterior ou estomodeo, intestino médio, e intestino posterior ou proctodeo. A Figura 1 contém uma representação dessas regiões e das principais estruturas associadas ao sistema digestório.

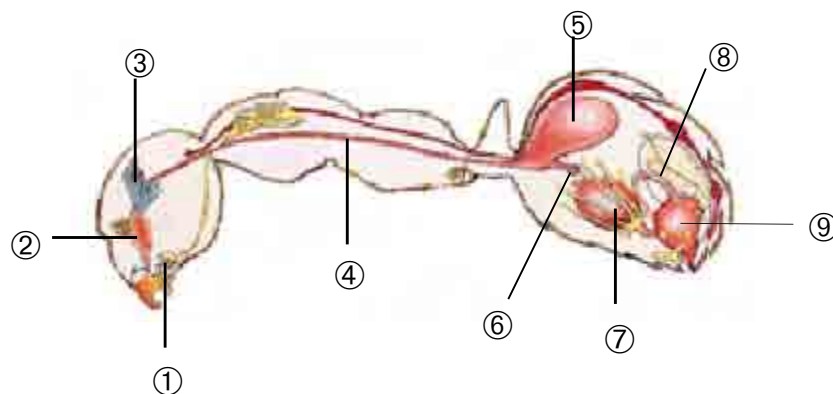


Figura 1. Principais estruturas encontradas no sistema digestório dos adultos de formigas. ① - Cavitye infrabucal; ② - Faringe; ③ - Glândulas pós-faríngeas; ④ - Esôfago; ⑤ - Papo; ⑥ - Proventrículo; ⑦ - Ventrículo; ⑧ - Íleo; ⑨ - Reto (Modificado de HÖLLDOBLER; WILSON; 1990).

Por serem de origem ectodérmica os intestinos anterior e posterior são revestidos por uma fina cutícula, que é impermeável às partículas de alto peso molecular como polissacarídeos e alguns dissacarídeos; além de ser contínua com aquela que recobre o corpo do indivíduo. A cutícula do proctodeo difere daquela do intestino anterior por ter menos de 10 μm de espessura e apresentar uma maior permeabilidade (CHAPMAN 1998).

Na porção inicial do intestino anterior, logo após as peças bucais e precedendo a abertura oral, existe a cavitye infrabucal, que é uma bolsa formada pelo dobramento da superfície inferior da faringe (JANET 1905; GOTWALD 1969). Nesse local ocorrem a filtração e a compactação de materiais sólidos ingeridos na alimentação (EISNER; HAPP 1962 apud HÖLLDOBLER; WILSON 1990), além da digestão de determinados alimentos (FEBVAY; KERMARREC 1986). Logo após a cavitye infrabucal existe um prolongamento da faringe que é seguido imediatamente pelo esôfago. Este corresponde a um tubo longo em cujo final está o papo, seguido pelo proventrículo, que é o limite entre os intestinos anterior e médio. A transição entre eles é feita pela válvula cardíaca, a qual impede o retorno

de alimento do ventrículo para o papo (CAETANO 1988). Em alguns insetos, a trituração de alimento e sua estocagem no papo são outras funções desempenhadas pelo intestino anterior (HÖLLDOBLER; WILSON 1990; CHAPMAN 1998).

O intestino médio é de origem endodérmica e está envolvido diretamente na produção e secreção de enzimas digestivas, bem como na absorção de nutrientes, além de produzir a membrana peritrófica que envolve o alimento separando-o do epitélio celular (CHAPMAN 1998). Na maioria das formigas, embora bastante delgada, a matriz peritrófica parece ter a função de separar o alimento recém-ingerido daquele já em processo de digestão. Além disso, o ventrículo é formado por dois tipos de células: digestivas e generativas, sendo que as digestivas têm funções variadas e apresentam características de células secretoras, excretoras e de absorção (WALKER; CLOWER 1961; CAETANO 1988). Assim, pode-se considerar que o intestino médio corresponde ao estômago propriamente dito (CHAPMAN 1998).

O intestino posterior corresponde à porção final do canal alimentar dos insetos e freqüentemente apresenta três regiões distintas: piloro, íleo e reto. Os insetos que possuem simbioses no proctodeo apresentam o íleo expandido para armazenar tais organismos (CAETANO et al. 2002).

Em relação ao papo, o íleo e o reto apresentam uma maior permeabilidade para aminoácidos e monossacarídeos, mas, são praticamente impermeáveis aos polissacarídeos (CHAPMAN 1998). No intestino posterior também ocorre a reabsorção de água e íons importantes que atuam no equilíbrio fisiológico dos indivíduos, como sódio e potássio. Sendo que a remoção dessas moléculas seria realizada por pequenas estruturas associadas ao reto, as papilas retais (WALL; OSCHMAN 1975).

As larvas, por sua vez, apresentam algumas estruturas do sistema digestório em fase de diferenciação. A parte funcional é composta por um esôfago curto, pelo proventrículo e por um estômago longo; que é fechado na região pilórica. A comunicação com o íleo se completa no início da pupação (GAMA 1976).

4.4.2. Adaptações

Algumas adaptações morfológicas apresentadas pelos indivíduos imaturos da colônia de formigas podem revelar a natureza de seu tipo de alimentação. As larvas que utilizam apenas o alimento regurgitado pelas operárias, como nos gêneros *Crematogaster* e *Camponotus*, possuem pouca mobilidade no corpo, sendo que a cabeça está intimamente ligada ao tórax e as peças bucais somente alcançam o alimento depositado em sua região ventral. Essa região é simples, de superfície lisa, sem pêlos especializados, e raramente, com pequenos espinhos. Em contraste, nas subfamílias consideradas basais como Nothomyrmecinae, Dorylinae, Ecitoninae e Ponerinae, as larvas de várias espécies utilizam alimentos sólidos e apresentam modificações que auxiliam nesse processo. Uma das principais características dessas larvas é a presença de poderosas mandíbulas e de um “pescoço” longo e flexível, capaz de alcançar o alimento depositado perto de seu corpo (HÖLLDOBLER; WILSON 1990).

Em espécies dos gêneros *Monomorium* e *Solenopsis*, existem pêlos ventrais especializados em prender o alimento sólido, formando em alguns casos uma “cesta” de alimentação. Particularmente em *S. invicta*, Petralia e Vinson (1979) observaram que larvas de 1º ao 3º instar não apresentam nenhuma especialização para receber alimentos sólidos. Entretanto, as larvas do último instar possuem a superfície de sua região antero-ventral lisa e rodeada por uma série de pêlos, permitindo retenção do alimento. Essas larvas possuem mandíbulas bem desenvolvidas e um pescoço direcionado para a região antero-ventral, permitindo que suas peças bucais entrem em contato com o alimento.

Outra adaptação decorrente da evolução da alimentação em formigas, e que está diretamente ligada ao padrão alimentar da colônia, corresponde à constituição das estruturas abdominais dos indivíduos adultos. Segundo Taylor (1978), algumas espécies das subfamílias Neotropicais: Ponerinae, Ecitoninae, Myrmicinae e Pseudomyrmecinae apresentam no quarto segmento abdominal uma poderosa musculatura, o que permite um maior controle do aparelho de ferrão. Além

dessas subfamílias, o agrupamento de subfamílias denominado “Poneromorfos” (Bolton 2003) são consideradas predadoras ativas e paralisam sua presas por meio das secreções da glândula de veneno associada ao ferrão. Como consequência dessa adaptação a cavidade ventricular do aparelho digestório das operárias é reduzida, já que não necessitam armazenar alimento nessa região. Por outro lado, nas subfamílias Dolichoderinae e Formicinae ocorre o inverso e as espécies são especializadas na busca e estoque de alimento líquido.

4.5. Cavidades e glândulas associadas ao sistema digestório

De uma maneira geral, o sistema digestório da maioria das espécies de formigas apresenta pouca variabilidade e corresponde basicamente à descrição feita para os intestinos anterior, médio e posterior. O sistema glandular anexo é parte integrante desse conjunto e também deve ser considerado.

4.5.1. Cavidade infrabucal

Antecedendo a boca, as formigas possuem uma cavidade localizada logo atrás da glossa, denominada cavidade infrabucal. Essa região é arredondada e está associada à cavidade oral (QUINLAN; CHERRETT 1978). De acordo com Glancey et al. (1981) o alimento entra na cavidade pré-oral chega rapidamente até a cavidade infrabucal, e por compressão, a parte líquida ou semi-sólida é forçada a passar por um filtro de pequenas cerdas localizado no final da cavidade pré-oral e início da abertura oral. A função dessas cerdas é filtrar o material sólido ingerido na alimentação ou durante o processo de limpeza do corpo. Isto é necessário uma vez que essas partículas sólidas podem bloquear o proventrículo e impedir a passagem do alimento para o intestino médio (EISNER; HAPP 1962). O acúmulo de material filtrado é eliminado da cavidade infrabucal sob a forma de um pellet (JANET 1895 apud QUINLAN; CHERRETT 1978). Os pellets são pequenas bolinhas compostas por restos de alimento sólido não ingerido pelas operárias.

Em um estudo realizado com operárias mínimas de *Acromyrmex octospinosus* foi demonstrado que elas são capazes de filtrar partículas de até 10µm durante a ingestão de alimentos líquidos (QUINLAN; CHERRETT 1978). Da mesma forma, Glancey et al. (1981) mostraram a capacidade das operárias de *S. invicta* em filtrar partículas entre 0,88 e 1,8 µm. Eisner e Happ (1962) consideram que esse mecanismo é provavelmente mais importante nas subfamílias Formicinae e Dolichoderinae, já que o proventrículo dessas formigas age como um canal de passagem do líquido estocado no papo para o ventrículo, enquanto que na subfamília Myrmicinae a estrutura proventricular apresentada pelas operárias permitiria a ingestão de sólidos, refletindo diferenças no hábito alimentar de cada uma dessas subfamílias (EISNER 1957).

Além das funções já atribuídas, foi observado que a cavidade infrabucal é um importante mecanismo que previne a infestação e crescimento de microorganismos que parasitam o jardim de fungo das formigas cortadeiras (LITTLE et al. 2003).

Recentemente, Eelen et al. (2004) mostraram pela primeira vez que o epitélio celular que forra a cavidade infrabucal das operárias e rainhas de *M. pharaonis* é glandular. De acordo com esses autores esse epitélio é monoestratificado. Apesar de sua função não ter sido estudada, eles sugeriram que essas células podem ser responsáveis pela: 1 - produção de substâncias lubrificantes que facilitem a passagem do alimento pela faringe; 2 - produção de enzimas digestivas; fato que reforçaria a idéia de que pode ocorrer a digestão parcial dos pellets mantidos na cavidade infrabucal (FEBVAY; KERMARREC 1981); 3 - produção de hidrocarbonetos associados ao odor da colônia. Especificamente neste último caso, o epitélio glandular estaria localizado numa região que permite o indivíduo distribuir o produto celular em qualquer parte de seu corpo, ou de outro membro da colônia. Sendo que isto ocorreria no momento em que o indivíduo está se limpando ou ajudando outro adulto a se limpar.

4.5.2. Glândulas

Como os demais insetos, as formigas apresentam as seguintes glândulas associadas ao sistema digestório: glândulas mandibulares, hipofaríngea, salivar da cabeça e salivar do tórax (GAMA 1985). Além dessas, as formigas apresentam um par de glândulas pós-faríngeas, que estão localizadas dorsalmente na região final da faringe, próximo à transição para o esôfago (HÖLLDOBLER; WILSON 1990; CAETANO 1998). Elas são de origem ectodérmica e formam-se durante o desenvolvimento pós-embriônico a partir de duas evaginações dorsais do epitélio faríngeal (JANET 1905; GAMA 1985; CRUZ-LANDIM 1990). Nas espécies *L. humile*, *A. octospinosus* e *S. invicta* o lúmen dessas glândulas é preenchido por uma substância oleosa de coloração amarelada, sendo que sua origem estaria ligada diretamente à ingestão de lipídeos provenientes da alimentação das operárias da colônia (MARKIN 1970; PEREGRINE; MUDD 1974; PHILLIPS; VINSON 1980b).

A função e morfologia das glândulas pós-faríngeas são passíveis de discussão. De acordo com Hölldobler e Wilson (1990), em pelo menos três das maiores sub-famílias de formigas, Myrmicinae, Formicinae e Dolichoderinae, existem evidências que apontam para o papel nutritivo que essas glândulas desempenham. Algumas dessas evidências podem ser encontradas nos trabalhos de Markin (1970) e Delage-Darchen (1976). Os resultados encontrados por esses autores mostram, respectivamente, que das glândulas pós-faríngeas de *L. humile* (Dolichoderinae) e *Messor* (Myrmicinae) provêm importantes nutrientes para as rainhas e pequenas larvas da colônia. Entretanto, Bagnères e Morgan (1991) sugerem que o papel dessas glândulas na alimentação da colônia seja reavaliado, uma vez que foi demonstrado a presença de hidrocarbonetos em seu interior com as mesmas características daqueles encontrados no tegumento dos indivíduos, os quais são espécie-específicos (VANDER MEER et al. 1982; HEFETZ et al. 2001). Neste caso, as glândulas pós-faríngeas teriam a função de secretar os

hidrocarbonetos responsáveis pelo reconhecimento colonial, sendo consideradas como um “órgão Gestalt” (SOROKER et al. 1994).

Alguns estudos encontrados na literatura verificaram a origem do conteúdo dessas glândulas. Os resultados dos trabalhos realizados por Phillips e Vinson (1980a) e Wheeler (1994) sugerem que os lipídeos ingeridos pelas operárias de *S. invicta* vão diretamente para o lúmen das glândulas pós-faríngeas, ao passo que substâncias açucaradas são armazenadas no papo. Ainda, nesses estudos também foi demonstrado que o conteúdo dessas glândulas não é proveniente da hemolinfa. Por outro lado, Paulsen (1969) acredita que os lipídeos encontrados nas glândulas pós-faríngeas de operárias de *Formica polyctena* são seqüestrados da hemolinfa e posteriormente distribuídos para toda a colônia. De acordo com Wheeler (1994), é possível que o alimento glandular seja de extrema importância na dieta de algumas espécies de formiga; contudo, a natureza, função e diversidade das secreções das glândulas que liberam o seu conteúdo na porção anterior do canal alimentar é pouco conhecida.

Outros autores sugeriram que o conteúdo das glândulas pós-faríngeas é utilizado no processo de alimentação dos indivíduos da colônia. Ayre (1967) observou que o ventrículo das larvas de *C. pennsylvanicus* continham alimento regurgitado do papo e traços das substâncias oleosas encontradas nas glândulas pós-faríngeas das operárias. Contudo, infelizmente esse autor não descreve como foram realizados os experimentos que o levaram a tais conclusões. Por outro lado, Markin (1970) mostrou por meio de isótopos radioativos que o conteúdo das glândulas pós-faríngeas das operárias de *L. humile* são utilizados na alimentação de larvas e rainhas. Assim, as glândulas pós-faríngeas estariam associadas ao processo de trofalaxia, e não à digestão dos compostos lipídicos nas operárias (Ayre 1963).

Além da função secretora, a morfologia do epitélio celular dessas glândulas também é discutível, uma vez que existem discordâncias entre diferentes autores para uma mesma espécie de formiga (SCHOETERS; BILLEN 1996; CAETANO 1998).

4.5.3. Papo e Proventrículo

Segundo Davidson et al. (2004), existem poucas informações a respeito das adaptações apresentadas pelas formigas que se alimentam particularmente de líquidos. Apesar disso, sabe-se que de uma maneira geral as operárias das subfamílias Formicinae, Dolichoderinae, Myrmicinae e alguns Ponerinae, transportam esse tipo de alimento no interior do papo; enquanto que algumas espécies das tribos Ponerini e Ectatommini fazem esse transporte entre suas mandíbulas.

Nas espécies que realizam trofalaxia o papo é considerado o estômago social da colônia, uma vez que seu conteúdo pode ser compartilhado entre os indivíduos (HÖLLDOBLER; WILSON 1990). Assim, dentro do grupo Hymenoptera, o termo “trofalaxia” é utilizado para designar a troca alimento líquido entre os indivíduos da colônia (WHEELER 1994).

Associado ao papo existe um pequeno canal denominado proventrículo, que é a última estrutura ligada ao intestino anterior. Sua morfologia e componentes são considerados fatores importantes na evolução do processo de alimentação das formigas (EISNER; WILSON 1952 apud DAVIDSON et al. 2004). Em todas as formigas, o proventrículo regula a passagem de alimento do papo para o ventrículo, local onde ocorre a digestão. Esse processo garante que as enzimas presentes no intestino médio não sejam diluídas pela passagem de uma grande quantidade de líquido (EISNER 1957). Nas espécies de formigas que possuem um proventrículo com características plesiomórficas existe uma musculatura responsável pela regulação do fluxo de alimento. Por outro lado, o fluxo de líquidos pode ser bloqueado passivamente por meio de um sistema oclusório (subfamília Formicinae) ou por meio de uma cúpula esclerotizada (alguns Dolichoderinae). Nessas subfamílias, a perda de um ou mais grupos de músculos possibilita a economia de energia durante a estocagem de alimento e facilita sua troca entre os membros da colônia (EISNER; WILSON 1952; EISNER 1957).

4.6. Digestão e metabolismo secundário

A nutrição dos insetos deve ser vista também como uma atividade bioquímica, uma vez que seus processos envolvem moléculas como aminoácidos, açúcares, vitaminas, ácidos graxos e outros compostos (HOUSE 1974a).

Com raras exceções, os processos que regulam as seqüências de reações metabólicas vistos na bioquímica comparada são similares por todo o reino animal. No caso dos insetos, é possível fazer uma analogia do corpo gorduroso, principal órgão responsável pela síntese de macromoléculas e metabolismo de nutrientes, com o fígado dos mamíferos (FRIEDMAN 1985).

No geral, apenas moléculas pequenas são capazes de atravessar as paredes internas dos órgãos de um inseto, ao passo que moléculas grandes precisam ser quebradas antes de ocorrer sua absorção (CHAPMAN 1998). Diante dessa necessidade, a parede do intestino dos insetos apresenta duas funções: primeiro, trata-se de uma barreira mecânica que impede a passagem de materiais de alto peso molecular para a hemolinfa; segundo, é o local de secreção de enzimas capazes de transformar moléculas complexas em compostos simples (FRIEDMAN 1985).

Para que ocorra a absorção dos alimentos ricos em carboidratos os dissacarídeos e polissacarídeos ingeridos na dieta necessitam ser quebrados em moléculas menores (FRIEDMAN 1985; CHAPMAN 1998). Ao final da digestão a maior parte dos carboidratos que atravessa a parede do intestino médio dos insetos está sob a forma de glicose ou outro monossacarídeo. A absorção desses açúcares é passiva, contudo, já foi demonstrado a capacidade que muitos insetos têm de realizar a difusão facilitada de glicose. Se esse açúcar não for utilizado imediatamente ele será armazenado no corpo gorduroso sob a forma de glicogênio. Diante das necessidades celulares do indivíduo, o glicogênio é convertido em trealose, forma circulante do glicogênio, e transportado rapidamente até o órgão alvo (FRIEDMAN 1985; MCFARLANE 1985).

A digestão de lipídeos em insetos é pouco conhecida. Semelhante a outros compostos, a maior parte da digestão dos lipídeos ocorre no intestino médio. Devido à ingestão de saliva juntamente com o alimento, e considerando a possibilidade de troca de enzimas entre diferentes cavidades do sistema digestório, uma parte da digestão desse grupo de moléculas também ocorre no intestino anterior. Praticamente não ocorre digestão de lipídeos no intestino posterior (CHAPMAN 1998).

Os trabalhos realizados sobre o movimento de lipídeos no sistema digestório de insetos indicam que tais compostos são hidrolisados por lipases e esterases no lúmen do intestino, produzindo ácidos graxos livres, glicerol ou mono-acil-glicerol, sendo que algumas dessas moléculas podem se recombinar no interior das células do intestino e formar di-acil-glicerol. Posteriormente, o di-acil-glicerol presente na hemolinfa é transportado por proteínas até o corpo gorduroso, local de armazenamento (FRIEDMAN 1985). Apesar das gorduras serem a principal forma de armazenamento de energia, exceto em casos específicos e em pequenas quantidades, elas não são normalmente constituintes essenciais da dieta dos insetos (PARRA 1991). Esse fato também foi observado em colônias de *M. pharaonis* (HAACK et al. 1995), onde operárias consumiram alimentos contendo lipídeos somente após sete dias de jejum.

5. Material e Métodos

5.1. Espécies de formigas

O presente estudo foi realizado com espécies pertencentes às principais subfamílias de formigas que mantêm associações com as atividades humanas e que apresentam reconhecida importância econômica em áreas urbanas. São elas: subfamília Dolichoderinae - *Linepithema humile* (MAYR 1868) e *Tapinoma melanocephalum* (FABRICIUS 1793); subfamília Formicinae - *Paratrechina fulva* (MAYR 1862); subfamília Myrmicinae - *Monomorium pharaonis* (LINNAEUS 1758).

5.2. Coleta e Manutenção das colônias

Cada uma das espécies foi coletada em áreas urbanas, transferida para ninhos artificiais e mantida em laboratório. As coletas foram realizadas utilizando pequenas caixas de madeira como armadilhas. Elas foram colocadas próximas da entrada das colônias (batentes de portas, armários de alimento e orifícios de azulejos) e inspecionadas semanalmente. A partir do momento em que algumas rainhas e crias eram encontradas em seu interior elas eram removidas e levadas ao laboratório. Outra forma utilizada foi a coleta do ninho inteiro. Quando a colônia estava estabelecida em locais de fácil acesso, como vasos de plantas ou debaixo de pedras, ela era colocada dentro de uma bandeja plástica contendo TEFLON-30 em suas bordas, e transportada para o laboratório.

As colônias foram transferidas para ninhos constituídos por placas de Petri (9 cm de diâmetro e 1,2 cm de profundidade) contendo pequenos furos em sua lateral e forradas por uma camada de gesso. As placas foram revestidas com papel celofane vermelho para evitar a entrada excessiva de luz e colocadas dentro de uma bandeja plástica. Assim, cada ninho artificial era constituído por uma área de forrageamento (bandeja plástica: 37 cm de comprimento, 33 cm de largura e 7 cm de altura) e duas placas de Petri contendo várias rainhas, operárias e crias. Para a realização dos bioensaios cinco ninhos de cada uma das espécies foram mantidos em salas climatizadas com temperatura entre 25 e 28°C, e umidade relativa do ar entre 60 e 70%. As colônias foram providas com larvas de *Tenebrio molitor* e *Apis mellifera* frescas, e mel. O suprimento de água foi fornecido por meio de um tubo de ensaio com algodão em sua extremidade livre.

5.3. Formulação do alimento e incorporação

Para garantir que os corantes fossem ingeridos pelas formigas, eles foram incorporados em substratos atrativos, originando três diferentes dietas: duas líquidas e uma sólida. Uma das dietas líquidas era composta por uma solução de

água e mel numa proporção de 1:1; e a outra por óleo de amendoim. O óleo de amendoim foi obtido após a decantação de uma pasta de amendoim industrializada. A dieta sólida continha fígado de boi desidratado, bolo tipo pão-de-ló, solução de mel (75%) e óleo de amendoim. Os compostos utilizados foram misturados numa proporção de 1:1:1, com exceção do óleo de amendoim que correspondeu a 10% da dieta.

