
Ciências Biológicas

Natalia Camps Pimenta

ATIVIDADE DE FORRAGEIO DE
***Trachymyrmex tucumanus* FOREL, 1914**
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE) EM
ÁREAS ANTROPIZADAS

Orientador: Odair Correa Bueno
Co-orientador: Eduardo Arrivabene Diniz

Rio Claro
2010

NATALIA CAMPS PIMENTA

ATIVIDADE DE FORRAGEIO DE *Trachymyrmex tucumanus* FOREL, 1914
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE) EM ÁREAS ANTROPIZADAS

Orientador: Odair Correa Bueno

Co-orientador: Eduardo Arrivabene Diniz

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências da Universidade Estadual
Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Câmpus de
Rio Claro, para obtenção do grau de Bacharel e
Licenciado em Ciências Biológicas

Rio Claro
2010

595.79 Pimenta, Natalia Camps
P644a Atividade de forrageio de trachymyrmex tucumanos,
FOREL 1914 (hymenoptera, formicidae) em Áreas
antropizadas / Natalia Camps Pimenta. - Rio Claro : [s.n.],
2010
35 f. : il., gráfs., tabs., fots.

Trabalho de conclusão (bacharelado e licenciatura -
Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro

Orientador: Odair Correa Bueno

Co-Orientador: Eduardo Arrivabene Diniz

1. Himenoptero. 2. Comportamento. 3. Busca. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

*À minha mãe, Walquíria, e ao meu pai,
Juan Carlos, que sempre me apoiaram,
incondicionalmente, para que este sonho
se tornasse realidade.*

A vocês dedico este trabalho!

AGRADECIMENTOS

Durante a realização deste TCC pude perceber que o trabalho acadêmico não se faz sozinho. Por isso, deixo aqui meus sinceros agradecimentos àqueles que, direta ou indiretamente, participaram da construção do presente trabalho.

Primeiramente agradeço aos meus pais pelo por serem dois belíssimos exemplos de vida, e por serem pessoas incríveis, as quais tento sempre seguir, ainda que com alguns desvios. E ao meu irmão, Gustavo, pelas longas conversas madrugadas à dentro, que sempre serviam como ponto de partida para reflexões.

Ao professor Odair, pela calma e paciência com a qual me orientou durante este trabalho. E ao Dú, o melhor co-orientador que alguém pode ter. Muito obrigada por cada ensinamento, pelo olhar biônico para achar meus ninhos e pelas horas de companhia contando formigas.

Às meninas do laboratório que deixavam suas tarefas para me auxiliarem nas observações. Marcela, Amanda, Natie, Juliana, Manú, Keka, lhes devo um “muito obrigada” e um tratamento de pele pelas horas de sol!

À todas as meninas com quem tive a oportunidade de dividir um teto ao longo desses 5 anos: Juliana, Manú, Catita, Gi, Marília, Joana e Moyra.

À Manú por sempre puxar minhas orelhas e me levar para o bom caminho. À Catita pelo aprendizado na culinária. À Gi pelos objetos manufaturados e a calma oriental. À Joana pela parceria nas baladas e cafezinhos. À Moyra pelas constantes conversas sobre o tempo, o universo e tudo mais. À Marília pelas inúmeras alegrias e risadas que compartilhamos desde o tempo de colegial.

À Juliana, que merece um parágrafo, por ser a amiga que sempre esteve presente. Pelos ensinamentos e momentos que me fizeram crescer, engordar e principalmente, que tornaram possível este momento. Sem você a minha faculdade duraria 7 anos! rs Enfim, por último, e ainda assim não menos importante, por ter me indicado ao Odair e ao Dú, tornando este TCC um pouco menos sofrido!

À Salmis, por me mostrar, constantemente, que a vida é simples, nós que complicamos. Pelo seu amor incondicional à vida! Ao Cazuza, pelas risadas, discussões e momentos que fizeram história e uma amizade sem igual. Esses anos foram ainda mais especiais por terem sido divididos com vocês.

À Descolada e à Anzol, minhas veteranas e amigas com as quais dividi risadas, sonhos e anseios. Obrigada por receberem esta bixete na vida de vocês! rs

Ao DAAE, Projeto Geração XXI, COC e Projeto Tamar por proporcionarem experiências enriquecedoras, tanto do ponto de vista profissional como pessoal.

Ao meu namorado Emerson, pelo apoio nos momentos de decisão, sempre acreditando nos meus sonhos. Pela paciência nos momentos de estresse. Pelo companheirismo, ainda que às 6h da manhã contando formigas. Pela dedicação ao me ajudar com os gráficos no Excel. E, acima de tudo, pelo amor sempre presente entre a gente que torna os momentos mais difíceis numa sequência de sorrisos.

Aos amigos mais fiéis, os cães da minha vida: Blanca, Vilma, Olavo e Fred. Especialmente à Vilma, parceira de todas as horas, sempre ao meu lado nos momentos de alegria e angústia, incluindo as madrugadas que passei escrevendo este trabalho.

À todos os funcionários da UNESP pelo esforço e dedicação em manter esta unidade de ensino e pesquisa em condições perfeitas. Sem vocês nada disso existiria.

À direção do curso de ciências biológicas e ao MEC, por permitir que o CBN06 vivesse a experiência da reestruturação no meio do curso. Ao Mauricio Bacci, por tornar esta experiência ainda mais fortalecedora e nos ensinar que quando a coisa vai mal você deve ter calma, pois ela pode piorar.

Por fim, agradeço aos colegas do CBN2006 e a todos aqueles que passaram pela minha vida nesses anos. Àqueles que ficarão e àqueles que se vão dedico esta homenagem plagiada: ***“Levando-se em conta a extensão do universo e a magnitude do tempo, foi um prazer dividir uma época e um planeta com vocês!”*** (CBI, 2003).

**“Se estudares a natureza *somente nos* livros,
quando saíres de tua casa não a reconhecerás”**

Alexander Agassiz

RESUMO

As formigas da tribo Attini são especializadas na produção de fungos com os quais possuem uma relação de mutualismo, e para tanto, possuem várias estratégias de forrageamento de substrato de acordo com o gênero. Sabe-se que a atividade de forrageio é um comportamento social que varia sob influência de diversos fatores ambientais, tais como a estação do ano, temperatura, umidade relativa, estágio de desenvolvimento do ninho e período de reprodução. Neste contexto, ainda se conhece muito pouco sobre as técnicas utilizadas pelas formigas do gênero *Trachymyrmex* para busca de alimento.

Por esta razão, o objetivo deste trabalho foi analisar a atividade de forrageio e coleta de substrato por colônias de *Trachymyrmex tucumanus* em áreas antropizadas, verificando o período do ano e do dia em que a atividade ocorre com maior intensidade, e quais as categorias de alimentos coletados por esse grupo de formigas.

Durante o estudo, que transcorreu de dezembro de 2009 à setembro de 2010, foram acompanhados 10 ninhos, quatro por estação, sendo que alguns se repetiram em diferentes estações. No total foram feitos quatro dias de observações, um a cada três meses. Foi feita a contagem de operárias que entram no ninho a cada 2h por 20 minutos consecutivos com auxílio de um contador.

Ao longo das observações foi possível identificar um padrão de atividade que se intensifica no final da tarde, quando a temperatura do solo é mais amena e a umidade do ar aumenta. Quando comparada a atividade de busca das operárias ao decorrer do ano constatou-se uma queda na atividade conforme se aproxima o período de seca. A maior atividade de forrageio se deu durante a primavera e o verão, que são estações mais chuvosas.

Através da observação do material coletado pelas operárias foi possível identificar materiais vegetais, tais como, folhas secas, sementes, casca de frutas e algumas folhas verdes de gramíneas.

PALAVRAS-CHAVE: forrageio; *trachymyrmex*; uso de substrato.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	8
2. REVISÃO DA LITERATURA	11
2.1. Conhecendo as <i>Trachymyrmex</i>	11
2.2. A Relação de Simbiose.....	12
2.3. Mecanismos de Forrageio	14
3. OBJETIVOS	16
4. MATERIAIS E MÉTODOS.....	17
4.1. Observação da Atividade de Forrageio.....	17
4.2. Material Coletado.....	17
4.3. Local de Estudo	18
4.3. Análise Estatística.....	18
4.4. Escolha dos Ninhos	19
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	20
5.1. Atividade Diurna de Forrageio	20
5.12. Primavera	21
5.13. Verão	22
5.14. Outono.....	23
5.15. Inverno	24
5.16. Comparativo entre Estações	25
5.2. Migração dos Ninhos de <i>T. tucumanus</i>	27
5.3. Material Coletado.....	28
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	29
7. CONCLUSÕES	30
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31

1. INTRODUÇÃO:

As formigas representam uma das sociedades mais complexas da ordem Hymenoptera (família Formicidae), e sua existência data de cerca de 100 milhões de anos, desde o período Cretáceo (WILSON, 1987).

