

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS:
COMPORTAMENTO E BIOLOGIA ANIMAL

SOCIOMETRIA E COMPORTAMENTO DE RAINHAS DE SAÚVA
(*Atta sexdens* LINNAEUS, 1758) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)
MANTIDAS EM LABORATÓRIO

JULIANA DE OLIVEIRA AUGUSTIN

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração em Comportamento e Biologia Animal).

Juiz de Fora - Minas Gerais
Fevereiro - 2007

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS:
COMPORTAMENTO E BIOLOGIA ANIMAL

SOCIOMETRIA E COMPORTAMENTO DE RAINHAS DE SAÚVA
(*Atta sexdens* LINNAEUS, 1758) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)
MANTIDAS EM LABORATÓRIO

JULIANA DE OLIVEIRA AUGUSTIN

Orientadora: **Prof^a. Dr^a. Juliane Floriano Lopes Santos**

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de Concentração em Comportamento e Biologia Animal).

Juiz de Fora - Minas Gerais

Fevereiro - 2007

“Convenci-me de que a respeito da formiga, como em tudo quanto existe sobre a terra, nós, imaginando saber tudo, não sabemos quase nada, e que o pouco que aprendemos revela-nos principalmente o que nos falta aprender”.

MAETERLINCK

A meus pais
Sérgio Walter Augustin (*in memoriam*) e
Maria Lúcia de Oliveira Augustin.

Dedico

A Prof^ª **Juliane Floriano Lopes Santos.**

Ofereço

AGRADECIMENTOS

À **Prof^a. Juliane Floriano Lopes Santos**, pela confiança em mim depositada durante toda a execução deste trabalho. Sob sua orientação tive a oportunidade de começar a conhecer o curioso mundo das formigas cortadeiras.

Aos **professores do Programa de Pós-Graduação** – Mestrado em Ciências Biológicas: Comportamento e Biologia Animal, por todas as bem-vindas sugestões que contribuíram para o enriquecimento desta dissertação.

Ao **Prof. Odair Bueno**, da UNESP de Botucatu, por tão gentilmente ter fornecido os artigos de Mário Autuori, fundamentais desde o início deste estudo, quando as idéias eram ainda um projeto.

Ao **Prof. Ross Crozier**, da James Cook University, pelos artigos de Hamilton, tão imprescindíveis àqueles que almejam estudar a vida dos insetos sociais.

Ao colega de profissão **Scott Powell**, por compartilhar comigo um pouco de seu vasto conhecimento sobre a vida das formigas.

Ao meu querido amigo, **Manuel Bühler**, cujo incentivo foi verdadeiramente decisivo na minha escolha por fazer esta pós-graduação.

Aos colegas **Nilo Nélio** e **Rocco**, pela ajuda com as coletas.

Ao pessoal da fazenda do Sr. Lino, em Juiz de Fora, pelo auxílio durante a coleta: a **João** e **Irene**, e também aos seus parentes, os quais pensaram terem chegado para uma típica visita de domingo, mas acabaram fazendo uma grande festa durante a “caça as tanajuras”.

Ao amigo e companheiro, **Leandro Elias Moraes**, agradeço toda a ajuda com a coleta de 2005 e todo o carinho e respeito pelo meu trabalho.

Aos colegas de laboratório, **Ariane, Ângelo, Mariana e Nádia**, pela amizade e também pela ajuda com a marcação das formigas.

À **minha linda família**, particularmente ao meu irmão Cristiano, pela generosidade e desprendimento em ceder seu computador, tão essencial para a execução deste trabalho.

Aos colegas de curso, desta e de outras gerações do mestrado: **Sthefani D`ávila, Roberto Júnio Dias Pedroso, Guilherme, Arcoverde, Isabel, Flavinha, Iara, Fabiano, Vejota, Nilo Nélio, Vitor Abreu, Usha, Edilena, Júlio, Claudim, Alan e Letícia** pela alegria, convivência e filosofia.

A **Marlú**, pela eficiência e gentileza em todos os momentos em que precisei da secretaria do curso.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (**CAPES**), pelo auxílio financeiro.

A todos aqueles que direta ou indiretamente contribuíram para a realização desta dissertação.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	x
RESUMO.....	xiii
ABSTRACT.....	xv
INTRODUÇÃO E REVISÃO DA LITERATURA.....	1
Capítulo I - Sociometria de colônias iniciais de saúva (<i>Atta sexdens</i> Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae) mantidas em laboratório.....	8
Capítulo II - Estudo comparativo do comportamento de rainhas de saúva (<i>Atta sexdens</i> Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae) nos períodos de fundação e ergonômico, em laboratório.....	41
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	69
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	71

LISTA DE TABELAS

TABELA 1: Média e desvio padrão do número de ovos reprodutivos, ovos tróficos, larvas, pupas e operárias em colônias artificiais de <i>Atta sexdens</i> , onde o fungo simbiote estava presente e ausente, com resultado do teste de <i>Mann-Whitney</i>	18
TABELA 2: Média e desvio padrão do número de larvas em colônias artificiais de <i>Atta sexdens</i> , onde o fungo simbiote estava presente e ausente, com resultado do teste de <i>Mann-Whitney</i>	20
TABELA 3: Composição das populações de nove colônias artificiais de <i>Atta sexdens</i> ao longo de 23 semanas de observações, durante os períodos de fundação colonial e ergonômico.....	26
TABELA 4: Repertório comportamental de rainhas de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.....	47
TABELA 5: Frequências absolutas dos atos comportamentais exibidos por rainhas de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório, nas diferentes fases de desenvolvimento do período de fundação colonial, com resultado do teste do <i>Qui-Quadrado</i>	56
TABELA 6: Frequência absoluta dos atos comportamentais, agrupados em categorias, registrados para rainhas de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório, durante as diferentes fases do período de fundação colonial da espécie, com o teste do <i>Qui-Quadrado</i>	56
TABELA 7: Frequência absoluta dos atos comportamentais, agrupados em categorias, registrados para rainhas de <i>Atta sexdens</i> durante os períodos de fundação e ergonômico do desenvolvimento colonial da espécie, com o resultado do teste do <i>Qui-Quadrado</i> entre cada período.....	57

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1** - Porção inicial do fungo simbiote (*Leucoagaricus gongylophorus*) exteriorizado por rainhas de *Atta sexdens* mantidas em laboratório em colônias artificiais. 13
- FIGURA 2** - Rainha morta de *Atta sexdens* sobre o substrato TE de colônia artificial exibindo sobre a cutícula da região do poro genital hifas do fungo entomopatogênico *Escovopsis*..... 13
- FIGURA 3** - Frequência relativa da mortalidade de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, nas diferentes fases de desenvolvimento colonial. 14
- FIGURA 4** - Frequências de mortalidade de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, nas diferentes fases de desenvolvimento colonial. G = substrato Gesso, TC = substrato Terra Comum, TE = substrato Terra Esterilizada. 15
- FIGURA 5** - Massa corporal média de rainhas de *Atta sexdens* e tamanho populacional (ovos, larvas, pupas e operárias) médio das colônias artificiais, ao longo de 23 semanas de observações. Eixo esquerdo: massa corporal (g); eixo direito: população média..... 15
- FIGURA 6** - Média da massa corporal inicial (g) e tempo de vida (dias) de jovens rainhas de *Atta sexdens*, após o vôo nupcial. 16
- FIGURA 7** - Massa corporal inicial (g) de rainhas recém-fecundadas de *Atta sexdens* e população final de colônias iniciais (de 23 semanas) mantidas em laboratório. 16
- FIGURA 8** - Perda de massa corporal (g) de rainhas recém-fecundadas de *Atta sexdens* e população final de colônias iniciais (de 23 semanas) mantidas em laboratório. 16
- FIGURA 9** - Porcentagem de jovens rainhas de *Atta sexdens* que regurgitaram a porção do fungo simbiote entre 1 e 3 dias após o vôo nupcial..... 17

FIGURA 10 - Número médio de larvas e ovos tróficos em colônias artificiais de <i>Atta sexdens</i> onde o fungo simbionte estava presente.....	18
FIGURA 11 - Número médio e desvio padrão de ovos tróficos em colônias artificiais de <i>Atta sexdens</i> , com e sem fungo simbionte.....	19
FIGURA 12 - Número médio e desvio padrão de ovos reprodutivos em colônias artificiais de <i>Atta sexdens</i> , com e sem fungo simbionte.....	19
FIGURA 13 - Intervalo de tempo para realização da primeira postura em colônias artificiais de <i>Atta sexdens</i> , de acordo com o substrato.....	21
FIGURA 14 - Frequência média relativa de ovos reprodutivos, larvas e pupas em colônias artificiais de <i>Atta sexdens</i> durante os períodos de fundação e ergonômico.....	21
FIGURA 15 - Frequência média de ovos reprodutivos encontrados semanalmente em colônias artificiais de <i>Atta sexdens</i> em diferentes fases do desenvolvimento colonial.....	21
FIGURA 16 - Número médio e desvio padrão de ovos reprodutivos em colônias artificiais de <i>Atta sexdens</i> de acordo com o substrato.	22
FIGURA 17 - Variação de massa corporal (g) e número de ovos reprodutivos depositados por jovens rainhas de <i>Atta sexdens</i>	22
FIGURA 18 - Frequência média de larvas encontradas semanalmente em colônias de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório, em diferentes fases do desenvolvimento colonial.....	23
FIGURA 19 - Variação de massa corporal (g) e número de larvas em colônias de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório.....	23
FIGURA 20 - Frequência média de pupas encontradas semanalmente em colônias de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório, em diferentes fases do desenvolvimento colonial.....	24
FIGURA 21 - Variação de massa corporal (g) e número de pupas em colônias de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório.....	24
FIGURA 22 - Frequência média de operárias encontradas semanalmente em colônias de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório, ao longo das primeiras 12 semanas do período ergonômico.....	24
FIGURA 23 - Variação de massa corporal (g) e número de operárias em colônias de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório.....	25
FIGURA 24 - Proporção dos atos comportamentais de cada categoria exibidos por rainhas de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório, nas diferentes fases do período de fundação colonial. A = explorar ambiente; B = alimentação; C = cuidado com o fungo; D = auto-limpeza; E = cuidado com a prole; F = oviposição; G = repouso.....	55
FIGURA 25 - Proporção dos atos comportamentais executados por rainhas de <i>Atta sexdens</i> , mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.....	57

FIGURA 26 - Proporção dos atos comportamentais de cada categoria exibidos por rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, nos períodos de fundação colonial e ergonômico. **A**= explorar ambiente; **B**= alimentação; **C**= cuidado com o fungo; **D**= auto-limpeza; **E**= cuidado com a prole; **F**= oviposição; **G**= repouso..... 58

FIGURA 27 - Frequência absoluta dos comportamentos exibidos por rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante o período ergonômico..... 59

FIGURA 28 - Frequência absoluta dos comportamentos ingerir fungo, ingerir ovo trófico e ingerir ovo reprodutivo exibidos por rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico..... 59

RESUMO

Conhecer a biologia e o comportamento de rainhas fundadoras em processo de estabelecimento de novas colônias pode ser útil para se compreender as adaptações evolutivas pelas quais passaram muitos insetos sociais. O presente estudo teve o objetivo de investigar a influência da perda de massa corporal de rainhas de *A. sexdens* na mortalidade, assim como na produção de ovos, larvas, pupas e operárias, nos períodos de fundação e de crescimento ergonômico, buscando descrever os atos comportamentais executados pelas rainhas mantidas em colônias artificiais. A aferição da massa corporal das rainhas e a contagem de ovos, larvas, pupas e operárias foram realizadas semanalmente, mantendo as condições laboratoriais em $25 \pm 5^\circ\text{C}$, 70 a 80 % de umidade relativa e fotoperíodo de 12 horas. Ao final de 168 dias de observações, a mortalidade havia atingido 95,7% das jovens rainhas, principalmente na fase de pré-oviposição (58,3% de mortalidade). Em média, as rainhas recém-fecundadas e dealadas pesavam $0,7 \pm 0,05\text{g}$ após o vôo nupcial, perdendo, em média, 22,5% de massa corporal durante as 11 semanas do período de fundação, e 44,7% nas 11 semanas seguintes, durante o período ergonômico. Quanto à duração das fases de desenvolvimento colonial, verificou-se que as fases de pré-oviposição, embrionária, larval e pupal duraram, respectivamente, 3, 26, 23 e 21 dias. As frequências médias de ovos reprodutivos, larvas e pupas nos períodos de fundação e ergonômico foram significativamente diferentes entre si. Foram identificados 49 atos comportamentais, os quais puderam ser agrupados em sete categorias, conforme a função biológica aparentemente dedutível. As rainhas recém-fecundadas mostraram-se comparativamente mais ativas durante o período de fundação, em relação ao período ergonômico. Os comportamentos mais frequentes registrados para rainhas de *A. sexdens* neste estudo foram aqueles relacionados com a auto-

limpeza. Este resultado é um forte indício de que a auto-limpeza possivelmente desempenha a função de prevenir a contaminação colonial por parasitas, podendo ter sido de extrema importância no estabelecimento da relação mutualística obrigatória formiga-fungo. Os dados obtidos com a conclusão deste estudo poderão ser utilizados em futuros estudos comparativos entre espécies, auxiliando eventualmente na compreensão de seus processos evolutivos.

Palavras-chave: formigas cortadeiras, biologia, fundação colonial, colônias iniciais, comportamento, sociometria.

ABSTRACT

Knowing both biology and behavior of newly-mated founding ant queens may be extremely useful for understanding the evolutionary adaptations experienced by many social insect societies. The aim of the present study was to investigate the influence of weight loss of *A. sexdens* founding queens on the mortality and on the production of eggs, larvae, pupae and workers, during both the founding and ergonomic periods, as well as to describe the behavior repertoire performed by the queens. Individual queen weight and number of eggs, larvae, pupae and workers per colony were taken weekly. Laboratory conditions were kept in $25 \pm 5^{\circ}\text{C}$, 70 to 80 % of relative umidity and 12 hour fotoperiod. By the end of 168 days, mortality had reached 95,7% of the young queens, mainly in the pre-incubation phase (58,3% of mortality). On average, newly-mated queens weighed $0,7 \pm 0,05\text{g}$ after the nuptial flight, losing, on average, 22,5% of weight during the founding period, and 44,7% in the ergonomic period. On average, the pre-incubation, incubation, larval and pupal phases lasted, respectively, 3, 26, 23 and 21 days. The relative frequencies of reproductive eggs, larvae and pupae in the founding period were significantly different from the ergonomic period. Forty-nine behavioral acts were identified and they could be distributed into seven categories, according to their seemingly deducible biological function. The newly-mated queens were found to be comparatively more active during the founding period, in relation to the ergonomic period. Contrary to what one could expect for Attini queens with claustral foundation, the most frequent behaviors registered for *A. sexdens* queens in this study were those related not to the care with the offspring or to the simbiont fungus, but rather to the self-grooming. This result is a strong indication that

self-grooming may function as preventing colony contamination by potential parasites, having been possibly played an important role in the establishment of the obligatory ant-fungus mutualism.

Data obtained from the conclusion of this study can be used in comparative studies among ant species, eventually helping in the understanding of their evolutionary processes.

Key words: leaf-cutting ants, biology, colony founding, incipient colony ergonomics, behavior, sociometry.

INTRODUÇÃO E REVISÃO DA LITERATURA

As saúvas: hábito e distribuição geográfica

As formigas cortadeiras possuem o comportamento peculiar de cortar material vegetal e transportá-lo para o interior do ninho sob o solo, onde cultivam um jardim de fungo do qual se alimentam. Removendo terra das camadas mais profundas do solo para a construção de seus ninhos, espécies dos gêneros *Atta* Fabricius, 1804 (popularmente conhecidas como saúvas) e *Acromyrmex* Mayr, 1865 (popularmente conhecidas como quenquéns) não somente facilitam a concentração de nutrientes no solo como também promovem a abertura de clareiras na mata, favorecendo a colonização por plantas heliófilas em áreas onde o ninho se torna inativo (FARJI-BRENER & ILLES, 2000). De fato, as formigas cortadeiras desempenham funções ecológicas fundamentais nos ambientes neotropicais: recolhem e degradam rapidamente o material vegetal, estimulam o crescimento de novas plantas, promovem a aeração, drenagem e também a reciclagem de nutrientes do solo (WEBER, 1972; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; FARJI-BRENER & GHERMANDI, 2004).

Particularmente interessante é o fato de espécies do gênero *Atta* serem um dos herbívoros dominantes nos neotrópicos, podendo consumir de 12 a 17% da produção vegetal de um ecossistema florestal (CHERRET, 1986). Injusto seria, contudo, conferir o *status* de “praga” devido tão somente à ação herbívora das formigas cortadeiras. Mais coerente seria considerar que as devastações das matas, e a conseqüente redução de competidores e inimigos naturais, associadas ao empobrecimento generalizado dos solos, têm facilitado o aparecimento de pragas agrícolas, dentre as quais as formigas cortadeiras (AMANTE, 1967; BENTO *et al.*, 1991).

Quinze espécies de saúvas são conhecidas, e elas somente ocorrem no continente americano, desde o sul dos Estados Unidos (latitude 33°N) até o centro da Argentina (latitude 33°S). No Brasil ocorrem 10 espécies, sendo *Atta sexdens* Linnaeus, 1758 a de maior distribuição no País e também

considerada a mais importante economicamente. Colônias que facilmente alcançam impressionantes populações de até cinco milhões de indivíduos (RILEY *et al.*, 1974) causam enormes prejuízos em culturas de eucalipto, *Pinus* sp., laranja, limão, milho, mandioca, algodão, café, maçã, cana-de-açúcar, entre outras (MARICONI, 1970). De fato, quer devido aos danos causados pela sua dieta generalista quer pela construção de enormes ninhos no solo, as saúvas são consideradas espécies-praga em pastagens, áreas agrícolas e de reflorestamento, e ainda assim, estudos sobre sua biologia e comportamento recebem relativamente pouca atenção.

Excluído: E

Sobre o ciclo biológico: comportamento e biologia de rainhas saúvas

O ciclo de vida de uma colônia de *Atta* compreende três períodos bem definidos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). O **período de fundação** inicia-se com o vôo nupcial dos indivíduos reprodutivos. Nesta fase, machos e fêmeas alados (popularmente conhecidos como “bitús” e “içás”, respectivamente) saem de seus ninhos de origem e acasalam-se no ar. Após a cópula, ambos atingem o solo, mas somente as içás sobrevivem, procedendo à escavação de um novo ninho. Exibindo o que se conhece por sistema claustral de construção de ninho, a rainha se fecha no interior da câmara escavada, sobrevivendo graças ao catabolismo da gordura acumulada em seu corpo e da musculatura de suas asas. Protegida dentro da câmara inicial, a rainha regurgita e cultiva (mas aparentemente não consome) uma pequena porção do fungo que trouxera consigo de sua colônia de origem. Não se sabe, contudo, se os primeiros ovos são depositados tão logo o fungo seja regurgitado pela rainha, ou se a postura dos ovos somente tem início quando o fungo começa a crescer dentro da câmara inicial (WEBER, 1972; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

A primeira geração produz operárias chamadas naníticas, mínimas ou anãs, que são comparativamente reduzidas em número e tamanho, em relação às gerações seguintes. Isso possibilita à rainha cuidar de sua prole, assim como satisfazer as necessidades da colônia, até que as operárias sejam capazes de cortar as primeiras folhas e cultivar sozinhas o fungo simbiote. De fato, em um elegante delineamento experimental, PORTER & TSCHINKEL, 1986 foram capazes de demonstrar que as operárias mínimas são o resultado de um balanço entre número *versus* tamanho, durante a fundação colonial, de forma que, para uma rainha fundadora que luta contra a inanição para fundar uma nova colônia, o número das operárias mínimas que compõem a primeira geração é mais importante do que seu tamanho (PORTER & TSCHINKEL, 1986). Conseqüentemente, as primeiras operárias são tão pequenas quanto podem ser, sendo ainda capazes de realizar as várias tarefas necessárias ao bom funcionamento da colônia (WILSON, 1980; PORTER & TSCHINKEL, 1986; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Após a emergência da primeira prole, a rainha reduz suas atividades exclusivamente a oviposição (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), eventualmente otimizando o crescimento populacional da colônia. No

período de crescimento ergonômico, a colônia aumenta tanto em área ocupada quanto em número de indivíduos. Estimam-se populações de 5 a 8 milhões de operárias por colônia em *A. sexdens rubropilosa*; 3,5 milhões em *Atta laevigata* (F. Smith, 1858); 4 a 7 milhões em *A. vollenweideri* Forel, 1893, e de 1 a 2,5 milhões em *A. colombica* Guérin, 1845 (RILEY *et al.*, 1974, FOWLER *et al.*, 1986).