5.4. Especificidade dos corantes

Em cada uma das misturas alimentares foi utilizado um corante de solubilidade específica fornecidos pelo laboratório Merck®. Nas dietas líquidas os corantes foram incorporados da seguinte forma: 1 - A Rodamina B (Reagent) de alta solubilidade em água foi incorporada na concentração final de 0,5% à solução de água e mel (proporção 1:1); 2 - O Sudan Black (Vetec) que apresenta alta solubilidade em lipídeos foi incorporado numa concentração final de 0,25% ao óleo de amendoim. Para a preparação da dieta sólida a Rodamina B (Reagent) foi diluída a 1% numa solução de água e mel (75%), e o Sudan Black (Vetec) diluído a 0,5% em óleo de amendoim. Posteriormente, esses dois compostos foram misturados ao fígado de boi desidratado e ao bolo tipo pão-de-ló.

5.5. Bioensaios e análise da dispersão dos corantes

Com a finalidade de minimizar a influência de alguns fatores que poderiam interferir na dinâmica alimentar da colônia, foram controlados a temperatura, o período de jejum e a quantidade de alimento oferecido à colônia. Para a realização de cada um dos bioensaios houve a necessidade de preparação de sub-colônias. Uma placa contendo rainhas, operárias e cria, foi retirada das colônias em estoque e transferida para outra bandeja plástica; esta nova colônia permaneceu sem alimentação, exceto água. Nos experimentos que utilizaram a solução de água e mel a unidade de criação permaneceu 48 horas sem alimento. As colônias que

receberam a solução de óleo de amendoim ou a dieta sólida permaneceram um período maior de jejum, no máximo quatro dias; com exceção das colônias de *T. melanocephalum* que permaneceram nove dias de jejum. Os períodos de jejum utilizados correspondem ao menor intervalo de tempo que as operárias foram atraídas e se alimentaram das dietas.

Após esse período, um cotonete[®] foi mergulhado em uma das dietas líquidas e oferecido à colônia sob um pedaço de papel alumínio, em uma das extremidades da arena de forrageamento. Para os experimentos utilizando a mistura de corantes foram colocados cinco gramas da dieta sólida sob um papel alumínio e oferecidos à colônia. Entretanto, em alguns bioensaios tal procedimento foi realizado da seguinte maneira: a dieta sólida e os cotonetes que continham as dietas líquidas foram movimentados até o momento que as operárias eram atraídas para a fonte de alimento. Os movimentos realizados nas dietas líquidas foram circulares e ocorreram na haste do próprio cotonete; sendo que foram executados manualmente. Por outro lado, para a dieta sólida foram realizados pequenos toques em sua superfície, com auxílio de um alfinete.

As primeiras 80 operárias que se alimentaram da dieta e estavam retornando para o ninho foram coletadas, em grupos de 10 indivíduos, e transferidas para pequenas placas de Petri (3cm diâmetro) contendo um pedaço de algodão umedecido com água. Elas foram mantidas em estufa para BOD a uma temperatura de 25°C e umidade relativa acima de 70%. Durante esse período as operárias não receberam alimento. Nos intervalos de tempo 10 min., 30 min., 1h, 4h, 12h, 24h, 48h e 72 horas, uma das placas foi colocada no congelador (- 4°C) para anestésiar as operárias e interromper os processos metabólicos. Posteriormente, os indivíduos foram dissecados sob um estereomicroscópio para avaliar a intensidade de coloração e localização de cada um dos corantes no interior do sistema digestório.

As estruturas analisadas foram a cavidade infrabucal (CIB), as glândulas pós-faríngeas (GPF), o papo e o ventrículo (VENT). A quantificação da intensidade de coloração foi realizada por meio de uma análise visual utilizando a seguinte escala: 0 = ausência de corante, 1 = pequena quantidade de corante, 2 = medianamente

corada e 3 = totalmente corada. Especificamente para a cavidade infrabucal, a intensidade de coloração foi estimada de acordo com a quantidade de corante encontrada nos pellets retidos em seu interior.

Além da avaliação visual da intensidade de coloração, também foi estimado o grau de turgidez das estruturas. Esta avaliação foi realizada somente para o papo e glândulas pós-faríngeas, uma vez que elas podem sofrer expansão. Para tal, foi utilizada a seguinte escala: 0 = lúmen totalmente vazio; 1 = estrutura flácida (25% cheia); 2 = estrutura medianamente cheia (25 a 50% preenchida); 3 = estrutura razoavelmente cheia (50 a 75% preenchida); 4 = estrutura totalmente cheia (75 a 100% preenchida).

A partir das mensurações realizadas foram calculados a média e o desvio padrão para cada tempo analisado (n=10 x 8 tempos). Posteriormente, também foi calculado um índice de ingestão de corante, de acordo com a seguinte fórmula:

$$IG = \frac{C \times T}{P} \times 100$$

Onde:

IG - Índice de ingestão de corante (porcentagem).

C - Intensidade de coloração da estrutura (escala: 0, 1, 2 e 3).

T - Turgidez da estrutura (escala: 0, 1, 2, 3 e 4).

P - Valor máximo do produto C x T. Para as glândulas pós-faríngeas e papo P é igual a 12; e para a cavidade infrabucal e ventrículo P é igual a 3.

Com o objetivo de analisar a distribuição do alimento entre os membros das colônia foi confeccionado um pequeno ninho utilizando duas lâminas histológicas e massa de modelar (Figura 17). Em seu interior foram colocadas 15 rainhas, aproximadamente 600 operárias e um número variável de crias; em

diferentes estágios do desenvolvimento (ovos, larvas e pupas). A colônia permaneceu 72 horas sem alimentação, e após esse período foi oferecido uma solução de água e mel (proporção 1:1) contendo Rodamina a 0,25%. A partir do momento em que as primeiras operárias entraram em contato com o alimento a colônia passou a ser monitorada com auxílio de um estereomicroscópio equipado com uma câmera digital, permitindo a gravação em VHS. No total foram gravados 120 minutos de todos os comportamentos relacionados ao processo de alimentação. Uma vez que esse procedimento teve como finalidade a observação do ciclo de alimentação dos indivíduos, ele foi realizado apenas com colônias de *T. melanocephalum*.

6. Resultados

6.1. *Linepithema humile* (formiga Argentina).

6.1.1. Dieta líquida

6.1.1.1. Solução de água e mel + Rodamina

Os resultados do bioensaio de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina realizado com as operárias de *L. humile* estão resumidos na Tabela 1. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

A Rodamina foi encontrada em todas as cavidades analisadas do sistema digestório de *L. humile*, exceto nas glândulas pós-faríngeas. A cavidade infrabucal e o papo foram as primeiras estruturas a serem coradas, e somente após 1 hora a Rodamina foi encontrada no ventrículo das operárias.

Tabela 1. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Linepithema humile* (Corante: Rodamina)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração	GPF. turgidez	PAPO coloração	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	2,4 ± 1,3	0	0	2,8 ± 0,4	3,6 ± 0,7	0
30 min.	1,1 ± 1,4	0	0	2,5 ± 0,7	3,1 ± 0,9	0
1 hora	1,9 ± 1,0	0	0	2,3 ± 0,8	3,4 ± 0,8	0,3 ± 0,5
4 horas	2,5 ± 0,7	0	0	2,8 ± 0,4	4,0 ± 0,0	0,9 ± 0,6
12 horas	2,3 ± 0,8	0	0	2,5 ± 0,5	3,6 ± 0,7	0,4 ± 0,5
24 horas	2,7 ± 0,7	0	0	2,4 ± 0,7	3,9 ± 0,3	0,4 ± 0,5
48 horas	0,9 ± 1,0	0	0	2,3 ± 0,8	1,4 ± 1,0	0,4 ± 0,5
72 horas	1,4 ± 1,3	0	0	2,8 ± 0,4	1,1 ± 0,3	0,5 ± 0,7

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo.

A Figura 2 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para o corante hidrossolúvel presente no interior do sistema digestório de *L. humile* ao longo do tempo.

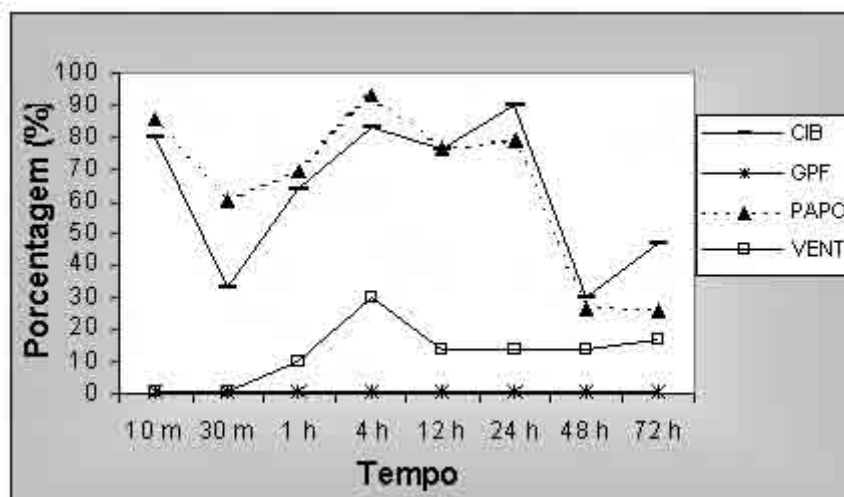


Figura 2. Gráfico mostrando o índice de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Linepithema humile* (n= 80).

A Rodamina encontrada na cavidade infrabucal sempre estava associada aos restos de alimento presentes, ou seja, somente a parte líquida da dieta foi ingerida, ao passo que as partículas sólidas do alimento foram retidas. De todas as operárias dissecadas 65 continham um pellet na cavidade infrabucal, as demais apresentavam essa estrutura vazia. Assim, a variação na intensidade de coloração verificada para a cavidade infrabucal foi decorrente da eliminação dos pellets. Este fato pôde ser confirmado pelo número variável de pellets encontrados na superfície das placas de Petri em que os grupos de operárias foram mantidos até o momento da dissecação.

Assim, toda a solução de água e mel ingerida passou rapidamente pela cavidade infrabucal e foi diretamente para o papo da operárias, sem atingir as glândulas pós-faríngeas. Por esse motivo, o papo foi a estrutura que apresentou o maior índice de ingestão de corante. A Figura 3 ilustra como foi realizada a avaliação dos diferentes níveis de coloração e turgidez encontrados nessa estrutura. Por meio da análise da Figura 2 é possível observar que o índice de ingestão do papo sofreu pequenas alterações até o tempo de 24 horas. A partir desse momento, o índice teve uma redução drástica num curto intervalo de tempo. Analisando-se os dados da Tabela 1 é possível verificar que isso ocorreu devido à diminuição da turgidez estimada para o papo. Observações realizadas nas placas de Petri, onde as operárias eram mantidas, revelaram marcas do corante em sua superfície, diferentes daquelas resultantes da eliminação dos pellets. As marcas eram pequenas gotas da solução de água e mel, ao contrário dos pellets, que são pequenas bolinhas de material sólido. Apesar desse fato ter ocorrido ao longo do bioensaio, isto evidencia que a partir de 24 horas as operárias regurgitaram a maior parte do alimento ingerido; sugerindo que essa espécie não permanece longos períodos com grandes quantidades de alimento no papo.

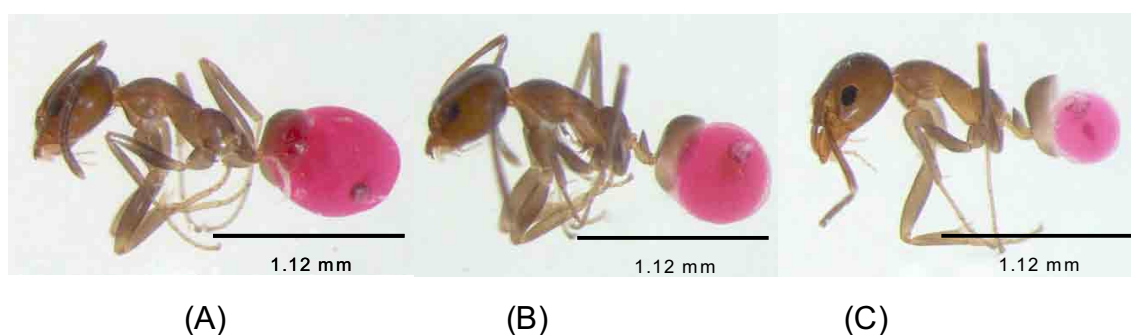


Figura 3. Fotomicrografia de operárias de *Linepithema humile* com o gáster dissecado e expondo o papo em diferentes situações: A - Papo cheio e totalmente corado pela Rodamina; B - Papo parcialmente cheio e medianamente corado pela Rodamina; C - Papo flácido e com pequena quantidade de Rodamina.

A Rodamina estava presente no ventrículo das operárias após uma hora da ingestão do alimento. Ao final de 4 horas ocorre uma pequena elevação na quantidade do marcador encontrado nessa estrutura e, logo em seguida, uma redução. A partir de 12 horas o índice de ingestão calculado para o ventrículo permaneceu praticamente inalterado até o último tempo analisado. A Figura 4 ilustra uma situação na qual o papo de uma operária de *L. humile* está totalmente corado, ao passo que o ventrículo contém uma pequena quantidade do marcador.



Figura 4. Fotomicrografia do gáster de uma operária de *Linepithema humile* dissecado, mostrando o ventrículo contendo uma pequena quantidade de corante (seta).

6.1.1.2. Solução de óleo de amendoim + Sudan Black

Os resultados do bioensaio de ingestão da solução de óleo de amendoim contendo Sudan Black realizado com as operárias de *L. humile* estão resumidos na Tabela 2. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

Entre todas as estruturas do sistema digestório analisadas apenas o ventrículo das operárias não apresentou traços de Sudan Black. Imediatamente após o final da ingestão da dieta a cavidade infrabucal, as glândulas pós-faríngeas e o papo já apresentavam corante em seu interior.

Tabela 2. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Linepithema humile* (Corante: Sudan Black)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração	GPF. turgidez	PAPO coloração	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	2,3 ± 1,2	1,2 ± 0,4	2,1 ± 1,2	3,0 ± 0,0	2,5 ± 0,5	0
30 min.	1,2 ± 1,1	1,7 ± 0,7	2,7 ± 1,4	2,9 ± 0,3	2,9 ± 0,9	0
1 hora	1,3 ± 1,2	2,0 ± 0,5	3,5 ± 0,8	3,0 ± 0,0	2,2 ± 0,8	0
4 horas	1,1 ± 1,3	1,6 ± 0,5	4,0 ± 0,0	2,9 ± 0,3	2,2 ± 0,8	0
12 horas	1,3 ± 1,3	2,5 ± 0,7	3,5 ± 0,8	2,8 ± 0,4	2,3 ± 0,9	0
24 horas	2,0 ± 1,1	2,6 ± 0,5	3,7 ± 0,7	2,9 ± 0,3	2,2 ± 1,1	0
48 horas	0,0 ± 0,0	2,3 ± 0,3	3,5 ± 0,7	3,0 ± 0,0	2,1 ± 0,7	0
72 horas	0,0 ± 0,0	3,0 ± 0,0	3,1 ± 0,7	3,0 ± 0,0	2,4 ± 0,7	0

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo.

A Figura 5 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para o corante lipossolúvel presente no interior do sistema digestório de *L. humile* ao longo do tempo.

Semelhante ao bioensaio descrito no item anterior, o óleo de amendoim foi filtrado na cavidade infrabucal, a parte líquida passou para a faringe restando apenas as partículas sólidas coradas pelo Sudan Black. De 80 operárias dissecadas 43 continham o marcador, as demais apresentaram a cavidade infrabucal vazia. Dessa forma, a variação na intensidade de coloração verificada para a cavidade infrabucal foi decorrente da eliminação dos pellets armazenados nessa estrutura. Apesar desse comportamento ter sido observado em todos os tempos analisados ele foi conspícuo nos grupos de operárias que permaneceram isolados entre 30 minutos e 4 horas, sendo que após 48 horas a cavidade infrabucal de todas as operárias dissecadas estava vazia.

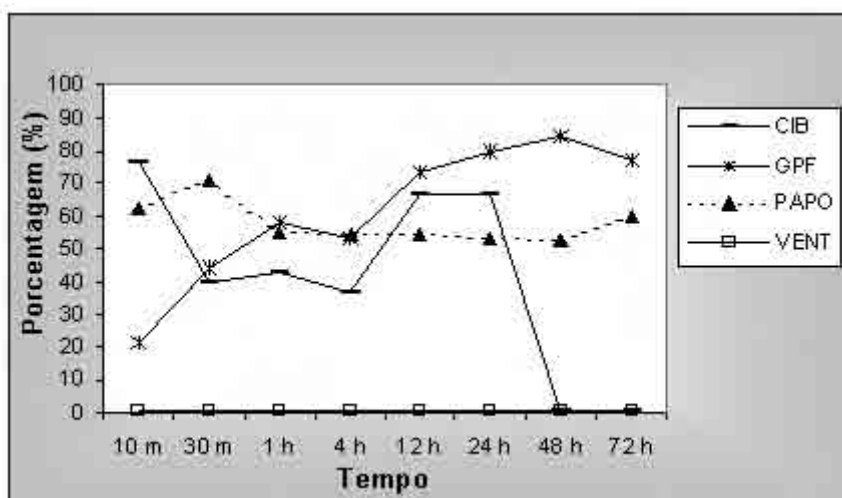


Figura 5. Gráfico mostrando o índice de ingestão do óleo de amendoim contendo Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Linepithema humile* (n=80).

A análise do sistema digestório das operárias de *L. humile* após a ingestão da solução de óleo de amendoim contendo Sudan Black revelou a presença do marcador nas glândulas pós-faríngeas, fato que não ocorreu com a Rodamina. Além disso, no momento da dissecação observou-se as operárias apresentavam as glândulas preenchidas por um líquido de coloração amarelo-claro, provavelmente de origem lipídica, já que após a ingestão do alimento esse líquido foi corado pelo Sudan Black.

O corante encontrado nas operárias analisadas nos tempos 10 e 30 minutos não estava distribuído por todos os lóbulos da glândula, provavelmente devido ao curto intervalo de tempo entre o final da alimentação e o momento de sua dissecação. Nos demais tempos observou-se que o Sudan Black estava distribuído por toda a estrutura (Figura 6). Assim, ao longo do tempo ocorreu um aumento gradual no índice de ingestão calculado para as glândulas pós-faríngeas, que ao final de 72 horas atingiu valores entre 75 e 85%.

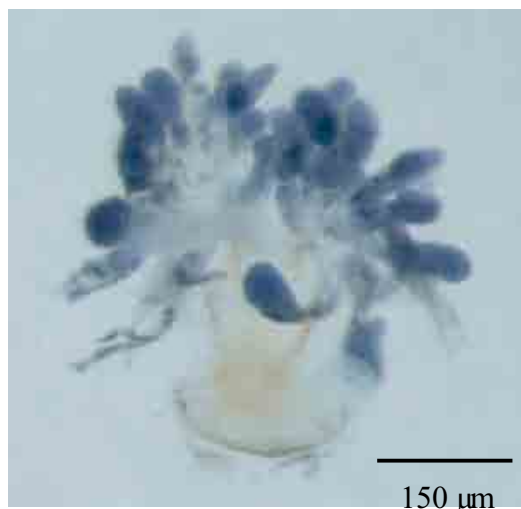


Figura 6. Fotomicrografia das glândulas pós-faríngeas de uma operária de *Linepithema humile* com as digitações apresentando variações na intensidade de coloração após a ingestão do óleo de amendoim contendo Sudan Black (tempo: 24 horas).

O papo apresentou acúmulo de corante de maneira diferente em relação às glândulas pós-faríngeas. No intervalo de tempo entre 10 e 30 minutos ele já estava parcialmente cheio (50 a 75% preenchido) de alimento (Figura 7), sendo que ocorreu uma diminuição de seu índice de ingestão após 30 minutos (Figura 5). Lembrando que no mesmo intervalo de tempo a turgidez e a intensidade de coloração das glândulas pós-faríngeas aumentaram (Tabela 2), isto sugere que os compostos lipídicos se direcionaram mais rapidamente para o papo do que para as glândulas pós-faríngeas, sendo que ao longo do tempo esse material retornou pelo esôfago e preencheu as glândulas. Semelhante ao observado para a Rodamina, algumas operárias continham outros alimentos no interior do papo, porém neste caso não ocorreu mistura com a solução de óleo de amendoim. Além disso, percebe-se que o óleo de amendoim foi ingerido em menor quantidade que a solução de água e mel,

uma vez que a turgidez do papo estimada para as operárias que se alimentaram da dieta contendo Rodamina foi relativamente maior (Tabela 1).

Duas características observadas nesse bioensaio devem ser ressaltadas: primeiro, a ausência de Sudan Black no ventrículo em todo o período analisado e, segundo, o fato das operárias de *L. humile* não terem regurgitado a solução de óleo de amendoim em nenhum dos tempos analisados.



Figura 7. Fotomicrografia de uma operária de *Linepithema humile* com o papo exposto e repleto de Sudan Black.

6.1.2. Dieta sólida - Mistura de corantes

Os resultados do bioensaio de ingestão da dieta sólida contendo ao mesmo tempo Rodamina e Sudan Black realizado com as operárias de *L. humile* estão resumidos na Tabela 3. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para a turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

Os corantes incorporados à dieta foram encontrados na maioria das estruturas do sistema digestório estudadas. A cavidade infrabucal, as glândulas pós-faríngeas e o papo foram as primeiras estruturas a serem coradas pelos marcadores.

Imediatamente após a ingestão da dieta, tanto a Rodamina quanto o Sudan Black foram encontrados no papo, ao passo que as glândulas pós-faríngeas foram coradas apenas pelo Sudan Black e o ventrículo somente pela Rodamina.

A Figura 8 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para os corantes hidrossolúvel e lipossolúvel presentes no interior do sistema digestório de *L. humile* ao longo do tempo.

Tabela 3. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Linepithema humile* (Corantes: Rodamina + Sudan Black)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração (SB)	GPF turgidez (SB)	PAPO coloração (R)	PAPO coloração (SB)	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	2,4 ± 1,3	0,2 ± 0,4	0,2 ± 0,4	1,8 ± 0,4	3,0 ± 0,0	2,4 ± 0,8	0
30 min.	1,8 ± 1,5	0	0	1,6 ± 0,5	3,0 ± 0,0	2,1 ± 0,7	0
1 hora	0,9 ± 1,4	0,2 ± 0,4	0,8 ± 1,7	2,0 ± 0,0	3,0 ± 0,0	2,3 ± 0,7	0
4 horas	1,2 ± 1,5	0	0	1,8 ± 0,4	3,0 ± 0,0	2,3 ± 0,8	0
12 horas	1,2 ± 1,5	0,3 ± 0,7	0,2 ± 0,4	2,0 ± 0,0	3,0 ± 0,0	2,3 ± 1,4	0
24 horas	1,2 ± 1,5	0,7 ± 0,8	1,3 ± 1,6	1,0 ± 0,5	3,0 ± 0,0	3,2 ± 1,1	0
48 horas	1,8 ± 1,5	0,5 ± 0,7	1,2 ± 1,7	1,3 ± 0,5	3,0 ± 0,0	3,4 ± 0,8	0,1 ± 0,2
72 horas	0	0,8 ± 0,4	1,3 ± 0,5	2,0 ± 0,0	3,0 ± 0,0	2,7 ± 0,5	0,2 ± 0,4

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo; SB: Sudan Black; R: Rodamina.