A maioria das espécies de formigas se alimenta de outros insetos. Porém, existe um grupo de formigas que se caracterizam por serem simbioses obrigatórias de um fungo utilizado como alimento (WEBER, 1972). Essas formigas pertencem a tribo Attini da subfamília Myrmecinae, que apresenta aproximadamente 4.000 espécies descritas, sendo a maioria restrita a regiões Neotropicais (MARICONI, 1970).

A tribo Attini compreende mais de 200 espécies, distribuídas em 15 gêneros (KLIGENBERG; BRANDÃO, 2009). Estas formigas são herbívoras dominantes na região Neotropical, entre as latitudes 40° N e 44° S (WEBER, 1979; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990), com grande concentração de espécies na região Amazônica (MUELLER et al., 2001). Esta dominância é resultado da integração metabólica entre os simbioses (BASS; CHERRETT, 1995) estabelecida durante os milhões de anos de co-evolução.

As Attini desenvolveram uma relação única com um fungo basidiomiceto que é encontrado apenas no interior de seus ninhos (WEBER, 1966). Esta relação de simbiose entre as Attini e os fungos foi relatada pela primeira vez em 1874 no trabalho desenvolvido por Belt, que observou como as formigas do gênero *Atta* (saúvas) utilizavam as folhas cortadas para cultivar fungo que serve de alimento a elas e à sua prole (HÖLLDOBLER; WILSON., 1990).

A tribo Attini é considerada um grupo taxonômico monofilético que apresenta as espécies que o compõe subdivididas em três grupos: derivadas, intermediárias e basais (BRANDÃO; MAYHE-NUNES, 2001; SCHULTZ; MEIER, 1995; MUELLER; GERARDO, 2002; SCHULTZ; BRADY, 2008).

Fazem parte do grupo de Attini basais as formigas dos gêneros *Apterostigama*, *Cyphomyrmex*, *Mycetarotes*, *Mycetophylax*, *Paramycetophylax*, *Kalathomyrmex*, *Mycetosoritis*, *Mecocephurus* e *Myrmicorypta*. São formigas de hábito críptico, com ninhos pequenos e pouco populosos. Utilizam material vegetal em decomposição, pedaços de frutos e sementes, fezes e carcaças de insetos para o cultivo de fungo simbiote (BRANDÃO et al., 2001; KUSNEZOV, 1963; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; MULLER, 2002). O fungo cultivado constitui a única fonte alimentar das larvas e, provavelmente, seja o principal item na dieta dos Attini basais (STRADLING, 1991 apud LEAL; OLIVEIRA, 2000).

As Attini derivadas, do gênero *Acromyrmex* e *Atta*, apresentam grande polimorfismo, seus ninhos são grandes e muito populosos. As formigas deste grupo são também chamadas de cortadeiras, recebem esta denominação por cortarem folhas e flores de uma grande variedade de espécies vegetais para utilizarem como substrato para o cultivo do fungo simbiote (KUSNEZOV, 1963; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; DELLA LUCIA; MOREIRA, 1993; MULLER, 2002; SCHULTZ; BRADY, 2008). Os gêneros derivados têm sido amplamente estudados devido ao impacto que causam aos agroecossistemas.

Os gêneros *Trachymyrmex*, *Mycetagroicus* e *Sericomyrmex* constituem o grupo das Attini intermediárias. Geralmente são formigas de tamanho médio e monomórficas, com ninhos pequenos ou médios e pouco populosos. Fazem uso de material vegetal em decomposição, pedaços de frutos e sementes para o cultivo de fungos simbiotes. Eventualmente, utilizam material fresco para produção do fungo (KUSNEZOV, 1963; HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; MUELLER; GERARDO, 2002; LEAL et al., 2000; BRANDÃO; MAYHE-NUNES, 2001). Apesar de contarem com 42 espécies, das quais 34 neotropicais e 8 neárticas, formando o segundo maior grupo da tribo em número de espécies (depois de *Acromyrmex* com 55 espécies), esses gêneros intermediários têm sido raramente estudados e pouco se sabe sobre seus hábitos de vida e biologia.

O gênero *Trachymyrmex* é considerado o mais próximo, filogeneticamente, das formigas cortadeiras, o que torna o seu estudo muito importante para compreender o comportamento de cortar as folhas apresentado pelos grupos mais derivados (DINIZ, E. A., 2008). Porém, as *Trachymyrmex* têm biologia pouco conhecida. Sabe-se que o gênero é composto por formigas pequenas, entre 2 e 5 mm (WEBER, 1958), com espinhos mesossomais multituberculados e que exibem comportamento críptico (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). O polimorfismo ausente ou muito sutil também é

uma importante característica do gênero *Trachymyrmex* (WEBER, 1958). Apesar de morfologicamente semelhantes às formigas pertencentes ao gênero *Acromyrmex*, tendo inclusive sido descritas originalmente por Forel (1893) apud Mayhé & Brandão (1997) como subgênero de *Atta Fabricius*, diferem destas pelos espinhos mesossomais multituberculados (MAYHÉ; BRANDÃO, 2002), o que caracteriza o monofiletismo do gênero.

Estudos apontam para efeitos benéficos da atividade dos Attini sobre a biologia das sementes das plantas superiores nas florestas neotropicais (ROBERTS; HEITHAUS, 1986; KASPARI, 1993, 1996). Segundo estudo publicado por Leal & Oliveira (1998) os Attini não somente dispersam sementes até 12 m como aumentam significativamente a taxa de germinação de diversas espécies. Leal & Oliveira (2000) também estudaram o uso sazonal de substratos para o cultivo do fungo por atíneos intermediários no cerrado e concluíram que seu comportamento de busca é oportunista, já que as coletas ocorrem na vizinhança dos ninhos e os itens transportados variam sazonalmente correspondendo à fenologia da vegetação.

Quanto à escolha de habitat, estudo realizado por Schoederer & Coutinho (1990) com espécies do gênero *Atta* (Attini derivada) apontaram uma tendência de aumento no número de ninhos em ambientes pouco florestados.

Unindo tal informação com demais estudos que comprovam a adaptação de espécies do gênero *Atta* a locais simplificados, somado a observações de *Trachymyrmex* realizadas por Gonçalves (1975), que denunciam a ocorrência do gênero em pastagens e locais degradados, é possível avaliar que a diminuição da comunidade biótica decorrente da expansão agropecuária pode ser acompanhada pela adaptação dessas espécies ao hábito de cortar folhas verdes para obtenção de substrato para o cultivo de fungo (LIZIDATTI, 2006).

Essa preferência por habitat estruturalmente mais simples, assim como proximidade filogenética e semelhanças morfológicas entre *Trachymyrmex* e gêneros de Attini derivadas (*Acromyrmex* e *Atta*), torna o gênero intermediário em questão um forte grupo de estudo para investigar a transição das formigas cultivadoras de fungo mais basais às mais derivadas. Porém, faltam estudos com as espécies intermediárias para que se possa inferir mais dados sobre essa transição. Visando contribuir para os estudos de Attini intermediários, o presente trabalho consistiu em investigar a dinâmica de forrageio de *T. tucumanus* em uma região antropizada de Cerrado no interior do estado de São Paulo.

2. REVISÃO DA LITERATURA:

2.1 Conhecendo as *Trachymyrmex*

O gênero *Trachymyrmex* contém aproximadamente 50 espécies distribuídas desde a região central da Argentina até o nordeste dos Estados Unidos. A taxonomia do grupo esteve por muito tempo bastante confusa devido a grande semelhança com as formigas cortadeiras. Diversas espécies foram inicialmente descritas como membros dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* (MAYHE-NUNES et al., 2002).