À medida que colônias monogínicas, como é o caso de formigas do gênero *Atta*, começam a crescer ergonomicamente a partir de uma única rainha fundadora, as operárias passam a exibir características físicas e comportamentais típicas de colônias maduras. Esta ontogenia, ou sociogênese (WILSON, 1985), é marcada pelo surgimento de sistemas de castas físicas e etárias, particularmente complexos em *A. sexdens* (WILSON, 1980).

Somente quando a colônia atinge o máximo de seu desenvolvimento ergonômico, que em *Atta* normalmente ocorre após cerca de três anos a partir da fundação (AUTUORI, 1941), é que se atinge o **período reprodutivo** de seu ciclo biológico. A fase reprodutiva é caracterizada pela produção da primeira geração de castas temporárias: machos e fêmeas alados, os quais abandonam a colônia de origem por ocasião do vôo nupcial, dando início a um novo ciclo de vida.

O que hoje é conhecido sobre o ciclo de vida da espécie *A. sexdens* restringe-se, no entanto, a informações colhidas em trabalhos de campo somente. Uma investigação sociométrica mais detalhada merece ser conduzida também sob condições de laboratório. O termo sociometria vem sendo normalmente utilizado por sociólogos, ao descreverem, quantitativamente, as análises das relações individuais de membros de um mesmo grupo. Nas sociedades de insetos, o termo refere-se à coleta e análise dos atributos mensuráveis de uma colônia (TSCHINKEL, 1991), possibilitando que estudos comparativos interespecíficos sejam elaborados, visando tanto a compreensão do processo evolutivo de cada espécie quanto à distribuição de cada atributo sociométrico particular.

Sobre o período de fundação de uma colônia de saúvas

A busca por informações sociométricas teve seu início, no Brasil, com o pesquisador Mário Autuori, o qual dedicou especial interesse ao estudo da biologia e do comportamento da "saúva-limão" (*A. sexdens rubropilosa*). Entre os anos de 1936 a 1940, o autor realizou trabalhos de campo visando acompanhar o desenvolvimento de saúvas desde o período de fundação até o período reprodutivo.

MARICONI (1970) faz uma compilação das publicações de Autuori em seu livro "As saúvas" e cita que os canais iniciais escavados pelas içãs são retos, verticais ou levemente oblíquos, com profundidades de 8,5 a 15 cm e variando de 9 a 12 mm em diâmetro, terminando na parte látero-superior das câmaras iniciais, as quais possuem paredes lisas e um formato hemisférico: maior altura variando de 18 a 25 mm, maior diâmetro entre 30 e 45 mm e menor diâmetro entre 27 e 40 mm. Os primeiros ovos foram depositados 5 a 6 dias após a escavação do solo pela içã. A fase embrionária durou 25 dias, a fase larval

durou 22 dias e a fase pupal durou 10 dias, quando então os primeiros indivíduos adultos emergiram, permanecendo no interior da câmara inicial por cerca de 20 dias.

Resultados similares foram encontrados por RIBEIRO & WOESSNER, 1982 ao avaliarem a biologia de saúveiros iniciais de *A. sexdens sexdens* Linnaeus, 1758, em um trabalho de campo realizado nos anos de 1980 e 1981, na região nordeste do Estado do Pará. Nesse estudo, as escavações periódicas revelaram que as rainhas de *A. sexdens sexdens* iniciaram a postura de ovos cinco dias após a confecção da câmara inicial. A fase embrionária durou, em média, 23 dias; a fase larval foi de 24 dias e a fase pupal de 14 dias.

Durante o período de fundação de uma colônia de saúvas, a mortalidade das rainhas em campo é considerada elevada. Em Atibaia, Estado de São Paulo, AUTUORI (1950) procedeu à escavação de 3.558 saúveiros de *Atta* spp., a partir de 10 a 15 dias após a penetração do solo pelas içás. Ao final de aproximadamente 100 dias, coincidindo com o aparecimento das primeiras operárias, a mortalidade foi verificada em 3.468 colônias (97,5%), enquanto apenas 90 colônias (2,5%) permaneceram vivas. Escavações periódicas de colônias iniciais de *A. sexdens sexdens* revelaram que a porcentagem de mortalidade na fase de pré-oviposição atingiu uma média de 12%, enquanto que, nas fases embrionária, larval e pupal, e no início do período ergonômico, a mortalidade atingiu médias de 26%, 55%, 72% e 95%, respectivamente (RIBEIRO & WOESSNER, 1982).

Esse insucesso em estabelecer uma colônia deve-se, principalmente, à ação predatória de inimigos naturais das saúvas, como aves (especialmente o pardal *Passer domesticus*), sapos, lagartos, tatus e alguns insetos predadores, entre eles os besouros do gênero *Canthon*, e formigas dos gêneros *Solenopsis*, *Paratrechina* e *Eciton*, além de condições climáticas desfavoráveis, como quando o solo sofre encharcamento ou ressecamento (AUTUORI, 1950).

Sobre a fase reprodutiva de uma colônia de saúvas

A revoada das saúvas foi descrita por AUTUORI (1941) como sendo um fenômeno que acontece entre os meses de setembro a dezembro, na região sudeste do Brasil, normalmente após chuvas vespertinas típicas de dias quentes. AMANTE (1975) cita para a região de São Paulo, em dias claros, quentes e úmidos, eventualmente até o mês de maio, após fortes chuvas, saúveiros com mais de três anos de idade entram em revoada. Na região do Amazonas e Acre, a revoada ocorre de julho a novembro, e no Pará, Maranhão e Piauí, de outubro a janeiro (RIBEIRO & WOESSNER, 1982).

Durante a fase reprodutiva, uma colônia de *A. sexdens* pode produzir um número elevado de indivíduos alados. Durante a escavação de um saúveiro que apresentava aproximadamente 800 olheiros, AUTUORI, 1942b encontrou um total de 43.819 indivíduos alados, numa proporção aproximada de oito machos para uma fêmea. A fim de comparar quantitativamente as formas aladas de saúveiros de diferentes espécies, AUTUORI, 1950 realizou a escavação completa, em linha reta, de 18 saúveiros em época de pré-

revoada, procedendo à contagem de todos os machos e fêmeas. Destas 18 colônias, 7 eram de *A. sexdens rubropilosa* (“saúva-limão”), 5 de *A. bisphaerica* Forel, 1908 (“saúva-mata-pasto”) e 6 de *A. laevigata* (F. Smith, 1858) (“saúva-de-vidro”). Os resultados mostraram que a proporção de machos para uma fêmea alcançou uma média de 7,88 nas colônias de *A. sexdens rubropilosa*; 5,82 em *A. bisphaerica* e 5,23 em *A. laevigata*. De fato, o número total de machos e fêmeas, bem como a proporção de machos para cada fêmea, foi variável entre as colônias, inclusive entre colônias da mesma espécie. Há que se notar que o número de indivíduos reprodutivos foi sempre maior nas colônias de saúva-limão, comparativamente aos das outras duas espécies. Portanto, o número de alados liberados por um saúveiro não somente é típico de cada espécie, como também é reflexo do grau de desenvolvimento da colônia.

Sobre colônias monogínicas

O investimento diferenciado que uma colônia de *A. sexdens* realiza em favor de um maior número de indivíduos machos provavelmente favorece o acasalamento múltiplo das fêmeas (poliandria). Quando se considera o caso particular de insetos sociais em colônias monogínicas (que abrigam uma única rainha), verifica-se a tendência para correlações positivas entre a frequência de acasalamento das fêmeas de formigas e o tamanho de suas colônias (BOOMSMA & RATNIEKS, 1996). Em seu trabalho de revisão sobre a paternidade nos Hymenoptera sociais, BOOMSMA & RATNIEKS (1996) concluíram que a hipótese do "suprimento de esperma" (COLE, 1983; FJERDINGSTAD & BOOMSMA, 1998) e a hipótese da "variação genética" (CROZIER & PAGE, 1985) são oportunas ao explicarem, de um modo geral, a evolução da poliandria entre os insetos sociais. A hipótese do "suprimento de esperma" sugere que o comportamento poliândrico tenha evoluído entre as rainhas de grandes colônias monogínicas por assegurar o armazenamento de quantidade suficiente de esperma proveniente de acasalamentos múltiplos, favorecendo a produção de um elevado número de operárias. Quando uma colônia é grande em tamanho e em número populacional, ela eventualmente está comparativamente mais sujeita a ação de parasitos e patógenos, em relação a colônias pequenas. Segundo a hipótese da "variação genética", a poliandria favorece a variabilidade gênica dentro da colônia, permitindo combinações únicas e imprevisíveis de genes para os quais os patógenos não estariam preparados e, conseqüentemente, diminuindo os riscos de contaminação que ameaçam a sobrevivência e reprodução da colônia (HAMILTON, 1987); e ainda, o aumento da variabilidade gênica possivelmente: (1) torna melhor a expressão de um sistema de castas determinado geneticamente, e (2) diminui as diferenças de valor adaptativo entre as rainhas, através da ampliação das condições ambientais que seus descendentes são capazes de tolerar.

Em seu estudo sobre a frequência de acasalamento e grau de parentesco em seis colônias jovens de *A. sexdens*, FJERDINGSTAD & BOOMSMA (2000) verificaram, através de marcadores genéticos, que as

fêmeas acasalaram com dois a três machos, em média, sendo o grau de parentesco entre operárias-irmãs estimado em $R=0,47$.

Espécies monogínicas de formigas geralmente são capazes de fundar uma colônia sem a ajuda de outras companheiras de ninho, exibindo o que se conhece por modo independente de fundação de colônia. Enquanto a rainha perde peso a cada dia, ela trava uma corrida entre se alimentar e produzir operárias suficientes capazes de sustentar sua vida. Este investimento impõe grande pressão sobre a sobrevivência dessas rainhas, fazendo com que elas consumam até 90% dos ovos que depositam (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Considerando o alto custo deste modo de fundação empregado por colônias monogínicas, qual seria, então, a vantagem adaptativa que este atributo possivelmente oferece às populações que o exibem? Com o objetivo de responder a esta questão, KELLER & PASSERA (1990) analisaram as diferenças na fecundidade de colônias “jovens” (após o acasalamento) e colônias “adultas” (após 1 ano desde o acasalamento), comparando espécies de formigas monogínicas (*Lasius niger* Linnaeus, 1750, *Camponotus ligniperda* Latreille, 1802 e *C. herculeanus* Linnaeus, 1758), cuja fecundidade individual das rainhas está relacionada com o peso corporal (MERCIER *et al.*, 1985), e espécies poligínicas (*Plagiolepis pygmaea* Latreille, 1798 e *Iridomyrmex humilis* Mayr, 1868), cuja fecundidade das rainhas é dependente do número de enfermeiras (PASSERA, 1972). O modo de fundação independente revelou rainhas cujos números de ovos depositados aumentaram regularmente durante as primeiras semanas após o vôo nupcial, mas diminuíram quando as primeiras larvas apareceram, conforme acontece com outras espécies de modo independente de fundação colonial (MARKIN *et al.*, 1972; ONOYAMA, 1981 e KITAMURA, 1984). Além disso, tais rainhas experimentaram uma perda drástica e contínua de seus pesos corporais até a emergência da primeira geração de operárias. Após este período, não somente o peso das três espécies de rainhas aumentou até atingir um valor pouco maior do que aquele encontrado logo após o vôo nupcial ($0,810 \pm 0,019$ mg), mas também o número de ovos nas três colônias aumentou continuamente e rapidamente. Em contraste com as rainhas de modo de fundação colonial independente, as jovens rainhas de fundação dependente foram capazes de alcançar suas máximas taxas de oviposição enquanto muito jovens: aproximadamente 11 meses em *Plagiolepis pygmaea* e três semanas em *Iridomyrmex humilis*. Assim, a fecundidade das rainhas com modo independente de fundação aumentou como uma função da idade daquelas rainhas e da idade da colônia. E esse aumento no sucesso reprodutivo associado à idade vem do fato de que, normalmente, para rainhas que exibem o modo independente de fundação colonial, é preciso alguns anos até que essas rainhas produzam indivíduos sexuados (KELLER & PASSERA, 1990).

De fato, uma colônia de *A. sexdens rubropilosa* desenvolve-se lentamente durante o primeiro ano a partir de sua fundação, crescendo rapidamente somente após o segundo ou terceiro ano (AUTUORI 1941; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), quando a população alcança a casa dos milhões, no auge de seu

crescimento ergonômico. Seria possível, pois, presumir que esta lentidão típica até os dois primeiros anos de vida de uma colônia de *A. sexdens* seja reflexo de uma gradativa perda de massa corporal e, conseqüentemente, baixa fecundidade destas rainhas que exibem o modo independente de fundação colonial. Contudo, faltam estudos que possam eventualmente comprovar tal hipótese.

Em acentuado contraste com aquelas rainhas que exibiam modo independente de fundação de colônia, as rainhas recém-fecundadas que utilizam o modo dependente de fundação (*Plagiolepis pygmaea* e *Iridomyrmex humilis*) foram capazes de atingir o máximo de produção de ovos enquanto muito jovens: após duas semanas. Além disso, essas rainhas não perderam peso durante seus primeiros eventos reprodutivos, o que foi explicado pelo fato de que, para essas espécies, as rainhas são imediatamente alimentadas pelas enfermeiras após a cópula (KELLER & PASSERA, 1990).

Em formigas, a fundação claustral é geralmente aceita como sendo uma estratégia reprodutiva derivada, e sua evolução parece ter conferido grande vantagem adaptativa para estes insetos, uma vez que eliminou a necessidade das rainhas fundadoras saírem de suas câmaras para forragear, diminuindo, pois, sua exposição a predadores e outras fontes de mortalidade (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; JOHNSON, 2006). A fundação claustral é exibida por espécies social e morfológicamente mais complexas, especialmente as das subfamílias Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; PEETERS & ITO, 2001; BROWN & BONHOEFFER, 2003).

Os poucos estudos comportamentais comparativos entre os períodos de fundação e de crescimento ergonômico revelam que rainhas fundadoras com modo claustral de fundação colonial despendem grande parte de seu tempo e energia exercendo atividades relativas ao cuidado com a prole e autolimpeza (CASSIL, 2002), e, particularmente no caso das formigas cultivadoras de fungo, ao cuidado com o jardim de fungo, comparativamente ao período ergonômico (AUTUORI, 1942a; MARICONI, 1970; FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.*, 2004, 2005). Contudo, faltam descrições que nos permitam conhecer a maneira como os atos comportamentais são executados por essas rainhas. Parece possível que, ao se conhecer a sutileza com que determinados tipos de comportamento são executados, e comparando-os entre os diferentes períodos de desenvolvimento colonial, tenhamos uma boa ferramenta que nos permita lançar luz sobre questões de caráter evolutivo, particularmente, quanto à evolução das estratégias de fundação colonial em formigas.

Dessa forma, visando ampliar o conhecimento científico acerca de colônias de laboratório de *A. sexdens* em processo de estabelecimento, o presente trabalho teve como objetivo aferir e correlacionar atributos sociométricos, como também descrever e analisar os comportamentos básicos exibidos pelas rainhas fundadoras, durante os períodos de fundação colonial e de crescimento ergonômico.

Capítulo I

SOCIOMETRIA DE COLÔNIAS INICIAIS DE SAÚVA (*Atta sexdens* LINNAEUS, 1758) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) MANTIDAS EM LABORATÓRIO

RESUMO

Estudos que contemplem a sociometria de colônias iniciais de saúvas (*Atta sexdens* Linnaeus, 1758) são relativamente incipientes, devido primariamente ao esforço maciço que freqüentemente é destinado à elaboração de técnicas destinadas ao controle desses insetos comumente considerados pragas agrícolas. O presente estudo teve o objetivo de investigar, através da determinação de atributos sociométricos de colônias iniciais mantidas em laboratório, a influência da perda de massa corporal na produção de formas imaturas (ovos, larvas e pupas) e adultas (operárias), bem como na mortalidade de rainhas da saúva *A. sexdens*, nas diferentes fases de desenvolvimento colonial. A massa corporal das rainhas bem como o número de ovos, larvas, pupas e operárias foram aferidos semanalmente, e as condições de laboratório mantidas em 25 ± 5 °C, 70 a 80 % de umidade relativa, e fotoperíodo de 12 horas.

Ao final de 168 dias de observações, a mortalidade havia atingido 95,7% das jovens rainhas, principalmente na fase de pré-oviposição (58,29% de mortalidade). Em média, as rainhas recém-fecundadas e dealadas pesavam $0,7 \pm 0,05$ g após o vôo nupcial, perdendo, em média, 22,49% de massa corporal durante as 11 semanas do período de fundação, e 44,7% nas 11 semanas seguintes, durante o período ergonômico. Foi verificado não haver correlação significativa entre o peso inicial e o tempo de vida das jovens rainhas, mas, contudo, houve correlação positiva entre a massa corporal inicial, bem como a perda de massa corporal das rainhas recém-fecundadas e o número de ovos, larvas, pupas e operárias encontrados nas colônias ao final das observações. O número médio de ovos tróficos, ovos reprodutivos e larvas foi significativamente menor nas colônias onde o fungo simbionte estava ausente. Nessas colônias, os estágios de pupa e operária não chegaram a se desenvolver. Em média, as fases de pré-oviposição, embrionária, larval e pupal duraram, respectivamente, 3, 26, 23 e 21 dias. As freqüências médias de ovos reprodutivos, larvas e pupas nos períodos de fundação e ergonômico foram significativamente diferentes entre si. Foi verificada correlação negativa entre a variação de massa corporal e o número de ovos, larvas, pupas e operárias. Os dados obtidos com a conclusão deste estudo poderão ser utilizados em futuros estudos comparativos entre espécies, auxiliando eventualmente na compreensão de seus processos evolutivos individuais quanto à distribuição de cada atributo sociométrico particular.

Palavras-chave: formigas cortadeiras, biologia, fundação colonial, colônias monogínicas.

INTRODUÇÃO

Colônias monogínicas de formigas são formadas por uma única rainha e sua prole. Nesse caso, uma rainha recém-fecundada geralmente é capaz de iniciar uma nova colônia independentemente de sua rainha-mãe ou de suas companheiras de ninho, exibindo o que se conhece por modo independente de fundação de colônia (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Dentre as formigas cortadeiras, representadas por espécies dos gêneros *Atta* Fabricius, 1804 (popularmente conhecidas como saúvas) e *Acromyrmex* Mayr, 1865 (popularmente conhecidas como quenquéns), somente as saúvas formam colônias exclusivamente monogínicas, em condições naturais. Num sistema do tipo claustral, cada rainha recém-fecundada, popularmente conhecida como “içá” ou “tanajura”, escava no solo um túnel que termina numa pequena câmara subterrânea, dentro da qual ela se fecha (AUTUORI, 1942a, HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Protegida dentro de sua câmara inicial, a jovem rainha regurgita e cultiva (mas aparentemente não consome) uma pequena porção do fungo simbiote *Leucoagaricus gongylophorus* (Möller) Singer, 1986 que trouxera consigo, no interior da cavidade infra-bucal, de sua colônia de origem. Quando o fungo começa a se desenvolver, a rainha produz a primeira geração de ovos (WEBER, 1972; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). De fato, durante o período de fundação colonial, a mortalidade de rainhas de *Atta* chega a 99,95% em condições naturais, quer devido à ação predatória de aves, sapos, lagartos e alguns insetos, os quais atacam as içás antes, durante, ou mesmo após o vôo nupcial (AUTUORI, 1950), quer devido à ação virulenta do fungo patógeno *Escovopsis* (Ascomycota: Hypocreales), que danifica o jardim de fungo (CURRIE, 2001a) ou de moscas parasitoides do gênero *Neodohrniphora* (Diptera: Phoridae), que parasitoidizam operárias (BRAGANÇA *et al.*, 2002).

A fundação claustral reduz o risco das rainhas fundadoras morrerem devido à predação ou dessecação, uma vez que elas não saem de suas câmaras iniciais para forragear em busca de alimento. Porém, exige que as fêmeas reprodutivas recém-fecundadas sejam capazes de cuidar sozinhas tanto de sua prole quanto do fungo simbiote, além de ser necessária sua própria manutenção. Sua sobrevivência depende, portanto, da utilização de reservas de gordura acumulada em seu corpo e do catabolismo da musculatura de suas asas (WHEELER, 1996). Enquanto a rainha perde massa corporal a cada dia, ela trava uma corrida entre a inanição e a produção de operárias em número suficiente para iniciar uma colônia. Este investimento impõe grande pressão sobre as rainhas, fazendo com que elas consumam até 90% dos ovos que depositam (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Portanto, vários são os fatores que agem sobre uma rainha recém fecundada de saúva e garantem o desenvolvimento de sua prole até o estágio adulto, pois caso contrário, ela inevitavelmente morrerá.