A dissecação das operárias que se alimentaram da dieta sólida revelou que apenas a parte líquida do alimento passou pela cavidade infrabucal e entrou no sistema digestório dos indivíduos. A parte sólida da dieta, composta pelo fígado de boi desidratado e pelo bolo tipo pão-de-ló, ficou retida na cavidade infrabucal. Assim, somente a solução de água e mel + Rodamina, e o óleo de amendoim + Sudan Black foram ingeridos.

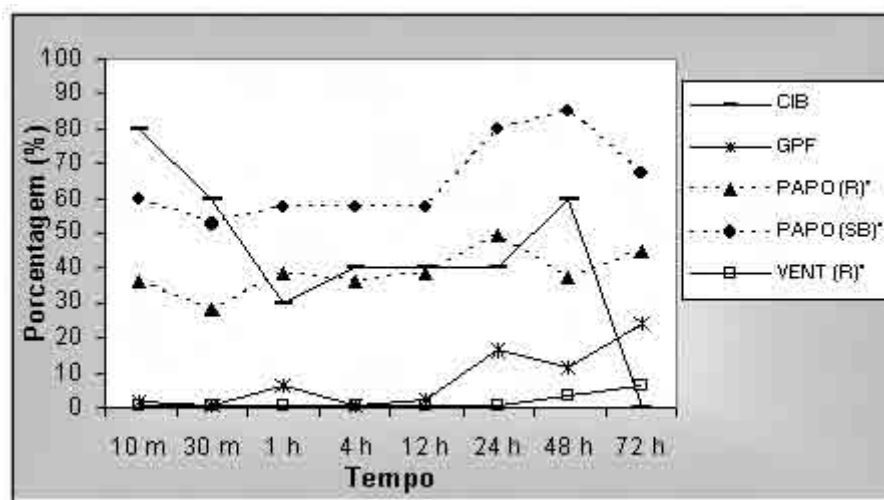


Figura 8. Gráfico mostrando o índice de ingestão da dieta sólida contendo Rodamina e Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Linepithema humile* (*Rodamina; **Sudan Black)(n=80).

A cavidade infrabucal foi a estrutura que apresentou a maior variação na intensidade de coloração de todo o sistema digestório, devido a eliminação dos restos de alimentos armazenados nessa estrutura (Tabela 3). Neste bioensaio também foram encontrados pellets na superfície das placas em que as operárias foram mantidas isoladas. Assim, o índice de ingestão calculado para a cavidade infrabucal sofreu várias alterações ao longo do tempo e após 72 horas apresentou um valor igual a 0% (Figura 8). Isto mostra que os indivíduos eliminaram um número variável de pellets e que o último grupo de operárias não continha alimento na cavidade infrabucal.

A eliminação de pellets foi um comportamento comum em todos os bioensaios realizados com *L. humile*, mas a forma como essas partículas estavam coradas deve ser destacada. Das 80 operárias dissecadas 25 apresentaram o pellet da cavidade infrabucal corado apenas pela Rodamina, outras dez operárias tinham pellets corados pelos dois marcadores, e nenhuma corados somente pelo Sudan Black; as demais não continham restos de alimento no interior dessa estrutura. A

Figura 9 ilustra a eliminação de um pellet corado tanto pela Rodamina quanto pelo Sudan Black.

A análise dos dados estimados nesse bioensaio revelou que em apenas 10 minutos já havia Sudan Black nas glândulas pós-faríngeas, sendo que com o passar do tempo a quantidade do marcador aumenta (Tabela 3; Figura 8). O aumento na quantidade de corante presente nas glândulas pós-faríngeas contribuiu para a elevação da intensidade de coloração e turgidez dessa estrutura. Conseqüentemente, o índice de ingestão também aumentou.

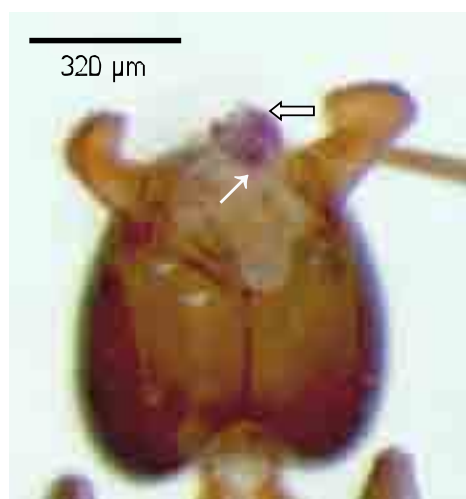


Figura 9. Fotomicrografia da cabeça de uma operária de *L. humile* evidenciando a eliminação de um pellet corado pelos marcadores lipossolúvel (seta fina) e hidrossolúvel (seta grossa).

Apesar das operárias terem ingerido quantidades semelhantes da solução de água e mel e da solução de óleo de amendoim, nota-se que existe uma diferença entre os índices de ingestão calculados para cada um dos corantes (Figura 8). Entre os tempos de 10 minutos a 12 horas, essa diferença foi decorrente à menor intensidade de coloração apresentada pela solução de água e mel + Rodamina (Tabela 3), sugerindo que existia outros alimentos hidrossolúveis no papo das operárias no momento da alimentação. Por outro lado, após 12 horas ocorreu um

aumento da turgidez do papo devido a ingestão de um volume maior da dieta, contudo, apenas o índice de ingestão do Sudan Black elevou-se. Isto ocorreu porque a intensidade de coloração do óleo de amendoim permaneceu constante, enquanto a coloração da solução de água e mel continuou a diminuir.

Considerando que uma parte da dieta sólida era composta por água, mel e Rodamina, era esperado que as operárias regurgitassem o alimento ingerido, assim como observado no bioensaio de ingestão da dieta líquida (item 6.1.1.1). Contudo, os indivíduos não regurgitaram o conteúdo do papo em nenhum dos tempos analisados.

Novamente, o óleo de amendoim contendo Sudan Black não foi encontrado no ventrículo das operárias. Por outro lado, foi encontrado uma pequena quantidade de Rodamina no ventrículo de algumas operárias dissecadas após 48 horas do término da alimentação (Figura 8).

A Tabela 4 apresenta uma comparação das principais diferenças observadas entre a distribuição dos corantes hidrossolúvel e lipossolúvel ingeridos nas dietas sólida e líquidas pelas operárias de *L. humile*.

Tabela 4. Comparação entre as principais diferenças encontradas nos bioensaios de ingestão das dietas sólidas e líquidas pelas operárias de *Linepithema humile*.

	Rodamina	Características	Sudan Black	Características
CIB	Sólido	Entre todas operárias apenas 25 foram coradas somente pela Rodamina. Ocorreu eliminação de pellets.	Sólido	Nenhuma operária estava corada somente pelo Sudan Black.
	Líquido	Entre todas operárias apenas 65 foram coradas pela Rodamina. Ocorreu eliminação de pellets.	Líquido	A cavidade infrabucal foi corada pelo marcador. Entretanto, após 48 horas não existia mais Sudan Black nessa cavidade. Ocorreu eliminação de pellets.
GPF	Sólido	Não foi encontrado Rodamina nas glândulas pós-faríngeas.	Sólido	As glândulas pós-faríngeas foram coradas após 10 minutos, porém, o índice de ingestão permaneceu baixo, atingindo 25%.
	Líquido		Líquido	As glândulas pós-faríngeas foram coradas após 10 minutos. O índice de ingestão aumentou ao longo do tempo e atingiu valores entre 22 e 83%.
Papo	Sólido	O índice de ingestão de Rodamina permaneceu abaixo de 50%. As operárias não regurgitaram o alimento ingerido.	Sólido	O índice de ingestão calculado para o Sudan Black foi superior ao encontrado para a Rodamina; com valores entre 52 e 85%.
	Líquido	O papo foi preenchido rapidamente e o índice de ingestão atingiu valores de até 95%. Ocorreu regurgitação de alimento durante todo bioensaio.	Líquido	O papo foi preenchido rapidamente, porém, o índice de ingestão permaneceu abaixo de 70%. Não ocorreu a regurgitação de alimento.
Vent.	Sólido	O ventrículo das operárias apresentou traços de Rodamina somente após 48 horas.	Sólido	Em nenhum momento ocorreu a passagem de Sudan Black para o ventrículo das operárias.
	Líquido	Foi encontrado traços do corante após 1 hora da ingestão do alimento.	Líquido	

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; Vent: Ventrículo.

6.2. *Monomorium pharaonis* (formiga-do-faraó).

6.2.1. Dieta líquida

6.2.1.1. Solução de água e mel + Rodamina

Os resultados do bioensaio de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina realizado com as operárias de *M. pharaonis* estão resumidos na Tabela 5. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

Tabela 5. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Monomorium pharaonis* (Corante: Rodamina)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração	GPF. turgidez	PAPO coloração	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	2,7 ± 0,5	0	0	2,7 ± 0,5	3,0 ± 1,2	0
30 min.	2,7 ± 0,5	0	0	2,6 ± 0,5	3,6 ± 0,5	0
1 hora	2,2 ± 1,0	0	0	2,9 ± 0,3	3,3 ± 0,9	0
4 horas	1,6 ± 1,4	0	0	2,9 ± 0,3	3,1 ± 1,1	0,5 ± 0,5
12 horas	1,7 ± 1,2	0	0	2,8 ± 0,4	3,2 ± 1,0	0,4 ± 0,5
24 horas	1,1 ± 1,0	0	0	2,3 ± 0,7	2,1 ± 1,1	0,9 ± 0,3
48 horas	1,6 ± 1,3	0	0	1,0 ± 0,5	1,2 ± 0,6	1,2 ± 0,4
72 horas	2,5 ± 1,0	0	0	2,1 ± 0,9	1,8 ± 0,9	1,0 ± 0,9

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo.

Semelhante aos dados encontrados para *L. humile* a Rodamina foi encontrada em todas as cavidades analisadas do sistema digestório de *M. pharaonis*, exceto nas glândulas pós-faríngeas. O papo e a cavidade infrabucal foram as primeiras estruturas a serem coradas pelo corante. Posteriormente também

ocorreu a passagem da Rodamina armazenada no papo para o ventrículo das operárias.

A Figura 10 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para o corante hidrossolúvel presente no interior do sistema digestório de *M. pharaonis* ao longo do tempo.

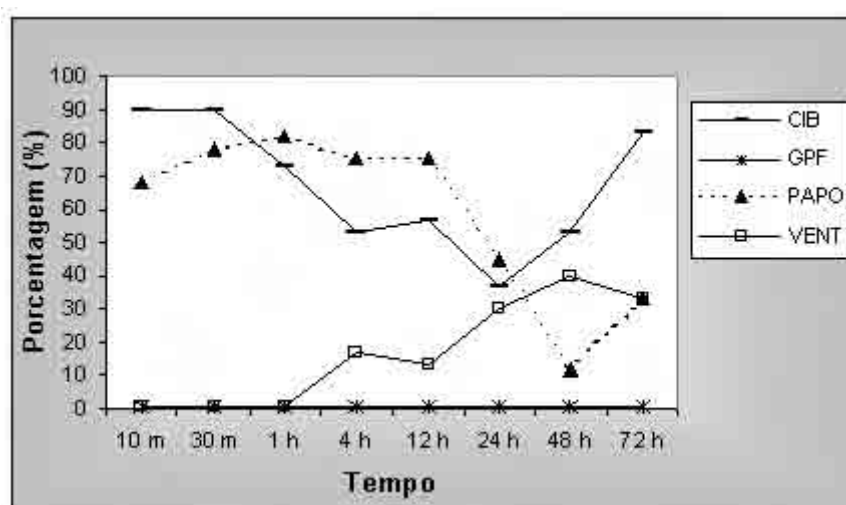


Figura 10. Gráfico mostrando o índice de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Monomorium pharaonis* (n=80).

Para essa espécie a solução de água e mel também foi filtrada na cavidade infrabucal antes de ser ingerida. Foram encontradas 60 operárias contendo um pellet no interior dessa estrutura, e todos eles apresentavam traços de Rodamina; as demais operárias esvaziaram a cavidade infrabucal. Assim, a variação na intensidade de coloração verificada para a cavidade infrabucal foi consequência da eliminação dessas partículas. Analisando-se a Figura 10 é possível observar que este comportamento foi relativamente maior nos grupos de operárias que permaneceram isolados de 4 a 48 horas antes de serem dissecados.

A análise do trajeto percorrido pela Rodamina mostra que a solução de água e mel passou pela cavidade infrabucal e foi diretamente para o papo, sem que o lúmen das glândulas pós-faríngeas fosse marcado pelo corante. A ausência de Rodamina nas glândulas pós-faríngeas de *M. pharaonis* evidencia que os carboidratos não são armazenados e/ou não possuem afinidade com essa glândula anexa ao sistema digestório.

A ingestão do alimento contendo Rodamina pelas operárias de *M. pharaonis* apresentou as seguintes características em comum com o bioensaio realizado com *L. humile*: 1 - O índice de ingestão calculado para o papo também foi relativamente alto, sendo este o local de maior concentração de Rodamina de todo o sistema digestório; 2 - As observações das placas em que as operárias foram mantidas revelaram sinais do corante, indicando que as operárias de *M. pharaonis* também regurgitaram parte da solução de água e mel ingerida. Para essa espécie este comportamento foi acentuado nos grupos de indivíduos que permaneceram isolados de 24 a 72 horas (Figura 10). Este fato contribuiu para a diminuição da turgidez do papo, e conseqüentemente, para as variações observadas no índice de ingestão.

A passagem da solução de água e mel para o intestino médio ocorreu após 4 horas, um pouco mais lento que o observado para *L. humile*. A quantidade de Rodamina presente nessa região aumentou com o decorrer do tempo e atingiu os maiores valores no final do bioensaio (Tabela 5 e Figura 10). Isto mostra que os carboidratos são armazenados no papo e que, posteriormente, eles podem ser consumidos. Além disso, comparando os índices de ingestão do papo e do ventrículo percebe-se que a passagem da dieta para o intestino médio ocorre de forma lenta e em pequenas quantidades.

6.2.1.2. Solução de óleo de amendoim + Sudan Black

Os resultados do bioensaio de ingestão da solução de óleo de amendoim contendo Sudan Black realizado com as operárias de *M. pharaonis* estão resumidos na Tabela 6. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados

para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

Tabela 6. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Monomorium pharaonis* (Corante: Sudan Black)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração	GPF. turgidez	PAPO coloração	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	1,7 ± 1,3	0	0	2,8 ± 0,4	2,0 ± 0,9	0
30 min.	1,7 ± 1,3	0,9 ± 0,7	1,4 ± 1,5	2,8 ± 0,4	2,0 ± 1,2	0
1 hora	1,0 ± 1,1	0,8 ± 0,6	1,5 ± 1,6	3,0 ± 0,0	1,9 ± 0,9	0
4 horas	1,9 ± 1,1	0,8 ± 0,8	1,7 ± 1,8	3,0 ± 0,0	1,9 ± 0,9	0
12 horas	2,3 ± 0,8	1,0 ± 0,7	2,4 ± 1,4	2,7 ± 0,5	1,8 ± 0,6	0
24 horas	2,1 ± 1,3	2,3 ± 0,7	3,7 ± 0,5	2,7 ± 0,7	2,2 ± 1,0	0
48 horas	1,7 ± 1,3	1,9 ± 0,6	3,6 ± 0,7	3,0 ± 0,0	1,6 ± 0,7	0
72 horas	0,4 ± 1,0	2,5 ± 0,5	3,8 ± 0,4	2,7 ± 0,7	1,7 ± 0,8	0

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo.

O ventrículo das operárias foi a única região analisada do sistema digestório de *M. pharaonis* que não apresentou traços de Sudan Black, semelhante ao observado para *L. humile*. Imediatamente após a ingestão da dieta a cavidade infrabucal e o papo já apresentavam sinais do corante. As glândulas pós-faríngeas foram coradas depois de 30 minutos.

A Figura 11 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para o corante lipossolúvel presente no interior do sistema digestório de *M. pharaonis* ao longo do tempo.

Um total de 56 operárias apresentaram o pellet da cavidade infrabucal corado pelo Sudan Black, as demais eliminaram os pellets na superfície das placas de Petri ao longo do bioensaio. Os grupos de operárias que eliminaram o maior e o menor número de pellets foram dissecados 12 e 72 horas após a ingestão da dieta, respectivamente. Assim, a variação no índice de ingestão calculado para a cavidade infrabucal foi resultado de seu esvaziamento.

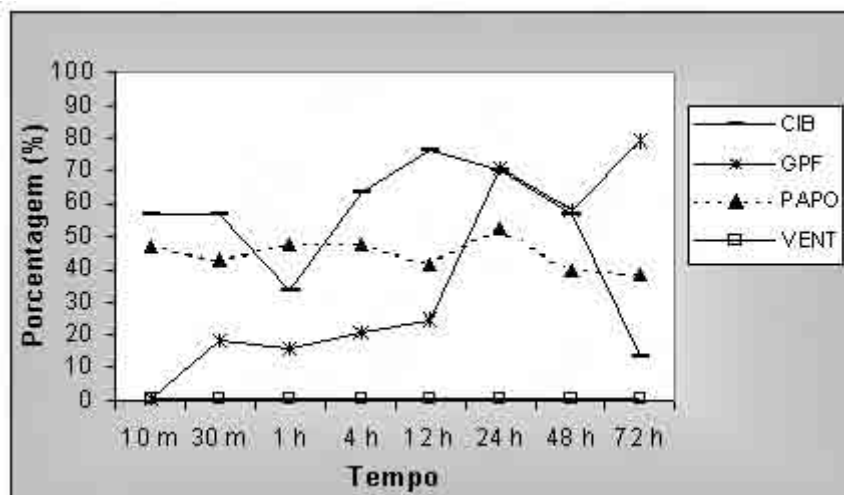


Figura 11. Gráfico mostrando o índice de ingestão do óleo de amendoim contendo Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Monomorium pharaonis* (n=80).

A análise do trajeto percorrido pelo Sudan Black no interior do sistema digestório das operárias de *M. pharaonis* revelou a presença de óleo de amendoim nas glândulas pós-faríngeas. Também foi observado que as partes dos lóbulos das glândulas que não estavam corados pelo Sudan Black continham um líquido de coloração amarelo-claro; parecido com o encontrado na dissecação das operárias de *L. humile*. Esta característica ocorreu principalmente nas operárias dissecadas de 30 minutos a 4 horas. A partir desse momento, ocorreu um aumento significativo na intensidade de coloração e turgidez dessa estrutura (Tabela 6). Da mesma forma que todas as espécies aqui estudadas, as operárias de *M. pharaonis* não se alimentaram durante o tempo que permaneceram isoladas. Nesse sentido, é bastante provável que o aumento na quantidade de corante presente nas glândulas pós-faríngeas seja decorrente ao retorno do óleo de amendoim do papo para essas glândulas.

Novamente, o mecanismo de passagem do óleo de amendoim de uma cavidade para outra nas operárias de *M. pharaonis* ocorre de maneira diferente

quando comparado ao trajeto da solução de água e mel. Aparentemente, os compostos lipídicos necessitam passar pelas glândulas pós-faríngeas para serem consumidos e/ou distribuídos aos outros membros da colônia.

Em relação ao papo, a média dos valores estimados para sua turgidez revelam que a quantidade de óleo de amendoim ingerida foi suficiente para preencher aproximadamente 50% do seu volume total (Tabela 6). Somando essa característica ao fato que as operárias só consumiram a dieta depois de permanecerem 96 horas sem alimento pode-se dizer que os compostos lipídicos além de serem relativamente menos atrativos, eles são consumidos em menor quantidade pelas operárias de *M. pharaonis*; quando comparados aos carboidratos.

Da mesma forma que o bioensaio realizado com *L. humile* não foi observado a regurgitação nem a passagem do óleo de amendoim para o ventrículo das operárias de *M. pharaonis*. O volume reduzido de alimento no papo pode ter sido o fator responsável por esse comportamento.

6.2.2. Dieta sólida - Mistura de corantes

Os resultados do bioensaio de ingestão da dieta sólida contendo ao mesmo tempo Rodamina e Sudan Black realizado com as operárias de *M. pharaonis* estão resumidos na Tabela 7. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

Os corantes incorporados à dieta foram encontrados na maioria das estruturas do sistema digestório estudadas, exceto no ventrículo das operárias, que não apresentaram traços de Rodamina nem de Sudan Black. A cavidade infrabucal, as glândulas pós-faríngeas e o papo foram corados imediatamente após o consumo do alimento. Em todos os grupos de operárias dissecados tanto a Rodamina quanto o Sudan Black foram encontrados no papo e na cavidade infrabucal. Por outro lado, as glândulas pós-faríngeas continham apenas Sudan Black em seu interior.

Tabela 7. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Monomorium pharaonis* (Corantes: Rodamina + Sudan Black)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração (SB)	GPF turgidez (SB)	PAPO coloração (R)	PAPO coloração (SB)	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	2,1 ± 1,4	0,2 ± 0,4	0,5 ± 1,3	1,0 ± 0,0	1,9 ± 0,6	2,0 ± 0,5	0
30 min.	2,7 ± 0,9	0,3 ± 0,5	0,9 ± 1,7	1,0 ± 0,5	1,7 ± 0,8	2,2 ± 1,0	0
1 hora	1,8 ± 1,5	0,7 ± 0,5	1,5 ± 1,4	0,8 ± 0,4	1,7 ± 0,5	2,0 ± 1,2	0
4 horas	1,5 ± 1,6	0,2 ± 0,4	0,6 ± 1,3	0,9 ± 0,3	1,6 ± 0,7	2,4 ± 0,8	0
12 horas	2,1 ± 1,4	0,3 ± 0,5	0,8 ± 1,3	0,9 ± 0,3	1,9 ± 0,6	3,0 ± 1,2	0
24 horas	0,9 ± 1,4	0,2 ± 0,4	0,5 ± 1,1	1,0 ± 0,5	1,7 ± 0,5	2,4 ± 1,2	0
48 horas	0,6 ± 1,3	0,4 ± 0,5	0,9 ± 1,4	1,0 ± 0,0	1,2 ± 0,4	3,2 ± 0,9	0
72 horas	0,6 ± 1,3	1,0 ± 0,5	2,6 ± 1,2	0,9 ± 0,3	1,8 ± 0,4	1,6 ± 0,7	0

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo; SB: Sudan Black; R: Rodamina.

A Figura 12 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para os corantes hidrossolúvel e lipossolúvel presentes no interior do sistema digestório de *M. pharaonis* ao longo do tempo.