Algumas das diferenças entre as cortadeiras e as formigas intermediárias do gênero *Trachymyrmex* está em detalhes da morfologia do corpo, sendo as *Trachymyrmex* com operárias monomórficas ou com polimorfismo discreto, e no comportamento de forrageio. As *Trachymyrmex* cultivam o fungo simbiote com material vegetal em decomposição e partes de flores e frutos, e podem, mais raramente, utilizar fezes e partes de corpos de insetos e folhas verdes, enquanto as folhas verdes são características básicas da alimentação das cortadeiras.

Apesar de serem morfologicamente semelhantes a *Acromyrmex*, as *Trachymyrmex* forrageiam apenas no solo e de forma solitária, apresentando pequena capacidade de recrutamento e formação de trilhas (WALLER, 1989; DELLA LUCIA; MOREIRA, 1993; LIZIDATTI, 2006).

As espécies desse gênero possuem um sistema de divisão de castas baseado no polietismo etário, ou seja, as operárias desempenham diferentes funções de acordo com a sua idade. As mais jovens geralmente desempenham funções relacionadas ao tratamento com a cria e do fungo simbiote, enquanto as operárias mais velhas realizam a atividade de forrageio e preparam o substrato para o cultivo do fungo (BESHES et al., 1996). Nas *Trachymyrmex*, todos os processos que envolvem a busca por alimento, assim como o seu preparo, se dão de forma solitária, não havendo uma linha de

produção como é comumente observado em colônias de cortadeiras (BESHERS et al., 1996; DINIZ, 2008).

Stradling e Powell (1986) demonstraram que, diferentemente dos ninhos de *Acromyrmex*, os ninhos de *Trachymyrmex* crescem mais lentamente, e portanto, não suportam grande colônias, o que restringe sua população a no máximo alguns milhares de indivíduos, enquanto colônias de cortadeiras possuem centenas de milhares de operárias, podendo atingir até 10 milhões de indivíduos. Os ninhos de *Trachymyrmex* são medianos quando comparados com ninhos de *Atíneos* basais e superiores.

As operárias de grande maioria das espécies de *Trachymyrmex* realizam o comportamento de fingirem de mortas quando perturbadas (SCHULTZ; MEIER, 1995), o que as protege de possíveis predadores. E como possuem hábitos crípticos, as formigas do gênero constroem seus ninhos, de pequeno a médio porte, de forma bem visíveis. Os ninhos, construídos no chão, apresentam uma torre ao redor da entrada formada de pedaços de folhas secas e terra, dando uma forma de cratera para a abertura do ninho (BHATKAR, 1974; TSCHINKEL; BHATKAR, 1974).

Algumas espécies do gênero, como a forrageadora noturna *Trachymyrmex urichi*, utilizam-se de comunicação química para reconhecimento e defesa. Seus ninhos possuem um odor específico que serve como forma de identificação pelos demais indivíduos da colônia. As operárias ainda secretam uma substância defensiva utilizada pelas companheiras de colônia para atacar qualquer objeto estranho que se aproxime do ninho (JAFFÉ; VILLEGAS, 1985).

2.2 A Relação de Simbiose

As formigas atingiram seu ápice evolutivo quando começaram a cultivar seu próprio alimento, um fungo simbiote (WEBER, 1966). Esta associação entre formigas e fungos está presente na natureza há mais de 50 milhões de anos (MUELLER et al., 2001). Eles estabeleceram entre si uma interdependência muito forte, sem que um possa sobreviver sem o outro (WEBER, 1966; QUINLAN; CHERRETT, 1979).

O fungo foi visto pela primeira vez em seu estado perfeito por Möller (1893), em ninho de *Acromyrmex disciger*, sendo classificado como Basidiomiceto e denominado *Rozites gongylophora*. Weber (1957) reclassificou-o em outro gênero, *Lepiota*, analisando material de ninhos de *Cyphomyrmex costatus*. Heim (1957) relacionou-o à

Leucocoprinus e *Leucoagaricus* e Weber (1979) denominou-o *Leucocoprinus gongylophorus*, fato confirmado por Bononi et al. (1981).

A caracterização taxonômica desses fungos é muito difícil, pois as estruturas de origem sexuada (basidiocarpos ou “corpos de frutificação”), utilizadas para a identificação, não são comum de ocorrer, pois as formigas limitam o seu desenvolvimento a fase vegetativa (MUELLER; GERARDO, 2002).

Hoje se sabe que a grande maioria dos fungos cultivados pelas formigas da tribo Attini pertence ao gênero *Leucocoprinus* e *Leucoagaricus* (família: Lepiotaceae), com exceção dos cultivados pelas formigas do gênero *Apterostigma*, que pertencem a família Tricholomataceae (CHAPELA et al., 1994).

Alguns pesquisadores sugerem que a passagem do estilo de vida predador para um estilo baseado na utilização de fungo como alimento teria sido um passo evolutivo crucial para o início da simbiose entre fungos e formigas (DINIZ; BRANDÃO; YAMAMOTO, 1998; MUELLER et al., 2001). Para tanto, existem dois modelos que tentam explicar como se deu a origem desta associação.

A hipótese mirmicocêntrica, mais aceita pelos pesquisadores, é chamada de “*consumption first*” que sugere que o cultivo do fungo teve início pela necessidade das formigas, sendo o fungo inicialmente apenas parte da sua dieta. A outra visão apresentada, e menos aceita, é chamada de “*transmission first*”, que adota uma perspectiva miocêntrica, em que a fungicultura teve início não pela necessidade das formigas, mas por uma necessidade reprodutiva dos fungos (MUELLER et al., 2001). Independentemente da origem desta associação, com anos de convívio mútuo fica claro a adaptação de ambos (fungos e formigas) a esta simbiose. E um exemplo dessas associações entre formigas e fungo é a dependência nutricional.

As formigas fornecem substrato para o desenvolvimento do fungo e este fornece o alimento para as larvas e as adultas. As formigas também exercem o papel de proteção dos ninhos, mantendo o interior das colônias livres de microrganismos parasitas e competidores, permitindo, assim, o desenvolvimento do fungo simbiote (QUINLAN; CHERRETT, 1979).

No caso das formigas derivadas, *Atta* e *Acromyrmex*, o fungo simbiote é cultivado em folhas e flores frescas. Já as Attini basais e intermediárias cultivam seus fungos no interior de câmeras subterrâneas, tendo como substrato fragmentos de folhas e flores secas, fezes e carcaças de insetos e material vegetal em decomposição (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

O fungo simbiote produz na extremidade de suas hifas estruturas denominadas gongilídeos, que apresentam a forma de uma bolsa contendo diversos nutrientes, principalmente lipídios e carboidratos, que são oferecidos às larvas e, possivelmente, às operárias para a alimentação (WEBER, 1972).

Outro fator que justifica esta associação é a capacidade metabólica do fungo de converter celulose e outros polímeros vegetais em produtos que podem ser metabolizados pelas formigas (SIQUEIRA et al., 1998). Além da habilidade de detoxificar certos metabólitos secundários vegetais, os quais podem ter propriedades inseticidas (DOWD, 1992) e assim podem oferecer uma vantagem adicional às formigas.

Em contra partida, as formigas fazem um tratamento no material vegetal que serve como substrato para o fungo, a fim de eliminar microrganismos presentes nas folhas, eliminar barreiras físicas, aumentar a superfície de contato e evitar a contaminação por outros microrganismos patogênicos (CHERRETT; POWELL; STRADLING, 1989). É sabido também que esse fungo não é encontrado na forma livre na natureza, ou seja, sem a presença das formigas, pois o fungo não consegue competir com outros microrganismos, principalmente outros fungos (QUINLAN; CHERRETT, 1978).

Esses fungos são cultivados em câmaras especiais presentes no interior do ninho conhecidas como jardins de fungos. Geralmente o fungo simbiote é propagado dos jardins já existentes para os que serão iniciados. Quando a rainha sai em revoada e funda um novo ninho, carrega uma pequena porção do fungo retirado do ninho parental para iniciar seu novo jardim (SCHULTZ, 1999), mantendo a relação de simbiose entre fungo e formigas da nova colônia.

2.3 Mecanismos de Forrageio

A procura de substratos para o cultivo do fungo por operárias de *Attini* tem sido referida na literatura como “forrageamento” (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; ANDRADE; FORTI, 1997; SILVA et al., 1997; BRAGANÇA; TONHASCA, 1997). Por não se tratar somente da coleta do alimento propriamente dito, mas especialmente de recursos a serem utilizados como meio de cultura para o jardim de fungo, a atividade também pode ser chamada de comportamento de “busca” (BELL, 1991), que é definido como a movimentação ativa dos indivíduos para localizar ou tentar localizar recursos

disponíveis. Desta forma, o forrageamento constituiria uma das atividades do comportamento de busca.