A quantidade de tempo e energia despendidos por uma rainha recém fecundada no cuidado parental dependerá do estágio de desenvolvimento em que sua prole se encontra. Ovos e pupas são, basicamente, sistemas fechados que abrigam reservas energética e protéica suficientes para seus respectivos

desenvolvimentos (WHEELER, 1996). Portanto, ovos e pupas consomem da rainha menos tempo e energia, comparativamente às larvas, que não possuem reservas energéticas corporais e pouca mobilidade, conseqüentemente, dependendo completamente dos adultos, nesse caso da jovem rainha fundadora, para a provisão de alimento (CASSILL & TSCHINKEL, 1995).

O cuidado larval considerado ótimo geralmente requer os esforços de um indivíduo adulto, para garantir o completo desenvolvimento da larva até o estágio adulto (PASSERA *et al.*, 1988; CASSILL & TSCHINKEL, 1999). Conseqüentemente, na ausência de operárias durante o período de fundação colonial, rainhas recém fecundadas de colônias monogínicas parecem abrir mão de uma importante força de trabalho. Haverá, então, alguma forma de compensação? Qual será a relação existente entre a massa corporal inicial dessas rainhas e o tamanho e proporção populacionais (ovos, larvas e pupas) ideais que permitam a sobrevivência da rainha até a emergência das primeiras operárias? Estudos sociométricos direcionados para o período de fundação colonial podem ser úteis para responder a estas questões.

O termo sociometria é normalmente utilizado por sociólogos, ao descreverem, quantitativamente, as análises das relações individuais de membros de um mesmo grupo. Nas sociedades de insetos, o termo refere-se à coleta e análise dos atributos mensuráveis de uma colônia (TSCHINKEL, 1991). Um atributo sociométrico é, basicamente, qualquer caracter possível de ser mensurado, contado, ou descrito, como, por exemplo, o modo de fundação de uma colônia; a massa corporal das rainhas reprodutivas e sua variação ao longo do tempo; taxa de ovoposição das rainhas; dentre outros. Sociometria pode ser vista como sendo composta por três níveis – a compilação dos dados coletados, a avaliação da forma pela qual os atributos distribuem-se entre espécies, e a determinação das relações entre atributos particulares, de modo a possibilitar que estudos comparativos interespecíficos sejam elaborados, visando tanto a compreensão do processo evolutivo de cada espécie quanto à distribuição de cada atributo sociométrico particular.

Assim, o presente estudo teve o objetivo de investigar, através da determinação de atributos sociométricos de colônias iniciais mantidas em laboratório, a influência da perda de massa corporal na produção de formas imaturas (ovos, larvas e pupas) e adultas (operárias), bem como na mortalidade de rainhas da saúva *Atta sexdens* Linnaeus, 1758, nas diferentes fases de desenvolvimento colonial.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta das rainhas e manutenção das colônias em laboratório

Após o vôo nupcial dos indivíduos alados e por volta das 15:00 horas do dia 6 de novembro de 2005, procedeu-se à coleta de 211 fêmeas reprodutivas de *A. sexdens*, em áreas de campo do Bairro Santa Luzia, município de Juiz de Fora (21°46`S – 43°21`W, altitude média de 678m), Estado de Minas Gerais, localizado na Zona da Mata Mineira, região sudeste do Brasil, caracterizada por clima tropical de altitude.

Os indivíduos foram coletados com auxílio de pinças e, posteriormente, depositados individualmente em potes plásticos transparentes e com tampa, com capacidade de 250 mL (12 cm de diâmetro e 10,5 cm de altura). Cada pote continha uma camada de aproximadamente 1 cm de gesso no fundo, o qual foi preparado de três maneiras, misturando-se: 1- gesso e água, nas proporções de 1:0,5 (v:v), respectivamente, formando o que foi denominado de substrato gesso (G); 2- gesso, terra de barranco (Latossolo Vermelho) e água, nas proporções de 3:1:2 (v:v:v), respectivamente, formando o que foi denominado de substrato terra comum (TC), e 3- gesso, terra de barranco (Latossolo Vermelho) esterilizada e água, nas proporções de 3:1:2 (v:v:v), respectivamente, formando o que foi denominado de substrato terra esterilizada (TE); neste caso, a terra foi submetida a temperatura de 120°C durante uma hora, conforme metodologia de BESSA & ARAÚJO (1995). Com auxílio de ponta de agulha, foram feitos pequenos orifícios nas tampas dos potes, possibilitando a entrada de ar nas colônias. As 211 rainhas coletadas foram distribuídas da seguinte forma nos potes: 112 nos potes com o substrato G, 47 nos potes com o substrato TC e 52 nos potes com o substrato TE.

Posteriormente à coleta, as rainhas foram transportadas para o Laboratório de Pesquisa Avançada em Zoologia, do prédio do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Comportamento e Biologia Animal – ICB – UFJF. A aferição da massa corporal das rainhas foi realizada semanalmente, a partir do dia seguinte à coleta, com auxílio de balança de precisão, de modo que o atributo sociométrico “massa corporal inicial” refere-se à massa corporal apresentada pelas rainhas no dia seguinte ao vôo nupcial, conforme também verificado por LIU *et al.* (2001). Durante o estudo, o substrato foi umedecido com água de torneira conforme a necessidade, com auxílio de piceta.

Durante o acompanhamento das colônias a cada semana, foi registrada a mortalidade das rainhas.

As condições laboratoriais foram mantidas em 25 ± 5 °C, 70 a 80 % de umidade relativa, e fotoperíodo de 12 horas.

Sociometria das colônias

Devido à mortalidade das jovens rainhas, somente 92 colônias estavam inicialmente disponíveis para contagem do número de ovos reprodutivos. À medida que as rainhas morriam, o número de colônias disponíveis para contagem do número semanal de ovos, larvas, pupas e operárias reduziu. Dessa forma, o número semanal de larvas foi observado em 35 colônias, o número semanal de pupas foi observado em 16 colônias, restando apenas 13 colônias para a contagem do número semanal de operárias. Como apenas nove colônias sobreviveram até o final da 23ª semana de coleta dos dados, somente os dados relativos ao número semanal de ovos, larvas, pupas e operárias encontrados para aquelas nove colônias foram utilizados nas análises comparativas, de correlação e dinâmica populacional.

A contagem semanal de ovos iniciou-se a partir da primeira postura realizada por cada rainha, de forma que, a primeira semana de contagem dos ovos coincidiu com a primeira oviposição. Este mesmo procedimento foi adotado para a contagem semanal de larvas, pupas e operárias à medida que apareciam em cada colônia, possibilitando a determinação de suas respectivas frequências relativas de ocorrência, o que permitiu conhecer a proporção de cada estágio de desenvolvimento da prole na composição da população nas colônias iniciais.

Além disso, os ovos foram avaliados quanto à sua natureza, ou seja, se se tratava de ovos tróficos, os quais são flácidos e maiores em tamanho em relação aos ovos reprodutivos, que são menores e rígidos (AUTUORI, 1940; BAZIRE-BENAZET, 1957) (Figura 1C). Esta análise possibilitou não somente a determinação da relação entre ambos tipos de ovos, como também o período em que ovos tróficos começaram a aparecer.

A contagem de ovos, larvas, pupas e operárias foi realizada semanalmente, ao longo de 23 semanas desde a coleta das rainhas, contemplando os seguintes estágios de desenvolvimento colonial: período de fundação, subdividido em fases de pré-oviposição, embrionária, larval e pupal, e período ergonômico, marcado pela presença das primeiras operárias. A contagem se procedeu com auxílio de pinças e sob microscópio estereoscópico.

Para se conhecer o percentual de aumento do número médio de ovos reprodutivos, larvas e pupas presentes nas colônias no período ergonômico, em relação ao período de fundação, foi utilizado o cálculo simples de aumento percentual, dividindo-se o número médio de cada prole presente ao final do período ergonômico pelo número médio desta mesma prole (ovo, larva ou pupa) do final do período de fundação. O fator de aumento encontrado desta maneira foi multiplicado por 100 e, em seguida, diminuído de uma unidade centesimal.

Os seguintes critérios foram adotados para se caracterizar esponjas de fungo simbiote saudável e não-saudável: esponjas de fungo semelhantes à de colônias adultas, com hifas de coloração esbranquiçada e textura esponjosa (Figura 1A) caracterizavam fungo saudável, capaz de aumentar em volume e se desenvolver; esponjas de coloração escura e aspecto gelatinoso (Figura 1B) caracterizavam fungo não-saudável, incapaz de se desenvolver.

A constatação da contaminação das colônias pelo fungo patógeno *Escovopsis* se deu a partir de eventuais rainhas que se encontravam mortas em suas respectivas colônias, exibindo sobre suas superfícies corporais uma massa branca de hifas, conforme ilustram as figuras 2A e 2B.

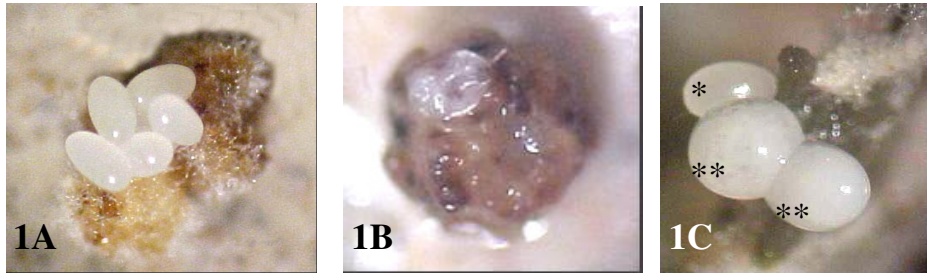


Figura 1 – Porção inicial do fungo simbiote (*Leucoagaricus gongylophorus*) exteriorizado por rainhas de *Atta sexdens* mantidas em laboratório em colônias artificiais. A- Aparência saudável. B- Aparência não-saudável. C- Ovos tróficos e ovo reprodutivo sobre o jardim de fungo de aproximadamente 20 dias. * indica ovo reprodutivo e ** indica ovo trófico. Fotos da autora.

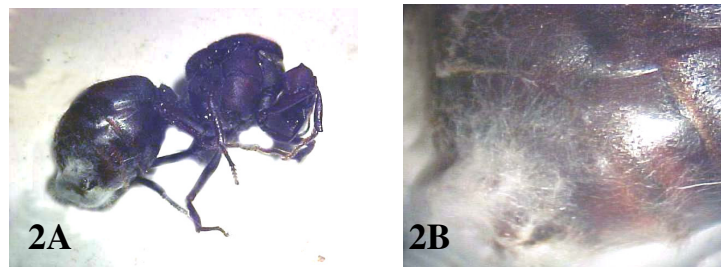


Figura 2 – Rainha morta de *Atta sexdens* sobre o substrato TE de colônia artificial exibindo sobre a cutícula da região do poro genital hifas do fungo entomopatogênico *Escovopsis*. B- Detalhe do fungo entomopatogênico. Fotos da autora.

Delineamento estatístico

Os dados referentes a número de mortes, ovos, larvas, pupas e operárias foram transformados em frequências relativas e, para analisar suas variações ao longo dos diferentes períodos de desenvolvimento colonial, utilizou-se o teste do *Qui-Quadrado*, ao nível de significância de 5%. Este mesmo teste foi aplicado com a finalidade de se verificar as frequências médias de mortalidade em cada tipo de substrato.

Os atributos massa corporal inicial e tempo de vida foram submetidos ao teste de correlação de *Spearman*, ao nível de significância de 5%. Este mesmo teste foi aplicado a fim de se verificar as relações existentes entre a variação de massa corpórea e o desenvolvimento de ovos, larvas, pupas e operárias.

Análises de variância em colônias com diferentes substratos, e em colônias com e sem fungo simbiote demandaram respostas de caráter qualitativo, optando-se pelas análises não-paramétricas de *Kruskal-Wallis* para três variáveis, e *Mann-Whitney* para duas variáveis, ambas ao nível de significância de 5%. Este mesmo teste foi aplicado para análises de variância das frequências médias de ovos reprodutivos, larvas, pupas e operárias nas diferentes fases do período de fundação colonial, bem como no período ergonômico. Utilizou-se o programa estatístico BioEstat 4.0, como ferramenta para as análises.

RESULTADOS

Mortalidade das rainhas em laboratório

Das 211 rainhas de *A. sexdens* coletadas, 73,46% morreram no mês de novembro de 2005, sendo que em apenas três dias após a revoada, 56,4% das jovens rainhas haviam morrido. Foi verificado que apenas 5,69% das colônias atingiram o período ergonômico. A frequência de mortalidade das rainhas variou significativamente entre os períodos de desenvolvimento colonial ($\chi^2 = 130,956$; $p < 0,001$). Na fase de pré-oviposição dos ovos a frequência de mortalidade registrada foi 58,29%, enquanto que na fase embrionária esta foi 30,33%, atingindo 4,26% na fase larval, 1,42% na fase pupal e 1,4% no período ergonômico (Figura 3). Ao final de 168 dias de observações, a mortalidade havia atingido 95,7% das jovens rainhas.

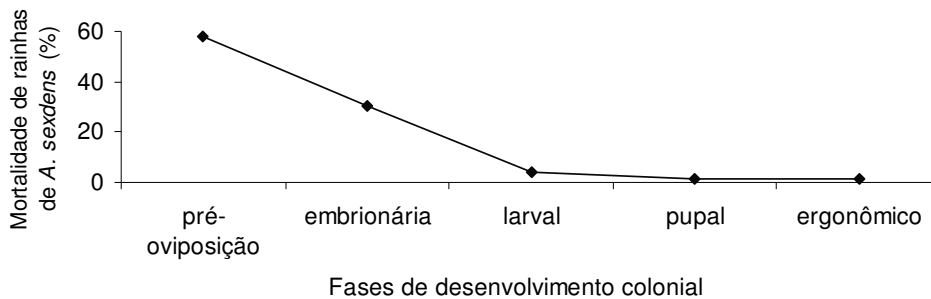


Figura 3 - Frequência relativa da mortalidade de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, nas diferentes fases de desenvolvimento colonial.

Este trabalho revela-se pioneiro ao considerar o efeito do tipo de substrato na mortalidade de rainhas fundadoras. As rainhas das colônias com o substrato TC sobreviveram até que a fase pupal do período de fundação fosse alcançada, enquanto que as rainhas das colônias no substrato TE somente atingiram a fase larval do referido período. Somente as colônias com o substrato G atingiram o período ergonômico de desenvolvimento colonial.

Verificou-se haver diferença significativa na frequência de mortes entre os diferentes substratos apenas para a fase pupal ($\chi^2 = 8,33$; $p = 0,015$), sendo esta maior para o substrato TC em relação ao substrato G, uma vez que a mortalidade das rainhas no substrato TE já havia atingido 100% nesta fase (Figura 4).

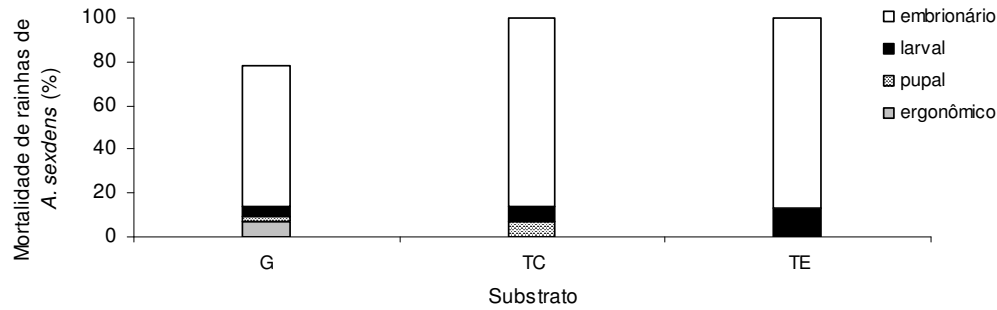


Figura 4 - Freqüências de mortalidade de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, nas diferentes fases de desenvolvimento colonial. G = substrato Gesso, TC = substrato Terra Comum, TE = substrato Terra Esterilizada.

Varição de massa corporal das rainhas

Em média, as rainhas recém-fecundadas e dealadas de *A. sexdens* pesavam $0,7 \pm 0,05\text{g}$ após o vôo nupcial, perdendo, em média, 22,49% de massa corporal até a emergência das primeiras operárias, marcando o início do período ergonômico. Mesmo a partir do período ergonômico (semana 12), as rainhas continuaram a perder massa corporal. Houve uma perda média de massa corporal de 44,7% durante o período ergonômico, em relação à massa corporal inicial. Ao final de 168 dias (semana 23) desde a revoada, a massa corporal média das rainhas havia atingido os menores valores ($0,2275 \pm 0,01\text{g}$), havendo perdido as rainhas, em média, 67,19% de massa corporal até então. Não foi registrado qualquer aumento de massa corporal por aquelas rainhas até o final das observações. A partir da semana 11, a massa corporal das jovens rainhas diminuiu significativamente em relação à massa corporal inicial ($H = 179,5519$; $p(1 \text{ e } 11) = 0,0113$), sofrendo uma segunda diminuição significativa a partir da semana 21 ($p(11 \text{ e } 21) = 0,038$), a partir de quando a massa corporal diminuiu apenas discretamente ($p(21 \text{ e } 23) = 0,9345$) (Figura 5).

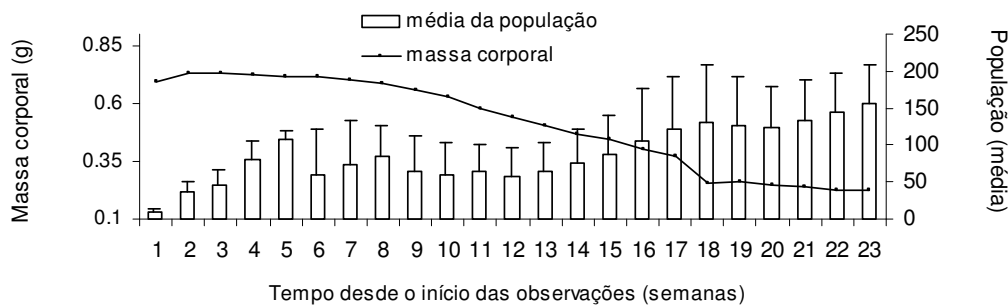


Figura 5 – Massa corporal média de rainhas de *Atta sexdens* e tamanho populacional (ovos, larvas, pupas e operárias) médio de colônias artificiais, ao longo de 23 semanas de observações. Eixo esquerdo: massa corporal (g); eixo direito: população média.

Foi verificado não haver correlação significativa entre a massa corporal inicial e o tempo de vida das jovens rainhas que pereceram antes do final das observações (Figura 6). Foi encontrada, contudo, correlação positiva entre a massa corporal inicial das rainhas recém-fecundadas e o número de ovos, larvas, pupas e operárias encontrados nas colônias ao final das observações (Figura 7). Dentre as nove rainhas que permaneceram vivas até o final das observações, o menor valor de massa corporal inicial registrado foi de 0,6742g, e o maior, 0,8076g. Ao final da 23ª semana de observação, as colônias abrigavam populações que variaram de 447 a 783 indivíduos, entre ovos, larvas, pupas e operárias. A figura 8 apresenta a relação positiva verificada entre a perda de massa corporal e a população de ovos, larvas, pupas e operárias nas colônias ao final das observações.

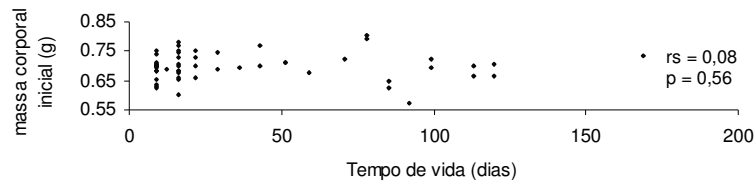


Figura 6 - Média da massa corporal inicial (g) e tempo de vida (dias) de jovens rainhas de *Atta sexdens*, após o vôo nupcial.

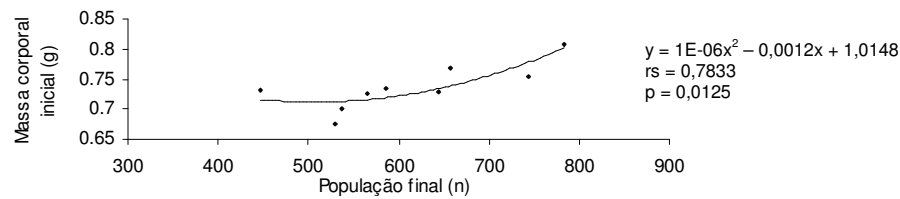


Figura 7 - Massa corporal inicial (g) de rainhas recém-fecundadas de *Atta sexdens* e população final de colônias iniciais (de 23 semanas) mantidas em laboratório.

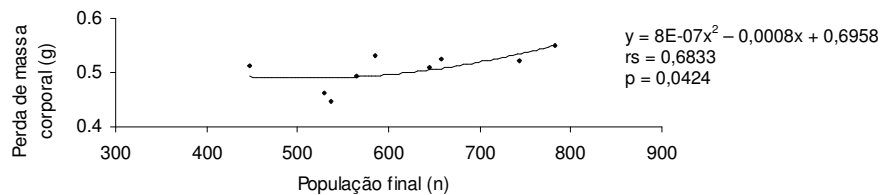


Figura 8 – Perda de massa corporal (g) de rainhas recém-fecundadas de *Atta sexdens* e população final de colônias iniciais (de 23 semanas) mantidas em laboratório.