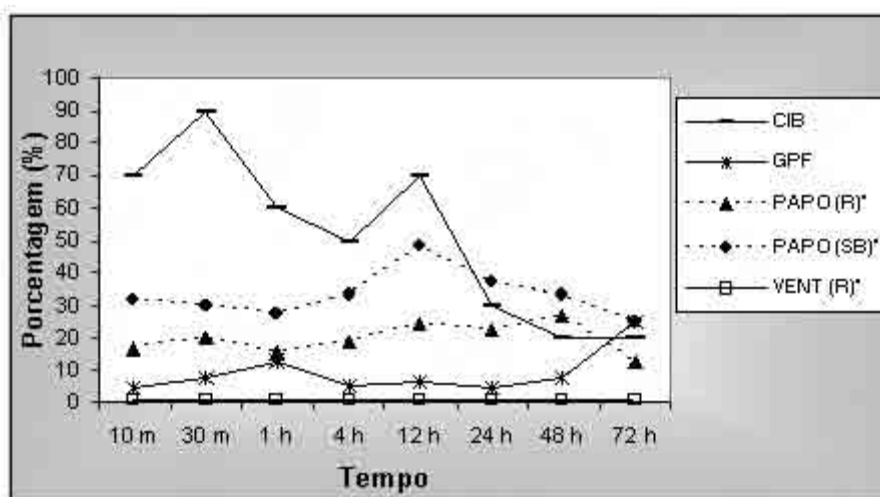


Figura 12. Gráfico mostrando o índice e de ingestão da dieta sólida contendo Rodamina e Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Monomorium pharaonis* (* Rodamina; ** Sudan Black)(n=80).

A ingestão da dieta sólida por *M. pharaonis* foi semelhante a encontrada no bioensaio realizado as operárias de *L. humile*. Somente a parte líquida atingiu a abertura oral (solução de água e mel, óleo de amendoim), ao passo que o fígado de boi desidratado e o bolo tipo pão-de-ló permaneceram na cavidade infrabucal. Especificamente para esse bioensaio, de 80 operárias dissecadas 33 apresentaram o alimento da cavidade infrabucal corado pela Rodamina, e apenas sete corado tanto pela Rodamina quanto pelo Sudan Black; as demais operárias não continham alimento no interior dessa estrutura. Quando se analisa o conteúdo da cavidade infrabucal ao longo do tempo (Figura 13), verifica-se que os pellets que contêm Sudan Black + Rodamina estão presentes somente nas primeiras 4 horas, ao passo que aqueles contendo somente Rodamina foram encontrados durante todos os tempos analisados. Este fato reforça as evidências encontradas no bioensaio utilizando a dieta sólida para *L. humile* de que o marcador lipossolúvel é deslocado mais rapidamente para o interior do sistema digestório que o marcador hidrossolúvel.

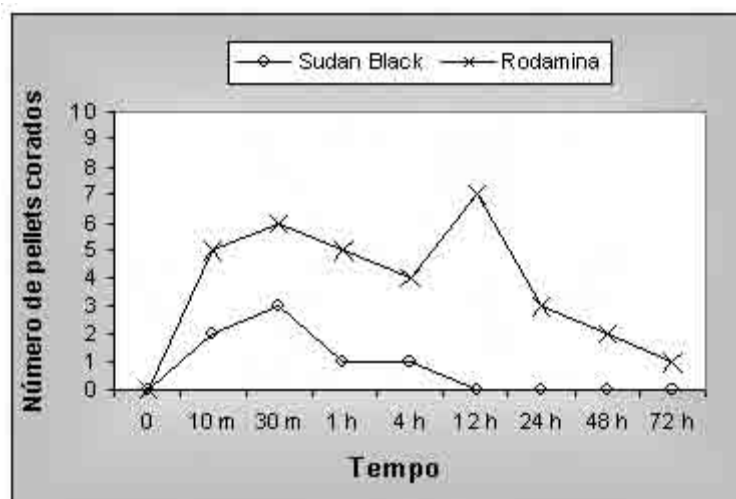


Figura 13. Número de operárias de *Monomorium pharaonis* contendo os corantes Sudan Black e Rodamina no interior da cavidade infrabucal nos vários tempos analisados.

A eliminação dos pellets pelos indivíduos contribuiu para a variação observada no índice de ingestão da cavidade infrabucal. Este comportamento foi pronunciado nos grupos de operárias que foram dissecados entre 1 e 4 horas, e após 24 horas do consumo da dieta. De uma maneira geral, o índice de ingestão calculado para a cavidade infrabucal mostra que as operárias eliminaram uma quantidade maior de pellets após consumirem a dieta sólida (Figura 12), do que após a ingestão das dietas líquidas (Figura 10 e 11).

As glândulas pós-faríngeas foram coradas somente pelo Sudan Black. Em apenas 10 minutos já havia óleo de amendoim nessa estrutura, sendo que com o passar do tempo foi encontrado uma quantidade maior do corante em seu lúmen. Assim, deve-se considerar que novamente ocorreu a transferência de óleo de amendoim do papo para as glândulas pós-faríngeas. Apesar desse aumento o índice de ingestão permaneceu baixo, com valores variando entre 4 e 25%.

Por outro lado, a distribuição dos corantes no papo foi um fato inusitado, ou pelo menos, pouco esperado. Eles foram encontrados no interior do papo ao mesmo tempo, porém, ocupando regiões distintas. Em 90% das operárias dissecadas (72 indivíduos) a Rodamina estava concentrada na porção anterior do papo (próximo a abertura do esôfago), enquanto a maior parte do Sudan Black ingerido sempre foi encontrado na porção posterior (próximo a entrada do ventrículo). Na Figura 14 é possível visualizar tal situação.

Esta pode ser uma possível explicação para o fato de não ter sido encontrado nenhum dos marcadores no ventrículo; apesar de no bioensaio anterior não ter sido verificado a presença de Sudan Black (item 6.2.1.2), este fato já havia ocorrido com a Rodamina. Além disso, isso pode explicar a pequena quantidade de Sudan Black encontrado nas glândulas pós-faríngeas. Assim, a solução de água e mel estaria sendo impedida de passar para o intestino médio e o óleo de amendoim de retornar até as glândulas pós-faríngeas.



Figura 14. Fotomicrografia do gáster dissecado de uma operária de *Monomorium pharaonis* indicando a presença da Rodamina e do Sudan Black no interior do papo. A seta indica a região posterior do papo, próxima ao proventrículo.

Uma vez que as operárias consumiram apenas a parte líquida da dieta, era esperado que *M. pharaonis* regurgitasse a solução de água e mel, como observado nos bioensaios anteriores para essa espécie e para *L. humile* (itens 6.1.1.1 e 6.2.1.1). Entretanto, esse comportamento não ocorreu em nenhum dos tempos analisados. Isto pode ter ocorrido por causa da baixa concentração de Rodamina encontrada no papo, pois a intensidade de coloração estimada para essa estrutura não ultrapassou o valor 1 (pequena quantidade de corante - Tabela 7). Por outro lado, também é possível que a quantidade de alimento ingerida, o tipo de formulação do alimento (sólido) e a presença do óleo de amendoim + Sudan Black, estejam influenciando a maneira como as operárias se comportam frente aos recursos oferecidos.

A Tabela 8 apresenta uma comparação das principais diferenças observadas entre a distribuição dos corantes hidrossolúvel e lipossolúvel ingeridos nas dietas sólida e líquidas pelas operárias de *M. pharaonis*.

Tabela 8. Comparação entre as principais diferenças encontradas nos bioensaios de ingestão das dietas sólidas e líquidas pelas operárias de *Monomorium pharaonis*.

	Rodamina	Características	Sudan Black	Características
CIB	Sólido	Um total de 33 operárias apresentaram o conteúdo da cavidade infrabucal corado pela Rodamina. Ocorreu eliminação de pellets.	Sólido	Apenas sete operárias apresentaram o conteúdo da cavidade infrabucal corado pelo Sudan Black. Ocorreu eliminação de pellets.
	Líquido	O índice de ingestão da Rodamina variou de 35 a 90%. Ocorreu eliminação de pellets.	Líquido	O índice de ingestão do Sudan Black variou de 13 a 75%. Ocorreu eliminação de pellets.
GPF	Sólido	Não foi encontrado Rodamina nas glândulas pós-faríngeas.	Sólido	Após 10 minutos as glândulas pós-faríngeas já estavam coradas, entretanto seu índice de ingestão permaneceu baixo, atingindo apenas 25%.
	Líquido		Líquido	As glândulas pós-faríngeas foram coradas após 30 minutos. O índice de ingestão aumentou ao longo do tempo e atingiu valores entre 17 e 80%.
Papo	Sólido	O índice de ingestão da Rodamina permaneceu abaixo de 30%. As operárias não regurgitaram o alimento ingerido.	Sólido	O índice de ingestão do Sudan Black foi superior ao encontrado para a Rodamina; com valores entre 25 e 49%.
	Líquido	O papo foi preenchido rapidamente e seu índice de ingestão permaneceu entre 70 e 81%. As operárias regurgitaram o alimento após 24 horas.	Líquido	O índice encontrado para a ingestão do Sudan Black atingiu 52%. Não ocorreu a regurgitação de alimento.
Vent	Sólido	Não foi encontrado Rodamina no ventrículo das operárias.	Sólido	Em nenhum momento ocorreu a passagem de Sudan Black do papo para o ventrículo das operárias.
	Líquido	Foi encontrado traços do marcador após 4 horas da ingestão do alimento.	Líquido	

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; Vent: Ventrículo.

Uma das principais características observadas neste bioensaio foi a pequena quantidade de Rodamina e Sudan Black presente nas várias estruturas do sistema digestório analisadas. Aparentemente, a ingestão da dieta sólida é um processo que ocorre em menor escala, quando comparado com aqueles envolvidos no consumo das dietas líquidas. De fato, ao se comparar os dados encontrados nos diferentes bioensaios realizados é possível observar que as dietas sólidas (Figura 8 e 12), e aquelas que contêm compostos lipídicos (Figura 5 e 11), são ingeridas em menor quantidade do que os alimentos contendo somente carboidratos (Figura 2 e 10).

6.3. *Tapinoma melanocephalum* (formiga-fantasma).

6.3.1. Dieta líquida

6.3.1.1. Solução de água e mel + Rodamina

Os resultados do bioensaio de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina realizado com as operárias de *T. melanocephalum* estão resumidos na Tabela 9. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

A Rodamina encontrada no sistema digestório de *T. melanocephalum* indicou que a solução de água e mel foi distribuída por todas as cavidades analisadas, com exceção das glândulas pós-faríngeas. A cavidade infrabucal e o papo foram corados imediatamente após a ingestão da dieta, enquanto o ventrículo somente após 4 horas.

Tabela 9. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Tapinoma melanocephalum* (Corante: Rodamina)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração	GPF. turgidez	PAPO coloração	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	2,2 ± 0,8	0	0	3,0 ± 0,0	2,9 ± 1,1	0
30 min.	2,3 ± 0,7	0	0	3,0 ± 0,0	3,2 ± 1,0	0
1 hora	2,3 ± 0,7	0	0	3,0 ± 0,0	1,7 ± 1,1	0
4 horas	2,1 ± 1,0	0	0	2,3 ± 0,8	1,6 ± 1,3	0,3 ± 0,5
12 horas	2,4 ± 1,0	0	0	2,1 ± 0,9	3,1 ± 0,7	0,3 ± 0,5
24 horas	2,2 ± 1,0	0	0	2,0 ± 0,8	1,9 ± 0,7	0,4 ± 0,5
48 horas	1,8 ± 0,9	0	0	1,5 ± 0,8	1,8 ± 0,9	0,6 ± 0,5
72 horas	0,8 ± 1,2	0	0	1,1 ± 0,3	1,2 ± 0,6	0,5 ± 0,5

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo.

A Figura 15 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para o corante hidrossolúvel presente no interior do sistema digestório de *T. melanocephalum* ao longo do tempo.

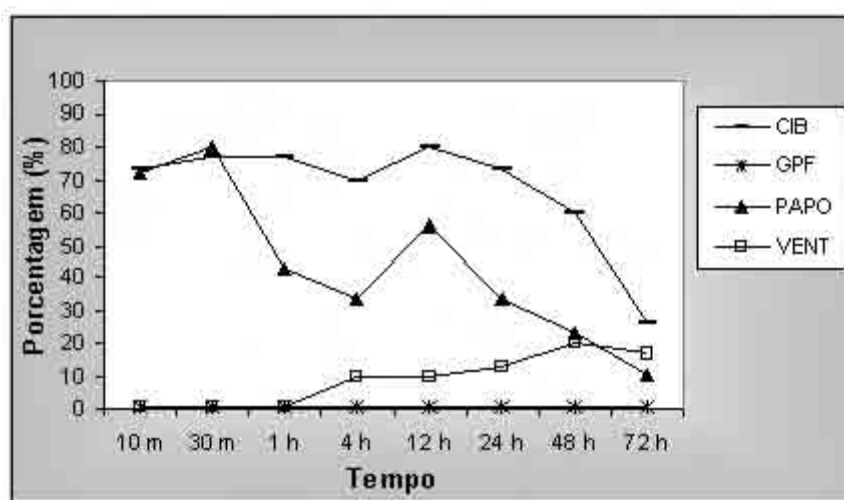


Figura 15. Gráfico mostrando o índice de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Tapinoma melanocephalum* (n=80).

A solução de água e mel foi filtrada na cavidade infrabucal e setenta operárias tinham o seu conteúdo marcado pela Rodamina. Isto mostra que apenas dez operárias esvaziaram a cavidade infrabucal e/ou não apresentavam restos de alimento em seu interior. Conseqüentemente, o índice de ingestão calculado para essa estrutura variou pouco (Figura 15). Os grupos de operárias que apresentaram os índices mais baixos foram aqueles que permaneceram 48 e 72 horas isolados da colônia.

A ausência de Rodamina nas glândulas pós-faríngeas de *T. melanocephalum* indica que para essa espécie os alimentos ricos em carboidratos também não são deslocados para esse local. Por outro lado, a região do sistema digestório de maior concentração de Rodamina foi o papo. Analisando a média dos valores estimados para a intensidade de coloração e turgidez é possível perceber que até o tempo de 30 minutos o papo das operárias está totalmente corado e cheio (Tabela 9). Entretanto, a partir desse momento ocorreu uma redução marcante tanto em sua coloração quanto turgidez. Durante o período em que as operárias foram mantidas isoladas da colônia foi observado uma grande quantidade de manchas de Rodamina na superfície das placas e no algodão umedecido utilizado como fonte de água. Assim, a turgidez do papo foi alterada devido à regurgitação de alimento, ao passo que, provavelmente, o consumo de água alterou sua coloração. A combinação desses dois comportamentos refletiu-se no índice de ingestão (Figura 15), que a partir de 30 minutos sofreu várias reduções. Nos bioensaios realizados com as operárias de *L. humile* e *M. pharaonis* apenas a turgidez do papo sofreu grandes alterações, e somente após 24 horas da ingestão do alimento (Tabela 1 e 4).

Semelhante ao encontrado para *M. pharaonis*, a presença de Rodamina no intestino médio de *T. melanocephalum* foi detectada após 4 horas da ingestão da solução de água e mel; um pouco mais lento que *L. humile*. Os valores estimados para a intensidade de coloração do ventrículo foram relativamente baixos (Tabela 9). A quantidade de alimento que passou do papo para o ventrículo aumentou durante os tempo analisados e atingiu os maiores valores após 24 horas.

Aparentemente, a presença ou não de pellets na cavidade infrabucal não deve estar associada ao fato das operárias regurgitarem o alimento. Esse fato pode ser comprovado por meio da análise dos índices de ingestão calculados para os grupos de operárias dissecadas até 24 horas (Figura 15). Ao mesmo tempo em que ocorre uma redução do índice de ingestão do papo, devido a regurgitação do alimento, o índice da cavidade infrabucal permanece praticamente constante. A micrografia representada na Figura 16 ilustra este fato. Nela é possível observar um pellet retirado da cavidade infrabucal após 72 horas, e a pequena quantidade de alimento estocado no papo.

Um fato importante na alimentação das operárias dessa espécie é que, visualmente, o gáster dos indivíduos sofre uma grande dilatação durante a alimentação. Isso indica que as operárias ingerem o máximo possível de recursos durante o forrageio.



Figura 16. Fotomicrografia de uma operária de *Tapinoma melanocephalum* ilustrando o pellet da cavidade infrabucal (seta) e o papo contendo uma pequena quantidade de alimento após 72 horas.

Durante a análise da gravação em VHS da colônia de *T. melanocephalum* observou-se que as operárias, imediatamente após se alimentarem, retornavam para o interior do ninho e realizavam trofalaxia com outras operárias e com as rainhas, mas não com as larvas. Após 30 minutos nove rainhas e metade das operárias da colônia já apresentavam o marcador no papo; fato observado pela sua transparência. Ao final de 50 minutos praticamente todas operárias e rainhas haviam recebido a solução de água e mel. Além disso, após 35 minutos também foi observado que algumas operárias que não encontravam outros adultos para compartilhar o conteúdo do papo regurgitavam o alimento em diferentes locais do ninho.

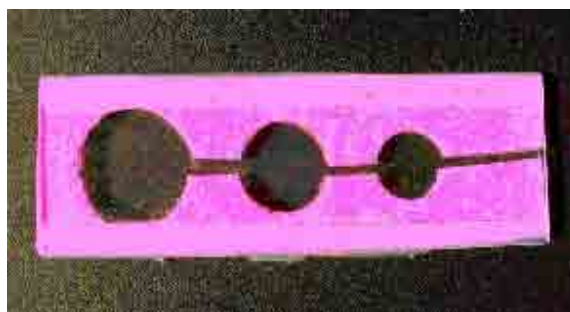


Figura 17. Fotomicrografia do ninho de observação confeccionado a partir de lâminas de vidro (escala 1:1).

6.3.1.2. Solução de óleo de amendoim + Sudan Black

Os resultados do bioensaio de ingestão da solução de óleo de amendoim contendo Sudan Black realizado com as operárias de *T. melanocephalum* estão resumidos na Tabela 10. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

Entre todas as estruturas do sistema digestório analisadas somente o ventrículo das operárias não foi corado pelo Sudan Black. A cavidade infrabucal, o papo e as glândulas pós-faríngeas foram corados imediatamente após a ingestão da dieta.

Tabela 10. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Tapinoma melanocephalum* (Corante: Sudan Black)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração	GPF. turgidez	PAPO coloração	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	1,5 ± 1,6	0,4 ± 0,5	0,4 ± 0,5	2,7 ± 0,5	1,2 ± 0,4	0
30 min.	1,8 ± 1,5	0,4 ± 0,5	0,5 ± 0,7	2,8 ± 0,4	1,1 ± 0,3	0
1 hora	1,2 ± 1,5	0,3 ± 0,5	0,5 ± 0,8	3,0 ± 0,0	1,2 ± 0,4	0
4 horas	0,9 ± 1,4	0,4 ± 0,5	1,4 ± 1,6	2,5 ± 0,5	1,0 ± 0,0	0
12 horas	1,8 ± 1,5	0,6 ± 0,8	0,9 ± 1,3	2,8 ± 0,4	1,1 ± 0,3	0
24 horas	1,8 ± 1,5	0,5 ± 0,8	0,7 ± 1,3	2,8 ± 0,4	1,2 ± 0,4	0
48 horas	1,2 ± 1,5	0,8 ± 1,0	0,9 ± 1,3	2,8 ± 0,4	1,1 ± 0,3	0
72 horas	0,6 ± 1,3	1,2 ± 1,4	0,7 ± 0,8	2,7 ± 0,5	1,1 ± 0,3	0

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo.

A Figura 18 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para o corante lipossolúvel presente no interior do sistema digestório de *T. melanocephalum* ao longo do tempo.

De todas as operárias dissecadas 36 continham o alimento da cavidade infrabucal corado pelo Sudan Black. As demais já apresentavam essa estrutura vazia no momento da alimentação ou eliminaram pellets durante o bioensaio. Para essa espécie a variação no índice de ingestão da cavidade infrabucal também foi decorrente da eliminação de pellets, cuja presença foi registrada na superfície das placas em que as operárias foram mantidas. Entretanto, comparando-se com as demais espécies o índice de ingestão calculado para *T. melanocephalum* foi o mais baixo de todos.

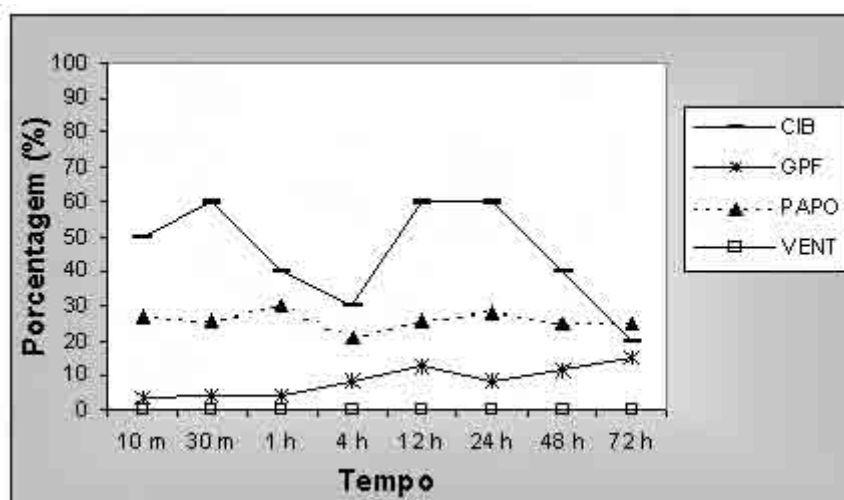


Figura 18. Gráfico mostrando o índice de ingestão do óleo de amendoim contendo Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Tapinoma melanocephalum* (n=80)

A partir da cavidade infrabucal parte do Sudan Black se deslocou para as glândulas pós-faríngeas. Os valores calculados para o índice de ingestão do óleo de amendoim nessa estrutura variaram entre 3 e 15%, e revelam a pequena quantidade de Sudan Black que foi armazenada em seu interior. Provavelmente, a presença de outras substâncias no lúmen das glândulas pós-faríngeas impossibilitaram o armazenamento de uma quantidade maior do óleo de amendoim. O deslocamento de Sudan Black para o interior das glândulas ocorreu de forma gradual.

A quantidade de alimento ingerido pelos grupos de operárias foi praticamente a mesma. Este fato pode ser comprovado pela análise da turgidez estimada para o papo dos indivíduos (Tabela 10). Esperava-se que após um longo período de jejum as operárias consumissem uma grande quantidade de alimento. Contudo, foi observado que o volume da solução de óleo de amendoim ingerida ocupou no máximo 25% do papo, indicando que as operárias consumiram uma quantidade reduzida de alimento.

Da mesma forma que nos bioensaios utilizando a solução de óleo de amendoim para as demais espécies também não foi observado a passagem de Sudan Black para o ventrículo das operárias de *T. melanocephalum*.

6.3.2. Dieta sólida - Mistura de corantes

Os resultados do bioensaio de ingestão da dieta sólida contendo ao mesmo tempo Rodamina e Sudan Black realizado com as operárias de *T. melanocephalum* estão resumidos na Tabela 11. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

Semelhante a *L. humile* e *M. pharaonis* os corantes utilizados na dieta sólida só não foram encontrados no ventrículo das operárias. Imediatamente após o término da ingestão do alimento tanto a Rodamina quanto o Sudan Black foram encontrados na cavidade infrabucal e papo. As glândulas pós-faríngeas foram coradas apenas pelo Sudan Black.