Diferentemente das formigas cortadeiras que possuem uma dieta alimentar mais restrita, forrageando na maioria das vezes apenas monocotiledôneas como substrato (MURAKAMI; HIGASHI, 1997), a maioria das formigas cultivadoras de fungo são forrageadoras oportunistas, trazendo ao ninho após o forrageamento substratos que variam desde folhas verdes encontradas cortadas no chão à fezes de insetos, e até mesmo fragmentos de insetos mortos (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990; KILLION, 1991), o que garante uma variedade de nutrientes para o crescimento do jardim de fungos.

Estudos de longo prazo da composição da dieta em formigas da tribo Attini têm revelado que a escolha do substrato não é necessariamente limitada pela disponibilidade (FARJI-BRENER, 2001), mas muitas vezes dependente da época (ROCKWOOD, 1976; LEAL; OLIVEIRA, 2000; SEAL). Mudanças sazonais entre o período chuvoso e seco podem influenciar a produção primária das plantas, reduzindo os recursos alimentares das formigas por vários meses.

Segundo estudo feito por Leal & Oliveira (2000) no Cerrado brasileiro com espécies de Attini não cortadeiras, todas as categorias de alimentos foram coletadas durante a estação chuvosa, período em que flores, frutos e sementes são encontrados em abundância. No entanto, na estação de seca os substratos mais utilizados foram, principalmente, fezes de insetos e restos de plantas secas. Os resultados do estudo acima relatado reforçam a afirmação do comportamento oportunista de forrageio das formigas cultivadoras de fungo não cortadeiras.

Apesar do claro oportunismo observado durante o forrageio de *Trachymyrmex*, um estudo realizado por Schultz & Brady (2008) com *Trachymyrmex cornetzi* e *Trachymyrmex diversus*, constatou o corte de algumas folhas frescas por estas formigas, o que aponta para uma dieta intermediária entre a composição da dieta de Attini inferiores e superiores (cortadeiras).

Portanto, a completa transição do comportamento de forrageio das Attini intermediárias para a forma de forrageio das cortadeiras pode depender apenas de pequenas alterações morfológicas, como tamanho do corpo, e dos meios de comunicação social para que atinja uma maior escala (WILSON, 1980; HELANTERA; RATNIEKS, 2008; KELBER et al., 2009).

3. OBJETIVOS:

Sabe-se que a atividade de forrageio é um comportamento social que varia sob influência de diversos fatores ambientais, tais como a estação do ano, temperatura, umidade relativa, estágio de desenvolvimento do ninho e período de reprodução. Nesse contexto, ainda se conhece muito pouco sobre as técnicas utilizadas pelas formigas do gênero *Trachymyrmex* para busca de alimento. Por esta razão, os objetivos deste trabalho foram analisar a atividade de forrageio e coleta de substrato por colônias de *Trachymyrmex tucumanus* em áreas antropizadas, verificando o período do ano e do dia em que a atividade ocorre com maior intensidade, e quais as categorias de alimentos coletados por esse grupo de formigas.

4. MATERIAIS E MÉTODO:

4.1 Observação da Atividade de Forrageio

Sabe-se que a atividade de forrageio é um comportamento social que varia sob influência de diversos fatores ambientais, tais como a estação do ano, temperatura, umidade relativa, estágio de desenvolvimento do ninho e período de reprodução. Por estas razões, a cada período de observação e coleta, foram registradas as condições ambientais, como temperatura e umidade relativa do ar para posterior comparação.

As observações ocorreram com um intervalo de três meses, de dezembro de 2009 a setembro de 2010, totalizando 4 dias de observação, um a cada estação do ano. Para tanto foram utilizados quatro ninhos por estação. Esse método tem sido habitualmente usado para estimar a atividade forrageadora de colônias de formigas (MACIEL et al., 1995; ARAÚJO, 1996; ARAÚJO et al., 1998).

Como o presente estudo visa analisar a atividade diurna de forrageio, a contagem de operárias que entram no ninho se deu entre o período das 6h às 18h. A cada 2h era repetida a contagem por 20 minutos consecutivos. Simultaneamente foi observada a categoria de alimento que é carregado pelas operárias para dentro do ninho, a fim de analisar a dieta alimentar das *T. tucumanus*.

4.2 Material Coletado

Para realização do estudo da preferência alimentar de *Trachymyrmex tucumanus* foi feita, juntamente com a observação da atividade de forrageio, a identificação visual das categorias de alimento transportados pelas operárias para dentro do ninho.

4.3 Análise Estatística

Para embasar a discussão da influência das variáveis ambientais sobre a dinâmica da atividade de forrageio foi aplicado o teste de correlação de Pearson.

4.4 Local de Estudo

Os ninhos selecionados encontram-se dentro dos limites da Universidade Estadual Paulista (UNESP), mais especificamente na área entorno do CEIS (Centro de Estudos de Insetos Sociais). A escolha do local se deu pela abundância de ninhos próximos, e por caracterizar-se como área sob ação antrópica, havendo edificações, pavimentação e vegetação reduzida a pastagem e poucos indivíduos arbóreos. Apesar do CEIS estar no limite da universidade com a FEENA (Floresta Estadual) está em uma área com vegetação escassa e com característica de cerrado.

A Figura 1 ilustra o local de estudo, que encontra-se a uma elevação de 616m-CEIS (22°32'43,49" S 47°32'33,72"O). Os pontos vermelhos representam a localização dos ninhos observados ao longo do trabalho (dezembro 2009 a setembro 2010).



Figura 1: foto aérea via satélite (Google Earth). A seta amarela indica os prédios do CEIS e os pontos vermelhos, a localização dos ninhos.

4.5 Escolha dos Ninhos

A escolha dos ninhos de *T. tucumanus* se deu de forma aleatória, porém, todos os ninhos observados foram encontrados no entorno do CEIS (UNESP- Rio Claro).

A principal preocupação foi selecionar ninhos que estivessem em área de pastagem, sob influência direta do sol para que não houvesse grande diferença na atividade das operárias.

No total foram estudados 10 ninhos quatro em cada estação. O objetivo inicial era escolher apenas 4 ninhos que fossem acompanhados durante todo o estudo, mas, por razões que serão discutidas posteriormente, os ninhos migravam de sua localização inicial, sendo que apenas dois mantiveram-se inalterados desde de dezembro de 2009 a setembro de 2010.

A marcação dos ninhos foi feita com espetos de madeira inseridos em canudos coloridos para que fossem avistados em meio a pastagem. Em cada marcação foi colocada uma etiqueta com um número para identificação do ninho.



Figura 2: A e B indicam dois dos ninhos observados e a figura C mostra um terceiro ninho com a sua respectiva marcação. Em cada ninho é possível observar a torre construída pelas colonas com folhas secas e terra, que caracteriza o hábito críptico das *Trachymyrmex*.

5. RESULTADOS E DISCUSSÃO:

5.1 Atividade Diurna de Forrageio

Para análise da atividade diurna de forrageio foi construída uma tabela e um gráfico com os dados obtidos durante cada período de observação (6h às 18h), a fim de apontar a atividade dos ninhos em cada estação do ano.

Foi aplicado um teste estatístico com todos os dados coletados, a fim de comprovar a relação entre a atividade das operárias em busca de alimento com as variáveis do ambiente, temperatura e umidade relativa do ar. Para tanto foi escolhido o teste de correlação de Pearson (BioEstat 5.0).

O teste de Pearson fornece um valor p (coeficiente de correlação). Caso este valor seja superior ao grau de significância (0,05) a hipótese nula é rejeitada, se for igual ou inferior a hipótese nula é aceita. A hipótese nula é de que existe relação estatisticamente relevante entre as variáveis.

Através deste teste também podemos obter um valor r (grau de dependência), situado entre -1 e 1. Quanto mais próximo de 0 for r menor é a força da relação linear entre as variáveis. Um valor próximo de 1 indica uma relação de proporção direta, um valor próximo de -1 indica uma relação inversamente proporcional.

O teste de Pearson pode nos oferecer mais dados, porém, para o presente estudo nos interessa apenas o r e o p , tendo como hipótese a existência de relação entre as variáveis do ambiente (temperatura e umidade do ar) com a atividade de forrageio.