Fase de pré-oviposição

As observações revelaram que, de um modo geral, as rainhas de *A. sexdens* primeiramente regurgitaram a porção de fungo, iniciando, posteriormente, o processo de oviposição. O intervalo de tempo entre a revoada e a regurgitação variou de 1 a 3 dias, sendo que apenas no substrato TC observou-se a ocorrência da regurgitação após 3 dias desde o vôo nupcial (Figura 9). Das 118 rainhas que sobreviveram no laboratório até o dia seguinte à revoada, foi verificado que 107 (ou 90,68%) obtiveram sucesso em exteriorizar (ou regurgitar) uma porção do fungo simbiote de coloração esbranquiçada e aspecto esponjoso, similar ao de colônias adultas. Contudo, 11 (9,32%) das rainhas simplesmente não regurgitaram ou regurgitaram uma esponja de fungo aparentemente não-saudável, que apresentava coloração escura e aspecto flácido.

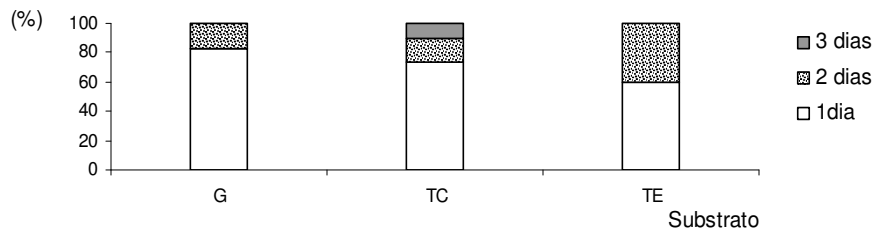


Figura 9 - Porcentagem de jovens rainhas de *Atta sexdens* que regurgitaram a porção do fungo simbiote entre 1 e 3 dias após o vôo nupcial. G = substrato Gesso, TC = substrato Terra Comum, TE = substrato Terra Esterilizada.

Observou-se que dentre as rainhas que regurgitaram o fungo simbiote aparentemente saudável, três (ou 2,8%) haviam sido contaminadas por forídeos parasitóides (Diptera), e esta contaminação causou a destruição não somente do jardim de fungo, mas também de larvas e eventuais pupas que já estavam presentes sobre o fungo. Além disso, foi observada uma gradativa diminuição do jardim de fungo em 12 (ou 11,21%) colônias até que as rainhas foram encontradas mortas, exibindo sob suas cutículas corporais uma massa branca característica de hifas do fungo entomopatogênico *Escovopsis*.

Comparando-se as colônias carentes de fungo simbiote com aquelas onde o fungo estava presente, observou-se um número médio significativamente menor de ovos reprodutivos ($U= 562,5$; $p < 0,001$), ovos tróficos ($U= 2468$; $p = 0,0045$) e larvas ($U=573$; $p < 0,001$) nas colônias onde o fungo estava ausente. Uma vez que nessas colônias a maioria das rainhas havia perecido até a semana 10 (65 dias após a revoada), estando todas mortas até a semana 17 (112 dias após a revoada), os estágios de pupa e operária não chegaram a se desenvolver (Tabela 1).

Tabela 1: Média e desvio padrão do número de ovos reprodutivos, ovos tróficos, larvas, pupas e operárias em colônias artificiais de *Atta sexdens*, onde o fungo simbiote estava presente e ausente, com resultado do teste de *Mann-Whitney*

*(-) indica que as rainhas haviam morrido antes que a prole alcançasse o referido estágio de desenvolvimento.

Prole	Fungo simbiote presente		Fungo simbiote ausente		Teste de <i>Mann-Whitney</i>	
	Média ± Desvio padrão	Média ± Desvio padrão	Média ± Desvio padrão	Média ± Desvio padrão	U	p
Ovos reprodutivos	133.54 ± 56.7	28.29 ± 29.23	562.5	< 0.001		
Ovos tróficos	0,94 ± 1,4	0,44 ± 0,8	2468	0.0045		
Larvas	78 ± 64	0,44 ± 2	573	< 0.001		
Pupas	34 ± 40	-*	-	-		
Operárias	28 ± 39	-	-	-		

Dentre as rainhas de *A. sexdens* que obtiveram sucesso na regurgitação da esponja saudável de fungo simbiote, apenas 12 (ou 11,21%) foram hábeis em cultivar adequadamente o jardim de fungo, fazendo-o aumentar em volume, e sobre o qual os ovos eram depositados. Os primeiros ovos tróficos somente foram registrados nas colônias de *A. sexdens* a partir do momento em que as primeiras larvas eclodiram. O número médio de ovos tróficos oscilou significativamente entre as semanas de 6 a 16 ($H = 33,5694$; $p < 0,001$). Um pico na produção de ovos tróficos aconteceu na semana 8 ($p(6 \text{ e } 8) = 0,011$), até atingir valores significativamente menores a partir da semana 12 ($p(8 \text{ e } 12) = 0,0259$), coincidindo com o período de emergência das primeiras gerações de operárias. A partir da semana 17, já no período ergonômico, não foram encontrados ovos tróficos nas colônias. O número médio de larvas também oscilou significativamente ao longo das semanas ($H = 170,4116$; $p < 0,001$), atingindo um primeiro pico na semana 9 do período de fundação colonial ($p(6 \text{ e } 9) < 0,001$), sendo que o máximo na produção de larvas aconteceu na semana 23 do período ergonômico ($p(9 \text{ e } 23) = 0,0012$). O máximo da produção de ovos tróficos precedeu o primeiro pico na produção de larvas (Figura 10).

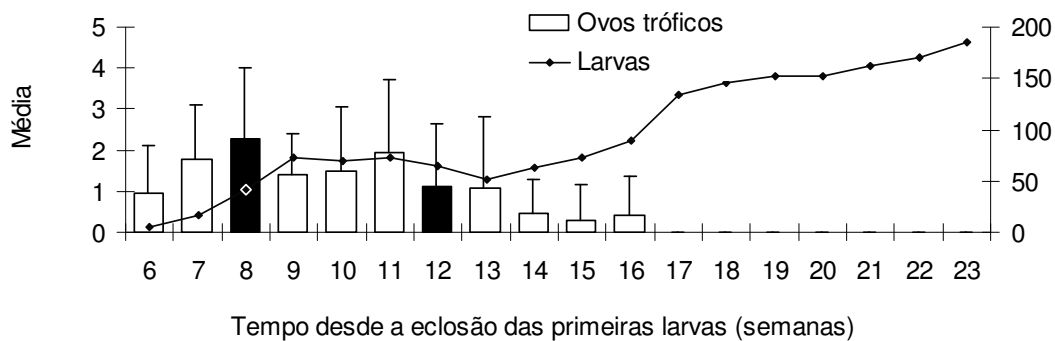


Figura 10 – Número médio de larvas e ovos tróficos em colônias artificiais de *Atta sexdens* onde o fungo simbiote estava presente. Eixo esquerdo: ovos tróficos; eixo direito: larvas.

* barras pretas indicam diferença significativa de acordo com o teste de *Kruskal-Wallis* (5%).

Ovos tróficos também foram registrados em colônias carentes de fungo simbiote, porém em média, sua ocorrência foi significativamente menor em relação às colônias com fungo ($U = 2468$; $p = 0,0045$) e em um intervalo de tempo também reduzido. Diferença significativa no número médio de ovos tróficos ao longo das semanas não foi registrada para as colônias carentes de fungo simbiote ($H = 5,3942$; $p = 0,3697$) (Figura 11).

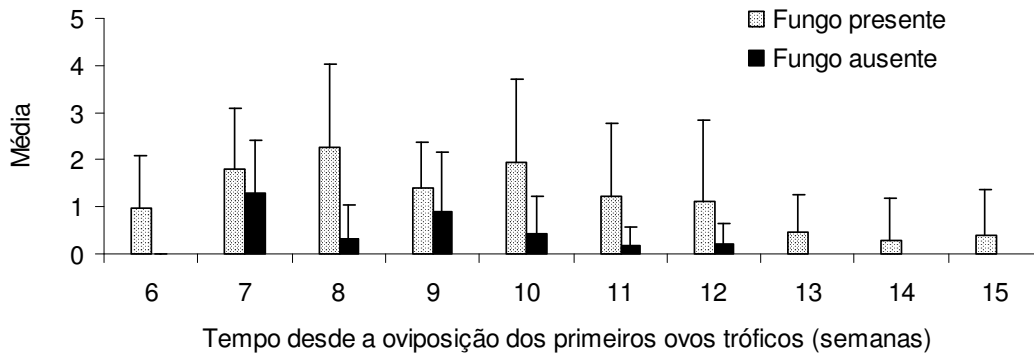


Figura 11 - Número médio e desvio padrão de ovos tróficos em colônias artificiais de *Atta sexdens*, com e sem fungo simbiote.

Quanto aos ovos reprodutivos, foram observadas médias significativamente inferiores nas colônias carentes de fungo simbiote ($U = 562,5$; $p < 0,001$), e por um intervalo de tempo também reduzido, comparativamente às colônias com o fungo. Nas colônias carentes de fungo, a maior produção de ovos reprodutivos aconteceu na semana 1 comparativamente à semana 9, quando registrou-se um número médio de ovos tróficos significativamente menor ($H = 23,0513$; $p = 1$ e $9 < 0,001$). Interessante foi verificar que a postura de ovos reprodutivos realizada pelas jovens rainhas de *A. sexdens* atingiu um número médio significativamente maior nas colônias carentes de fungo simbiote na primeira semana ($H = 14,1845$; $p < 0,001$) (Figura 12).

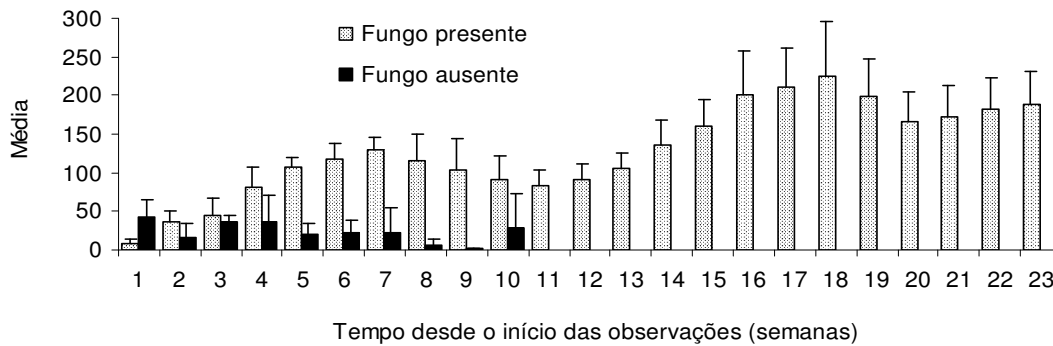


Figura 12 - Número médio e desvio padrão de ovos reprodutivos em colônias artificiais de *Atta sexdens*, com e sem fungo simbiote.

Comparativamente às colônias carentes de fungo simbiote, o número médio de larvas foi significativamente maior nas colônias onde fungo estava presente ($U=573$; $p < 0,001$). Nelas, o primeiro pico de produção de larvas na semana 9 foi significativamente menor em relação ao segundo pico de produção registrado na semana 17 ($H = 123,89$; $p < 0,001$). Nas colônias carentes de fungo simbiote, o número médio de larvas não variou significativamente entre as semanas 6 e 13 ($H = 2,2114$; $p = 0,9877$) (Tabela 2).

Fase embrionária

A fase embrionária durou, em média, 26 dias. Uma média de 3 dias após o vôo nupcial foi o tempo que as jovens rainhas levaram para realizar a primeira postura de ovos, sendo que em 54,31% das colônias a primeira postura ocorreu nesse intervalo de tempo (Figura 13). Dentre as colônias que sobreviveram até atingirem o período ergonômico, verificou-se que do total de 26.650 ovos reprodutivos registrados até o final das observações, 33,3% havia sido depositado durante o período de fundação e 66,7%, no período ergonômico, valor este significativamente maior ($\chi^2 = 11,193$; $p < 0,001$) (Figura 14).

Subdividindo o período de fundação colonial nas fases de incubação, larval e pupal, verificou-se diferença significativa entre as médias da frequência de ovos reprodutivos ao longo de todas as fases do período de fundação. Registrou-se um aumento significativo na frequência de ovos na semana 6 da fase de incubação, comparativamente às semanas precedentes ($H = 12,8351$; $0,0250$). A semana 7 da fase larval também apresentou frequência significativamente maior em relação às semanas 8 e 9 ($H=18,028$; $p < 0,007$). Quanto à fase pupal, verificou-se que a média da frequência de ovos foi significativamente maior na semana 11 ($H = 9,4705$; $p= 0,0022$). Foi verificado não haver diferença significativa na frequência média de ovos reprodutivos ao longo do período ergonômico ($H = 11,5851$; $p = 0,3956$) (Figura 15).

Tabela 2: Média e desvio padrão do número de larvas em colônias artificiais de *Atta sexdens*, onde o fungo simbiote estava presente e ausente, com resultado do teste de *Mann-Whitney*. *(-) indica que a maioria das rainhas estavam mortas.

Tempo desde a eclosão	Fungo simbiote presente		Fungo simbiote ausente		Teste de <i>Mann-Whitney</i>	
	Média ± Desvio padrão		Média ± Desvio padrão		Z (U)	p
semana 6	4.92 ± 6.51		0.57 ± 1.13		41.50	0.0360
semana 7	39.84 ± 46.32		0		3.7632	0.0002
semana 8	41.31 ± 27.15		0		3.9845	0.0001
semana 9	72.4 ± 29.97		0		0	0.0002
semana 10	72.62 ± 40.7		0		3	0.0009
semana 11	62.77 ± 40.11		0		2	0.0046
semana 12	49.31 ± 36.38		0.25 ± 0.5		0.5	0.0027
semana 13	62.18 ± 21.77		2.2 ± 4.91		3.5	0.003
semana 14	73.45 ± 25.67		0		0	0.0018
semana 15	89 ± 34.7		0		0	0.0041
semana 16	133.77 ± 23.86		-*		-	-
semana 17	144.77 ± 35.72		-		-	-
semana 18	151.55 ± 47.83		-		-	-
semana 19	152.33 ± 64		-		-	-
semana 20	161.88 ± 64.76		-		-	-
semana 21	169.88 ± 60.8		-		-	-
semana 22	185.55 ± 60		-		-	-
semana 23	192 ± 52.31		-		-	-

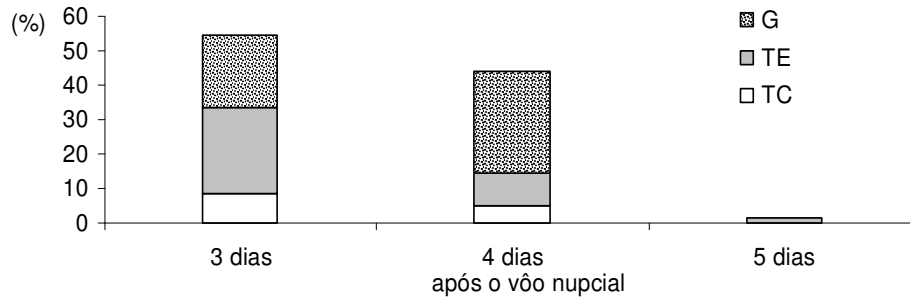


Figura 13 - Intervalo de tempo para realização da primeira postura em colônias artificiais de *Atta sexdens*, de acordo com o substrato. G = substrato Gesso, TC = substrato Terra Comum, TE = substrato Terra Esterilizada.

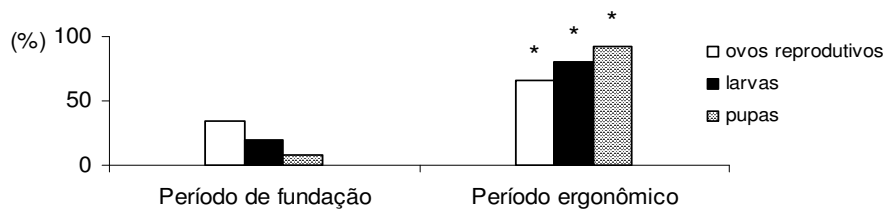


Figura 14 - Frequência média relativa de ovos reprodutivos, larvas e pupas em colônias artificiais de *Atta sexdens* durante os períodos de fundação e ergonômico.

* indicam diferença significativa de acordo com o teste do *Qui-Quadrado* (5%).

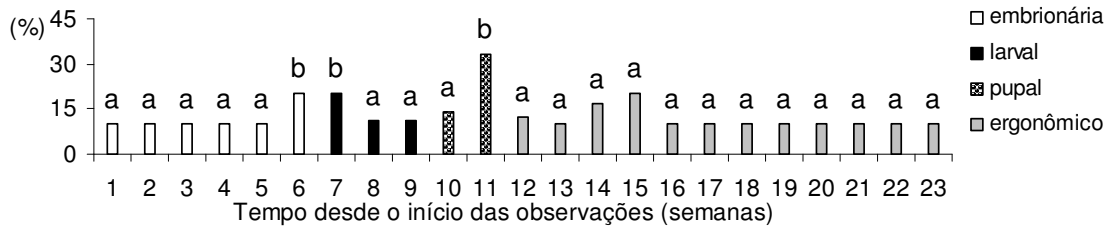


Figura 15 - Frequência média de ovos reprodutivos encontrados semanalmente em colônias artificiais de *Atta sexdens* em diferentes fases do desenvolvimento colonial.

Considerando o tipo de substrato no processo de oviposição de rainhas de *A. sexdens*, foi verificado um número médio de ovos significativamente maior em colônias com substrato G ($H = 128,8289$; $p < 0,001$) em comparação àquelas com substratos TC e TE, que não diferem entre si ($p = 0,0856$) (Figura 16).

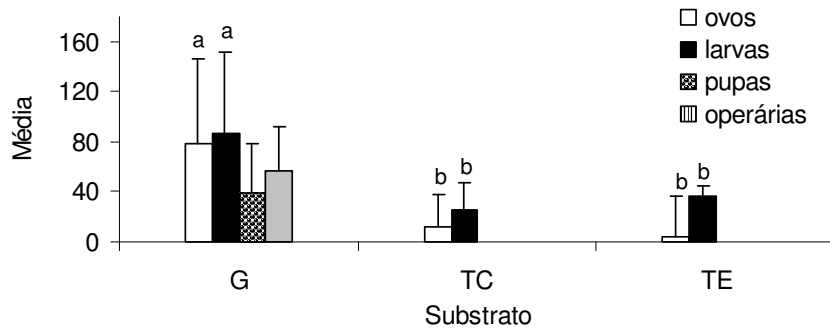


Figura 16 - Número médio e desvio padrão de ovos reprodutivos em colônias artificiais de *Atta sexdens* de acordo com o substrato. G = substrato Gesso, TC = substrato Terra Comum, TE = substrato Terra Esterilizada. Letras diferentes indicam diferença significativa de acordo com teste de *Kruskal-Wallis* (5%).

Considerando o processo de oviposição desde a primeira postura até a última semana de coleta de dados, foi verificada uma correlação negativa de 67,84% entre a variação de massa corporal e o número de ovos depositados pelas rainhas recém-fecundadas (Figura 17).

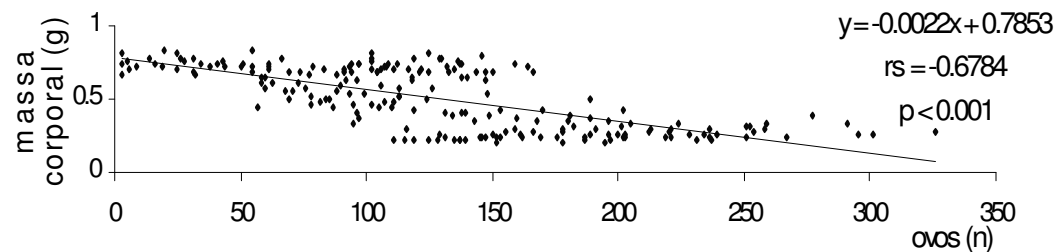


Figura 17 - Variação de massa corporal (g) e número de ovos reprodutivos depositados por jovens rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório.

Fase larval

A fase larval durou, em média, 23 dias. Transformando em frequências relativas o número de larvas encontradas nas colônias nos período de fundação e ergonômico, foi verificado um número significativamente maior de larvas durante o período ergonômico ($\chi^2 = 92,098$; $p < 0,01$) (Figura 14).

Foi verificado não haver diferença significativa entre as frequências médias de larvas ao longo das semanas durante as fases larval ($H=8,1278$; $p = 0,087$), pupal ($H = 4,6103$; $p = 0,0997$) e período ergonômico ($H=1,2311$; $p=0,9996$) (Figura 18).