Tabela 11. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Tapinoma melanocephalum* (Corantes: Rodamina + Sudan Black)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração (SB)	GPF turgidez (SB)	PAPO coloração (R)	PAPO coloração (SB)	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	2,1 ± 1,4	0,2 ± 0,4	0,2 ± 0,4	2,3 ± 0,5	3,0 ± 0,0	1,4 ± 0,5	0
30 min.	2,1 ± 1,4	0,2 ± 0,4	0,2 ± 0,4	2,1 ± 0,7	3,0 ± 0,0	1,2 ± 0,4	0
1 hora	1,8 ± 1,5	0,4 ± 0,5	0,4 ± 0,7	2,4 ± 0,5	3,0 ± 0,0	1,3 ± 0,5	0
4 horas	1,8 ± 1,5	0,5 ± 0,8	0,3 ± 0,5	2,2 ± 0,7	3,0 ± 0,0	1,3 ± 0,5	0
12 horas	1,2 ± 1,5	0,5 ± 0,8	0,3 ± 0,5	2,4 ± 0,5	3,0 ± 0,0	1,2 ± 0,4	0
24 horas	0,9 ± 1,4	0,7 ± 0,8	0,6 ± 0,7	2,4 ± 0,5	3,0 ± 0,0	1,2 ± 0,4	0
48 horas	1,5 ± 1,6	0,6 ± 0,7	0,6 ± 0,8	1,9 ± 0,7	3,0 ± 0,0	1,3 ± 0,5	0
72 horas	0,6 ± 1,3	1,0 ± 0,7	1,8 ± 1,3	2,3 ± 0,7	3,0 ± 0,0	1,2 ± 0,4	0

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo; SB: Sudan Black; R: Rodamina.

A Figura 19 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para os corantes hidrossolúvel e lipossolúvel presentes no interior do sistema digestório de *T. melanocephalum*, ao longo do tempo.

De uma maneira geral, os índices de ingestão calculados para a distribuição dos marcadores no interior do sistema digestório das operárias de *T. melanocephalum* foram os mais baixos encontrados entre todas as espécies. A cavidade infrabucal foi corada pelos dois marcadores, entretanto, eles não foram encontrados simultaneamente numa mesma operária; diferente de *L. humile* e *M. pharaonis*. A Rodamina foi encontrada em 40 operárias, ao passo que apenas quatro indivíduos continham os pellets da cavidade infrabucal corados pelo Sudan Black; as demais não continham alimento no interior dessa estrutura. A redução na intensidade de coloração observada para a cavidade infrabucal após 4 horas (Tabela 11) foi causada pela eliminação de uma quantidade maior de pellets. Este fato refletiu-se no índice de ingestão e pode ser observado claramente na Figura 19.

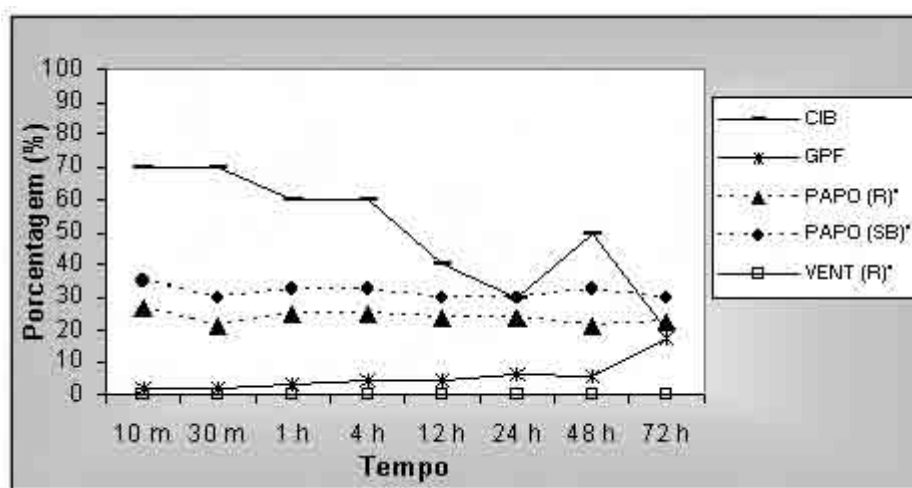


Figura 19. Gráfico mostrando o índice de ingestão da dieta sólida contendo Rodamina e Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Tapinoma melanocephalum* (* Rodamina; ** Sudan Black)(n=80).

As glândulas pós-faríngeas foram coradas pelo Sudan Black imediatamente após a ingestão da dieta. Ocorreu um aumento gradual tanto em sua turgidez quanto coloração (Tabela 11), fazendo com que os índices de ingestão sofressem uma elevação ao longo dos tempos analisados (Figura 19). Por outro lado, nenhuma operária apresentou o conteúdo das glândulas pós-faríngeas corado pela Rodamina.

Diferente da cavidade infrabucal, foi encontrado tanto Rodamina quanto Sudan Black no interior do papo das operárias. Ainda, essa estrutura foi a que apresentou o maior acúmulo de alimento de todo o sistema digestório. Apesar disso, a média de turgidez encontrada indica que as operárias ingeriram uma quantidade de alimento suficiente para preencher não mais que metade de sua capacidade (Tabela 11). Uma vez que as operárias ingeriram quantidades equivalentes de corante, as diferenças observadas entre os índices de ingestão de Rodamina e Sudan Black foram ocasionadas exclusivamente pela intensidade de coloração que cada corante assumiu ao serem armazenados no papo. Ou seja, é possível dizer que no momento da alimentação algumas operárias já continham algum tipo de substância hidrossolúvel no interior do papo. Fato que ocasionou uma redução da intensidade de coloração da Rodamina. A parte da dieta que continha as substâncias lipossolúveis não sofreu alteração.

Em nenhum momento o ventrículo das operárias apresentou traços dos corantes incorporados à dieta.

A Tabela 12 apresenta uma comparação das principais diferenças observadas entre a distribuição dos corantes hidrossolúvel e lipossolúvel ingeridos nas dietas sólida e líquidas pelas operárias de *T. melanocephalum*.

Tabela 12. Comparação entre as principais diferenças encontradas nos bioensaios de ingestão das dietas sólidas e líquidas pelas operárias de *Tapinoma melanocephalum*.

	Rodamina	Características	Sudan Black	Características
CIB	Sólido	De todas as operárias 40 apresentaram o conteúdo da cavidade infrabucal corado pela Rodamina. Ocorreu eliminação de pellets.	Sólido	Apenas sete operárias apresentaram o conteúdo da cavidade infrabucal corado pelo Sudan Black. Ocorreu eliminação de pellets.
	Líquido	O índice de ingestão sofreu apenas pequenas mudanças. A maior parte dos pellets foram eliminados somente após 48 horas.	Líquido	O índice de ingestão do Sudan Black permaneceu abaixo de 60%. Ocorreu eliminação de pellets ao longo do tempo.
GPF	Sólido	Não foi encontrado Rodamina nas glândulas pós-faríngeas.	Sólido	As glândulas pós-faríngeas foram coradas após 10 minutos. O índice de ingestão atingiu no máximo 17%.
	Líquido		Líquido	As glândulas pós-faríngeas foram coradas após 10 minutos. O índice de ingestão atingiu no máximo 15%.
Papo	Sólido	Os índices de ingestão de Rodamina foram baixos. As operárias não regurgitaram o alimento ingerido.	Sólido	O índice de ingestão do Sudan Black foi superior ao encontrado para a Rodamina; com valores acima de 30%.
	Líquido	O índice de ingestão da Rodamina atingiu um valor máximo de 80%. Porém, esse valor diminuiu ao longo do tempo devido a regurgitação de alimento.	Líquido	O índice de ingestão do Sudan Black atingiu um valor máximo de 30% e sofreu apenas pequenas mudanças. Não ocorreu a regurgitação de alimento.
Vent	Sólido	Não foi encontrado Rodamina no ventrículo das operárias.	Sólido	Não ocorreu a passagem de Sudan Black do papo para o ventrículo.
	Líquido	Foi encontrado Rodamina no ventrículo após 4 horas da ingestão do alimento.	Líquido	

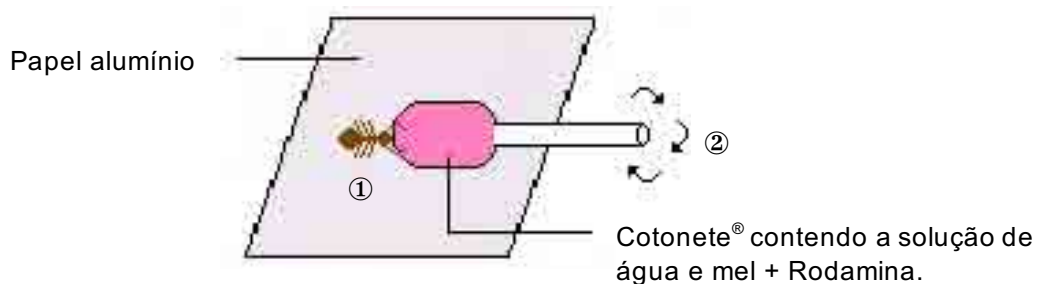
CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; Vent: Ventrículo.

6.4. *Paratrechina fulva* (formiga-louca).

6.4.1. Dieta líquida

6.4.1.1. Solução de água e mel + Rodamina

Antes de iniciar a descrição resultados deste item faz-se necessário indicar algumas diferenças observadas no processo de alimentação dessa espécie em relação às demais. As operárias não ingeriram a dieta quando simplesmente colocada na arena de forrageamento. Para que as elas consumissem a solução de água e mel foi necessário que ela estivesse em movimento. Ou seja, a partir do momento em que as operárias encontrassem a fonte de alimento na arena de forrageamento (1), era necessário fazer pequenos movimentos circulares no cotonete[®] que continha a dieta (2). Os movimentos realizados foram manuais e o esquema a seguir ilustra tal situação.



Então, as operárias que estavam sobre o papel alumínio imediatamente se dirigiam até a dieta, prendiam o cotonete[®] com a mandíbulas e realizavam movimentos ventrais de flexão do gáster (Figura 20). Aparentemente, durante esses movimentos era borrifado ácido fórmico sobre a dieta e a operária abandonava o cotonete[®]. Após esta série de comportamentos a movimentação da dieta era interrompida e só depois disso algumas operárias se aproximavam e iniciavam o processo de alimentação.

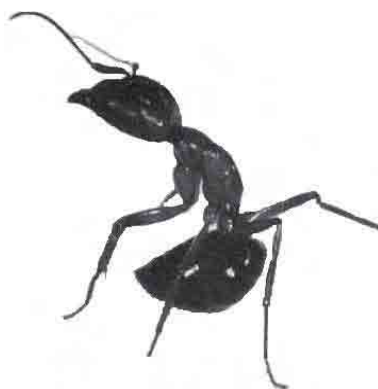


Figura 20. Micrografia ilustrando o movimento de flexão do gáster realizado por uma operária antes de iniciar o processo de alimentação (modificado de HÖLLDOBLER; WILSON 1990).

Os resultados do bioensaio de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina realizado com as operárias de *P. fulva* estão resumidos na Tabela 13. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

Tabela 13. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Paratrechina fulva* (Corante: Rodamina)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração	GPF. turgidez	PAPO coloração	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	2,4 ± 1,3	0	0	2,7 ± 0,5	2,1 ± 1,0	0
30 min.	2,1 ± 1,4	0	0	2,5 ± 0,7	1,8 ± 0,4	0
1 hora	3,0 ± 0,0	0	0	2,3 ± 0,8	2,0 ± 0,8	0,6 ± 0,5
4 horas	2,1 ± 1,4	0	0	2,8 ± 0,4	1,6 ± 0,5	1,0 ± 0,7
12 horas	2,1 ± 1,4	0	0	2,5 ± 0,5	1,6 ± 0,7	1,2 ± 0,6
24 horas	2,7 ± 0,4	0	0	2,4 ± 0,7	1,9 ± 1,0	1,2 ± 0,8
48 horas	2,1 ± 1,4	0	0	2,3 ± 0,8	1,4 ± 1,0	1,3 ± 0,7
72 horas	2,4 ± 1,3	0	0	2,8 ± 0,4	1,3 ± 0,5	1,4 ± 0,8

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo.

A Rodamina foi encontrada em todas as cavidades analisadas do sistema digestório de *P. fulva*, exceto nas glândulas pós-faríngeas. A cavidade infrabucal e o papo foram corados imediatamente após a ingestão da dieta, e somente após 1 hora a Rodamina foi encontrada no ventrículo das operárias.

A Figura 21 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para o corante hidrossolúvel presente no interior do sistema digestório de *P. fulva* ao longo do tempo.

A intensidade de coloração da cavidade infrabucal estimada para *P. fulva* sofreu apenas pequenas variações (Tabela 13). Por esse motivo, o índice de ingestão representado na Figura 21 também variou pouco e indica que as operárias dessa espécie eliminaram poucos pellets. Este fato foi confirmado pelo número de operárias que continham essas partículas no interior da cavidade infrabucal, 63 no total. E também pelo número reduzido de pellets encontrado nas placas de Petri em que os grupos de operárias foram mantidos até o momento da dissecação.

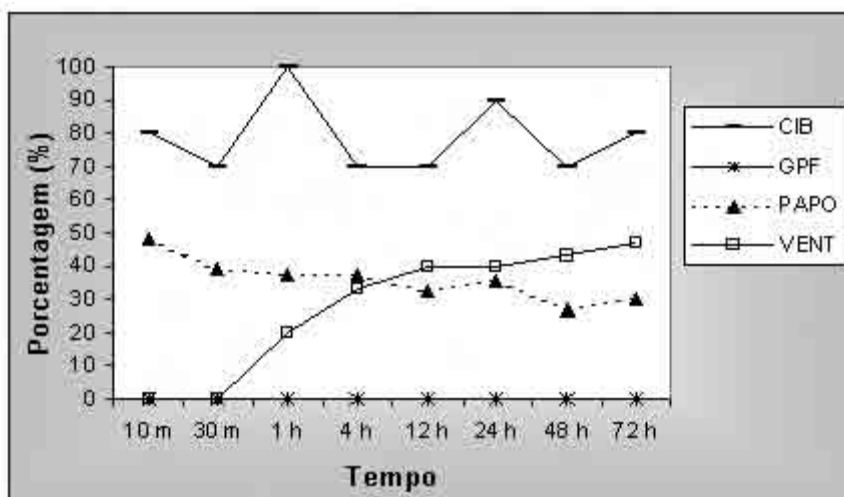


Figura 21. Gráfico mostrando o índice de ingestão da solução de água e mel contendo Rodamina nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Paratrechina fulva* (n=80).

A Rodamina não foi encontrada nas glândulas pós-faríngeas de nenhuma das operárias de *P. fulva* dissecadas. Por outro lado, o papo foi a estrutura responsável pelo armazenamento de praticamente toda solução de água e mel ingerida. Entretanto, na Figura 21 é possível verificar que a quantidade de alimento ingerido não excedeu 48% da capacidade total de armazenamento do papo. Aparentemente, isso indica que as operárias dessa espécie consomem apenas uma quantidade reduzida de carboidratos sob a forma líquida.

Uma outra característica importante observada nos bioensaios foi que, diferente das demais espécies, *P. fulva* permaneceu um período maior de tempo com o alimento estocado no papo. Somente após 4 horas do término da alimentação as operárias passaram a regurgitar a solução de água e mel. Tanto as operárias de *L. humile* quanto as de *M. pharaonis* e *T. melanocephalum* apresentaram esse comportamento em apenas 10 minutos. Além disso, a quantidade de solução de água e mel regurgitada pelas operárias de *P. fulva* foi relativamente baixa em comparação a essas espécies. Isto fez com que o índice de ingestão calculado para o papo sofresse apenas pequenas variações, decaindo sutilmente entre os tempos de 12 a 72 horas (Figura 21).

A Rodamina ingerida juntamente com o alimento foi encontrada no ventrículo e intestino posterior das operárias após 1 hora. Os valores estimados para a intensidade de coloração dessas regiões aumentou com o decorrer do tempo (Tabela 13), e revela que as operárias utilizaram uma quantidade relativamente alta dos carboidratos ingeridos. Essa característica refletiu-se no índice de ingestão calculado para os diferentes grupos de operárias (Figura 21), sendo o mais alto entre as espécies estudadas.

6.4.1.2. Solução de óleo de amendoim + Sudan Black

Da mesma forma que o bioensaio anterior (item 6.4.1.1.), o cotonete[®] contendo a solução de óleo de amendoim + Sudan Black também precisou ser movimentado.

Os resultados do bioensaio de ingestão da solução de óleo de amendoim contendo Sudan Black realizado com as operárias de *P. fulva* estão resumidos na Tabela 14. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

Tabela 14. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Paratrechina fulva* (Corante: Sudan Black)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração	GPF. turgidez	PAPO coloração	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	1,8 ± 1,5	0,8 ± 0,4	1,2 ± 0,6	3,0 ± 0,0	1,8 ± 0,8	0
30 min.	2,4 ± 1,3	2,0 ± 0,8	2,9 ± 0,9	3,0 ± 0,0	2,5 ± 1,2	0
1 hora	2,4 ± 1,3	2,2 ± 0,6	3,5 ± 0,8	3,0 ± 0,0	2,2 ± 0,8	0
4 horas	1,8 ± 1,5	1,6 ± 0,5	4,0 ± 0,0	3,0 ± 0,0	1,9 ± 0,9	0
12 horas	1,8 ± 1,5	2,5 ± 0,7	4,0 ± 0,0	3,0 ± 0,0	1,8 ± 0,8	0
24 horas	2,4 ± 1,3	2,6 ± 0,8	4,0 ± 0,0	3,0 ± 0,0	1,6 ± 0,7	0
48 horas	3,0 ± 0,0	2,9 ± 0,3	3,2 ± 1,0	3,0 ± 0,0	1,7 ± 0,7	0
72 horas	2,1 ± 1,4	3,0 ± 0,0	3,3 ± 0,9	3,0 ± 0,0	2,1 ± 0,9	0

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo.

Entre todas as estruturas analisadas apenas o ventrículo das operárias não apresentou traços de Sudan Black. Imediatamente ao final da alimentação a cavidade infrabucal, as glândulas pós-faríngeas e o papo já apresentavam o marcador em seu interior. Os valores estimados para a intensidade de coloração e turgidez dessas estruturas foram os mais elevados entre as espécies estudadas.

A Figura 22 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para o corante lipossolúvel presente no interior do sistema digestório de *P. fulva*, ao longo do tempo.

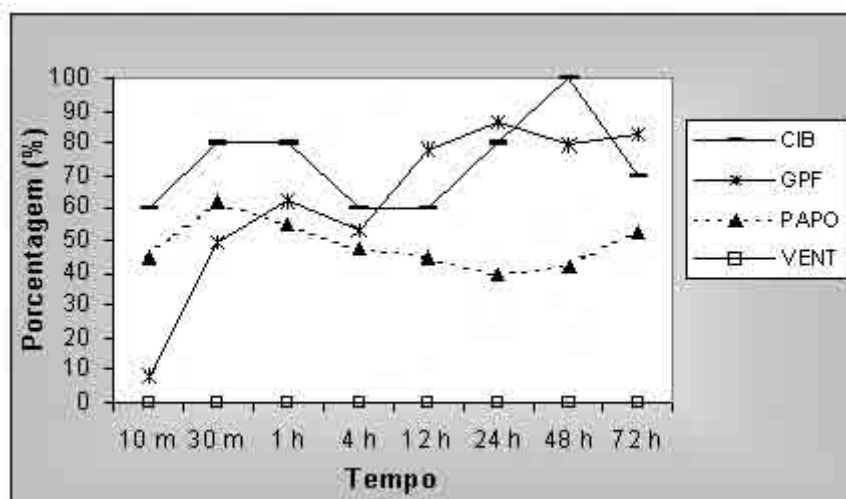


Figura 22. Gráfico mostrando o índice de ingestão do óleo de amendoim contendo Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Paratrechina fulva* (n=80).

Da mesma forma que o bioensaio anterior, o índice de ingestão calculado para a cavidade infrabucal das operárias de *P. fulva* foi relativamente alto (Figura 22). No total foram encontradas 59 operárias com essa estrutura preenchida por restos de alimento marcados pelo Sudan Black. Semelhante ao ocorrido no bioensaio utilizando a Rodamina, isto indica que os grupos de operárias eliminaram um número reduzido de pellets, e reforça a idéia que essa espécie permanece um tempo maior com os pellets antes de eliminá-los. Este comportamento torna-se claro analisando o grupo de operárias que permaneceu 48 horas isolado (Figura 22). Todos os indivíduos dissecados continham um pellet no interior da cavidade infrabucal, fato observado somente para esta espécie.

A análise do sistema digestório das operárias de *P. fulva* após a ingestão da solução de óleo de amendoim contendo Sudan Black revelou a presença do corante nas glândulas pós-faríngeas, fato que não ocorreu com a Rodamina. Se considerarmos todos os resultados obtidos nos bioensaios de ingestão das dietas líquidas pode-se dizer que os carboidratos não são deslocados e/ou armazenados nessas glândulas.

O deslocamento de Sudan Black para as glândulas pós-faríngeas provocou uma elevação de sua intensidade de coloração e turgidez (Tabela 14). Esse aumento ocorreu rapidamente, porém de forma gradual. Ou seja, num curto intervalo de tempo (10-30 minutos) a quantidade de Sudan Black presente nas glândulas pós-faríngeas quadruplicou, porém, não o suficiente para preencher todos os seus lóbulos; que foram preenchidos gradualmente.

Outras características marcantes referente ao trajeto dos compostos lipídicos no interior do sistema digestório de *L. humile* correspondem à morfologia das glândulas pós-faríngeas e o seu conteúdo. Nas demais espécies sempre foi observado que o lúmen das glândulas pós-faríngeas já continha uma certa quantidade de uma substância oleosa. Fato que poderia ser responsável pelo deslocamento lento e gradual do Sudan Black para essas glândulas nas espécies *M. pharaonis* e *T. melanocephalum* (Figuras 11 e 18). Por outro lado, no presente bioensaio foi observado que as glândulas pós-faríngeas das operárias apresentavam uma quantidade bastante reduzida dessa substância, de modo que a ingestão da dieta elevou rapidamente tanto a intensidade de coloração quanto a turgidez dessa estrutura (Tabela 14). Fato que pode ser confirmado por meio do índice de ingestão presente na Figura 21, que atingiu valores superiores a 80%, um dos mais altos encontrados. Podendo ser comparado apenas ao índice de ingestão calculado para *L. humile*, que apresentou valores entre 75 e 85%. Entretanto, a principal característica a ser destacada é a morfologia das glândulas pós-faríngeas de *P. fulva*. A Figura 23 contém uma micrografia dos lóbulos dessas glândulas em vista dorsal. Os números 1, 2 e 3 correspondem, respectivamente, aos lóbulos anterior e posterior das glândulas, e ao pálato associado a elas. A diferença marcante

observada corresponde ao número de lóbulos que cada uma das glândulas apresenta, apenas dois. Nesse sentido, as digitações observadas em algumas espécies de formigas está completamente ausente. Em *L. humile*, *M. pharaonis* e *T. melanocephalum* essas glândulas apresentam um número variável de digitações, geralmente entre 22 e 26, distribuídas entre as glândulas (Figura 6); formando inúmeras digitações. Provavelmente, a morfologia dessas glândulas é um fator que pode ser utilizado para diferenciar taxonomicamente a espécie *P. fulva* de outras espécies de formiga urbana.