Quando analisada cada estação do ano individualmente os resultados obtidos no teste mostraram-se não significativos, o que indica não haver relação entre a temperatura e umidade do ar com a atividade de forrageio. Porém, tudo indica que tal resultado se deu pelo baixo número de observações, pois quando realizado o teste com os dados de todos os ninhos, em todas as estações, o índice de correlação apontou haver uma relação da umidade do ar com a atividade de forrageio.

Os dados de cada estação e um comparativo geral ao longo do ano serão discutidos individualmente, juntamente com a apresentação das tabelas e gráficos construídos a partir das observações.

5.12 Primavera

Ao analisarmos os dados coletados durante o mês de dezembro de 2009 podemos observar que o período de maior atividade ocorre durante o fim da tarde (entre as 16h e 18h), período em que há uma queda na temperatura e um aumento da umidade do ar. O período com menor atividade registrada se deu às 12h, momento em que a temperatura encontra-se elevada e o ar extremamente seco.

Horário	Temperatura	U R%	Ninho1	Ninho2	Ninho3	Ninho4	Número Total
6h	21°C	92%	0	0	33	6	39
8h	31°C	69%	24	14	37	19	94
10h	42°C	55%	10	26	53	13	102
12h	45°C	35%	0	0	4	0	4
14h	38°C	52%	2	18	18	12	50
16h	37°C	52%	11	42	58	24	135
18h	28°C	76%	13	94	18	9	134

Tabela 1: Número de operárias que retornam do forrageio. Dezembro de 2009.

Ao aplicarmos o teste de correlação de Pearson com os dados obtidos nessa estação, obteve-se para a temperatura $r = -0,2147$ e o $p = 0,2725$ e para a umidade do ar foi obtido $r = 0,4972$ e $p = 0,0071$.

Apesar dos valores de p estarem muito acima de 0,05, o que indica uma relação não significativa, o r negativo da temperatura nos mostra que existe uma relação inversa da temperatura com atividade de forrageio, ou seja, quanto maior a temperatura, menor a atividade de forrageio. O valor de r positivo para a umidade do ar indica uma relação direta, ou seja, a atividade de forrageio aumenta com o aumento da umidade relativa do ar. Estas constatações podem ser observadas no gráfico abaixo.

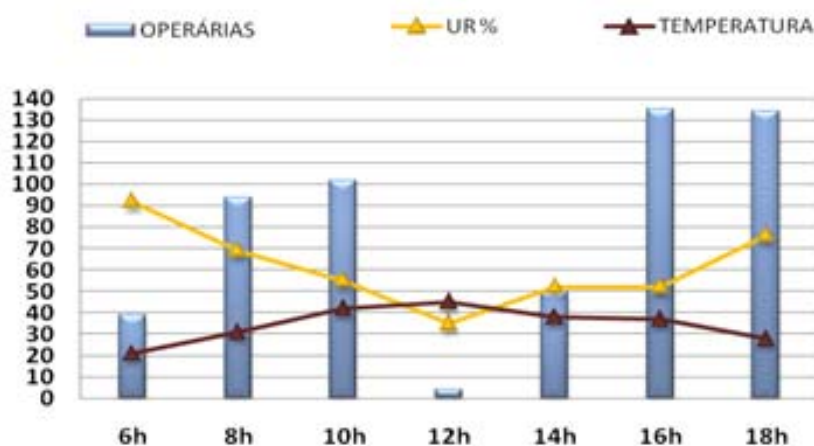


Gráfico da atividade diurna de forrageio no mês de Dezembro de 2009.

5.13 Verão:

Durante o verão foi possível observar novamente uma maior atividade no fim da tarde. Porém, o período de maior atividade foi registrado às 14h, período em que a umidade relativa do ar encontrava-se mediana, apesar da elevada temperatura.

Nessa época do ano é comum o aumento da umidade relativa do ar ao fim do dia, que geralmente provoca pancadas de chuva, diminuindo a atividade de forrageio das operárias neste período. Novamente o período de menor atividade é observado durante o horário mais quente. Nesse caso, às 10h, sendo também o período mais seco do dia.

Horário	Temperatura	UR%	Ninho1	Ninho2	Ninho3	Ninho4	Número Total
6h	21°C	83%	3	4	31	2	40
8h	27°C	69%	0	13	26	12	51
10h	38°C	41%	6	0	23	5	34
12h	31°C	65%	0	2	37	21	60
14h	33°C	56%	3	9	49	24	85
16h	27°C	73%	13	27	27	17	84
18h	23°C	90%	9	9	37	28	83

Tabela 2: Número de operárias que retornam do forrageio. Fevereiro de 2010.

Os testes de Pearson aplicados para esta estação apresentaram os valores semelhantes, sendo de $r = -0,2262$ e $p = 0,6257$, quando analisada a relação da atividade de forrageio com a temperatura, e $r = 0,5020$ e $p = 0,2509$, quando correlacionada a umidade do ar com a atividade de forrageio, o que reforça a idéia de uma relação inversa da atividade de forrageio com a temperatura e um relação direta da umidade do ar com a atividade das operárias em busca de alimento.

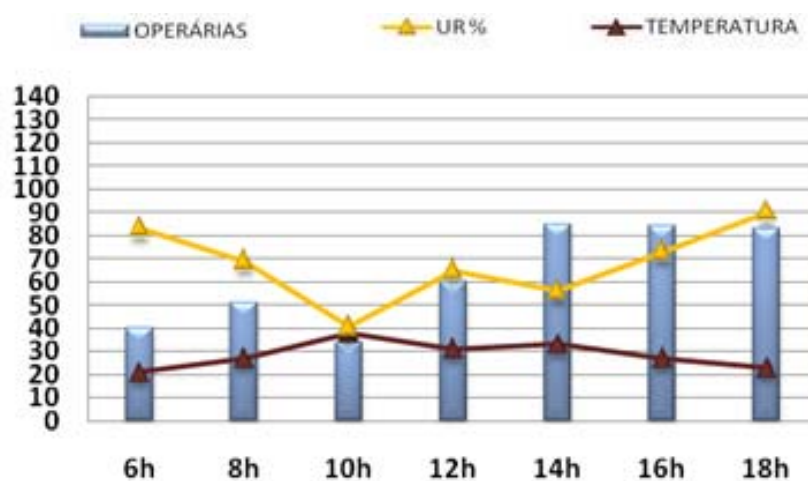


Gráfico da atividade diurna de forrageio no mês de Fevereiro de 2010.

5.14 Outono:

Nos dados coletados durante o outono observa-se o aumento da atividade forrageadora ao fim da tarde (16h) e uma diminuição da atividade das operárias no período mais quente e seco do dia (entre 12h e 14h), assim como nas estações analisadas anteriormente.

No entanto, também é possível observar baixa atividade de forrageio no início da manhã (6h) e às 18h, períodos em que a umidade do ar se encontra muito elevada, o que pode indicar que, apesar de já mostrado através dos testes estatísticos que a umidade do ar possui uma relação direta com a atividade de forrageio, existe uma medida ideal para a ação das operárias, pois quando a UR% apresenta-se muito elevada há uma diminuição na atividade dos ninhos.

Horário	Temperatura	UR%	Ninho1	Ninho2	Ninho3	Ninho4	Número Total
6h	16°C	87%	2	0	20	1	23
8h	21°C	63%	8	5	57	5	75
10h	33°C	39%	4	0	41	0	45
12h	33°C	37%	2	0	1	0	3
14h	36°C	35%	0	0	4	2	6
16h	25°C	50%	4	4	105	0	113
18h	21°C	63%	5	1	37	2	45

Tabela 3: Número de operárias que retornam do forrageio. Junho 2010.

Os testes realizados com dados desta estação corroboraram os resultados observados nas demais estações (Primavera e Verão). Para análise da correlação da atividade de forrageio com a temperatura obtivemos $r = -0,4034$ e $p = 0,3694$, e para a umidade do ar foi obtido $r = 0,1661$ e $p = 0,7218$.