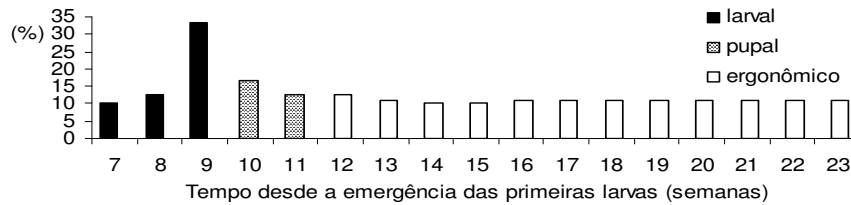


Figura 18 - Frequência média de larvas encontradas semanalmente em colônias de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, em diferentes fases do desenvolvimento colonial.

Considerando o tipo de substrato, foi verificado um número médio de larvas significativamente maior em colônias com substrato G ($H = 48,0787$; $p < 0,001$) em comparação àquelas com substratos TC e TE, que não diferem entre si ($p = 0,7791$) (Figura 16).

Considerando o início da fase larval até o término da coleta de dados, foi verificada uma correlação negativa de 77,21% entre a variação de massa corporal de jovens rainhas e o número de larvas registradas nas colônias durante este intervalo de tempo (Figura 19).

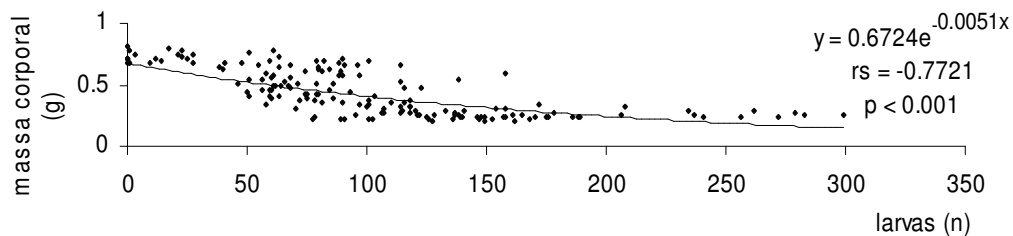


Figura 19 - Variação de massa corporal (g) e número de larvas em colônias de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório.

Fase pupal

A fase pupal durou, em média, 21 dias. Transformando em frequências relativas o número de pupas encontradas nas colônias nos períodos de fundação e ergonômico, foi verificado um número significativamente maior de pupas durante o período ergonômico ($\chi^2 = 71,621$; $p < 0,01$) (Figura 14). Foi verificado não haver diferença significativa entre as frequências médias de pupas ao longo das semanas da fase pupal ($H=0,6305$; $p = 0,7296$) e do período ergonômico ($H=4,0097$; $p=0,9469$) (Figura 20).

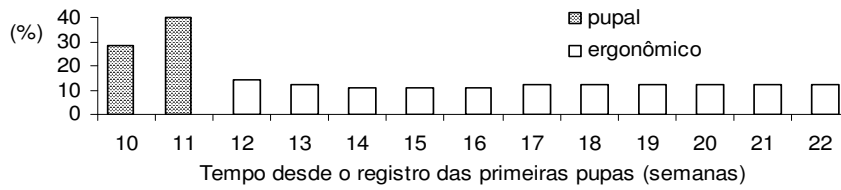


Figura 20 - Frequência média de pupas encontradas semanalmente em colônias de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, em diferentes fases do desenvolvimento colonial.

Considerando o início da fase pupal até a última semana de coleta de dados, foi verificada uma correlação negativa de 77,21% entre a variação de massa corporal de jovens rainhas e o número de pupas registradas nas colônias durante este intervalo de tempo (Figura 21).

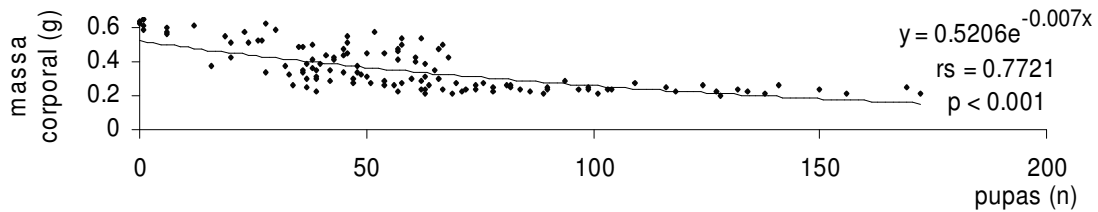


Figura 21 - Variação de massa corporal (g) e número de pupas em colônias de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório.

Período ergonômico

Foi verificado não haver diferença significativa entre as frequências médias de operárias ao longo das primeiras semanas do período ergonômico ($H = 4,0097$; $p = 0,9469$) (Figura 22).

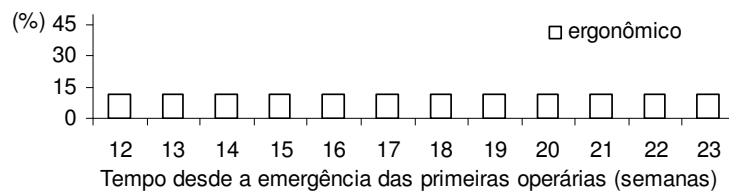


Figura 22 - Frequência média de operárias encontradas semanalmente em colônias de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, ao longo das primeiras 12 semanas do período ergonômico.

Considerando o início do período ergonômico até a última semana de coleta de dados, foi verificada uma correlação negativa de 74,45% entre a variação de massa corporal de jovens rainhas e o número de operárias registradas nas colônias durante este intervalo de tempo (Figura 23).

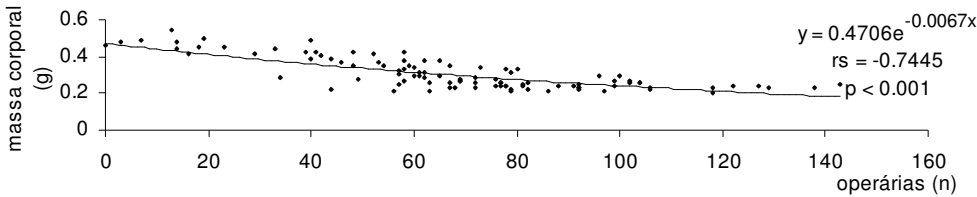


Figura 23 - Variação de massa corporal (g) e número de operárias em colônias de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório.

Composição populacional nas diferentes fases de desenvolvimento colonial

Foi verificado que o número médio de ovos reprodutivos presentes nas colônias ao final da fase de incubação foi de 116 ± 13 ovos, enquanto que ao final da fase larval do período de fundação colonial as colônias abrigavam uma população média de 180 indivíduos, dentre os quais 57,2% eram ovos e 42,8%, em média, eram larvas. Coincidindo com a fase pupal de desenvolvimento colonial, a população das colônias ao final do período de fundação (após cerca de 11 semanas e meia desde o início das observações) estava constituída por uma média de 88 ovos reprodutivos, 79 larvas e 44 pupas, (211 indivíduos) perfazendo respectivas proporções de 41,7%, 37,4% e 20,9% (Tabela 3).

Ao final do período ergonômico (na 23ª semana desde o início das observações), contudo, a população das colônias estava constituída por uma média de 189 ovos reprodutivos, 185 larvas, 125 pupas e 110 operárias, nas proporções de 31%, 30,4%, 20,5% e 18,1%, respectivamente.

Como o número de semanas em que se procedeu a contagem dos ovos fosse o mesmo para o período de fundação e para o período ergonômico, pode-se dizer que ocorreu um aumento no número médio de ovos reprodutivos de 88 no período de fundação para 189 no período ergonômico. Este aumento foi calculado em 2,15 vezes, que, em termos percentuais representou 115%.

Da mesma forma, a média do número de larvas aumentou de 79 no período de fundação para 185, em média, no período ergonômico, aumentando, pois, 2,34 vezes, ou 134%.

Assim também o número de pupas, que ao final da fundação atingiu uma média de 44, aumentou para uma média de 125 no período ergonômico, representando um aumento de 2,84 vezes, ou 184%.

Tabela 3: Composição das populações de nove colônias artificiais de *Atta sexdens* ao longo de 23 semanas de observações, durante os períodos de fundação colonial e ergonômico. Valores entre parênteses referem-se à proporção do componente na população total em cada fase/período de desenvolvimento.

Colônias	Período de fundação						Período ergonômico			
	Fase de incubação	Fase larval		Fase pupal			ovos	larvas	pupas	operárias
	ovos	ovos	larvas	ovos	larvas	pupas				
1	109 (100%)	55 (40,1%)	82 (59,9%)	68 (41,1%)	51 (31%)	46 (27,9%)	137 (30,6%)	147 (32,9%)	71 (15,9%)	92 (20,6%)
2	102 (100%)	102 (66,7%)	51 (33,3%)	60 (35%)	88 (51,5%)	23 (13,5%)	176 (26,7%)	170 (25,8%)	169 (25,8%)	143 (21,7%)
3	111 (100%)	96 (70,6%)	40 (29,4%)	113 (54,3%)	71 (34,2%)	24 (11,5%)	203 (37,8%)	137 (25,5%)	116 (21,6%)	81 (15,1%)
4	132 (100%)	118 (65,2%)	63 (34,8%)	93 (42,7%)	68 (31,2%)	57 (26,1%)	178 (30,4%)	162 (27,6%)	128 (21,8%)	118 (20,2%)
5	125 (100%)	106 (54%)	90 (46%)	113 (49,5%)	61 (43,7%)	52 (6,8%)	239 (30,5%)	299 (38,2%)	141 (18%)	104 (13,3%)
6	104 (100%)	63 (41,4%)	89 (58,6%)	57 (34,4%)	59 (35,5%)	50 (30,1%)	152 (28,7%)	127 (24%)	172 (32,5%)	79 (14,9%)
7	137 (100%)	166 (62,2%)	101 (37,8%)	99 (33,1%)	138 (46,2%)	62 (20,7%)	236 (31,7%)	272 (36,6%)	97 (13,1%)	138 (18,6%)
8	122 (100%)	147 (63,6%)	84 (36,4%)	113 (44,5%)	114 (44,9%)	27 (10,6)	237 (36,8%)	168 (26%)	134 (20,8%)	106 (16,4%)
9	108 (100%)	77 (44,5%)	96 (55,5%)	82 (41,2%)	60 (30,2%)	57 (28,6%)	145 (25,7%)	188 (33,3%)	103 (18,2%)	129 (22,8%)
Média ± Desvio padrão	116 ± 13	103 ± 36	77 ± 21	88 ± 23	79 ± 29	44 ± 15	189 ± 41	185 ± 56	125 ± 33	110 ± 23
% média na população (%)	100%	57,2%	42,8%	41,7%	37,4%	20,9%	31%	30,4%	20,5%	18,1%

DISCUSSÃO

Mortalidade das rainhas em laboratório

Interessante foi verificar que mais da metade das fêmeas recém-fecundadas de *A. sexdens* havia morrido já no terceiro dia após o vôo nupcial, sendo que 95,7% das rainhas coletadas haviam morrido após 168 dias desde o vôo nupcial. Este resultado é muito parecido com o verificado para outras espécies de *Atta*. Em um estudo pioneiro realizado ao longo de cinco anos, AUTUORI, 1941 verificou uma mortalidade média, de 87,4% entre jovens rainhas de *A. sexdens rubropilosa* Forel, 1908 depositadas individualmente em um campo experimental na capital paulista. De fato, ainda que a metodologia empregada pelo autor eliminasse a ação dos inimigos naturais da saúva, é de se admirar a baixa porcentagem de saúvas capazes de abrir o primeiro “olheiro” (denominação dada à ligação do ninho subterrâneo com o exterior). Em condições naturais, contudo, quando rainhas recém-fecundadas de *A. sexdens rubropilosa* estavam sujeitas à ação predatória de aves, principalmente, a mortalidade havia atingido 99,95% das rainhas antes da abertura do primeiro olheiro (AUTUORI, 1950). De 13.000 fêmeas recém-fecundadas de *A. capiguara* que tentavam fundar novas colônias na cidade de São Paulo, somente 12 estavam vivas após 3 meses (FOWLER *et al.*, 1986). A sobrevivência de colônias incipientes de *A. sexdens rubropilosa* durante este mesmo intervalo de tempo foi de 6,6%, enquanto que esta foi de 0% para *A. capiguara*, e 10% para colônias iniciais de *A. cephalotes*, sendo as causas de mortalidade das jovens rainhas desta espécie calculadas em 74% devido à ação de patógenos, e 26% devido ao fato das rainhas não terem sido inseminadas durante o vôo nupcial (FOWLER *et al.*, 1986). Estes resultados vêm a confirmar o período de fundação colonial como o de maior vulnerabilidade a que uma colônia de formigas está sujeita durante seu ciclo de vida (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

De fato, é durante o período de fundação colonial que rainhas com modo independente de fundação experimentam, além de gastos energéticos, uma possível perda de água corporal devido à abrasão cuticular durante a escavação do solo (JOHNSON, 2000), além da intensa ação de predadores antes, durante e mesmo após o fenômeno da revoada (AUTUORI, 1941, 1950). Ainda que neste estudo a coleta das fêmeas reprodutivas eliminasse tais fatores, o estresse imposto pela fundação claustral continuou atuante, obrigando as rainhas fundadoras a travarem uma luta contra a inanição e o gasto energético para manterem-se vivas e cuidarem da prole e da porção inicial de fungo simbiote, resultando na mortalidade indubitavelmente elevada, particularmente na fase de pré-incubação.

O sucesso no estabelecimento de colônias com modo independente de fundação depende da sobrevivência não somente da rainha fundadora mas também do fungo simbiote (CURRIE, 2001a). Portanto, é possível hipotetizar que a alta mortalidade de rainhas observada neste estudo seja devido a: 1- insuficientes reservas corporais energéticas e protéicas (HANH, 2004; WHEELER, 1996) que garantissem a sobrevivência das rainhas de *A. sexdens*, embora sejam necessários estudos detalhados para se chegar a

uma resposta precisa; 2- possível não inseminação das fêmeas reprodutivas, cuja previsão seria as rainhas portarem espermatecas vazias de espermatozoides; e/ou 3- possível contaminação da colônia pelo fungo *Escovopsis* (CURRIE, 2001a), ou por moscas parasitoides (Diptera: Phoridae) (BRAGANÇA *et al.*, 2002), impedindo o desenvolvimento normal do fungo simbiote na maioria das colônias, e conseqüentemente, impedindo a sobrevivência das jovens rainhas. Embora neste estudo não fosse possível identificar de imediato as possíveis causas de morte de todas as rainhas fundadoras de *A. sexdens* que pereceram, foi observada a contaminação de algumas colônias por *Escovopsis* e forídeos, e esta contaminação resultou na mortalidade de todas elas. Coincidentemente, esta contaminação ocorreu somente em colônias com os substratos TE e TC, respectivamente, não havendo sido registrada a presença de *Escovopsis* ou insetos forídeos nas colônias com substrato G.

É possível que a mortalidade significativamente maior das rainhas na fase pupal no substrato TC em relação ao substrato G, bem como a mortalidade de 100% das rainhas no substrato TE, sejam devido a condições microambientais potencialmente diferentes nas colônias com os diferentes tipos de substratos.

Gesso, ou sulfato de cálcio dihidratado ($\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$), é um constituinte comum de rochas sedimentares, formado pela reação química entre ácido sulfúrico e carbono (ASSIS *et al.*, 1992). Gesso estuque é comumente utilizado como substrato em colônias artificiais de formigas cortadeiras, afim de mantê-la sempre úmida, possibilitando o desenvolvimento do fungo simbiote (FORTI *et al.*, 1994) e impedindo a dessecação dos insetos. Possivelmente devido às suas características químico-físicas, o substrato G conferiu um ambiente inerte à proliferação de microorganismos, comparativamente aos substratos TC e TE, formados, basicamente, por Latossolo Vermelho, que é um tipo de solo areno-argiloso ou argiloso (BROSSARD & BARCELLOS, 2005).

Em contraste com o substrato G, é possível que a textura e porosidade dos substratos TE e TC fossem tais que favorecessem, respectivamente, o desenvolvimento do fungo patógeno *Escovopsis*, e a contaminação das colônias por forídeos parasitoides (Diptera).

Assim, diante do intenso estresse inerente ao modo de fundação independente e claustral experimentado por fêmeas fundadoras de *A. sexdens*, parece inevitável que um alto percentual de mortalidade entre estes animais ocorra, mesmo em condições controladas de temperatura e umidade relativa e sem os efeitos da predação e escavação. Quanto ao tipo de substrato utilizado nas colônias artificiais, é possível que o substrato G, em comparação com TC e TE, seja o que mais dificulte a proliferação de microorganismos patógenos, podendo ser o mais apropriado para o acondicionamento de colônias de saúvas em laboratório. Ressalta-se, no entanto, que os resultados deste estudo fornecem apenas um indício de qual pode ser o melhor substrato para se manter, em laboratório, colônias de saúvas, sendo necessários estudos mais detalhados para se chegar a uma resposta precisa.

Variação de massa corporal das rainhas

O peso médio inicial registrado para *A. sexdens* neste trabalho está mais próximo do valor encontrado para *A. laevigata* Forel, 1908, cuja média inicial foi de 0,732g, do que o encontrado para as espécies *A. sexdens rubropilosa*, cuja massa corporal média inicial foi de 0,603g (DELLA-LUCIA *et al.*, 1995), ou *A. capiguara*, que chega a ter peso inicial de mais de 0,8g (PEREIRA-DA-SILVA, 1979). As espécies norte-americanas *A. mexicana* (F. Smith, 1858) e *A. texana* (Buckley, 1860) alcançam pesos médios iniciais de somente 0,4 e 0,3g, respectivamente, segundo MINTZER (1990), o qual já havia constatado variações interespecíficas em massa corporal para formigas do gênero *Atta*.

A perda de peso verificada para rainhas de *A. sexdens* subsequente ao início do período ergonômico concorda com registros anteriores para outras fêmeas recém-fecundadas de *Atta* (MINTZER, 1987; DELLA-LUCIA *et al.*, 1995). Esta perda de massa corporal sugere que, mesmo após a emergência das primeiras operárias, elas ainda continuam a desempenhar tarefas de intensa demanda energética, como a oviposição e o cuidado com a prole, inclusive com as primeiras gerações de operárias, as quais também se alimentam de ovos tróficos (AUTUORI, 1940 e AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo II).

A literatura mostra que rainhas de *Atta* nunca retornam ao peso que possuíam por ocasião do vôo nupcial (MINTZER, 1987; DELLA-LUCIA *et al.*, 1995). Este dado sugere fortemente que o período de fundação colonial exige um alto investimento energético por parte de rainhas de colônias monogínicas com modo claustral de fundação. De forma que, se a massa corporal adquirida por essas rainhas no ninho materno é importante para o estabelecimento de uma nova colônia, o peso inicial de rainhas em processo de fundação parece ser um atributo sociométrico extremamente útil em análises comparativas que visem não somente à compreensão do processo evolutivo de diferentes espécies de saúva quanto à distribuição deste atributo sociométrico particular, como também à compreensão da evolução do modo claustral de fundação colonial.

A correlação positiva verificada entre a massa corporal inicial de rainhas recém-fecundadas e o número de ovos, larvas, pupas e operárias encontrados nas respectivas colônias ao final da 23ª semana de observação indica que as rainhas com as maiores massas corporais foram capazes de produzir proles mais numerosas ao final das observações, comparativamente àquelas com massas corporais menores. Esta parece ser uma vantagem adaptativa que o acúmulo de reservas corporais potencialmente confere às rainhas fundadoras com modo claustral de fundação colonial. Estudos mostram a existência de uma forte associação entre as diversas estratégias reprodutivas e as reservas corporais de rainhas fundadoras de formigas. Rainhas com modo claustral de fundação colonial em geral apresentam as maiores reservas relativas de nutrientes corporais, seguido por rainhas com modo semi-claustral de fundação, as quais saem de suas câmaras iniciais para forragear antes da emergência da primeira geração de operárias (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), e, finalmente, seguido por rainhas com modo dependente de fundação, as quais fundam uma nova colônia juntamente com um grupo de operárias (KELLER & PASSERA, 1989;

HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; JOHNSON *et al.*, 1996; HAHN *et al.*, 2004). Rainhas com modo semi-claustal e dependente de fundação colonial não requerem energia sob a forma de gordura corporal armazenada para garantirem o cuidado com a prole, mas invariavelmente necessitam de energia suficiente capaz de promover a cópula, a dispersão e mesmo a escavação do solo ou a penetração em um ninho hospedeiro (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; HAHN *et al.*, 2004).