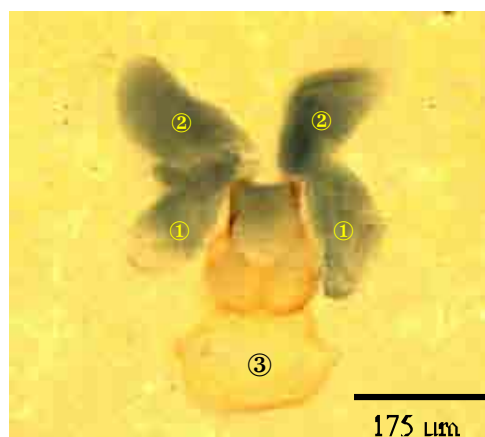


Figura 23. Fotomicrografia das glândulas pós-faríngeas de uma operária de *Paratrechina fulva* corada pelo Sudan Black. 1- lóbulos anteriores; 2- lóbulos posteriores; 3- pálato.

Imediatamente após a ingestão da dieta líquida foi possível observar, por transparência, o Sudan Black armazenado no papo. Assim, o óleo de amendoim passa rapidamente pela cavidade infrabucal, parte desse alimento é deslocado para as glândulas pós-faríngeas, e o restante chega rapidamente ao papo das operárias. O maior índice de ingestão foi observado nos grupos de operárias isolados 1 hora, e atingiu 60% (Figura 22). A partir desse momento ocorreu uma diminuição gradual no índice de ingestão dessa estrutura, fato que se estendeu até o final do bioensaio

(Tabela 14). É possível observar que, num mesmo intervalo de tempo, ocorre uma redução na turgidez do papo e um aumento considerável da turgidez das glândulas pós-faríngeas (Tabela 14). Este fato reforça que os compostos lipídicos entram mais rapidamente no papo, porém, ao longo do tempo ocorre deslocamento desse material para as glândulas pós-faríngeas.

Ainda, comparando os índices de ingestão de Rodamina e Sudan Black pode-se dizer que as operárias de *P. fulva* ingerem quantidades reduzidas e relativamente iguais das dietas líquidas (Figuras 21 e 22). As operárias de *L. humile*, *M. pharaonis* e *T. melanocephalum* consumiram um volume elevado da solução de água e mel e quantidades relativamente baixas dos compostos lipídicos.

Durante a dissecação dos diferentes grupos de operárias não foi observado a passagem de Sudan Black para o ventrículo. Indicando que o óleo de amendoim não entrou no intestino médio. Semelhante às demais espécies, as operárias de *P. fulva* também não regurgitaram a solução de óleo de amendoim em nenhum dos tempos analisados.

6.4.2. Dieta sólida - Mistura de corantes

Especificamente para este bioensaio a dieta foi movimentada com auxílio de um alfinete; uma vez que ela não foi oferecida por meio de um cotonete®.

Os resultados do bioensaio de ingestão da dieta sólida contendo ao mesmo tempo Rodamina e Sudan Black realizado com as operárias de *P. fulva* estão resumidos na Tabela 15. Estão representados a média e o desvio padrão dos valores estimados para turgidez e intensidade de coloração do sistema digestório das operárias, para os tempos de 10 min., 30 min., 1 h, 4 h, 12 h, 24 h, 48h e 72 horas após a ingestão do alimento.

Ambos os marcadores foram encontrados na maioria das estruturas do sistema digestório estudadas, com exceção do ventrículo das operárias, que não apresentaram traços de Rodamina nem de Sudan Black. Imediatamente após o término da ingestão da dieta tanto a Rodamina quanto o Sudan Black foram

encontrados na cavidade infrabucal e no papo. Por outro lado, as glândulas pós-faríngeas continuam apenas Sudan Black em seu interior.

Tabela 15. Intensidade de coloração e turgidez de diferentes estruturas do sistema digestório de *Paratrechina fulva* (Corantes: Rodamina + Sudan Black)(n=80).

Tempo	CIB. coloração	GPF. coloração (SB)	GPF turgidez (SB)	PAPO coloração (R)	PAPO coloração (SB)	PAPO turgidez	VENT. coloração
10 min.	3,0 ± 0,0	0,4 ± 0,5	0,4 ± 0,5	2,1 ± 0,7	3,0 ± 0,0	3,1 ± 0,9	0
30 min.	2,4 ± 1,3	0,3 ± 0,5	0,3 ± 0,5	2,3 ± 0,8	3,0 ± 0,0	2,7 ± 0,9	0
1 hora	1,5 ± 1,6	0,4 ± 0,7	1,2 ± 1,9	2,5 ± 0,5	3,0 ± 0,0	3,2 ± 0,8	0
4 horas	1,8 ± 1,5	0,3 ± 0,5	1,2 ± 1,9	2,4 ± 0,5	3,0 ± 0,0	2,8 ± 1,0	0
12 horas	1,2 ± 1,5	0,5 ± 0,7	0,8 ± 1,2	2,6 ± 0,5	3,0 ± 0,0	3,2 ± 1,2	0
24 horas	1,8 ± 1,5	0,8 ± 1,0	1,3 ± 1,6	2,1 ± 0,6	3,0 ± 0,0	3,7 ± 0,7	0
48 horas	1,2 ± 1,5	0,6 ± 0,7	1,5 ± 1,7	1,9 ± 0,9	3,0 ± 0,0	3,4 ± 0,8	0
72 horas	1,8 ± 1,3	1,0 ± 0,7	2,9 ± 1,8	2,1 ± 0,3	3,0 ± 0,0	3,2 ± 0,8	0,2 ± 0,4

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; VENT: Ventrículo; SB: Sudan Black; R: Rodamina.

A Figura 24 contém um diagrama ilustrando as variações encontradas nos índices de ingestão calculados para os corantes hidrossolúvel e lipossolúvel presentes no interior do sistema digestório de *P. fulva* ao longo do tempo.

A intensidade de coloração da cavidade infrabucal sofreu algumas variações ao longo dos tempos analisados, que podem ser observadas por meio da análise do índice de ingestão calculado para essa estrutura (Figura 24). Essa variação foi decorrente à eliminação dos pellets formados no processo de filtração da dieta.

Em comparação aos bioensaios utilizando as dietas líquidas, percebe-se que o índice de ingestão da dieta sólida foi mais baixo. Provavelmente, isto tenha ocorrido pelo fato das partículas presentes na dieta sólida preencherem mais rapidamente a cavidade infrabucal, ocasionando o seu esvaziamento. Semelhante ao observado para *L. humile* e *M. pharaonis* ambos os corantes foram encontrados na cavidade infrabucal. Entretanto, das 80 operárias dissecadas 28 estavam coradas pela Rodamina, duas estavam coradas somente pelo Sudan Black, e 19

apresentavam a cavidade infrabucal corada pelos dois marcadores; as demais não continham pellets nessa estrutura.

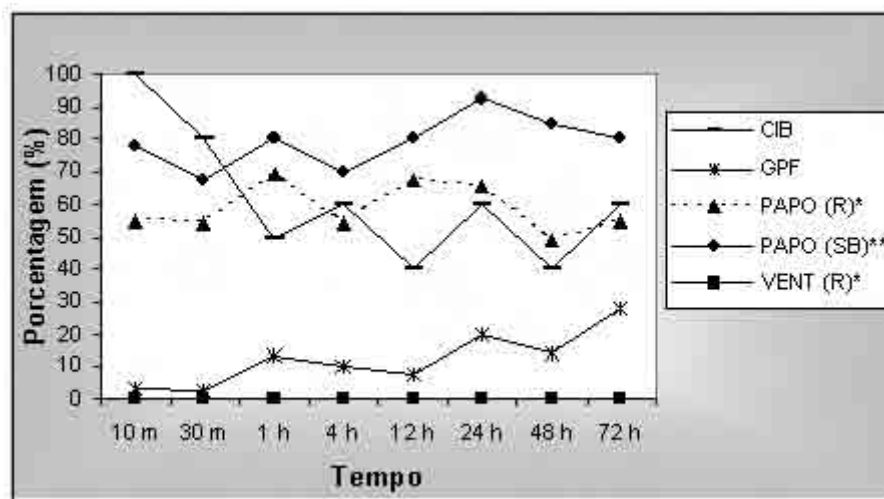


Figura 24. Gráfico mostrando o índice de ingestão da dieta sólida contendo Rodamina e Sudan Black nas várias estruturas do sistema digestório das operárias de *Paratrechina fulva* (*Rodamina; **Sudan Black)(n=80).

Semelhante às demais espécies, as glândulas pós-faríngeas das operárias foram coradas somente pelo Sudan Black. As pequenas elevações no índice de ingestão calculado para essa estrutura foram decorrentes ao deslocamento da dieta contendo a solução de óleo de amendoim armazenada no papo. Este fato ocorreu de forma acentuada nos grupos de operárias dissecados entre 24 e 48 horas, atingindo os valores mais altos ao final de 72 horas (Figura 24). Apesar de ter ocorrido o deslocamento do marcador para as glândulas pós-faríngeas os índices calculados foram relativamente baixos em comparação ao consumo da dieta líquida (Figura 22).

Ambos os corantes foram encontrados no papo e sua distribuição seguiu o padrão encontrado nas demais espécies. A solução de água e mel permaneceu concentrada na região anterior do papo, próximo ao esôfago, enquanto a maior parte

do óleo de amendoim ingerido foi armazenado na região posterior, próximo ao proventrículo. Assim, a quantidade reduzida de Sudan Black nas glândulas pós-faríngeas e de Rodamina no ventrículo pode ser explicada devido a impossibilidade de passagem dos alimentos em direção a essas estruturas.

O ventrículo das operárias foi corado apenas pela Rodamina, entretanto, este fato ocorreu somente 72 horas após o final da alimentação (Tabela 15, Figura 24). Além disso, as operárias de *P. fulva* também não regurgitaram a dieta ingerida em nenhum dos tempos analisados.

A Tabela 16 apresenta uma comparação das principais diferenças observadas entre a distribuição dos corantes hidrossolúvel e lipossolúvel ingeridos nas dietas sólida e líquidas pelas operárias de *P. fulva*.

Tabela 16. Comparação entre as principais diferenças encontradas nos bioensaios de ingestão das dietas sólidas e líquidas pelas operárias de *Paratrechina fulva*.

	Rodamina	Características	Sudan Black	Características
CIB	Sólido	Um total de 28 operárias tinham pellets corados na cavidade infrabucal. Ocorreu eliminação dessas partículas.	Sólido	Apenas duas operárias continham pellets corados somente pelo Sudan Black.
	Líquido	Um total de 63 operárias tinham um pellet corado na cavidade infrabucal. Ocorreu eliminação de um número reduzido dessas partículas.	Líquido	Um total de 59 operárias continham pellets. Ocorreu eliminação de um número reduzido dessas partículas.
GPF	Sólido	Não foi encontrado Rodamina nas glândulas pós-faríngeas.	Sólido	As glândulas pós-faríngeas foram coradas imediatamente após a ingestão da dieta, porém, seu índice de ingestão atingiu um valor máximo de 29%.
	Líquido		Líquido	Essa estrutura também foi corada imediatamente após a ingestão da dieta. Além disso, seu índice de ingestão foi um dos mais altos encontrados, atingindo 89%.
Papo	Sólido	O índice de ingestão foi um dos mais altos encontrados para a dieta sólida, com valores de até 69%. As operárias não regurgitaram a dieta.	Sólido	O índice de ingestão calculado para o Sudan Black foi superior ao encontrado para a Rodamina; com valores entre 69 e 91%. O alimento ingerido não foi regurgitado.
	Líquido	O índice de ingestão atingiu um valor máximo de 55%. As operárias regurgitaram alimento somente após 4 horas.	Líquido	O índice de ingestão do papo atingiu um valor máximo de 60%. O alimento ingerido não foi regurgitado.
Vent	Sólido	Foi encontrado corante no ventrículo das operárias somente após 72 horas. O índice de ingestão atingiu 9%.	Sólido	Em nenhum momento ocorreu a passagem de Sudan Black do papo para o ventrículo das operárias.
	Líquido	Foi encontrado corante no ventrículo das operárias após 1 hora. O índice de ingestão aumentou rapidamente e atingiu 47%.	Líquido	

CIB: Cavidade infrabucal; GPF: Glândulas pós-faríngeas; Vent: Ventrículo.

7. Discussão

7.1. Solução de água e mel: Distribuição da Rodamina B (Reagent).

A Rodamina utilizada no presente estudo foi eficiente para indicar o trajeto percorrido pela solução de água e mel no interior do sistema digestório das operárias de todas as espécies estudadas. Sem exceção, o trajeto compreendeu a cavidade infrabucal, o papo e o ventrículo.

O alimento passou primeiramente pela cavidade pré-oral, e atingiu rapidamente a cavidade infrabucal, sendo que foi encontrado somente partículas sólidas nessa estrutura. Dessa maneira, algumas impurezas presentes na solução de água e mel foram filtradas e apenas a parte líquida foi ingerida; este comportamento repetiu-se em todas as espécies estudadas. De acordo com Febvay e Kermarrec (1981) isto ocorre a fim de eliminar eventuais partículas sólidas que possam bloquear o proventrículo e impedir a passagem de alimento do papo para o intestino médio.

Os primeiros estudos sobre o mecanismo de filtração e a função da cavidade infrabucal foram realizados por Janet (1895). De acordo com essa autora, a partir do momento em que a cavidade infrabucal esteja repleta de restos de alimento seu conteúdo é ejetado sob a forma de um pellet. Alguns dos comportamentos que permitem a ingestão somente de líquidos já foram descritos por Febvay e Kermarrec (1981), e por Bueno (2005). O alimento ingerido vai primeiramente para a cavidade infrabucal uma vez que, no ato da alimentação, a abertura oral está fechada. Posteriormente, ocorre a retração das peças bucais (fechando a cavidade pré-oral), a musculatura da faringe provoca uma pressão negativa e o alimento líquido presente na cavidade infrabucal entra na boca. Durante esse processo ele é forçado a passar por pequenas projeções cuticulares dispostas pela cavidade infrabucal e parte da faringe (GLANCEY et al. 1981; BUENO 2005).

Todos os grupos de operárias eliminaram os restos de alimento da cavidade infrabucal sob a forma de uma pequena esfera (pellet), sendo que este

comportamento ocorreu de forma irregular. Ou seja, para uma mesma espécie, ele ocorreu predominantemente nas primeiras horas do bioensaio, ora somente após 24 horas (Figura 2). De uma maneira geral, as operárias de *L. humile* e *T. melanocephalum* eliminaram uma maior quantidade de pellets após 24 horas, ao passo que *M. pharaonis* apresentou esse comportamento acentuado entre 4 e 48 horas após a ingestão do alimento. Em um de seus estudos, Glancey et al. (1981) observaram que operárias de *S. invicta* continham um número menor de pellets na cavidade infrabucal depois de permanecerem 1 hora isoladas. Todas essas espécies esvaziaram o conteúdo da cavidade infrabucal mais rápido e em maior intensidade que os grupos de operárias de *P. fulva*, que por sua vez, eliminaram poucos pellets e somente após 48 horas. Contudo, eles eram maiores que os pellets das demais espécies, sugerindo que a cavidade infrabucal de *P. fulva* comporta um número maior de partículas, e conseqüentemente, necessita de um tempo maior para ser preenchida e esvaziada. Apesar de no presente estudo não ter sido observado se existe relação entre o tamanho da operária e o tamanho do pellet por ela eliminado, é provável que o comportamento de esvaziamento da cavidade infrabucal esteja associado aos hábitos alimentares da espécie e ao tamanho dessa estrutura. Tratando-se, portanto, de um comportamento que pode variar bastante entre diferentes espécies.

É difícil estabelecer uma comparação entre os dados encontrados no presente trabalho com outras espécies de formigas; devido a, praticamente, inexistência de estudos relacionados às condições necessárias para que um pellet seja eliminado. Um dos poucos trabalhos que podem ser citados foi realizado por Quinlan e Cherrett (1978). Esses pesquisadores observaram que operárias de *A. octospinosus* mantidas isoladas da colônia podem permanecer vários dias com a cavidade infrabucal cheia; e sugerem que a partir do momento que seu conteúdo gere um desconforto para o indivíduo ela é esvaziada. Após sete dias, 56% dos indivíduos que eliminaram pellets o fizeram no segundo dia de experimento. Por outro lado, operárias dessa mesma espécie quando mantidas na colônia esvaziaram a cavidade infrabucal mais rápido; a cada 24 horas aproximadamente (FEBVAY;

KERMARREC 1981). As operárias das espécies utilizadas no presente trabalho eliminaram pellets durante as 72 horas que permaneceram isoladas da colônia.

Apesar dos mecanismos de filtração terem sido pouco estudados, alguns trabalhos realizados com diferentes espécies de formiga determinaram o tamanho das partículas que podem ser retidas na cavidade infrabucal. Eisner e Happ (1962) verificaram que operárias de *Camponotus pennsylvanicus*, imediatamente após a ingestão do alimento, foram capazes de filtrar partículas de até 150 μm . Além disso, também sugeriram que após a troca de alimento entre os indivíduos, por meio da trofalaxia, partículas ainda menores podem ser aprisionadas na cavidade infrabucal. Este fato foi comprovado nos experimentos realizados por Cannon (1998), onde foi verificado que as operárias de *C. pennsylvanicus* podem filtrar diferentes tamanhos de partículas. As peças bucais e a cavidade infrabucal foram responsáveis pela filtração das partículas de maior tamanho (45 μm), ao passo que partículas de 6 e 10 μm apesar de serem retidas por essas estruturas, também foram encontradas no papo das operárias. Entretanto, o fato que confirma as suposições levantadas por Eisner e Happ (1962) é que as operárias foram analisadas após 12 horas do término da alimentação. Foi sugerido que durante esse período as operárias realizaram trofalaxia, possibilitando uma filtração mais eficaz; já que o alimento passou mais vezes pelo filtro (CANNON 1998).

Quinlan e Cherrett (1978) verificaram que operárias mínimas de *A. octospinosus*, após consumirem uma dieta líquida contendo esferas de silicone de vários tamanhos, continham partículas de até 10 μm de diâmetro em sua cavidade infrabucal. Por outro lado, a formiga *S. invicta* apresenta um sistema de filtração mais eficiente que as espécies citadas. Glancey et al. (1981) verificaram que operárias mínimas dessa espécie podem reter partículas entre 0,88 e 1,8 μm de diâmetro. Recentemente, Bueno (2005) encontrou partículas maiores que 1 μm na cavidade infrabucal de rainhas de *A. sexdens rubropilosa*, sugerindo que o tamanho das partículas filtradas pode variar de acordo com a espécie e casta do indivíduos, e não somente com o tamanho das operárias como sugerido por Glancey et al.

(1981). No presente trabalho não foi verificado o tamanho das partículas que cada uma das espécies foi capaz de filtrar.

Não foi observado a presença de Rodamina nas glândulas pós-faríngeas das operárias em nenhum dos tempos analisados. A ausência do marcador nesta estrutura foi comum para todas as espécies estudadas. Isto sugere que as substâncias açucaradas solúveis em água utilizadas neste estudo não se deslocam para as glândulas pós-faríngeas. Trabalhos relacionados à alimentação das formigas nunca constataram a presença de compostos hidrossolúveis no interior das glândulas pós-faríngeas (PEREGRINE; MUDD 1974; DELAGE-DARCHEN 1976; VINSON et al. 1980; PHILLIPS; VINSON 1980b; BAGNÈRES; MORGAN 1991; BUENO 2005).

Seguindo o trajeto da Rodamina, após a cavidade infrabucal o alimento foi encontrado no papo das operárias. Devido sua capacidade de expansão essa estrutura foi responsável pelo armazenamento temporário de praticamente todo alimento ingerido. De acordo com Treherne (1967) e Cannon (1998), o papo das formigas é o local ideal para o armazenamento dos recursos alimentares, uma vez que ele é revestido por uma camada de cutícula impermeável que não permite a absorção dos nutrientes.

A ingestão e o armazenamento de diferentes tipos de alimento já foram bem estudados nas formigas (KASPARI; YANONIAK 2001). Devido a grande importância que os açúcares têm na manutenção das atividades fisiológicas dos indivíduos a maior parte da dieta consumida pelos insetos é composta por carboidratos (HOUSE 1975a). Em todos os bioensaios realizados com as dietas líquidas a quantidade de carboidratos ingerida foi superior à de lipídeos; com exceção das operárias de *P. fulva* que se alimentaram pouco da solução de água e mel. Este fato pode ser comparado aos estudos realizados com operárias das espécies *S. invicta* (VINSON 1968; HOWARD; TSCHINKEL 1981b; SORENSEN et al. 1981), e *C. pennsylvanicus* (CANNON; FELL 2002), que também ingerem uma quantidade maior de carboidratos do que alimentos contendo lipídeos. Especificamente para *M.*

pharaonis, Haack et al. (1995) também observaram um consumo alto de carboidratos pelas operárias.

No presente estudo, foi observado algumas situações em que operárias com a mesma turgidez do papo apresentavam diferentes intensidades de coloração. Isto sugere que as operárias que apresentaram uma quantidade menor de corante já existia outro tipo de alimento no interior do papo no momento da alimentação. Este foi um dos fatores que contribuíram para as variações observadas no índice de ingestão do papo.

Apesar das operárias terem ingerido uma grande quantidade da solução de água e mel foi observado que ao longo do tempo elas regurgitaram parte da dieta. Isto sugere que durante o forrageamento essas formigas otimizam a coleta dos recursos, ou seja, ingerem a maior quantidade possível de alimento. Porém, ao serem impedidas de voltar para o ninho, e realizar trofalaxia, não mantêm um volume grande de alimento no papo; mantendo apenas a quantidade necessária para o consumo próprio. Numa situação semelhante, Ayre (1963) observou que operárias de *Camponotus herculeanus* após se alimentarem dos fluídos da mosca (*Musca domestica*) regurgitaram o conteúdo do papo sobre a superfície do ninho. Posteriormente, os indivíduos ingeriam novamente o alimento, sendo que este comportamento ocorreu de 4 a 5 vezes pela mesma operária. Em nenhum dos bioensaios realizados no presente estudo foi observado a re-ingestão da solução de água e mel.

Algumas questões levantadas por Stoffolano (1995) como: o espaço preenchido pelo alimento no papo contribui para o término da alimentação ?, e a viscosidade dos carboidratos tem algum efeito sobre o esvaziamento do papo ?; podem ser respondidas parcialmente por meio da análise dos dados encontrados no presente trabalho. Foi observado que operárias que ingeriram quantidades diferentes de alimento apresentavam a mesma intensidade de coloração do papo. Por exemplo, duas operárias que ingeriram, respectivamente, uma quantidade da dieta suficiente para preencher 25 e 75% do papo, apresentavam a mesma intensidade de coloração do papo. Assim, aparentemente a quantidade de alimento

ingerido não está contribuindo para que as operárias interrompam o processo de alimentação. Além disso, a viscosidade dos carboidratos parece não estar influenciando o esvaziamento do papo. Isto pode ser verificado pelo fato de algumas operárias que tinham a mesma turgidez do papo apresentarem diferentes quantidades de Rodamina, ou seja, o alimento estava mais diluído; e mesmo assim, ambos indivíduos regurgitaram a maior parte do conteúdo do papo.