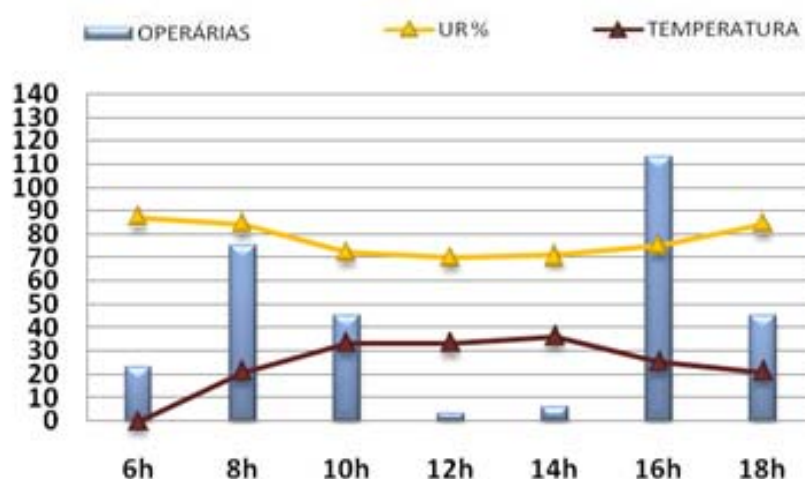


Gráfico da atividade diurna de forrageio no mês de Junho de 2010.

5.15 Inverno:

A observação referente ao Inverno foi feita a partir de apenas três ninhos, pois um ninho (ninho 4) que havia sido selecionado foi tomado por uma colônia de formigas predadoras do gênero *Ectatomma* (família Ponerinae), conhecidas por predarem ninhos de *Trachymyrmex* e de *Sericomyrmex* (DIJKSTRA; BOOMSMA, 2003).

A atividade de forrageio observada durante o mês de setembro apresentou um grande decréscimo quando comparado com as demais estações, porém o padrão da atividade foi mantido, com o registro de maior atividade no fim da tarde, e o período de maior atividade entre 10h e 14h, quando a temperatura está mais elevada e a umidade do ar muito baixa.

Horário	Temperatura	UR%	Ninho1	Ninho2	Ninho3	Ninho4	Número Total
6h	20°C	39%	2	4	0	---	2
8h	34°C	28%	1	0	1	---	1
10h	44°C	12%	0	0	0	---	0
12h	42°C	18%	0	0	0	---	0
14h	45°C	17%	0	0	1	---	0
16h	31°C	32%	5	17	0	---	5
18h	25°C	40%	13	11	1	---	13

Tabela 4: Número de operárias que retornam do forrageio. Setembro 2010.

Vale chamar atenção para o ninho 3, que apresentou atividade de forrageio ainda mais baixa que os demais ninhos, talvez por haver outra colônia de *Ectatoma* há alguns centímetros, o que poderia estar inibindo a atividade das operárias de *T. tucumanus*.

Quanto aos testes de Pearson aplicados para a estação, foi obtido $r = -0,6135$ e $p = 0,1428$, para correlação temperatura-atividade de forrageio, e $r = 0,7238$ e $p = 0,0658$, para a correlação umidade do ar-atividade de forrageio.

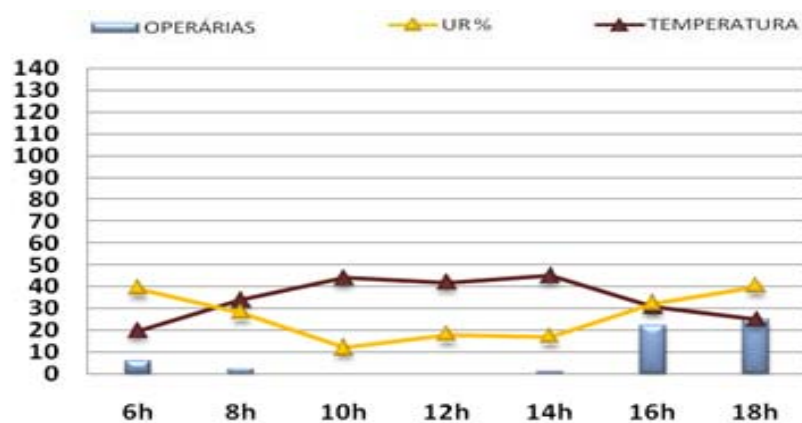


Gráfico da atividade diurna de forrageio no mês de Setembro de 2010.

5.16 Comparativo entre Estações

Analisando a atividade de forrageio ao longo de um ano, e comparando estação a estação, podemos perceber que há uma queda gradativa no comportamento de busca conforme se aproxima o período de seca.

Os resultados obtidos através do teste de correlação de Pearson com os dados de todas as estações unidos apresentaram um grau de significância maior para a relação entre umidade do ar e atividade de forrageio com $p= 0,0071$, o que aponta para um aumento da atividade das operárias com o aumento da umidade do ar, uma vez que o grau de dependência deu positivo novamente, $r= 0,4972$.

A correlação entre temperatura e atividade de forrageio permaneceu mostrando-se não significativa, com $p= 0,2725$, mas ainda assim fica claro que se trata de uma relação inversa quando observamos o grau de dependência negativo, $r= -0,2147$, que indica a relação entre o aumento da temperatura com a queda da atividade das operárias.

O significado das correlações entre temperatura e umidade relativa sobre a atividade forrageadora não é claro. Fowler (1979) supõe que flutuações nessas variáveis poderiam promover alterações fisiológicas nas operárias.

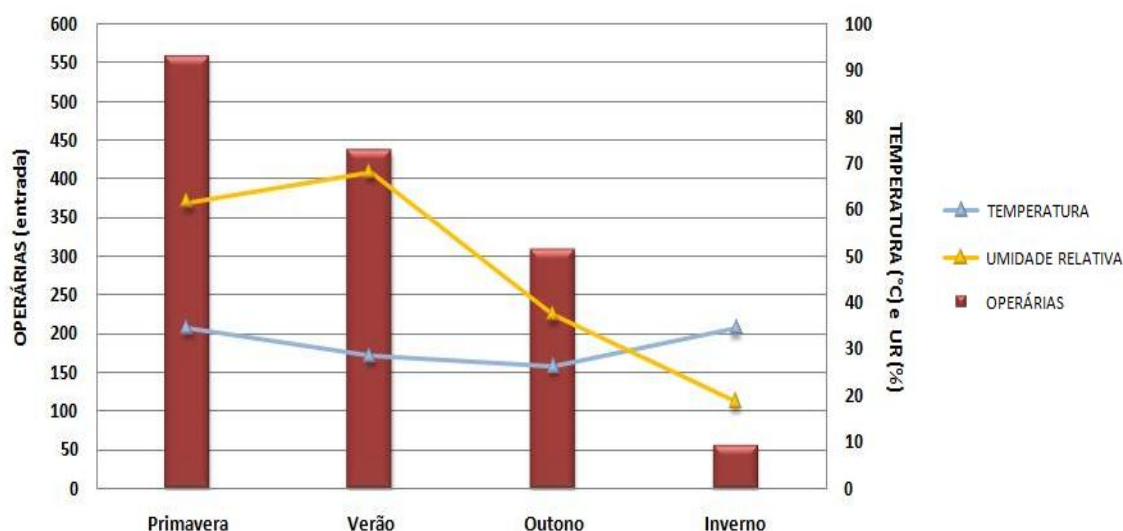


Gráfico comparativo da atividade de operárias de *T. tucumanus* de acordo com as estações do ano.

O gráfico que compara a atividade de forrageio ao longo das estações evidencia que a Primavera e o Verão são as estações com maior atividade das operárias em busca de alimento.

Assim como estudo realizado por Leal & Oliveira (2000) foi possível observar a queda da atividade de forrageio durante os períodos de seca (outono e inverno). Uma vez que as *Attini* intermediárias são tidas como forrageadoras oportunistas, elas têm preferência pela atividade de forrageio durante períodos mais úmidos do ano, pois períodos chuvosos culminam na fase de reprodução e frutificação das plantas, quando há uma maior oferta de alimento.

Apesar das variações diárias e mensais do fluxo de operárias coletoras de substrato, a atividade forrageadora das colônias estudadas foi composta por uma jornada de atividade externa ao ninho intensificada sempre no fim da tarde.

O mês de dezembro foi uma exceção, pois as operárias permaneceram forrageando quase todo o dia, paralisando a atividade apenas por volta das 12 horas, período em que a temperatura encontrava-se muito elevada e a umidade do ar muito baixa. Esse forrageamento diferenciado no mês de dezembro pode ter ocorrido, não apenas pela grande oferta de alimento, mas também devido a alta precipitação pluviométrica comum neste período, forçando uma compensação da atividade em horários sem chuvas.