Reservas corporais de gorduras e carboidratos (KELLER & PASSERA, 1989) e também de proteínas (JOHNSON *et al.*, 1996; HAHN *et al.*, 2004) garantem às rainhas fundadoras múltiplas funções metabólicas que não somente a produção de descendentes, haja vista que o tamanho corporal também está relacionado com várias outras funções, como a habilidade de dispersão e o aumento do tempo de vida (NYLIN & GOTTHARD, 1998; BROWN & BONHOEFFER, 2003). Se o sucesso de uma colônia de *Atta*, que em condições naturais alcança populações de cinco a oito milhões de indivíduos a partir de uma única rainha que se fecha no interior de uma câmara por ela construída no solo (RILEY *et al.*, 1974; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), depende fortemente do número de operárias capazes de executar as diversas funções que uma colônia exige, então, a correlação positiva verificada entre a massa corporal inicial das rainhas fundadoras e a população final das colônias sugere que rainhas “mais pesadas” poderiam ter maiores chances de fundar uma nova colônia do que rainhas “mais leves”.

Em formigas do gênero *Atta*, a perda de massa corporal experimentada por rainhas durante o período de fundação colonial pode variar de 30% em *A. texana* (MINTZER, 1987) a 37,7% em *A. laevigata* e 39,5% em *A. sexdens rubropilosa* (DELLA-LUCIA *et al.*, 1995). A correlação positiva entre a perda de massa corporal pelas rainhas de *A. sexdens* e as populações finais de ovos, larvas, pupas e operárias encontradas nas respectivas colônias indica que as rainhas utilizaram suas reservas corporais na produção das primeiras operárias. Assim, a perda de massa corporal sofrida pelas rainhas parece ser um bom indicativo da depreciação de suas reservas energéticas na produção de ovos, larvas, pupas e operárias.

Uma rainha com modo de fundação claustal pode produzir um número maior de operárias e, conseqüentemente, ganhar maiores chances de estabelecer sua colônia, se ela tiver uma boa reserva de nutrientes corporais; uma rainha que pouco acumulou reservas no ninho materno, por outro lado, poderá cuidar de uma prole menos numerosa. O modo de fundação claustal em formigas fornece, pois, um material extraordinário para estudos experimentais que vislumbrem os mecanismos e as possíveis funções da alocação de recursos, sob o ponto de vista da ecologia comportamental destes insetos eussociais.

Fases de pré-oviposição, embrionária, larval, pupal e período ergonômico

O intervalo médio de tempo entre a revoada e a regurgitação do fungo simbiote registrado nesse estudo para as jovens rainhas de *A. sexdens* mantidas nas colônias artificiais, concorda com o período de 48 horas verificado para colônias naturais de *A. sexdens rubropilosa*, cujas rainhas não foram impedidas de realizar o processo de escavação do solo (AUTUORI, 1942a). Isto significa que mesmo que as rainhas

recém-fecundadas de *A. sexdens* não precisassem despende tempo e energia com a construção de uma câmara inicial, devido à metodologia empregada neste trabalho, elas exibiram o comportamento de regurgitar a esponja inicial de fungo no mesmo intervalo médio de tempo empregado por rainhas escavadoras de *A. sexdens rubropilosa*. Assim, é possível que o intervalo médio de dois dias entre a revoada e a regurgitação seja o tempo que jovens rainhas de *A. sexdens* necessitam para regurgitar a esponja inicial de fungo simbiote, independentemente dos gastos com a construção da câmara inicial do solo. Interessante seria verificar a variação deste atributo sociométrico tanto para as espécies derivadas quanto para as espécies basais das Attini, a fim de se obter mais este dado como ferramenta filogenética da tribo.

Dentre as rainhas que sobreviveram no laboratório até o dia seguinte à coleta, 9,32% não foi capaz de regurgitar uma porção saudável de fungo simbiote, ou simplesmente não regurgitaram fungo algum. É possível que o insucesso na regurgitação da esponja inicial de fungo seja devido a:

1- qualquer alteração química ou mecânica sofrida pela esponja inicial de fungo ainda dentro das cavidades infrabucais das jovens iças durante ou após o vôo nupcial, conferindo ao fungo uma aparência flácida e escura. Consistente com esta inferência, AUTUORI (1941), por meio de exames diretos, verificou que todas as rainhas recém fecundadas de *A. sexdens rubropilosa* traziam em suas respectivas cavidades infrabucais uma porção do fungo simbiote; entretanto, muito poucas iças carregavam uma porção saudável de fungo com característica coloração esbranquiçada, sendo que a grande maioria trazia consigo um fungo de aparência flácida-escura;

2- perda da esponja inicial de fungo simbiote durante o vôo nupcial, e

3- as jovens rainhas podem ter deixado o ninho materno sem levar consigo a esponja inicial de fungo. Consistente com as inferências 2 e 3, é a observação de que rainhas fundadoras dos gêneros *Mycocepurus*, *Cyphomyrmex*, *Trachymyrmex*, *Sericomyrmex*, *Acromyrmex* e *Atta* (todas tribo Attini) realmente não carregavam consigo a esponja inicial de fungo após caírem no solo por ocasião do vôo nupcial (FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.*, 2004; WEBER, 1972).

Portanto, conforme as observações de AUTUORI (1941), WEBER (1972) e FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.*, (2004) juntamente com as informações do presente estudo, parece ser o desprovisionamento da esponja inicial de fungo simbiote uma situação que naturalmente acontece entre formigas Attini, potencialmente conferindo uma ação natural de controle destes insetos, particularmente aqueles considerados pragas agrícolas, como *Atta* e *Acromyrmex*, devido à sua ação desfolhadora em sistemas agrícolas e silviculturais.

A evolução favoreceu o estabelecimento de uma relação mutualística obrigatória entre as formigas cultivadoras de fungo (Hymenoptera: Formicidae: Attini) e o fungo por elas cultivado (Agaricales: Lepiotaceae: Leucocoprineae) (CHAPELA *et al.*, 1994). Devido à natureza obrigatória desta relação, as formigas não sobrevivem sem o fungo, e vice-versa (CURRIE, 2001b). Assim, poder-se-ia pensar que, na carência de uma esponja inicial de fungo em boas condições de se desenvolver, as jovens rainhas de *A.*

sexdens ficariam impossibilitadas de efetivamente fundar uma colônia. De fato, os resultados deste trabalho mostraram que, comparativamente às colônias onde o fungo estava presente, o número médio de ovos tróficos, ovos reprodutivos e larvas foi significativamente menor nas colônias carentes de fungo simbiote, sendo que os estágios de pupa e de operária nem mesmo chegaram a ser formados, uma vez que 100% das jovens rainhas naquelas colônias havia morrido até o 112º dia desde a revoada (semana 17), estando a maioria já morta após 65 dias (semana 10) desde a revoada. Estudos anteriores revelaram que rainhas de *A. sexdens rubropilosa* e *A. capiguara* Gonçalves, 1944 foram capazes de começar a construção de um novo ninho e ovopositarem mesmo na ausência de uma esponja inicial de fungo, sobrevivendo, contudo, por um tempo inferior a um mês e sem produzirem operárias (AUTUORI, 1942a, MARICONI, 1974). Um estudo recente revelou que rainhas de *A. colombica* Guérin-Ménéville, 1845 foram capazes de produzir operárias mesmo na carência do fungo simbiote, sobrevivendo em laboratório por até 78 dias desde a fundação (FERNÁNDEZ-MARÍN & WCISLO, 2005). Provavelmente em todos estes casos, as rainhas de *Atta* estudadas possuíam reservas corporais suficientes que as permitissem sobreviver por um determinado tempo na ausência do fungo simbiote, depois do que, elas inevitavelmente pereceram, possivelmente devido à inanição. Se esta inferência está correta, é de se esperar que rainhas de *Atta* utilizem, já no período de fundação colonial, o fungo simbiote como alimento. Novos dados coadunam com esta previsão: o fato de, neste trabalho, o número médio de ovos tróficos e reprodutivos, bem como o número médio de larvas terem sido significativamente menores nas colônias carentes de fungo simbiote sugere que, num tipo de fundação claustral, as fêmeas fundadoras de *A. sexdens* utilizam o fungo simbiote como fonte de alimento necessária a um processo de oviposição “normal”, como quando o fungo simbiote está presente. Observações recentes revelaram que este é realmente o caso, pelo menos para *A. sexdens*, cujas rainhas recém-fecundadas foram observadas ingerindo porções do fungo durante a fundação (AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo II). Assim, rainhas de *A. sexdens* não podem ser entendidas como uma espécie que, durante o período de fundação colonial, sobrevive exclusivamente a partir de reservas corporais. O que ainda está de pleno acordo com o que seja a fundação claustral, que, por definição, é o nome dado ao processo durante o qual rainhas (ou o casal real no caso de cupins) se fecham no interior de uma câmara e criam a primeira geração de operárias com nutrientes advindos exclusivamente ou em sua maioria a partir de suas próprias reservas corporais, incluindo corpos de gordura e catabolismo de músculos das asas (HÖLLOBLER & WILSON, 1990). Estudos complementares são necessários a fim de se verificar se este comportamento também se verifica em outras espécies de *Atta*. Se de fato, rainhas fundadoras com modo independente de fundação utilizam o fungo simbiote como alimento durante a fundação claustral, este pode ser um fator novo de investigação e de extrema relevância para se compreender não somente a evolução do mutualismo obrigatório entre fungo e formigas, mas também os benefícios que as saúvas conseguem adquirir mesmo com os custos inerentes ao modo de fundação claustral e independente.

Quanto às rainhas de *A. sexdens* que regurgitaram uma porção saudável de fungo, foi possível identificar dois principais fatores que favoreceram sua morte: 1- a contaminação pelo fungo patógeno *Escovopsis*, e 2- a contaminação por forídeos parasitóides (Diptera).

A contaminação das colônias por *Escovopsis* contribuiu com 11,21% das mortes das rainhas de *A. sexdens* em laboratório. Não se pode afirmar, contudo, que pereceram todas as colônias que eventualmente encontravam-se contaminadas por *Escovopsis*, porque este fungo patógeno, que é comumente encontrado nos jardins de fungo de *Atta* e *Acromyrmex*, sob a forma de esporos não-germinados (CURRIE *et al.*, 1999a,b), somente foi identificado após as rainhas já estarem mortas dentro das colônias. Haveria de ser necessário fazer análises microbiológicas nas esponjas regurgitadas pelas rainhas, a fim de se verificar a porcentagem de contaminação das mesmas pelo *Escovopsis*.

Contudo, foi possível ter a certeza da contaminação das colônias por *Escovopsis*, devido à observação (a vista desarmada) da massa esbranquiçada característica do fungo patógeno sobre a cutícula das jovens rainhas de *A. sexdens*, bem como a proliferação do fungo patógeno sobre o jardim de fungo simbiote. Este resultado sugere fortemente que, por ocasião do vôo nupcial, as fêmeas reprodutivas de *A. sexdens*: 1- trouxessem de suas colônias de origem uma porção de fungo simbiote contaminado por esporos de *Escovopsis*, o que indicaria transmissão vertical (da colônia de origem para a colônia descendente) do fungo patógeno (CURRIE, 2001a; POULSEN *et al.*, 2003); e/ou 2- teriam saído de seus ninhos de origem com suas cutículas impregnadas por esporos do fungo ascomicota, e por ocasião desta contaminação, juntamente com a carência de operárias durante o período de fundação colonial, as rainhas contaminadas não conseguiriam sozinhas se livrar dos esporos do fungo ascomicota de suas superfícies corporais, nem eliminar o fungo patógeno da esponja inicial de fungo simbiote por meio de comportamentos de auto-limpeza e cuidado com o fungo simbiote (CURRIE *et al.*, 1999; CURRIE & STUART, 2001) e estariam, invariavelmente, fadadas a perecer devido à ação virulenta do *Escovopsis*.

Na ausência de operárias, *Escovopsis* pode rapidamente se multiplicar, gerando impactos relevantes quanto à saúde e sobrevivência do jardim de fungo simbiote, reduzindo significativamente a taxa de crescimento da colônia contaminada em termos de biomassa de fungo simbiote e de operárias (CURRIE *et al.*, 1999; CURRIE, 2001b). No entanto, a ampla distribuição do modo independente de fundação colonial entre as formigas da tribo Attini indica que uma única rainha é capaz de cuidar sozinha tanto do fungo simbiote quanto de sua prole (FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.*, 2004). Contudo, uma rainha de *Atta*, que num sistema do tipo claustral se fecha no interior de uma câmara por ela construída no solo, está particularmente mais vulnerável durante o período de fundação colonial quando ela requer um simbiote para fundar uma nova colônia (WEBER, 1972; FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.*, 2004), ainda mais se a esponja inicial regurgitada estiver contaminada. E como, neste estudo, a causa da mortalidade de 11,21% das jovens rainhas de *A. sexdens* em período de fundação colonial estivesse associada à presença de *Escovopsis*, seria realmente improvável que elas conseguissem sobreviver à ação patógena deste parasito.

O parasitismo por insetos forídeos causou a morte de 2,8% das colônias artificiais de *A. sexdens* mantidas em laboratório. Possivelmente esses diminutos insetos penetraram nas colônias artificiais por meio dos orifícios, destinados a promoverem a entrada de ar nas colônias, feitos com ponta de agulha nas tampas dos potes plásticos. Observou-se que a contaminação das colônias por moscas *Phoridae* conduziu à destruição de larvas e pupas, obrigando as rainhas a depositarem a prole contaminada no canto oposto do pote aonde se encontrava o jardim de fungo, o qual ainda abrigava ovos reprodutivos e algumas larvas e pupas. Foi observado que, enquanto as rainhas “descartavam” larvas e pupas contaminadas, elas mordiam e pisavam nesta prole com o par de pernas anteriores, numa tentativa de impedir que mais larvas e pupas fossem parasitadas. Este comportamento da rainha será descrito oportunamente com maiores detalhes. Informações de literatura revelam que a contaminação de saúvas por insetos forídeos se dá através das operárias, as quais sofrem o ataque de moscas adultas que tentam ovipositar ou na parte posterior da cabeça ou na porção final do gáster das operárias (MARICONI, 1970; WEBER, 1972; BRAGANÇA *et al.*, 2002), não havendo registro de parasitismo por insetos forídeos nas formas imaturas. Assim, o resultado deste trabalho sugere que as formas adultas de moscas forídeas podem, sim, infectar larvas e pupas de *A. sexdens*, e somente assim não o fazem, na natureza, devido ao fato de estarem espacialmente dificultadas, uma vez que larvas e pupas encontram-se protegidas dentro do jardim de fungo simbiote, no interior do solo.

Dentre as rainhas de *A. sexdens* que obtiveram sucesso no cultivo do fungo simbiote, os primeiros registros de ovos tróficos coincidiram com a eclosão das primeiras larvas e continuaram a ser registrados até quatro semanas desde o início do período ergonômico. Estudos recentes (AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo II) revelam que fêmeas reprodutivas de *A. sexdens* ovipositam e se alimentam de ovos tróficos desde a fase de incubação do período de fundação colonial até quatro semanas após a emergência das primeiras operárias. Estes resultados revelam que a função dos ovos tróficos seja, não somente a alimentação da própria fêmea fundadora (AUTUORI, 1940), mas, primariamente, a alimentação da prole, inclusive das primeiras gerações de operárias (AUTUORI, 1942a; AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo II). Assim, à primeira vista, pareceria incoerente o fato de o número médio de ovos tróficos ter atingindo o máximo de produção exatamente na semana precedente, e não na semana coincidente, ao primeiro pico de produção de larvas, durante o período de fundação colonial. É como se a intensa pressão sofrida pelas rainhas neste período favorecesse um investimento maciço em pacotes fechados de energia que garantissem a sobrevivência das larvas, gerando um benefício maior do que o custo potencialmente inerente a uma produção antecipada de ovos tróficos. Investigações minuciosas merecem ser conduzidas com a finalidade de se resolver este aparente “quebra-cabeças”.

Composição populacional nas diferentes fases de desenvolvimento colonial

O menor intervalo de tempo entre a revoada e a primeira postura de ovos empregado pelas rainhas de *A.sexdens* neste estudo, comparativamente ao intervalo de cinco dias verificado em condições naturais para *A.sexdens rubropilosa* (AUTUORI, 1942b) e *A.sexdens sexdens* (RIBEIRO & WOESSNER, 1982), provavelmente se deve ao fato de que tais rainhas puderam investir no processo de oviposição mais cedo do que em condições naturais o seria, frente ao dispêndio energético com a escavação, que em condições naturais acontece.

As durações das fases embrionária e larval encontradas para *A. sexdens* neste estudo assemelham-se ao encontrado para *A. sexdens rubropilosa*, para a qual foi verificado um intervalo de tempo de 25 e 22 dias, respectivamente, em condições naturais (AUTUORI, 1942b). Resultados similares encontraram RIBEIRO & WOESSNER (1982) para colônias naturais de *A. sexdens sexdens*, para as quais foi verificado um intervalo de 23 dias para a fase embrionária, e 24 dias para a fase larval.

Contudo, a duração da fase pupal encontrada para *A. sexdens* neste estudo difere do verificado para colônias de *A. sexdens rubropilosa*, as quais, em condições naturais, apresentaram um intervalo de 10 dias para a fase pupal (AUTUORI, 1942b), e *A. sexdens sexdens*, cujo intervalo de tempo da fase pupal foi de 14 dias, segundo RIBEIRO & WOESSNER (1982). Estes resultados possivelmente indicam diferenças fisiológicas interespecíficas, que respondem pela divergência somente encontrada quanto à duração da fase pupal. Se este realmente for o caso, espera-se encontrar um intervalo de tempo semelhante ao verificado neste estudo para colônias iniciais de *A. sexdens*, em condições naturais. Contudo, também parece possível que as condições de temperatura, umidade e luminosidade mantidas no laboratório possam responder pela diferença interespecífica encontrada quanto à duração da fase pupal. Esta hipótese prevê intervalos de tempo diferentes daqueles encontrados por AUTUORI (1942b) e RIBEIRO & WOESSNER (1982), respectivamente, para *A. sexdens rubropilosa* e *A. sexdens sexdens*, em condições de laboratório.

A diminuição da frequência de ovos reprodutivos coincidente com o registro de larvas nas colônias também foi verificada em colônias de *Tetramorium caespitum* (MARKIN *et al.*, 1972), em *Solenopsis invicta* (ONOHAMA, 1981), em *A. capiguara* (FOWLER *et al.*, 1986), e em *Lasius niger*, *Camponotus ligniperda* e *C. herculeus* (KELLER & PASSERA, 1990), todas com modo independente de fundação colonial. Alguns autores entendem esta diminuição do número de ovos como sendo uma pausa no processo de oviposição, quer devido à inibição feromonal da fecundidade da rainha pelas larvas, quer devido ao comportamento de oofagia exibido por larvas (KELLER & PASSERA, 1990). Contudo, é possível que a diminuição da frequência de ovos reprodutivos verificada neste estudo para colônias iniciais de *A. sexdens* seja devido ao próprio processo de eclosão das larvas, uma vez que para esta espécie não foi observada a oofagia de ovos reprodutivos por larvas (AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo II).

O número médio de larvas ao final da fase pupal permaneceu praticamente o mesmo em relação à fase larval, mas o número médio de ovos diminuiu. Como o número médio da prole nesta fase aumentasse

em relação à fase larval, obrigando a rainha a desprender energia e dividir seus cuidados entre ovos, larvas e pupas, parece coerente que ela reduzisse o número de ovos que ela é capaz de produzir. Se este é o caso, é de se esperar uma periodicidade de oviposição reduzida destas rainhas durante a fase pupal, em relação à fase larval. Uma maneira de testar esta previsão, seria contar o número de ovos reprodutivos depositados pelas rainhas por unidade de tempo, ao longo das diferentes fases de desenvolvimento colonial na presença de sua prole, já que o processo de oviposição de rainhas com modo independente de fundação pode ser estimulado ou inibido pela presença ou ausência da prole (TSCHINKEL, 1988; ARAÚJO & DELLA-LUCIA, 1993) e o isolamento de rainhas de *Atta* de suas colônias de origem por períodos de tempo de mais de 4 dias consecutivos pode conduzi-las à morte (DELLA-LUCIA *et al.*, 1990).

Comparativamente ao período de fundação colonial, as frequências médias de ovos reprodutivos, larvas e pupas significativamente maiores registradas no período ergonômico já eram esperadas, uma vez que a divisão reprodutiva do trabalho tende a otimizar o processo de oviposição de fêmeas reprodutivas, estimulando o crescimento populacional de colônias de insetos eussociais (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). De fato, com o aparecimento das primeiras gerações de operárias, foi verificado um aumento relativo nas proporções de ovos reprodutivos, larvas e pupas nas colônias iniciais de *A. sexdens*, subsequente ao período de fundação.

O número médio significativamente maior de ovos reprodutivos e de larvas verificado em colônias com substrato G, em comparação àquelas com substratos TC e TE, sugere que o substrato G tenha características físico-químicas que propiciaram o desenvolvimento da colônia como um todo, uma vez que somente as colônias com esse substrato sobreviveram.