A capacidade de algumas espécies das subfamílias Formicinae e Dolichoderinae têm em estocar alimentos líquidos no papo ocorre com gasto reduzido de energia. Isto é possível porque o proventrículo da maioria das espécies dessas subfamílias não possui uma musculatura especializada e atua de forma passiva (EISNER; WILSON 1952; EISNER 1957). Por esse motivo, era esperado que as operárias de *P. fulva*, *L. humile* e *T. melanocephalum* permanecessem um período maior de tempo com o alimento estocado no papo e atuassem como “repletas” (ver GLANCEY et al. 1973; BØRGENSEN 2000). Entretanto, o processo de regurgitação do conteúdo do papo teve início em apenas trinta minutos após a coleta das operárias, e estendeu-se durante todo o bioensaio. Assim, essa característica sugere que as operárias responsáveis pela coleta de alimento não são as mesmas que eventualmente estocam o alimento dentro da colônia. De acordo com Sorensen et al. (1981) o alimento adquirido pelas operárias forrageiras segue o seguinte trajeto, respectivamente: 1- operárias repletas: que estocam e distribuem o alimento para a colônia; 2- operárias “nurse”: que realizam diferentes atividades dentro da colônia; 3- Larvas: que são os imaturos da colônia e precisam ser alimentadas pelas operárias.

No presente trabalho foi verificada a distribuição da solução de água e mel apenas para as colônias de *T. melanocephalum*, permitindo verificar que as operárias forrageiras consomem uma grande quantidade de alimento e, ao retornarem para a colônia, distribuem rapidamente o alimento armazenado no papo. O processo de trofalaxia foi intenso, e em apenas 30 minutos, 90% dos adultos de uma pequena colônia (15 rainhas, 600 operárias e crias) já apresentavam traços de Rodamina no interior de seu sistema digestório. Durante o período de observação,

que correspondeu a 120 minutos, as larvas não foram alimentadas com a solução de água e mel. Esses resultados podem ser comparados aos trabalhos encontrados na literatura, que mostram que o alimento não é distribuído de forma homogênea entre as diferentes castas da colônia. De uma maneira geral, os lipídeos e carboidratos adquiridos pelas operárias são oferecidos principalmente para os adultos, enquanto as proteínas são destinadas às larvas (VINSON 1968; HOWARD; TSCHINKEL 1981a; SORENSEN et al. 1981, 1985; WEEKS et al. 2004).

Também foi observado que a partir do momento em que praticamente toda a colônia havia recebido a dieta, algumas operárias passaram a regurgitar alimento na superfície do ninho. Estas informações corroboram os resultados obtidos para os grupos de operárias mantidos em isolamento. Assim, os indivíduos teriam a capacidade de permanecer pequenos intervalos de tempo com grandes quantidades de alimento no papo; já que na colônia ele é distribuído rapidamente entre os adultos. Além disso, estas informações reforçam a idéia de que as operárias armazenam apenas o alimento necessário para manter suas atividades fisiológicas; regurgitando o excesso. De alguma forma, este comportamento permite aos indivíduos ingerir outros tipos de alimento, que por ventura, possam suprir ou complementar suas exigências nutricionais.

A última região em que foi encontrado traços de Rodamina foi o intestino médio, indicando que além de armazenar alimentos ricos em carboidratos no papo as operárias consomem parte desse alimento, que passa gradativamente para o ventrículo. A maioria dos trabalhos presentes na literatura compara apenas a quantidade de carboidratos, lipídeos e proteínas ingeridos pelas operárias, e sua distribuição entre as diferentes castas da colônia. Por outro lado, a taxa de passagem de alimento de uma estrutura para outra do sistema digestório foi estudada em apenas quatro espécies de formigas. Como exemplo podem-se citar os experimentos realizados por Howard e Tschinkel (1981b). Estes pesquisadores observaram que o início do processo de digestão dos carboidratos em operárias de *S. invicta*, mantidas em isolamento, ocorre em apenas alguns segundos após sua

ingestão. Porém, os níveis de maior atividade do ventrículo foram estabelecidos entre 6 e 24 horas após o consumo do alimento.

Para a espécie *C. pennsylvanicus* a digestão dos carboidratos nos intestinos médio e posterior ocorreu de forma tênue entre 4 e 16 horas, apresentando valores acentuados somente após 20 horas (CANNON 1998).

Recentemente, Erthal et al. (2004) ofereceram uma dieta contendo o marcador Azul de Evans para *Acromyrmex subterraneus* e observaram que o papo, o ventrículo e o íleo das operárias foram corados em apenas 30 segundos. No presente estudo, o menor tempo de passagem da solução de água e mel do papo para o ventrículo ocorreu nas espécies *L. humile* e *P. fulva*. A Rodamina indicou que nessas formigas a dieta passa para o ventrículo após 1 hora de sua ingestão. Para *M. pharaonis* e *T. melanocephalum* a presença de Rodamina nos intestinos médio e posterior foi verificada somente após 4 horas. Sugerindo que essas espécies iniciam o processo de digestão mais lentamente que *L. humile*. Possivelmente, as diferenças observadas entre os dados encontrados na literatura e os do presente estudo sejam consequência dos marcadores utilizados. Para *S. invicta* e *C. pennsylvanicus* a presença de alimento no intestino médio foi detectada por meio de marcadores radioativos, que são capazes de detectar quantidades extremamente pequenas dos compostos utilizados e sua localização. Por outro lado, no presente trabalho foi utilizado um corante solúvel em água detectável por meio de sua coloração.

Em relação aos experimentos realizados com *A. subterraneus* (ERTHAL et al. 2004), que também utilizaram um marcador hidrossolúvel, a diferença pode estar no fato dessa espécie não apresentar trofalaxia; como observado em outras formigas cortadeiras (ANDRADE 1997; SCHENEIDER et al. 2000; ANDRADE et al. 2002; BUENO 2005). Assim, todo alimento líquido ingerido é utilizado exclusivamente pelo indivíduo que o consumiu.

7.2. Solução de óleo de amendoim: Distribuição do Sudan Black (Vetec).

O Sudan Black também se mostrou eficiente e indicou as estruturas que o óleo de amendoim atingiu no interior do sistema digestório das operárias. Sem exceção, o trajeto percorrido pelo óleo de amendoim compreendeu a cavidade infrabucal, as glândulas pós-faríngeas, o papo e novamente as glândulas pós-faríngeas. Bueno (2005) verificou que em rainhas de *A. sexdens rubropilosa* os lipídeos que atingiram o sistema digestório se deslocaram diretamente para as glândulas pós-faríngeas. Apesar de terem sido utilizados alimentos marcados com isótopos radioativos, esta informação corrobora os dados obtidos com o Sudan Black utilizado no presente estudo. Assim, mesmo que de forma indireta, é possível indicar a presença do óleo de amendoim no sistema digestório das espécies de formigas utilizadas utilizando um marcador lipossolúvel.

Deve ser ressaltado que, diferente da solução de água e mel, o óleo de amendoim só foi consumido pelas operárias após as colônias passarem por um intervalo maior de jejum. As colônias de *L. humile*, *M. pharaonis* e *P. fulva* permaneceram 96 horas em jejum, enquanto as colônias de *T. melanocephalum*, ficaram sem alimentação durante nove dias. Haack et al. (1995) verificaram que o recrutamento de operárias de *M. pharaonis*, para uma fonte de alimento contendo lipídeos ocorreu somente após a colônia permanecer sete dias em jejum. Essas informações sugerem que: 1 - o consumo de lipídeos requer intervalos relativamente longos de jejum; 2 - os compostos lipídicos armazenados pela colônia esgotam-se mais lentamente que os carboidratos. Além disso, considerando os estudos que mostram a pequena quantidade de lipídeos encontrada no papo de operárias coletadas na natureza (TENNANT; PORTER 1991; CANNON; FELL 2002), é possível que os compostos lipídicos sejam utilizados em menor escala, já que não são encontrados com facilidade.

Semelhante ao observado para os carboidratos, a dieta contendo o óleo de amendoim passou pela cavidade pré-oral e atingiu rapidamente a cavidade infrabucal. Foram encontradas apenas partículas sólidas (pellets) nessa estrutura,

que por sua vez estavam coradas pelo Sudan Black, indicando que as impurezas presentes na solução de óleo de amendoim também foram filtradas.

Durante os bioensaios utilizando a solução de óleo de amendoim as operárias também eliminaram o conteúdo da cavidade infrabucal sob a forma de pellets. Da mesma forma que o observado para a solução de água e mel, este comportamento ocorreu de forma irregular e contribuiu para a variação do índice de ingestão ao longo dos tempos analisados. Especificamente, para as espécies *L. humile* e *T. melanocephalum*, as operárias eliminaram uma maior quantidade de pellets após 24 horas; enquanto que *M. pharaonis* apresentou esse comportamento acentuado após 12 horas. As operárias de *P. fulva* esvaziaram o conteúdo da cavidade infrabucal um pouco mais rápido, entre 1 e 12 horas. Porém, essa espécie eliminou uma quantidade reduzida de pellets (Figura 22).

O conjunto de resultados encontrados nos bioensaios, utilizando a Rodamina ou o Sudan Black, mostram que a eliminação de pellets é um comportamento que pode variar bastante; não somente entre diferentes espécies, mas também para um grupo de operárias da mesma espécie. Assim, os indivíduos podem tanto esvaziar a cavidade infrabucal em apenas alguns minutos, quanto permanecer com um pellet por mais de 72 horas. O simples fato de que ocorre o esvaziamento da cavidade infrabucal corrobora as observações realizadas por Quinlan e Cherrett (1978), Glancey et al. (1981) e Cannon (1998), para as formigas *A. octospinosus*, *S. invicta* e *C. pennsylvanicus*, respectivamente.

Diferente da ingestão da solução de água e mel, foi encontrado óleo de amendoim nas glândulas pós-faríngeas das operárias. Num primeiro momento, ocorre a separação entre as partes sólida e líquida da dieta; na cavidade infrabucal. Logo em seguida, a dieta é ingerida e passa pela faringe da operária, sendo que, nesse momento, ocorre outra separação: uma pequena quantidade do óleo de amendoim entra nas glândulas pós-faríngeas e o restante segue pelo esôfago até o papo.

O índice de ingestão calculado para avaliar a quantidade de óleo de amendoim nas glândulas pós-faríngeas aumentou ao longo do tempo. Ao mesmo

tempo em que ocorreu essa elevação, o índice de ingestão do papo apresentou uma redução, mesmo que sutil, ao longo do bioensaio. Essa característica foi observada em todas as espécies de formigas estudadas, porém, de forma mais evidente na formiga *P. fulva* (Figura 22). Lembrando que os grupos de operárias não se alimentaram até o momento de sua dissecação, é bastante provável que o aumento do índice de ingestão das glândulas pós-faríngeas tenha sido causado pelo deslocamento da dieta. Assim, o óleo de amendoim estocado no papo retorna pelo esôfago para a região anterior do estomodeo, tendo como destino o lúmen das glândulas pós-faríngeas. Este fato já foi verificado para *S. invicta* (PHILLIPS; VINSON 1980b) e evidencia que ambas estruturas podem ser preenchidas por alimentos de origem lipídica, porém, devido a sua maior capacidade, o papo armazena rapidamente um volume maior desses alimentos em relação às glândulas pós-faríngeas.

Os resultados encontrados no presente estudo mostram que existem diferenças consideráveis na quantidade dos lipídeos que entram nas glândulas pós-faríngeas; e também na velocidade com que eles se deslocam para essa estrutura. Para as formigas *L. humile* e *P. fulva* o fluxo do óleo de amendoim é intenso e ocorre num curto intervalo de tempo. Em apenas 1 hora o índice de ingestão das glândulas pós-faríngeas está próximo a 60%, e atinge valores superiores a 80% em 4 horas (Figura 5 e 22, respectivamente). As operárias de *M. pharaonis* também apresentaram o índice de ingestão das glândulas bastante elevado, porém, o deslocamento do marcador foi mais lento (Figura 11). Os valores calculados para o índice de ingestão das glândulas pós-faríngeas de *T. melanocephalum* foram os mais baixos entre todas as espécies analisadas, apenas 12% (Figura 17). De alguma forma, essas diferenças refletem a capacidade e a velocidade que cada uma das espécies têm em utilizar os compostos lipídicos.

Uma das principais características a ser destacada é que, se houver mais de uma origem do conteúdo das glândulas pós-faríngeas, certamente uma delas é o alimento ingerido pela operária. Trabalhos realizados com *S. invicta* (PHILLIPS; VINSON 1980b), *L. humile* (MARKIN 1970) e *A. octospinosus* (PEREGRINE;

MUDD 1974) já haviam sugerido que os lipídeos presentes no interior das glândulas pós-faríngeas eram de origem alimentar. Entretanto, até momento não havia sido estimado o tempo de passagem do alimento presente no papo para o interior dessas glândulas.

Complementando as informações encontradas nos trabalhos realizados com operárias, Vinson et al. (1980) verificaram que os triglicerídeos e ácidos graxos livres deslocados para as glândulas pós-faríngeas de rainhas de *S. invicta* não se acumulam nessa estrutura, sugerindo assim, que essas moléculas são modificadas, atravessam o epitélio celular e podem chegar até a hemolinfa. Dessa forma, as glândulas pós-faríngeas teriam funções semelhantes a cecos gástricos.

Isto foi confirmado e detalhado por Bueno (2005) para rainhas, içás e operárias de *A. sexdens rubropilosa*. Neste trabalho foi demonstrado que o ácido oléico tritiado incorporado em óleo de soja e oferecido às formigas atingiu primeiro a cavidade infrabucal, e posteriormente, o lúmen das glândulas pós-faríngeas. As moléculas atravessam a cutícula e chegam ao epitélio celular, onde podem ser armazenadas ou transferidas para a hemolinfa.

As colônias utilizadas nestes bioensaios passaram por longos períodos sem alimentação, assim, era esperado que no momento em que as operárias encontrassem a dieta elas consumissem uma quantidade elevada do óleo de amendoim. Entretanto, apesar do índice de ingestão das glândulas pós-faríngeas de algumas espécies ter sido alto, o volume de óleo de amendoim ingerido foi relativamente baixo; em relação ao consumo da solução de água e mel. Esta característica pode ser observada por meio da análise dos índices de ingestão do papo das operárias. Para *M. pharaonis*, *T. melanocephalum* e *P. fulva* os índices permaneceram, na maioria dos tempos analisados, abaixo de 50% (Figura 11, 18 e 22; respectivamente). Se esses índices forem comparados com aqueles encontrados para a solução de água e mel, com valores acima de 80% (Figura 10 e 15), pode-se dizer que ocorreram alterações na dinâmica nutricional da colônia. Na tentativa de explicar a razão pela qual as operárias consomem apenas uma pequena quantidade de alimentos ricos em lipídeos foram formuladas duas

hipóteses: 1- Morfologia - Se o metabolismo dos compostos lipídicos ocorre nas glândulas pós-faríngeas, as operárias consumiram pouco óleo de amendoim pelo fato dessa estrutura ser de tamanho reduzido, e não comporta um volume grande de alimento; 2- Padrão Alimentar - É possível que os compostos lipídicos tenham apenas uma pequena participação na dieta alimentar de *L. humile*, *M. pharaonis*, *T. melanocephalum* e *P. fulva*. Nesse sentido, as operárias evitariam o excesso de óleo de amendoim e utilizariam preferencialmente os alimentos ricos em carboidratos.

Outros fatores também podem explicar porque as operárias ingeriram uma quantidade reduzida da solução de óleo de amendoim. A preferência por substâncias adocicadas pelas formigas é relativamente conhecida. Nos experimentos realizados por Cannon (1998) os lipídeos foram praticamente ignorados pela formiga *C. pennsylvanicus*, enquanto os carboidratos foram consumidos em grandes quantidades, e mais rápido. Num estudo recente, Weeks (2004) observou que as operárias de *S. invicta* coletam as soluções açucaradas em maior quantidade do que os lipídeos e proteínas; comportamento que sugere a preferência por essas substâncias. Outro fator que pode estar influenciando a quantidade de óleo de amendoim ingerida está relacionado ao reconhecimento da fonte de alimento pelos indivíduos. Sabe-se que as formigas têm a capacidade de ingerir uma grande variedade de recursos alimentares. Em contrapartida, existe pouca informação a respeito dos sinais específicos ou dos quimiorreceptores utilizados por elas no reconhecimento do alimento (STRADLING 1987; STOFFOLANO 1995). Dessa forma, o processo de escolha por um determinado recurso, que não seja aquele que contém as substâncias apropriadas para suprir suas necessidades fisiológicas é pouco entendido nas formigas.

De uma maneira geral, os insetos são capazes de avaliar o conteúdo nutricional de diferentes alimentos e escolher aqueles que são mais nutritivos baseados apenas nas informações recebidas nos quimiorreceptores presentes em suas peças bucais e antenas (CHAPMAN 1995 apud CANNON 1998), e para que

ocorra o consumo do alimento é possível que coloração, forma, textura, odor e sabor do alimento sejam fatores importantes (PARRA 1991).

A ingestão do óleo de amendoim apresentou duas diferenças marcantes em relação aos bioensaios de ingestão da solução de água e mel. A primeira delas corresponde ao fato dos indivíduos não terem regurgitado a dieta em nenhum dos tempos analisados. Isto pode indicar que: 1- Os lipídeos consumidos serão completamente utilizados pelos indivíduos, não havendo ingestão em excesso; 2 - As operárias ingeriram uma quantidade limitada do óleo de amendoim, porém, não apresentam mecanismos para eliminar o excesso acumulado no papo.

A segunda diferença consiste na ausência de óleo de amendoim no intestino médio. Ao final de 72 horas nenhuma operária das espécies estudadas continha Sudan Black no interior do ventrículo. Isto indica que o destino dos compostos lipídicos no interior do sistema digestório é o lúmen das glândulas pós-faríngeas, como sugerido por Vinson et al. (1980) e confirmado por Bueno (2005)

7.3. Dieta sólida: Distribuição da mistura de corantes.

A dieta sólida também permitiu a análise da ingestão e visualização dos marcadores incorporados. Tanto a Rodamina quanto o Sudan Black ingeridos revelaram o trajeto percorrido pela dieta no interior do sistema digestório das operárias. Da mesma forma que os bioensaios discutidos anteriormente, o trajeto percorrido pelo Sudan Black compreendeu a cavidade infrabucal, as glândulas pós-faríngeas e o papo. A Rodamina, por sua vez, foi encontrada na cavidade infrabucal, papo e ventrículo das operárias de *L. humile* e *P. fulva*; porém, estava ausente no ventrículo de *M. pharaonis* e *T. melanocephalum*.

A ingestão da dieta sólida ocorreu de forma bastante interessante, a começar por sua passagem pela cavidade infrabucal. Apenas o óleo de amendoim e a solução de água e mel passaram por essa estrutura, e atingiram a cavidade oral. Os outros compostos da dieta, bolo tipo pão-de-ló e fígado de boi, foram completamente retidos na cavidade infrabucal. Isto mostra que as operárias de *L.*

humile, *M. pharaonis*, *T. melanocephalum* e *P. fulva* ingerem somente líquidos; assim como *S. invicta* (GLANCEY et al. 1981) e *A. sexdens rubropilosa* (BUENO 2005).

Outro fato interessante foi a maneira de como a cavidade infrabucal foi corada. A maior parte dos pellets encontrados nessa estrutura estava corado somente pela Rodamina; isto ocorreu em todas as espécies estudadas. Além disso, nessas espécies foram encontrados, no máximo, sete pellets corados somente pelo Sudan Black. Estas informações sugerem que o óleo de amendoim, quando misturado à solução de água e mel, desloca-se mais rapidamente para o interior do sistema digestório das operárias.

Em comparação às dietas líquidas, após a ingestão da dieta sólida todas as espécies utilizadas eliminaram uma maior quantidade de pellets. Este fato sugere que cavidade infrabucal é preenchida rapidamente pelas partículas presentes no alimento, provocando o seu esvaziamento. Não foram encontrados trabalhos comparando a quantidade de pellets eliminados em operárias alimentadas com dietas sólidas e líquidas. Entretanto, da mesma forma que os dados encontrados no presente estudo, já foi observado que as espécies *S. invicta*, *S. germinata* (TENNANT; PORTER 1991) e *C. pennsylvanicus* (CANNON; FELL 2002) coletam alimentos líquidos em maior abundância do que os sólidos. Provavelmente, a vantagem do alimento líquido está no fato dele ser um fonte energética que pode ser utilizada rapidamente pelo indivíduo, sem ter que passar pelas larvas antes de ser utilizado. Além disso, colônias de formigas alimentadas somente com dietas sólidas podem crescer 50% mais lentamente do que aquelas alimentadas com soluções açucaradas (PORTER 1989; apud TENNANT; PORTER 1991).

Uma característica importante a ser destacada é que, após a filtração do alimento na cavidade infrabucal, no momento em que a parte líquida atinge a faringe da operária ocorre uma nova separação. Os compostos lipídicos são deslocados para as glândulas pós-faríngeas enquanto os carboidratos seguem até o papo. Porém, uma quantidade variável de lipídeos passa pelas glândulas pós-faríngeas e também foram armazenados no papo.

Os bioensaios realizados com a dieta sólida também revelaram que o preenchimento do lúmen das glândulas pós-faríngeas acontece de forma gradual. Num primeiro momento ocorre a entrada de um pequeno volume de óleo de amendoim, e no decorrer do tempo os lipídeos presentes no papo também foram deslocados para as glândulas pós-faríngeas. Isto indica que nas espécies estudadas os lipídeos entram diretamente tanto nas glândulas pós-faríngeas quanto no papo. Esses resultados são um pouco diferentes dos encontrados para *A. sexdens rubropilosa* (BUENO 2005) e *S. invicta* (PHILLIPS; VINSON 1980b). Nessas espécies, os lipídeos só atingem o papo se a quantidade de alimento ingerido tiver sido suficiente para preencher totalmente as glândulas pós-faríngeas, ou seja, somente o excesso é armazenado no papo.

A análise dos marcadores revelou que o armazenamento dos alimentos no interior do papo foi, no mínimo, um fato atípico. Em todos os casos, a solução de água e mel se concentrou na região anterior do papo, enquanto o óleo de amendoim foi encontrado na região posterior. Especificamente para *L. humile* e *P. fulva* a passagem dos carboidratos para o ventrículo ocorreu somente após 48 horas (Figura 8 e 24) tempo superior ao encontrado na ingestão da dieta líquida contendo Rodamina (Figura 2 e 21). Isto indica que a posição de cada um dos alimentos fez com que eles fossem utilizados mais lentamente. Dessa forma, é bastante provável que para *M. pharaonis* e *T. melanocephalum* o óleo de amendoim tenha bloqueado a passagem da solução de água e mel para o ventrículo; e a solução de água e mel impedindo o retorno do óleo de amendoim para as glândulas pós-faríngeas. Isto também explicaria a pequena quantidade de Sudan Black encontrada nessas glândulas e sugere que os lipídeos podem ter atingido o papo antes que os carboidratos.

Phillips e Vinson (1980b) já haviam avaliado a distribuição de alimentos contendo gorduras e açúcares em operárias de *S. invicta*, entretanto, em nenhum momento é citada a forma que os alimentos foram armazenados no papo.