Análise da atividade de ninhos de *T. tucumanus* revela não apenas o horário de maior atividade de forrageio, mas também o mecanismo como essa busca por alimento ocorre. Assim como em estudo realizado com outra espécie do gênero *Trachymyrmex*, por Moreira et al. (2007), foi observado o forrageamento solitário, ou seja, as operárias saem em busca de alimento sozinhas, não havendo formação de trilhas.

Outra observação pode ser feita a partir da comparação da atividade de forrageamento entre os ninhos. A tabela referente a atividade diurna de forrageio durante a Primavera (tabela 1), particularmente a frequência de entrada de operárias do ninho 1 com a do ninho 3, revela uma diferença muito grande na atividade de cada ninho. Enquanto o ninho 1 teve apenas 60 operárias entrando no ninho durante todos os períodos de observação, o ninho 3 teve 221 operárias em atividade de busca.

Tamanho variação na atividade de forrageio entre esses ninhos se dá, provavelmente, pela diferença de idade. Ninhos mais maduros apresentam colônias maiores, o que requer mais alimento e um maior número de operárias para realização da atividade de forrageio. Todos os indivíduos de uma colônia de formigas compartilham os alimentos dentro do ninho, mas somente algumas operárias saem do ninho para procurar recursos para produção do fungo simbiote. Geralmente os indivíduos que

saem são os mais velhos ou os maiores, logo, colônias maduras apresentam um maior número de operárias para realização da atividade de forrageio (BRIAN, 1965).

O número de operárias que entram no ninho também se mostra muito reduzido quando comparado com ninhos de espécies de Attini mais derivadas (PEREIRA; DELLA LUCIA, 1998). Isso se deve ao fato de que as colônias de atíneos intermediários apresentam ninhos de pequeno a médio porte e com populações muito menores do que colônias de *Atta* e *Acromyrmex*, o que limita o número de operárias recrutadas para a atividade de forrageio quando comparadas com ninhos de Attini superiores.

5.2 Migração de Ninhos de *T. tucumanus*

O objetivo inicial do trabalho era utilizar apenas quatro ninhos, que seriam acompanhados ao longo de todo estudo. Porém, como já relatado anteriormente, isso não foi possível, pois quatro dos dez ninhos estudados migraram na transição de estações nos intervalos entre as observações.

Após a primeira observação, três dos quatro ninhos analisados durante a Primavera (dezembro de 2009) não foram encontrados para realização das observações de Verão (fevereiro 2010). É possível que a migração desses três ninhos tenha sido provocada pelo intenso período de chuvas, comum nesta época do ano.

Durante a realização do experimento no mês de Setembro foi observado que um dos ninhos selecionados havia sido tomado por uma colônia de formigas predadoras do gênero *Ectatomma*. Em estudo realizado por Adams et al. (2000) com agropredadores de formigas da tribo Attini foi demonstrado a forma agressiva como essas predadoras invadem colônias de *Serycomyrmex* para se alimentarem do fungo e das crias. Após o esgotamento da fonte de alimento os agropredadores migram rumo a uma nova colônia hospedeira.

Em estudo mais recente realizado por Dijkstra & Boomsma (2003) que observou a ação de *Gnamptogenys hartmani* (gênero *Ectatomma*) em ataques às colônias de *Trachymyrmex cornetzi*, foi possível constatar a forma como ocorre a usurpação dos ninhos hospedeiros. Em geral as operárias do ninho invadido ficam em pânico e fogem, abandonando o fungo e crias. As formigas predadoras evitam atacar as operárias, pois geralmente elas fogem com pequenos pedaços do fungo para formar um novo ninho, o que é muito interessante para as predadoras que poderão ter um hospedeiro futuro.

A presença de outra colônia de *Ectatomma* próximo ao ninho três (referente a setembro 2010) pode ter sido um forte fator que provocou a baixa movimentação de operárias ao longo das observações. As formigas da colônia de *Trachymyrmex* poderiam estar sendo inibidas pela presença do predador.

Segundo Fellers (1987), a espécie considerada dominante induz um comportamento de evitação em um indivíduo de outra espécie quando se encontram.

5.3 Material Coletado

Durante as observações realizadas foram observados diversos tipos de alimentos, sendo na maioria matéria orgânica morta. Dentre os materiais observados foi possível identificar materiais vegetais, tais como, folhas secas, sementes, casca de frutas e algumas folhas verdes de gramíneas.

Não foi observado alterações nos alimentos coletados ao longo das estações.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS:

Através do presente estudo foi possível estabelecer um padrão na atividade de forrageio de *Trachymyrmex tucumanus*, que se intensifica quando ocorre uma queda de temperatura no final da tarde (entre 16h e 18h) e uma paralisação por volta das 12h. Porém, diversos estudos apontam a presença de intensa atividade forrageadora de espécies de *Trachymyrmex* durante todo o período noturno, o que tornaria necessário mais estudos durante o período compreendido entre as 18h às 6h, para averiguação das atividades externas ao ninho referente a este período.

Apesar dos testes de correlação não terem sido significativos foi possível identificar um padrão de atividade forrageadora de acordo com as variações climáticas. Ao longo do ano pode-se contatar uma dinâmica de forrageio que apresenta seu auge nas estações mais úmidas (primavera e verão) e um decréscimo nas estações secas (outono e inverno). A dieta alimentar das colônias de *Trachymyrmex tucumanus* não sofreu alterações no decorrer das observações.

Quanto à migração dos ninhos pode-se observar que a presença de outra espécie predadora inibe a atividade das operárias externas ao ninho. Mais estudos devem ser realizados para que se possa inferir sobre as conseqüências à estrutura do ninho e das colônias após um grande período de chuvas para que se saiba se este fator pode provocar a migração destes ninhos.

7. CONCLUSÕES:

Em todos os meses de estudo as colônias tiveram suas atividades forrageadoras intensificadas ao entardecer. Ao que parece, a atividade estudada está associada às variáveis climáticas. Como os testes de correlação entre atividade de forrageio, temperatura e umidade do ar não apresentaram uma correlação significativa, seria necessário mais estudos, talvez com um maior número de observações.

8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS:

ADAMS, R.M. et al. 2000. Agropredation: usurpation of attine fungus gardens by *Megalomyrmex* ants. **Naturwissenschaften** 87:549–554

ARAÚJO, M.S. 1996. **Espécies de formigas cortadeiras e ecologia de *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* FOREL, num povoamento de eucalipto.** Viçosa, Imprensa Universitana, 51 p.

_____ et al. 1998. Polimorfismo e transporte de cargas em *Acromyrmex latieeps nigroset Osus* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia**. 41: 443-446.

BASS, M.; CHERRETT, J. M. Fungal Hyphae As A Source of Nutrients for the Leaf-Cutting Ant *Atta sexdens*. **Physiological Entomology**, v. 20, n. 1, p. 1-6, 1995.

BELL, W. J.. **Searching behavioral ecology of finding resources.** Cambridge, Chapman and Hall, 358 p. 1991

BESHERS, S. N. et al. Polyesthism and the adaptiveness of worker size variation in the attine ant *Trachymyrmex septentrionalis*. **Journal of Insect Behavior**, v. 9, n. 1, p. 61-83, 1996.

BHATKAR, A.P. Oriented crescentic mounds of a gardening ant *Trachymyrmex septentrionalis*. **Florida Entomologist** 57: 96. 1974.

BRANDÃO, C. R. F.; MAYHE-NUNES, A. J. A new fungus-growing ant genus *Mycetagroicus* gen. N., with the description of three new species and a comments on the monophyly of the attini (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 38, n. 3B, p. 639-665, 2001.

BRIAN, M. V.; HIBBLE, J.; KELLY, A. F. The dispersion of ants species in a southern English heath. **J. Anim. Ecol.** v. 35. p. 281-290. 1965.

BONONI, V. L. et al. *Leucocoprinus gongylophorus* (Moller) Heim, o fungo do formigueiro de *Atta sexdens rubropilosa*, FOREL. **Rickia**, São Paulo, v. 9, p. 93-97, 1981.

CHAPELA, I. H., et al. Evolutionary history of the symbiosis between fungus growing ants and their fungi. **Science**, Los Angeles, v. 266, p. 1691-1694, 1994.

CHERRETT, J. M.; POWELL, R. J.; STRADLING, D. J. The mutualism between leafcutting and their fungus. In: WILDING, C. et al. **Insect fungus interactions**. London: Academic Press, 1989. p. 93 -120.