As correlações negativas entre a massa corporal e o número de ovos reprodutivos, larvas, pupas e operárias registrados até a 23ª semana após o vôo nupcial indicam que as rainhas perdiam peso enquanto a população colonial aumentava a cada semana. Uma vez que a fecundidade de rainhas com modo independente de fundação está diretamente relacionada com seus pesos corporais (MERCIER *et al.* 1985), o aumento populacional às custas das reservas energéticas das jovens rainhas de *A. sexdens* já era esperado.

Diante do exposto, acredita-se que os dados obtidos com a conclusão deste trabalho poderão ser utilizados em futuros estudos comparativos entre outras espécies de formigas Attini, auxiliando eventualmente na compreensão de seus processos evolutivos individuais quanto à distribuição de cada atributo sociométrico particular.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARAÚJO, M.S. & T.M.C.DELLA-LUCIA. 1993. Periodicidade de oviposição em rainhas de *Atta laevigata* F.Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae) em condições de laboratório. **Revista Ceres**, **40**: 104-112.
- ASSIS, R.L.de; S.M. SOUTO; F.F. DUQUE; D.L.de ALMEIDA & K.E.K.MÜLLER. 1992. **II Curso sobre a Biologia do Solo na Agricultura**, EMBRAPA-CNPBS, 41p.
- AUTUORI, M. 1940. Algumas observações sobre formigas cultivadoras de fungo (Hymenoptera: Formicidae). **Revista de Entomologia**, **11**(2): 215-226.
- AUTUORI, M. 1941. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera: Formicidae). I. Evolução do saueiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, **12**: 197-228.
- AUTUORI, M. 1942a. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera: Formicidae). II. O saueiro inicial (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, **13**: 67-86.
- AUTUORI, M. 1942b. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera: Formicidae). III. Escavação de um saueiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, **13**: 136-148.
- AUTUORI, M. 1950. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera: Formicidae). V. Número de formas aladas e redução dos saueiros iniciais. **Arquivos do Instituto Biológico**, **19**: 325-331.
- BAZIRE-BENAZET, M. 1957. Sur la formation de l'oeuf alimentaire chez *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Comptes rendus de l'Académie des science**, **244**: 1.277-1.280.
- BESSA, E.C.A. & J.L.B. ARAÚJO. 1995. Oviposição, tamanho de ovos e medida do comprimento da concha em diferentes fases do desenvolvimento de *Subulina octona* (Breguière) (Pulmonata, Subulidae) em condições de laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia**, **12** (3):647-654.
- BRAGANÇA, M.A.L.; A.TONHASCA JR. & T.M.C.DELLA LUCIA. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, **89**:305-311.
- BROSSARD, M & A. de O. BARCELLOS. 2005. Conversão do cerrado em pastagens cultivadas e funcionamento de Latossolos, **Cadernos de Ciência & Tecnologia**, **22** (1): 153-168.
- BROWN, M.J.F. & S. BONHOEFFER. 2003. On the origin of claustral colony founding in ants. **Evolutionary Ecology Research**, **5**: 305-313.
- CASSILL, D.L. & W.R.TSCHINKEL. 1995. Allocation of liquid food to larvae via trophallaxis in colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Animal Behaviour**, **50**: 801-813.
- CASSILL, D.L. & W.R.TSCHINKEL. 1999. Effects of colony-level attributes on larval feeding in the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Insectes Sociaux**, **46**: 261-266.
- CHAPELA, I.H.; S.A. REHNER; T.R. SCHULTZ & U.G. MUELLER. 1994. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ant and their fungi. **Science**, **266**, 1691-1694.

- CURRIE, C.R.; U.G. MOELLER & D. MALLOCH. 1999a. The agricultural pathology of ant fungus gardens. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, **96**: 7998-8002.
- CURRIE, C.R.; J.A. SCOTT; R.C. SUMMERBELL & D. MALLOCH. 1999b. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. **Nature**, **398**: 701-704.
- CURRIE, C.R. 2001a. A Community of Ants, Fungi, and Bacteria: A Multilateral Approach to Studying Symbiosis. **Annual Review of Microbiology**, **55**: 357-380.
- CURRIE, C.R. 2001b. Prevalence and impact of a virulent parasite on a tripartite mutualism. **Oecologia**, **128**: 99-106.
- CURRIE, C.R. & A.E. STUART. 2001. Weeding grooming of pathogens in agriculture by ants. **Proceedings of the Royal Society of London Series B**, **268**: 1033-1039.
- DELLA LUCIA, T.M.C.; E.F.VILELA; D.D.O.MOREIRA; J.M.S. BENTO & N. ANJOS.1990. Egg-laying in *Atta sexdens rubropilosa*, under laboratory conditions. p.173-179. In: R.K. VANDER MEER; K. JAFFÉ & A. CEDEÑO (Eds.). **Applied myrmecology: a world perspective**. Boulder, Westview Press.
- DELLA LUCIA, T.M.C.; D.D.O.MOREIRA; M.A. DE OLIVEIRA & M.S. ARAÚJO. 1995. Perdas de pesos de rainhas de *Atta* durante a fundação e o estabelecimento das colônias. **Revista Brasileira de Biologia**, **55** (4): 533-536.
- FERNÁNDEZ-MARÍN, H.; J.K. ZIMMERMAN & W.T. WCISLO. 2004. Ecological traits and evolutionary sequence of nest establishment in fungus-growing ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Biological Journal of the Linnean Society**, **81**: 39-48.
- FERNÁNDEZ-MARÍN, H. & W.T. WCISLO. 2005. Production of Minima Workers by Gynes of *Atta colombica* Guérin-Ménéville (Hymenoptera: Formicidae: Attini) that Lack a Fungal Pellet. **Journal of the Kansas Entomological Society**, **78** (3): 290-292.
- FORTI, L.C.; D.R. PRETTO & I.P. GARCIA. 1994. Aprimoramento de metodologias experimentais para controle de formigas cortadeiras. **Anais do III Curso de Atualização no Controle de Formigas Cortadeiras, PCMIP/IPEF**: 14-23.
- FOWLER, H.G; V. PEREIRA-DA-SILVA; L.C. FORTI & N.B. SAES. 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review, p.123-145. In: C.S. LOFGREN & R.K. VANDER MEER (Eds.). **Fire ants and leaf cutting ants: biology and management**. London, Westview Studies in Insect Biology. 435p.
- HAHN, D.A.; R.A.JOHNSON; N.A.BUCK & D.E. WHEELER. 2004. Storage protein content as a functional marker for Colony-Founding Strategies: A Comparative Study within the Harvester Ant Genus *Pogonomyrmex*. **Physiological and Biochemical Zoology**, **77** (1): 100-108.
- HOLLOBLER, B. & E. WILSON. 1990. **The Ants**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732p.
- JOHNSON, R.A. 2000. Water loss in desert ants: caste variation and the effect of cuticle abrasion. **Physiological Entomology**, **25**: 48-53.

- JOHNSON, R.A.; J.D. PARKER & S.W. RISSING. 1996. Rediscovery of the workerless inquiline ant *Pogonomyrmex colei* and additional notes on natural history. **Insectes Sociaux**, **43**: 69-76.
- KELLER, L. & L. PASSERA, 1989. Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants. **Oecologia**, **80**: 236-240.
- KELLER, L. & L. PASSERA, 1990. Fecundity of ant queens in relation to their age and the mode of colony founding. **Insectes Sociaux**, **37** (2): 116-130.
- LIU, Z.; S. YAMANE; J. KOGIMA; Q. WANG & S. TANAKA. 2001. Flexibility of first brood production in a claustral ant, *Camponotus japonicus* (Hymenoptera: Formicidae). **Japan Ethological**, **19**: 87-91.
- MARICONI, F.A.M.1970. **As saúvas**, Piracicaba, Editora Agronômica Ceres, 167p.
- MARICONI, F.A.M.1974. Contribuição para o conhecimento do sauveiro inicial da “saúva parda” *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **3**: 5-13.
- MARKIN, G.P.; H.L.COLLINS & J.H. DILLIER. 1972. Colony founding by queens of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. **Annals of the Entomological Society of America**, **65**: 1.053-1.058.
- MERCIER, B.; L. PASSERA & J.P. SUZZONI. 1985. Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latreille (Hymenoptera, Formicidae). I. La fécondité des reines en condition expérimentale monogyne. **Insectes Sociaux**, **32**: 335-348.
- MINTZER, A. 1987. Primary polygyny in the ant *Atta texana*: number and weight of females and colony foundation success in the laboratory. **Insectes Sociaux**, **34**: 108-117.
- MINTZER, A. 1990. Foundress female weight and cooperation foundation in *Atta* leafcutting ants. In: R.K. VANDER MEER; K. JAFFÉ & A. CEDEÑO (Eds.). **Applied myrmecology: a world perspective**. Boulder, Westview Press. 741p.
- NYLIN, S. & K. GOTTHARD. 1998. Plasticity in life history traits. **Annual Review of Entomology**, **43**:63-83.
- ONOHAMA, K. 1981. Brood rearing by colony founding queens of the harvester ant *Messor aciculatus*. **Kontyu**, **49**: 624-640.
- PASSERA, L.; L. KELLER & J.-P. SUZZONI. 1988. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). **Insectes Sociaux**, **35**: 19-33.
- PEREIRA-DA-SILVA, V. 1979. Dinâmica populacional, biomassa e estrutura dos ninhos iniciais de *Atta capiguara* Gonçalves, na região de Botucatu, SP. Tese de Doutorado, UNESP. Botucatu.
- POULSEN, M; A.N.M. BOT; C.R. CURRIE; M.G. NIELSEN & J.J. BOOMSMA. 2003. Within-colony transmission and the cost of a mutualistic bacterium in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus*. **Functional Ecology**, **17**: 260-269.
- RIBEIRO, G.T. & R.A. WOESSNER. 1982. Estudos sobre a biologia de sauveiros iniciais de *Atta sexdens sexdens* (Linnaeus, 1758) (HYMENOPTERA, FORMICIDAE). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **11** (1): 49-56.

RILEY, R.G.; R.M. SILVERSTEIN & J.C. MOSER. 1974. Isolation, identification, synthesis and biological activity of volatile compounds from the head of *Atta* ants. **Journal of Insect Physiology**, **20**: 1629-37.

TSCHINKEL, W.R. 1988. Social control of egg-laying rate in queens of the fire-ant *Solenopsis invicta*. **Physiological Entomology**, **13**: 327-350.

TSCHINKEL, W.R. 1991. Insect sociometry, a field in search of data. **Insectes Sociaux**, **38**: 77-82.

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

WHEELER, D.E. 1996. The role of nourishment in oogenesis. **Annual Review of Entomology**, **41**: 345-369.

CAPÍTULO II

ESTUDO COMPARATIVO DO COMPORTAMENTO DE RAINHAS DE SAÚVA (*Atta sexdens* LINNAEUS, 1758) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) NOS PERÍODOS DE FUNDAÇÃO E ERGONÔMICO, EM LABORATÓRIO

RESUMO

Em formigas, o processo de estabelecimento de novas colônias pode ser considerado como sendo um ponto “chave” para se conhecer as adaptações evolutivas pelas quais passaram muitos insetos sociais. O objetivo do presente estudo foi descrever e comparar os atos comportamentais executados por fêmeas reprodutivas de *A. sexdens* durante o período de fundação e de crescimento ergonômico, visando fornecer subsídios que possibilitem uma melhor compreensão do processo evolutivo da espécie. Através de observações do tipo Animal Focal, foram identificados 49 atos comportamentais, os quais puderam ser agrupados em sete categorias, conforme a função biológica aparentemente dedutível. As rainhas recém-fecundadas mostraram-se comparativamente mais ativas durante o período de fundação, em relação ao período ergonômico. Os comportamentos mais freqüentes registrados neste estudo em ambos períodos de desenvolvimento colonial foram aqueles relacionados com a auto-limpeza. Tal resultado é um forte indício de que a auto-limpeza possivelmente desempenha a função de prevenir a contaminação colonial por parasitas, podendo ter sido de extrema importância durante o estabelecimento da relação mutualística obrigatória formiga-fungo. Mesmo após a emergência das primeiras gerações de operárias, as rainhas continuaram ativas, particularmente até a segunda semana desde o início do período ergonômico.

Palavras-chave: Comportamento, formigas cortadeiras, fundação colonial, crescimento ergonômico, fundação claustral.

INTRODUÇÃO

A fundação colonial é o estágio mais vulnerável do ciclo de vida de uma colônia de formigas (Hymenoptera, Formicidae) (HÖLDOBLER & WILSON, 1990). Como resposta, muitas estratégias que permitiram o sucesso no estabelecimento colonial foram selecionadas (PEETERS & ITO, 2001; BROWN & BONHOEFFER, 2003).

As formigas foram favorecidas com duas principais estratégias reprodutivas: a estratégia dependente, em que uma rainha fundadora depende de suas companheiras de ninho para fundar uma nova colônia, possui implicações ecológicas e comportamentais diferentes da estratégia independente de fundação, em que a rainha fundadora não requer a ajuda de operárias (HÖLDOBLER & WILSON, 1990).

Após o vôo nupcial, uma rainha fecundada escava no solo uma pequena câmara, dentro da qual ela se enclausura. A partir daí, verificam-se duas possibilidades dentro deste modo de fundação

independente. A primeira possibilidade é a rainha sair de sua câmara no solo a fim de buscar alimento para sua prole e para ela mesma, exibindo o que se conhece por modo de fundação semi-claustral. Esta é uma estratégia considerada ancestral, e que ainda predomina entre espécies social e morfológicamente mais primitivas (subfamílias Ponerinae, Myrmeciinae e Notomyrmecinae) (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; PEETERS & ITO, 2001; BROWN & BONHOEFFER, 2003). A segunda possibilidade é a rainha fundadora não mais sair de sua câmara para forragear, exibindo o que se conhece por modo de fundação claustral (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Em formigas, a fundação claustral é geralmente aceita como sendo uma estratégia reprodutiva derivada, e sua evolução parece ter conferido grande vantagem adaptativa para estes insetos, uma vez que eliminou a necessidade das rainhas fundadoras saírem de suas câmaras para forragear, diminuindo, pois, sua exposição a predadores e outras fontes de mortalidade (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; JOHNSON, 2006). A fundação claustral é exibida por espécies social e morfológicamente mais complexas, especialmente as das subfamílias Dolichoderinae, Formicinae e Myrmicinae (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; PEETERS & ITO, 2001; BROWN & BONHOEFFER, 2003).

Particularmente mais elaborado é considerado o comportamento de fundação das formigas cultivadoras de fungo (Formicidae: Attini) (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; WIRTH *et al.*, 2003) e grande parte deste mérito é devido, principalmente, ao fato das rainhas Attini fundadoras terem que realizar sozinhas diversas atividades relacionadas não somente ao cuidado com a prole, como também com o jardim de fungo simbiote, o que inclui a coleta de uma porção inicial do fungo na colônia de origem, o estabelecimento, o crescimento e o cuidado com o jardim inicial (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.*, 2003, 2004).

O período de fundação colonial é definido como sendo o estágio inicial do ciclo de vida de uma colônia de formigas, no qual a rainha fundadora cria a primeira geração de operárias, até o momento em que os primeiros indivíduos adultos emergem (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). A partir de então, tem-se início o período ergonômico de desenvolvimento colonial, no qual a colônia cresce em biomassa e em número de indivíduos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Os poucos estudos comportamentais comparativos entre os períodos de fundação e de crescimento ergonômico revelam que rainhas fundadoras com modo claustral de fundação colonial despendem grande parte de seu tempo e energia exercendo atividades relativas ao cuidado com a prole e autolimpeza (CASSIL, 2002) e, particularmente no caso das formigas cultivadoras de fungo, ao cuidado com o jardim de fungo, comparativamente ao período ergonômico (AUTUORI, 1942; MARICONI, 1970; FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.*, 2003, 2004). Contudo, faltam descrições que nos permitam conhecer a maneira como os atos comportamentais são executados por essas rainhas. Parece possível que, ao se conhecer a sutileza com que determinados tipos de comportamento são executados, e comparando-os entre os diferentes

períodos de desenvolvimento colonial, tenhamos uma boa ferramenta que nos permita elucidar questões de caráter evolutivo, particularmente, quanto à evolução das estratégias de fundação colonial em formigas.

Espécies de formigas do gênero *Atta* Fabricius, 1804 (popularmente conhecidas como saúvas), que formam colônias naturais a partir de uma única fêmea reprodutiva e cujas populações alcançam de cinco a oito milhões de indivíduos (RILEY *et al.*, 1974; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), são organismos particularmente interessantes do ponto de vista evolutivo e comportamental, uma vez que exibem uma relação mutualística com o fungo simbiote *Leucoagaricus gongylophorus* (Möller) Singer, 1986, o qual elas obrigatoriamente cultivam como fonte essencial de alimento (WEBER, 1972; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; CURRIE, 2001).

Este estudo enfoca o comportamento de rainhas de *A. sexdens* Linnaeus, 1758 durante o estabelecimento de uma nova colônia, ponto chave para se compreender as adaptações evolutivas pelas quais passaram muitos insetos sociais (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; PEETERS & ITO, 2001; BROWN & BONHOEFFER, 2003; FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.*, 2003, 2004; JOHNSON, 2006) e que tão pouca atenção as Attini vem recebendo.

Assim, o objetivo do presente estudo foi descrever e comparar os atos comportamentais executados por fêmeas reprodutivas de *A. sexdens* durante o período de fundação e de crescimento ergonômico.

MATERIAL E MÉTODOS

Coleta das rainhas e manutenção das colônias em laboratório

Após o vôo nupcial dos indivíduos alados e por volta das 15:00 horas do dia 6 de novembro de 2005, procedeu-se à coleta de 211 fêmeas reprodutivas de *A. sexdens*, em áreas de campo do Bairro Santa Luzia, município de Juiz de Fora (21°46`S – 43°21`W, altitude média de 678m), Estado de Minas Gerais, localizado na Zona da Mata Mineira, região sudeste do Brasil, caracterizada por clima tropical de altitude.

Os indivíduos foram coletados com auxílio de pinças e, posteriormente, depositados individualmente em potes plásticos transparentes e com tampa, com capacidade de 250 mL (12 cm de diâmetro e 10,5 cm de altura). Cada pote continha uma camada de aproximadamente 1 cm de gesso estuque no fundo, o qual foi preparado misturando-se gesso e água, nas proporções de 1:0,5 (v:v), respectivamente. Com auxílio de ponta de agulha, foram feitos pequenos orifícios nas tampas dos potes, de forma a permitir a entrada de oxigênio nas colônias. Cada pote foi numerado com etiquetas adesivas, de forma a possibilitar a identificação das colônias a serem observadas a cada semana.

Posteriormente à coleta, as rainhas foram transportadas para o Laboratório de Pesquisa Avançada em Zoologia, do prédio do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Comportamento e

Biologia Animal – ICB – UFJF. Durante o estudo, o substrato foi umedecido com água de torneira conforme a necessidade, com auxílio de piceta.

As condições laboratoriais foram mantidas em 25 ± 5 °C, 70 a 80 % de umidade relativa, e condições naturais de luminosidade durante a execução do estudo.

Observações comportamentais

Observações do tipo Animal Focal (ALTMANN, 1974) foram conduzidas em 30 colônias, a partir do dia seguinte à coleta. O esforço amostral foi de seis rainhas/dia, registrando-se os atos comportamentais ao longo de 30 minutos ininterruptos para cada uma delas, perfazendo-se 3 h observações/dia.

A numeração dos potes permitiu que cada rainha fosse observada sempre em um mesmo dia da semana, de forma que o número amostral fosse de 30 diferentes rainhas/semana. Este procedimento mostrou-se bastante conveniente em possibilitar a identificação do término do período de fundação e consequente início do período ergonômico em cada uma das colônias, a partir da emergência das primeiras operárias. Assim, cada colônia pôde ser igualmente observada (em número de semanas) em ambos os períodos de desenvolvimento colonial, uma vez que se optou por organizar e analisar os dados relativamente a números iguais de semanas para cada período.

Durante o estudo, as rainhas de *A.sexdens* revelaram-se grandes o suficiente para serem observadas a vista desarmada, dispensando-se o uso de microscópio estereoscópico.

Rainhas que eventualmente pereciam eram substituídas por outras provenientes da mesma coleta.

Delineamento estatístico

Os dados foram analisados através do teste do *Qui-Quadrado*, ao nível de significância de 5%, com o objetivo de avaliar as diferenças nas frequências absolutas dos atos de cada categoria nas diferentes fases do período de fundação colonial e entre os períodos de fundação e ergonômico.

Utilizou-se o programa estatístico BioEstat 4.0 como ferramenta para as análises.