Era esperado que as operárias regurgitassem uma pequena quantidade da solução de água e mel ingerida, assim como nos bioensaios realizados com as

dietas líquidas contendo Rodamina. Entretanto, este fato não foi observado durante o período em que os grupos de operárias foram mantidos isolados da colônia. Assim, a presença do óleo de amendoim + Sudan Black é um fator que pode estar influenciando a maneira como as operárias utilizam os diferentes tipos de recursos oferecidos.

Semelhante ao bioensaio de ingestão da dieta líquida contendo Sudan Black, não foi encontrado óleo de amendoim no ventrículo das operárias em nenhum dos tempos analisados. Esta observação corrobora os dados encontrados para operárias e rainhas de *S. invicta* (VINSON 1980; PHILLIPS; VINSON 1980b) e *A. sexdens rubropilosa* (BUENO 2005). Aparentemente, a ausência de compostos lipídicos no intestino médio é uma característica comum para algumas espécies de formigas, diferente dos demais insetos, que de uma maneira geral, realizam a digestão dos compostos lipídicos no intestino médio (FRIEDMAN 1985; CHAPMAN 1998).

8. Conclusões

1 - O padrão de utilização de cada um dos alimentos é basicamente o mesmo para as quatro espécies. Ocorrendo diferenças apenas na quantidade de alimento ingerido e no tempo que eles levam para ser transferidos de uma estrutura para outra ou para serem regurgitados pelas operárias.

2 - Os carboidratos são consumidos pelas operárias após um período menor de jejum; e são imediatamente armazenados no papo. Por outro lado, os lipídeos são armazenados nas glândulas pós-faríngeas e papo.

3 - As dietas líquidas são consumidas em maior quantidade, com exceção das operárias de *P. fulva* que consumiram uma maior quantidade da dieta sólida.

4 - As operárias quando mantidas isoladas da colônia regurgitam os carboidratos, mas não os lipídeos.

5 - A mistura de substâncias açucaradas e lipídicas influencia na maneira como as operárias utilizam cada um dos alimentos.

6 - A morfologia externa das glândulas pós-faríngeas de *P. fulva* é um fator que pode ser utilizado para diferencia-la taxonomicamente das espécies *L. humile*, *M. pharaonis* e *T. melanocephalum*.

7 - O trajeto percorrido pelas substâncias hidrossolúveis compreende a cavidade infrabucal, o papo e o ventrículo.

8 - O Trajeto percorrido pelas substâncias lipossolúveis compreende a cavidade infrabucal, as glândulas pós-faríngeas e o papo.

9. Referências Bibliográficas

- ANDRADE, A. P. P. 1997. **Comportamento forrageiro e aprendizado de operárias de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae) em condições de campo e laboratório.** 100 f. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita filho", Botucatu, SP.
- ANDRADE, A. P. P.; FORTI, L. C., MOREIRA, A. A., BOARETTO, M. A. C., RAMOS, V. M.; MATOS, C. A. O. 2002. Behavior of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) workers during the preparation of the leaf substrate for symbiont fungus culture. **Sociobiol.** v. 40, p. 293-306.
- AYRE, G. L. 1963. Feeding behaviour and digestion in *Camponotus herculeanus* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). **Ent. Exp. & Appl.** v. 6, p. 165-170.
- AYRE, G. L. 1967. The relationships between food and digestive enzymes in five species of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Can. Ent.** v. 99, p. 408-411.
- AKRE R, D.; HANSEN, L. D. 1990. Management of carpenter ants. In: VANDER MEER, R. K. et al. (Ed.). **Applied myrmecology, a world perspective.** Boulder, Colorado: Westview Press. p. 693-700.
- BAGNÈRES, A. G.; MORGAN, E. D. 1991. The post-pharyngeal glands and the cuticle of Formicidae contain the same characteristic hydrocarbons. **Experientia.** v. 47, p. 106-111.
- BANKS, W. A. 1990. Chemical control of the imported fire ants. In: VANDER MEER, R. K. et al. (Ed.). **Applied myrmecology, a world perspective.** Boulder, Colorado: Westview Press. p. 596-603.
- BOLTON, B. 1995. **A new general catalogue of the ants of the world.** Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 504 p.
- BOLTON, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. **Mem. Amer. Entomol. Inst.** v. 71, p. 1-370.
- BØRGESSEN, L. W. 2000. Nutritional function of replete workers in the pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis* (L.). **Ins. Soc.** v. 47, p. 141-146.
- BRIAN, M. V.; ABBOTT, A. 1977. The control of food flow in a society of the ant *Myrmica rubra* L. **Anim. Behav.** v. 25, n. 4, p. 1047-1055.
- BROWN, W. L. Jr. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. In: MEGGERS, B. J.; AYENSU, E. S.; DUCKWORTH, W. D. (Ed.). **Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review.** Washington: Smithsonian Inst. Press. p. 161-185.
- BUENO, O. C. 2005. **Filtro infrabucal e glândulas pós-faríngeas da saúva-limão *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Hymenoptera: Formicidae).** 107 f. Tese (Livre Docente) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita filho", Rio Claro, SP.
- CAETANO, F. H. 1984. Morfologia comparada do trato digestivo de formigas da subfamília Myrmicinae (Hymenoptera: Formicidae). **Papéis Avulsos Zool.** v. 35, p. 257-305.

- CAETANO, F. H. 1988. Anatomia, histologia e histoquímica do sistema digestivo e excretor de operárias de formigas (Hymenoptera: Formicidae). **Naturalia**. v. 13, p. 129-174.
- CAETANO, F. H. 1998. **Aspectos ultramorfológicos, ultra-estruturais e enzimológicos da glândula pós-faríngea de *Dinoponera australis* (Formicidae: Ponerinae)**. 137 f. Tese (Livre Docente) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita filho", Rio Claro, SP.
- CAETANO, F. H., JAFFÉ, K.; ZARA, F. J. 2002. **Formigas: biologia e anatomia**. Araras, São Paulo: Gráfica e Editora Topázio. 131 p.
- CAMPOS-FARINHA, A. E. C.; BUENO, O. C.; CAMPOS, M. C. G.; KATO, L. M. 2002. As formigas urbanas no Brasil: retrospecto. **Biológico**. v. 64, n. 2, p. 129-133.
- CANNON, C. A. 1998. **Nutritional ecology of the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* (De Geer): macronutrient preference and particle consumption**. 147 f. Tese (PhD) - Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, VA.
- CANNON, C. A.; FELL, R. D. 2002. Patterns of macronutrient collection in the black carpenter ant, *Camponotus pennsylvanicus* (De Geer)(Hymenoptera: Formicidae). **Env. Entomol.** v. 31, n. 6, p. 977-981.
- CHAPMAN, R. F. 1995. Chemosensory regulation of feeding. In: CHAPMAN, R. F.; De BOER, G. (Ed.). **Regulatory mechanisms in insect feeding**. New York: Chapman Hall. p. 101-136.
- CHAPMAN, R. F. 1998. **The insects: structure and function**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 770 p.
- CLARK, D. B., GUAYASAMÍN, C., PAZMIÑO, O., DONOSO, C.; PÁES de VILLACÍS, Y. 1982. The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: Autoecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. **Biotropica**. v. 14, p. 196-207.
- CRUZ-LANDIM, C., 1990. Cephalic exocrine glands of ants: a morphological view. In: VANDER MEER, R. K. et al. (Ed.). **Applied myrmecology, a world perspective**. Boulder, Colorado: Westview Press. p. 102-118.
- DAVIDSON, D. W., COOK, S. T.; SNELLING, R. R. 2004. Liquid-feeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications. **Oecologia**. v. 139, p. 255-266.
- DELAGE-DARCHEN, B. 1976. Les glandes post-pharyngiennes des fourmis: connaissances actuelles sur leur structure, leur fonctionnement, leur rôle. **Ann. Biol.** v. 15, n. 1-2, p. 63-76.
- ECHOLS, H. W. 1966. Assimilation and transfer of Mirex in colonies of Texas leaf-cutting ants. **J. Econ. Entomol.** v. 59, p. 1336-1338.
- EELLEN, D.; BORGESSEN, L. W.; BILLEN, J. 2004. Morphology of a novel glandular epithelium lining the infrabuccal cavity in the ant *Monomorium pharaonis* (Hymenoptera: Formicidae). **Arthropod Structure and Development**. v. 33, p. 471-475.
- EICHLER, J. P. 1978. Die verbreitung der Pharaoameise in Europa. **Memor. Zool.** v. 29, p. 31-40.
- EISNER, T. 1957. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Bull. Mus. Comp. Zool.** v. 116, p. 441-490.

- EISNER, T.; BROWN, W. L. Jr. 1958. The evolution and social significance of the ant proventriculus. In: International Congress of Entomology, 10th, **Proceedings of 10th Intl. Congr. Entomol.** p. 2: 503-508.
- EISNER, T.; HAPP, G. M. 1962. The infrabucal pocket of a formicinae ant: a social filtration device. **Psyche**. v. 69, n. 3, p. 107-116.
- EISNER, T.; WILSON, E. O. 1952. The morphology of the proventriculus of a formicinae ant. **Psyche**. v. 59, p. 47-60.
- ERTHAL, M. Jr; SILVA, C. P.; SAMUELS, R. I. 2004. Digestive enzymes of leaf-cutting ants, *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae): distribution in the gut of adult workers and partial characterization. **J. Ins. Physiol.** v. 50, p. 881-891.
- FEBVEY, G. F.; KERMARREC, A. 1981. Morphologie et fonctionnement du filtre infrabuccal chez une *Attine Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae): role de la ponche infrabuccale. **Int. J. Ins. Mor. Embry.** v. 10, n. 5-6, p. 441-449.
- FEBVEY, G. F.; KERMARREC, A. 1986. Digestive physiology of leaf-cutting ants. In: LOFGREN, C. S.; VANDER MEER, R. K. (Ed.). **Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management.** Boulder, Colorado: Westview Press. p. 274-288.
- FOWLER, H. G., FORTI, L. C., BRANDÃO, C. R. F., DELABIE, J. H. C.; VASCONCELO, H. L. 1991. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas.** São Paulo, SP: Manole. p. 131-223.
- FRIEDMAN, S. 1985. Intermediary metabolism. In: MURRAY, S. B. (Ed.). **Fundamentals of insect physiology.** New York: Wiley-Interscience Publications. p. 467-505.
- GAMA, V. 1976. **Desenvolvimento pós-embrionário das glândulas componentes do sistema salivar de *Camponotus (Myrmotrix) rufipes* (Fabricius, 1775) (Hymenoptera: Formicidae).** 126 p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.
- GAMA, V. 1985. O sistema salivar de *Camponotus rufipes* (Fabricius, 1775), (Hymenoptera: Formicidae). **Rev. Brasil. Biol.** v. 45, n. 3, p. 317-359.
- GLANCEY, B. M., STRINGER, C. E. Jr., CRAIG, C. H., BISHOP, P. M.; MARTIN, B. B. 1973. Evidence of a replete caste in the fire ant *Solenopsis invicta*. **Ann. Entomol. Soc. Am.** v. 66, n. 1, p. 233-234.
- GLANCEY, B. M., VANDER MEER, R. K., GLOVER, A., LOFGREN, C. S.; VINSON S. B. 1981. Filtration of microparticules from liquids ingested by the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren. **Ins. Soc.** v. 28, n. 4, p. 395-401.
- GÓMEZ-NUÑEZ, J. C. 1971. *Tapinoma melanocephalum* as an inhibitor of *Rhodnius prolixus* populations. **J. Med. Entomol.** v. 8, p. 735-737.
- GOTWALD, W. H. 1969. Comparative morphological studies of the ants, with particular reference to the mouthparts (Hymenoptera: Formicidae). **Mem. Cornell Univ. Agric. Exp. Station.** n. 408, p. 1-150.
- HAACK, K. D., VINSON, S. B.; OLSON, J. K. 1995. Food distribution and storage in colonies of *Monomorium pharaonis* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). **J. Entomol. Sci.** v. 30, n. 1, p. 70-81.

- HEFETZ, A, SOROKER, V., DAHBI, A, MALHERBE, M. C.; FRESNEAU, D. 2001. The front basitarsal brush in *Pachycondyla apicalis* and its role in hydrocarbon circulation. **Chemoecology**. v. 11, p. 17-24.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. 1990. **The ants**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 732 p.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. 1994. **Journey to the ants: a story of scientific exploration**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 228 p.
- HOUSE, H. L. 1974a. Nutrition. In: ROCKSTEIN, M. (Ed.). **The physiology of insecta**. New York: Academic Press. p. 1-62.
- HOWARD, F. D; TSCHINKEL, W. R. 1980. The effect of colony size and starvation on food flow in the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). **Behav. Ecol. Sociobiol.** v. 7, p. 293-300.
- HOWARD, F. D; TSCHINKEL, W. R. 1981a. The flow of food in colonies of the fire ant *Solenopsis invicta*: a multifactorial study. **Physiol. Entomol.** v. 6, p. 297-306.
- HOWARD, F. D.; TSCHINKEL, W. R. 1981b. Internal distribution of liquid foods in isolated workers of the fire ant, *Solenopsis invicta*. **J. Insect. Physiol.** v. 27, p. 67-74.
- JANET, C. 1895. Etudes sur les fourmis. 8° note. Sur l'organe de nettoyage tibiotarsien de *Myrmica rubra* L., race levinodis Nyl. **Ann. Soc. Ent. Fr.** v. 63, p. 691-704.
- JANET, C. 1905. **Anatomie de la tête du *Lasius niger***. Paris: Limoges Imprimeire-libraire Ducourtieux et Gout. 40 p.
- JOSENS, R. B., FARINA, W. M.; ROCES, F. 1998. Nectar feeding by the ant *Camponotus mus*: intake rate and crop filling as a function of sucrose concentration. **J. Ins. Physiol.** v. 44, p. 579-585.
- JOSENS, R. B.; ROCES, F. 2000. Foraging in the fire ant *Camponotus mus*: nectar intake and crop filling depend on colony starvation. **J. Ins. Physiol.** v. 46, p. 1103-1110.
- KASPARI, M.; YANOVIK, S. P. 2001. Bait use in tropical litter and canopy ants-evidence of differences in nutrient limitation. **Biotropica**. v. 33, n. 1, p. 207-211.
- LITTLE, A. E. F.; MURAKAMI, T.; MUELLER, U. E.; CURRIE, C. R. 2003. The infrabuccal pellet piles of fungus-growing ants. **Naturwissenschaften**. v. 90, p. 558-562
- LOFGREN, C. S.; BANKS, W. A.; GLANCEY, B. M. 1975. Biology and control of imported fire ants. **Ann. Rev. Entomol.** v. 20, p. 1-30.
- MARKIN, G. P. 1970. Food distribution within laboratory colonies of the argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. **Ins. Soc.** v. 17, p. 127-158.
- MCFARLANE, J. E. 1985. Nutrition and digestive organs. In: MURRAY, S. B. (Ed.). **Fundamentals of insect physiology**. New York: Wiley-Interscience Publications. p. 59-89.
- OSBORNE, L. S.; PEÑA, J. E.; DAVID H. OI. 1995. Predation by *Tapinoma melanocephalum* (Hymenoptera: Formicidae) on twospotted spider mites (Acari: Tetranychidae) in Florida greenhouses. **Florida Entomol.** v. 78, p. 565-570.

- PARRA, J. R. P. 1991. Consumo e utilização de alimentos por insetos. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo, SP: Manole. p. 9-66.
- PASSERA, L. 1994. Characteristic of tramp species. In: WILLIAMS, D. F. (Ed.). **Exotic ants: biology, impact and control of introduced species**. Boulder, Colorado: Westview Press. p. 23-43
- PAUL, J.; ROCES, F. 2003. Fluid intake rates in ants correlate with their feeding habits. **J. Ins. Physiol.** v. 49, p. 347-357.
- PAULSEN, R. 1969. **Zur funktion der propharynx-, postpharynx- und labialdrüsen von Formica polyctena Foerst. (Hymenoptera: Formicidae)**. 90 p. Doctoral dissertation - Nat. Fak., Würzburg.
- PEREGRINE, D. J.; MUDD, A. 1974. The effects of diet on the composition of the post-pharyngeal glands of *Acromyrmex octospinosus* (Reich). **Ins. Soc.** v. 21, n. 4, p. 417-424.
- PETRALIA, R. S.; VINSON, S. B. 1978. Feeding in larvae of imported fire ant, *Solenopsis invicta*: behavior and morphological adaptations. **Ann. Entomol. Soc. Am.** v. 71, n. 4, p. 643-648.
- PETRALIA, R. S.; VINSON, S. B. 1979. Developmental morphology of larvae and eggs of the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. **Ann. Entomol. Soc. Am.** v. 72, n. 4, p. 472-484.
- PHILLIPS, S. A. Jr; VINSON, S. B. 1980a. Comparative morphology of glands associated with the head among castes of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, Buren. **Ga. Entomol. Soc.** v. 15, p. 215-226.
- PHILLIPS, S. A. Jr; VINSON, S. B. 1980b. Source of post-pharyngeal gland contents in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. **Ann. Ent Soc. Am.** v. 73, n. 3, p. 257-261.
- PORTER, S. D. 1989. Effects of diet on the growth of laboratory fire ant colonies (Hymenoptera: Formicidae). **J. Kans. Entomol. Soc.** v. 62, p. 288-291.
- QUINLAN, R. J.; CHERRET, J. M. 1978. Studies on role of infrabuccal pocket of leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae). **Ins. Soc.** v. 25, n. 3. p. 237-245.
- RUPPERT, E. E.; FOX, R. S.; BARNES, R. D. 2005. **Zoologia dos invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva**. Editora Roca. 1146 p.
- SCHEURER, S.; LIEBIG, G. 1998. *Tapinoma melanocephalum* Fabr. (Formicidae, Dolichoderinae) in buildings: Observations on its biology and control. **Anz. Schaedlingskd. Pflanzenschutz Umweltschutz.** v. 71, p. 145-148.
- SCHOETERS, E.; BILLEN, J. 1996. The post-pharyngeal gland in *Dinoponera* ants (Hymenoptera: Formicidae): unusual morphology and changes during the secretory process. **Intl. J. Insect Morph. Embryol.** v. 25, p. 443-447.
- SCHNEIDER, M. O; BUENO. O. C.; HEBLING, M. J. A; PAGNOCCA, F. C. 2000. Observations on brood care behaviours of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. **XXI Int. Congress Entomol.**, Foz do Iguaçu, PR., p. 895.
- SCHULTZ, T. R; McGLYNN, T. P. 2000. The interactions of ants with other organisms. In: AGOSTINI, D., MAJER, J. D., ALONSO, L. E.; SCHULTZ, T. R. (Ed.). **Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington and London: Smithsonian Institution Press. p. 35-44.

- SLANSKY, F. Jr; SCRIBER, J. M. 1985. Food consumption and utilization. In: KERKUT, G.A.; GILBERT, L.I. (Ed.). **Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Vol. 1**. New York: Pergamon Press. p. 87-163.
- SMITH, M. R. 1965. **House infesting ants of the Eastern United States**. U.S.D.A. Tech. Bull. 105 p.
- SOROKER, V., VIENNE, C., HEFETZ, A.; NOWBAHARI, E. 1994. The postpharyngeal gland as a Gestalt organ for nestmate recognition in the ant *Cataglyphis niger*. **Naturwissenschaften**. v. 81, n; 11, p. 510-513.
- SORENSEN, A. A., MIRENDA, J. T.; VINSON, S. B.. 1981. Food exchange and distribution by three functional worker groups of the imported fire ant *Solenopsis invicta*. **Ins. Soc.** v. 28, p. 383-394.
- SORENSEN, A. A., BUSH, T. M.; VINSON, S. B. 1985. Trophallaxis by temporal subcastes in the fire ant, *Solenopsis invicta*, in response to honey. **Physiol. Entomol.** v. 10, p. 105-111.
- STOFFOLANO, J. G. Jr. 1995. Regulation of carbohydrate meal in the adult Diptera, Lepidoptera and Hymenoptera. In: CHAPMAN, R. F.; De BOER, G. (Ed.). **Regulatory mechanisms in insect feeding**. New York: Chapman Hall. p. 210-247.
- STRADLING, D. J. 1987. Nutritional ecology of ants. In: SLANSKY, F. Jr.; RODRIGUES J. G. (Ed.). **Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates**. New York: John Wiley & Son. p. 927-969.
- TAYLOR, F. 1978. Foraging behaviour of ants: theoretical considerations. **J. Theor. Biol.** v. 71, p. 541-565.
- TENNANT, L. E.; PORTER, S. D. 1991. Comparison of diets of two fire ants species (Hymenoptera: Formicidae): solid and liquid components. **J. Entomol. Sci.** v. 26, n. 4, p. 450-465.
- TERRA, W. R. 1991. Digestão do alimento e suas implicações na biologia dos insetos. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo, SP: Manole. p. 67-92.
- TREHERNE, J. E. 1967. Gut absorption. **Ann. Rev. Ent.** v. 12, p. 43-58.
- VANDER MEER, R. K., GLANCEY, B. M.; LOFGREN, C. S. 1982. Biochemical changes in the crop, oesophagus and post-pharyngeal gland of colony-founding red imported fire ant queens (*Solenopsis invicta*). **Insect Biochem.** v. 12, p. 123-127.
- VINSON, S. B. 1968. The distribution of an oil, carbohydrate and protein food source to members of the red imported fire ant colony. **J. Econ. Entomol.** v. 61, p. 712-714.
- VINSON, S. B., PHILLIPS, S. A. Jr; WILLIAMS, J. 1980. The function of the post-pharyngeal glands of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*, Buren. **J. Insect. Physiol.** v. 26, p. 645-650.
- WALKER, J. R.; CLOWER, D. F. 1961. Morphology and histology of the alimentary canal of the imported fire ant queen (*Solenopsis saevissima richteri*). **Ann. Entomol. Sci. Am.** v. 54, p. 22-28.
- WALL, B.J.; OSCHMAN, J.L. 1975. Structure and function of the rectum in insects. **Fortschr Zool.** v. 23, p. 193-222.

- WEBER, N. A. 1972. **Gardening ants: the Attines**. Philadelphia: American Philosophical Society. 146 p.
- WEEKS, R. D. Jr, WILSON, L. T., VINSON, S. B.; JAMES, W. D. 2004. Flow of carbohydrates, lipids and protein among colonies of polygyne red imported fire ants, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). **Ann. Entomol. Soc. Am.** v. 97, n. 1, p. 105-110.
- WHEELER, D. E. 1994. Nourishment in ants: patterns in individuals and societies. In: HUNT, J. H.; NALEPA, C. A. (Ed.). **Nourishment & evolution in insect societies**. Boulder, Colorado: Westview Press. p. 245-278.
- WHITMORE, R. W., KELLY, J. E.; READING, P. L. 1992. **National home and garden pesticide use survey, final report, Vol. 1: executive summary, results and recommendations**. U.S. Environmental Protection Agency.
- WILSON, E. O. 1971. **The insects societies**. Cambridge: Belknap Press. 548 p.
- WILSON, E. O. 2003. **Pheidole in the New World: a dominant, hyperdiverse ant genus**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. 794 p.
- WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. **PNAS**. v.102, p. 7411-7414.