DELLA LUCIA, T. M. C.; MOREIRA, D. D. O. **As formigas cortadeiras**. T. M. C. Della Lucia, D. D. O. Moreira. 1. Viçosa, MG: Editora Folha de Viçosa, 1993. 262 p.

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

DINIZ, E. A. **Evolução dos Comportamentos de predação do substrato e cuidados com a cria, rainha e alados em formigas da tribo Attini (Hymenoptera: Formicidae)**. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências. Tese de Doutorado. 2008.

DINIZ, J. L. M., C. R. F. BRANDÃO; C. I. YAMAMOTO. Biology of *Blepharidatta* ants, the sister group of the Attini: a possible origin of fungus-ants symbiosis. **Naturwissenschaften**, Verlag, 85 (6): 270-274. 1998

DOWD, P. F. Insect fungal symbionts: a promising source of detoxifying enzymes. **Journal of Industrial Microbiology**, Amsterdam, v. 9, p. 149-161, 1992.

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

GONÇALVES, C. R. Formigas dos gêneros *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* cortando folhas verdes de plantas (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae, Attini). In: **Anais da XXVII Reunião anual da Sociedade Brasileira para o Progresso da Ciência**, Belo Horizonte, 28:1670. 1975.

HEIM, R. A propos du *Rozites gongylophora* Moeller. **Revue de Mycologie**, Paris, v. 22, n. 3, p. 293-299, 1957.

HELANTERA, H.; RATNIEKS, F.L.W. Geometry explains the benefits of division of labour in a leafcutter ant. **Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences**, 275, 1255–1260. 2008.

HÖLDOBLER, B.; E. O. WILSON. 1990. **The Ants**. Massachusetts, Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, xii + 732 p. 1990.

KASPARI, M. Removal of seeds from neotropical fungivore droppings: ants responses to seed number. **Oecologia** 95: 81-88, 1993.

_____. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. **Oecologia** 105: 397-404, 1996.

KELBER, C., RÖSLER, W., ROCES, F. & KLEINEIDAM, C.J. (2009) **The antennal lobes of fungus-growing ants (attini): neuroanatomical traits and evolutionary trends.** *Brain, Behavior and Evolution*, **73**, 273–284.

JAFFE, K.; VILLEGAS, G.. On the communication system of the fungus-growing ant *Trachymyrmex urichi*. **Insectes Sociaux** 32: 257-274. 1985.

KILLION, M.J. Use of vertebrate tissue by the leaf-cutting ant *Atta texana* (Hymenoptera: Formicidae: Attini). **Southwestern Naturalist** , 36, 116–117, 1991.

KUSNEZOV, N. Zoogeografia de las hormigas em sud America. **Acta Zoologica Lilloana**, v. 19, p. 25-186, 1963.

LEAL, I. R.; P. S. OLIVEIRA. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in southeast Brazil. **Biotropica**, Washington, 30: 170-178, 1998.

_____ Foraging ecology of attine ants in a neotropical savana: seasonal use of fungal substrate in the Cerrado vegetation of Brazil. **Insectes Sociaux**, v. 47, p. 376-382, 2000.

LIZIDATTI, C. S. **Biologia, Arquitetura de Ninhos e Coleta de Substratos no Cerrado por Formigas Cultivadoras de Fungo, Trachymyrmex holmgreni Wheeler 1925 (Hymenoptera, Formicidae, Attini)**. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Instituto de Biociências. Dissertação de Mestrado. 2006.

MACIEL et al. Ritmo diário de forrageamento da formiga cortadeira *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**. 24: 371 -378, 1995.

MAYHÉ-NUNES, A. J.; BRANDÃO, C. R. F. Revisão taxonômica e posição sistemática de *Trachymyrmex* Forel (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Resumos do 16º Congresso Brasileiro de Entomologia**, Salvador: 341, 1997.

_____ Revisionary studies on the attine ant genus *Trachymyrmex* Forel. Part 1: Definition on the genus and opulentus group (hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 40, n. 3, p. 667-698, 2002.

MOREIRA et al. Foraging Activity of *Trachymyrmex fuscus* (Hymenoptera: Formicidae) in Degraded Area. **Sociobiology**, v. 50, n. 2, p.409-417, 2007.

MUELLER, U. G. et al. The origin of the attine ant-fungus mutualism. **The Quarterly Review of Biology**, Chicago, v. 76, n. 2, p. 169-197, 2001.

MUELLER, U. G.; GERARDO, N. Fungus-farming insects: Multiple origins and diverse evolutionary histories. **Proceedings Of The National Academy Sciences Of The United States Of America**. Washington, v. 99, n. 24, p. 15247-15249, 2002.

- MURAKAMI, T.; HIGASHI, S. Social organization in two primitive attine ants, *Cyphomyrmex rimosus* and *Myrmicocrypta ednaella*, with reference to their fungus substrates and food sources. **Journal of Ethology**, 1997, **15**, 17–25.
- PEREIRA, R.C.; DELLA LUCIA, T.M.C. Estimativa populacional em ninhos de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* FOREL, 1893 (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Ceres**, v. 45, p. 573-578, 1998.
- QUINLAN, R.J.; CHERRET, J.M. Aspects of the symbiosis of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and its food fungus. **Ecological Entomology**, London, v.3, p. 221-230, 1978.
- _____. The role of fungus in the diet of the leafcutting ant *Atta cephalotes* (L.). **Ecological Entomology**, London, v. 4, p. 151- 160, 1979.
- ROBERTS, J. T.; E. R. HEITHAUS, 1986. Ants rearrange the vertebrate generated seed shadow of a Neotropical fig tree. **Ecology**, Tempe, 67 (4): 1046–1051.
- ROCKWOOD, L.L. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). **Ecology**, 57, 48–61, 1976.
- SCHOEREDER, J. H.; COUTINHO, LM. Fauna e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de Cerrado do Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, 34 (3): 561–568. 1990.
- SCHULTZ, T. R.; MEIER, R. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. **Systematic Entomology**, v. 20, n. 4, p. 337-370, 1995
- SCHULTZ, T. R. Ants, plants and antibiotics. **Nature**, London, v. 398, n. 6730, p. 747-748, 1999.
- SCHULTZ, T. R.; BRADY, S. G. Major evolutionary transitions in ant agriculture. **Proceeding of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. 14, p. 5435-5440, 2008.
- SIQUEIRA, C. G. et al. Metabolism of plant polysaccharides by *Leucoagaricus gongylophorus*, the symbiotic fungus of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 64, n. 12, p. 4820-4822, 1998.
- STRADLING, D.J.; POWELL, R.J. The cloning of more highly productive fungal strains: a factor in the speciation of attine ants. Pp. 625-626 in: Eder, J. & Rembold, H. (eds) **Chemistry and biology of social insects**. München: Verlag & J. Peperny, xxxv + 757 pp, 1986.
- TSCHINKEL, W.R.; BHATKAR, A. Oriented mound building in the ant, *Trachymyrmex septentrionalis*. **Environmental Entomology** 3: 667-673, 1974.
- WALLER, D. A. Foraging behavior of *Trachymyrmex turifex* Wheeler (Formicidae, Attini). **Southwestern Naturalist**, v. 34, n. 2, p. 271-275, 1989.

WEBER, N. A. Fungus growing ants and their fungi: *Cyphomyrmex costatus*. **Ecology**, Durham, v. 38, n.3, p. 480-494, 1957.

_____ Nomenclatural Changes in *Trachymyrmex* (Hymenoptera: Formicidae, Attini). **Entomological News**, Philadelphia, 69: 49-55, 1958.

_____ Fungus-growing ants. **Science**, Washington, v. 121, n. 3763, p. 587-604, 1966.

_____ Gardening ants. **The Attines**. Memoirs of the American Philosophical Society, v. 17, n. 92, p.146, 1972.

_____ Fungus-culturing by ants. In: **Insect-fungus symbiosis** Batra ed. New Jersey: Allanheld, Osmun, Montclair, p. 77-114, 1979

WILSON, E.O. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera, Formicidae, Atta) 1. The overall pattern in *Atta sexdens*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 7, 143–156, 1980.

_____ Causes of ecological success: the case of the ants. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 56, p. 1-9, 1987.

Natalia Camps Pimenta
Aluna

Prof. Dr. Odair Corra Bueno
Orientador

Eduardo Arrivabene Diniz
Co-orientador