RESULTADOS

O período de fundação durou 11 semanas para a maioria das colônias, e este mesmo intervalo de tempo foi destinado para as observações comportamentais da rainha durante o período ergonômico de desenvolvimento colonial. Ao final de 22 semanas, foi possível identificar 49 atos comportamentais exibidos por rainhas de *A.sexdens*, os quais puderam ser agrupados em sete categorias, conforme a função biológica aparentemente dedutível. A tabela 4 apresenta o nome e as abreviações conferidos aos atos comportamentais, bem como suas descrições individuais e o período de desenvolvimento colonial em que cada um foi observado. Foram identificados seis atos comportamentais exibidos pelas rainhas exclusivamente durante o período de fundação, enquanto que três atos comportamentais foram exibidos

exclusivamente durante o período ergonômico. A maioria dos atos comportamentais (n= 42) foi executada pelas rainhas em ambos períodos de desenvolvimento colonial.

Dentre os atos comportamentais exibidos pelas rainhas exclusivamente durante a fundação (Tabela 4), apenas Raspar substrato (RS) e Tenta matar ácaro (Ac) foram registrados com maior frequência na fase de incubação, comparativamente às fases larval e pupal, sendo raspar substrato significativamente mais freqüente na fase de incubação. O ato comportamental Revolver lixo (RL) foi registrado com maior frequência na fase larval, não diferindo significativamente, contudo, da fase de incubação ($\chi^2= 0,615$; $p = 0,4328$). Os comportamentos Revolver fungo (RF), Larvifagia (Ing-l) e Ingerir ovo reprodutivo (Ing-o) foram relativamente observados com a mesma frequência em todas as fases do período de fundação, não diferindo estatisticamente entre si de acordo com teste do *Qui-Quadrado* (Tabela 5).

A figura 24 apresenta as proporções dos atos comportamentais de cada categoria exibidos pelas rainhas comparativamente em cada fase do período de fundação colonial.

Dentre os atos comportamentais exibidos pelas rainhas exclusivamente durante o período ergonômico (Tabela 4), a Pupofagia (Ing-p) foi o único comportamento não óbvio exibido, já que Lamber operária (Lop) e Deslocar operária (Dop) relacionam-se com as operárias, obviamente ausentes na fundação. Além disso, durante o intervalo de tempo em que foram conduzidas as observações, a pupofagia foi registrada uma única vez na semana 6 do período ergonômico.

Considerando as diferentes fases do período de fundação, foi verificada diferença significativa na frequência de atos comportamentais de cada categoria. Foi durante a fase de incubação, que as rainhas de *A.sexdens* mantiveram-se mais ativas, executando os comportamentos de cada categoria com maior frequência relativamente às fases larval e pupal, com exceção da categoria *cuidado com a prole*, que teve frequência de ocorrência significativamente maior na fase larval, em comparação às fases de incubação e pupal (Tabela 6).

As rainhas recém-fecundadas de *A.sexdens* mostraram-se ativas a maior parte do período de fundação, comparativamente ao período ergonômico, quando elas permaneceram a maior parte do tempo inativas, aparentemente em repouso (Tabela 7 e Figura 25). O teste do *Qui-Quadrado* revelou que os comportamentos relacionados à exploração do ambiente, cuidado com o fungo e com a prole, ovoposição, alimentação e auto-limpeza foram significativamente mais freqüentes na fundação do que no período ergonômico. Por outro lado, os comportamentos caracterizados como repouso foram registrados com maior frequência durante o período ergonômico. Interessantemente, os atos comportamentais com maiores registros de ocorrência, relativamente a todos os comportamentos observados na fundação e no período ergonômico, foram aqueles relacionados à auto-limpeza, mais do que o próprio cuidado com a prole, ou com o fungo simbiote (Tabela 7). A tabela 7 informa que, de todos os atos comportamentais exibidos

pelas rainhas de *A.sexdens* durante a fundação, mais da metade estavam relacionados com a auto-limpeza. O mesmo aconteceu no período ergonômico.

A figura 26 apresenta as proporções dos atos comportamentais exibidos pelas rainhas comparativamente nos períodos de fundação e ergonômico.

Tabela 4: Repertório comportamental de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.

Categoria comportamental	Ato comportamental	Descrição do ato comportamental	Período do desenvolvimento colonial em que o ato comportamental foi observado (F=Período de fundação; E=Período ergonômico)
Explorar ambiente	Raspar substrato (RS)	Rainha raspa o substrato utilizando as mandíbulas de duas formas: 1- movendo a cápsula cefálica lateralmente e mantendo as mandíbulas abertas, a rainha raspa o substrato com a face interna de cada mandíbula, e/ou 2- abrindo e fechando as mandíbulas contra o substrato. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar substrato (AS).	F
	Lamber substrato/parede do pote (LS)	Utilizando a glossa, que se move unidirecionalmente de dentro da boca para fora, a rainha lambe as superfícies do substrato e/ou da parede do pote.	F / E
	Antenar ovos (Ao)	Rainha toca as superfícies dos ovos reprodutivos e/ou tróficos utilizando ambas antenas, as quais se movem alternadamente em sentido distal-proximal, em relação à rainha.	F / E
	Antenar larvas (Al)	Rainha toca as superfícies das larvas utilizando ambas antenas, as quais se movem alternadamente em sentido distal-proximal, em relação à rainha.	F / E
	Antenar pupas (Ap)	Rainha toca as superfícies das pupas utilizando ambas antenas, as quais se movem alternadamente em sentido distal-proximal, em relação à rainha.	F / E
	Antenar operárias (Aop)	Rainha toca as superfícies das operárias utilizando ambas antenas, as quais se movem alternadamente em sentido distal-proximal, em relação à rainha.	F / E
	Antenar fungo (AF)	Rainha toca fungo utilizando ambas antenas, as quais se movem alternadamente em sentido distal-proximal, em relação à rainha.	F / E
	Antenar substrato/parede do pote (AS)	Rainha toca as superfícies do substrato e/ou da parede do pote utilizando ambas antenas, as quais se movem alternadamente em sentido distal-proximal, em relação à rainha.	F / E
	Caminhar sobre substrato (CS)	Rainha caminha sobre o substrato, podendo eventualmente movimentar a cápsula cefálica lateralmente ou dorso-ventralmente. Antenas movem-se assíncronas lateralmente ou em sentido distal-proximal, em relação à cápsula cefálica da rainha.	F / E
Regurgita sujeira (Reg)	Num canto do pote, a rainha aproxima a boca da superfície do substrato, abre amplamente as mandíbulas, exterioriza a glossa e regurgita uma pelota de sujeira que anteriormente havia lambido e acumulado na cavidade infrabucal.	F / E	

Continua

Tabela 4: Repertório comportamental de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.

Continuação

Categoria comportamental	Ato comportamental	Descrição do ato comportamental	Período do desenvolvimento colonial em que o ato comportamental foi observado (F=Período de fundação; E=Período ergonômico)
Explorar ambiente	Revolver lixo (RL)	Rainha revolve a sujeira depositada num canto do pote utilizando as mandíbulas (abertas ou fechadas) e as pernas anteriores. Com as mandíbulas, a rainha leva para cima a sujeira que estava em contato com o substrato, e, posteriormente, com o primeiro par de pernas, ela aperta a sujeira contra o substrato.	F
	Tentar matar ácaro (Ac)	Ao perceber a presença de ácaro junto ao jardim de fungo, a rainha "procura" por ele com movimentos alternados de antenas, e tenta matá-lo utilizando as mandíbulas em movimentos de abre-e-fecha.	F
Cuidado com o fungo	Lamber fungo (LF)	Utilizando a glossa, que se move unidirecionalmente de dentro da boca para fora, a rainha lambe a superfície do fungo simbiote. Simultaneamente, ela realiza o comportamento de antenar fungo (AF).	F / E
	Deslocar fungo (DF)	Rainha utiliza a extremidade de suas mandíbulas para pegar uma porção do fungo simbiote, retirando-o de uma determinada região do jardim e "transplantando-a" em outra região do jardim de fungo. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar fungo (AF).	F / E
	Revolver fungo (RF)	Rainha revolve, utilizando a glossa, pequenas porções do fungo simbiote, sem deslocá-las. Simultaneamente, ela realiza o comportamento de antenar fungo (AF).	F
	Defecar sobre fungo (Def)	Rainha segura entre suas mandíbulas uma porção do fungo simbiote, move o gáster e a cápsula cefálica no sentido dorso-ventral e umedece a porção de fungo com uma gotícula de líquido fecal. Depois disto, a rainha move o gáster e a cápsula cefálica em sentido ventro-dorsal, retornando à posição corporal inicial, e deposita a porção de fungo umedecida no jardim de fungo.	F / E

Continua

Tabela 4: Repertório comportamental de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.

<i>Continuação</i>			
Categoria comportamental	Ato comportamental	Descrição do ato comportamental	Período do desenvolvimento colonial em que o ato comportamental foi observado (F=Período de fundação; E=Período ergonômico)
Cuidado com o fungo	Dividir fungo (Div)	Utilizando a extremidade distal de suas mandíbulas, a rainha segura e tenta separar do jardim uma porção do fungo simbiote que ela segura com o primeiro par de pernas. Nesta tentativa, muitas vezes a rainha balança a cápsula cefálica lateralmente enquanto segura o pedaço do fungo entre suas mandíbulas. Quando a porção de fungo se divide, a rainha deposita-a em outra região do jardim de fungo. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar fungo (AF).	F / E
Cuidado com a prole	Lamber ovos (Lo)	Utilizando a glossa, que se move unidirecionalmente de dentro da boca para fora, a rainha lambe as superfícies dos ovos. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar ovos (Ao).	
	Lamber larvas (Li)	Utilizando a glossa, que se move unidirecionalmente de dentro da boca para fora, a rainha lambe as superfícies dos corpos das larvas. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar larvas (Al).	F / E
	Lamber pupas (Lp)	Utilizando a glossa, que se move unidirecionalmente de dentro da boca para fora, a rainha lambe as superfícies dos corpos das pupas. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar pupas (Ap).	F / E
	Lamber operária (Lop)	Utilizando a glossa, que se move unidirecionalmente de dentro da boca para fora, a rainha lambe as superfícies dos corpos das operárias. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar operárias (Aop).	E
	Desloca ovo trófico para outra (Dt)	Utilizando a extremidade distal de suas mandíbulas, a rainha retira o ovo trófico anteriormente de uma larva para por ela depositado sobre a boca de uma larva, transferindo-o para a boca de outra larva. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar larvas (Al).	F / E
	Alimentar larvas com ovos tróficos (Al)	Rainha curva o corpo em sentido dorso-ventral, ovoposita um ovo trófico, retira-o do poro anal utilizando as mandíbulas e deposita-o sobre a boca de uma larva. Considerou-se também como ato de alimentar larvas quando a rainha deslocava ovo trófico de uma larva para outra.	F / E

Continua

Tabela 4: Repertório comportamental de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.

			<i>Continuação</i>
Categoria comportamental	Ato comportamental	Descrição do ato comportamental	Período do desenvolvimento colonial em que o ato comportamental foi observado (F=Período de fundação; E=Período ergonômico)
Cuidado com a prole	Deslocar ovos reprodutivos de um local para outro (Do)	Rainha segura entre suas mandíbulas um punhado de ovos reprodutivos, deslocando-os de lugar no jardim de fungo. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar ovos (Ao).	F / E
	Deslocar larvas de um local para outro (DI)	Rainha segura entre suas mandíbulas uma única ou algumas larvas, deslocando-as de lugar no jardim de fungo. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar larvas (Al).	F / E
	Deslocar pupas de um local para outro (Dp)	Rainha segura entre suas mandíbulas uma ou algumas pupas, deslocando-as de lugar no jardim de fungo. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar pupas (Ap).	F / E
	Deslocar operárias de um local para outro (Dop)	Rainha segura entre suas mandíbulas uma operária, deslocando-a de lugar no jardim de fungo. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar operária (Aop).	E
	Revolver massa de ovos (Rev-o)	Rainha utiliza suas mandíbulas para revolver, sem deslocar, uma certa quantidade de ovos reprodutivos no jardim de fungo. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar ovos (Ao).	F / E
	Revolver larvas (Rev-l)	Rainha utiliza suas mandíbulas para revolver, sem deslocar, uma ou algumas larvas no jardim de fungo. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar larvas (Al).	F / E
	Revolver pupas (Rev-p)	Rainha utiliza suas mandíbulas para revolver, sem deslocar, uma ou algumas pupas no jardim de fungo. Simultaneamente a este comportamento, ela realiza o comportamento de antenar pupas (Ap).	F / E
Ovoposição	Ovo reprodutivos (OR)	Rainha encurva o corpo em sentido dorso-ventral, ovoposita um ovo reprodutivo, retira-o do poro anal utilizando as mandíbulas e deposita-o sobre o jardim de fungo.	F / E
	Ovos tróficos (OT)	Rainha encurva o corpo em sentido dorso-ventral, ovoposita um ovo trófico, retira-o do poro anal utilizando as mandíbulas e deposita-o sobre o jardim de fungo.	F / E

Continua

Tabela 4: Repertório comportamental de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.

Continuação

Categoria comportamental	Ato comportamental	Descrição do ato comportamental	Período do desenvolvimento colonial em que o ato comportamental foi observado (F=Período de fundação; E=Período ergonômico)
Alimentação	Ingerir fungo (Ing-f)	Utilizando suas mandíbulas, rainha corta uma porção de estáfilas do fungo simbiote e com movimentos unidirecionais da glossa de dentro para fora da boca, ingere o alimento.	F / E
	Ingerir ovo trófico (Ing-t)	Rainha encurva o corpo em sentido dorso-ventral e ovoposita um ovo trófico, o qual, estando ainda no poro anal, é ingerido pela rainha a partir de movimentos unidirecionais da glossa. Da mesma forma, a rainha também pode ingerir eventuais ovos tróficos que estejam sobre a boca das larvas.	F / E
	Ingerir ovo reprodutivo (Ing-o)	Rainha segura entre suas mandíbulas um ovo reprodutivo, o qual ela lambe repetidas vezes até ser ingerido, executando movimentos unidirecionais da glossa de dentro da boca para fora.	F
	Larvifagia (Ing-l)	Este comportamento é executado de duas maneiras, conforme o período de desenvolvimento em que se encontra a colônia. Durante o período de fundação, a rainha perfura com suas mandíbulas a cutícula da larva e, utilizando movimentos unidirecionais de glossa, de dentro da boca para fora, ingere os fluidos corporais que da larva extravasam. Durante o período ergonômico, a rainha recebe das mandíbulas de uma operária uma porção do corpo larval, que ela ingere movimentando a glossa unidirecionalmente de dentro da boca para fora e também as mandíbulas, em movimentos de abre-e-fecha.	F
	Pupofagia (Ing-p)	Rainha recebe uma porção do abdome pupal das mandíbulas de uma operária, ingerindo-o com movimentos unidirecionais de glossa e movimentos de abre-e-fecha das mandíbulas.	E
Auto-limpeza	Limpar a face dorsal da cápsula cefálica (Lcd)	Rainha esfrega a face ventral do tarso do primeiro par de pernas de cada vez pela face dorsal da cápsula cefálica, em sentido próximo-distal.	F / E
	Lamber poro anal (Lpa)	Rainha encurva a cápsula cefálica e o gáster em sentido dorso-ventral e lambe a região do poro anal.	F / E

Continua

Tabela 4: Repertório comportamental de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.

			<i>Continuação</i>
Categoria comportamental	Ato comportamental	Descrição do ato comportamental	Período do desenvolvimento colonial em que o ato comportamental foi observado (F=Período de fundação; E=Período ergonômico)
Auto-limpeza	Limpar antenas (LA)	Utilizando o esporão tibial do primeiro par de pernas do lado correspondente ao da antena, a rainha limpa uma antena de cada vez. Ela esfrega o esporão tibial unidirecionalmente em sentido próximo-distal da face dorsal de cada antena. Simultaneamente e em sentido próximo-distal, a rainha lambe as faces ventrais do tarso e da tíbia do primeiro par de pernas oposto ao que limpa a antena.	F / E
	Limpar pernas anteriores (LPA)	A limpeza das pernas anteriores é realizada utilizando-se tanto os apêndices bucais, quanto os apêndices podais. Na primeira situação, a rainha lambe em sentido próximo-distal as faces ventrais do tarso e da tíbia do primeiro par de pernas, alternadamente. Quando os apêndices podais são usados, o comportamento pode ser exibido de duas maneiras: 1- rainha apóia-se sobre os dois últimos pares de pernas e esfrega, em sentido próximo-distal e/ou distal-próximo, as faces ventrais dos tarsos anteriores um contra o outro. Neste caso, ambos tarsos do par anterior de pernas são limpos simultaneamente; ou 2- rainha inclina o corpo para o lado apoiado pelas pernas medianas e posteriores, e esfrega a face ventral do tarso anterior do lado que se inclina ao longo das faces dorsais do tarso e às vezes da tíbia anteriores do lado oposto, em sentido próximo-distal. Neste caso, uma perna é limpa de cada vez. Muitas vezes, a rainha intercala o comportamento de limpar pernas anteriores (LPA) com os comportamentos de limpar antenas (LA), limpar face externa das mandíbulas (LME), limpar pernas medianas (LPM) e, menos freqüentemente, limpar pernas posteriores (LPP).	F / E
	Limpar pernas medianas (LPM)	A limpeza das pernas medianas de cada lado corporal é realizada utilizando-se somente as pernas anteriores. Quando uma perna anterior de um lado do corpo limpa uma perna mediana do lado oposto, a rainha esfrega em sentido próximo-distal a face ventral do tarso anterior de um dos lados do corpo sobre a face dorsal da tíbia e do tarso medianos do lado oposto. As faces ventrais da tíbia e do tarso medianos também são limpas. Neste caso, a rainha esfrega em sentido próximo-distal a face dorsal do tarso anterior de um dos lados do corpo sobre a face ventral da tíbia e do tarso medianos do lado oposto. A perna mediana de um dos lados do corpo também pode ser limpa pela perna anterior do lado correspondente. Neste caso, a rainha esfrega em sentido próximo-distal a face ventral do tarso e às vezes da tíbia anteriores sobre a face dorsal do tarso e da tíbia medianos. As pernas medianas de cada lado do corpo são limpas uma de cada vez. Muitas vezes, a rainha intercala o comportamento de limpar pernas medianas (LPM) com os comportamentos de limpar antenas (LA), limpar face externa das mandíbulas (LME), limpar pernas anteriores (LPA) e, menos freqüentemente, limpar pernas posteriores (LPP).	F / E

Continua

Tabela 4: Repertório comportamental de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.

			<i>Continuação</i>
Categoria comportamental	Ato comportamental	Descrição do ato comportamental	Período do desenvolvimento colonial em que o ato comportamental foi observado (F=Período de fundação; E=Período ergonômico)
Auto-limpeza	Limpar pernas posteriores (LPP)	A rainha limpa as pernas posteriores de cada lado corporal utilizando tanto as pernas anteriores quanto as pernas medianas do lado correspondente. Quando uma perna anterior limpa uma perna posterior, a rainha esfrega em sentido próximo-distal a face ventral do tarso anterior sobre a face dorsal da tíbia e do tarso posteriores. As faces ventrais da tíbia e do tarso posteriores também são limpas. Neste caso, a rainha esfrega em sentido próximo-distal a face dorsal do tarso anterior sobre a face ventral da tíbia e do tarso posteriores. A perna mediana de um dos lados do corpo também pode limpar a perna posterior do lado correspondente. Neste caso, a rainha esfrega em sentido próximo-distal a face ventral do tarso e às vezes da tíbia anteriores sobre a face dorsal do tarso e da tíbia medianos. As pernas posteriores de cada lado do corpo são limpas uma de cada vez. Muitas vezes, a rainha intercala o comportamento de limpar pernas posteriores (LPP) com os comportamentos de limpar antenas (LA), limpar face externa das mandíbulas (LME), limpar pernas anteriores (LPA) e limpar pernas medianas (LPM).	F / E
	Lamber tarsômeros das pernas anteriores (T)	Rainha posiciona a face ventral dos tarsômeros de cada perna do primeiro par alternadamente à frente da boca, e com movimentos unidirecionais da glossa de dentro da boca para fora, ela lambe cada tarsômero.	F / E
	Limpar face externa das mandíbulas (LME)	Rainha esfrega em sentido próximo-distal a face ventral dos tarsômeros de cada perna do primeiro par pela face externa de cada uma das mandíbulas, as quais permanecem abertas.	F / E
	Limpar a face ventral da cápsula tarsômeros de cada perna anterior em sentido próximo-distal e/ou distal-próximo da face ventral da cápsula cefálica (Lcv)	Rainha movimentada a cápsula cefálica em sentido ventro-distal e esfrega alternadamente os tarsômeros de cada perna anterior em sentido próximo-distal e/ou distal-próximo da face ventral da cápsula cefálica.	F / E

Continua

Tabela 4: Repertório comportamental de rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.

			<i>Continuação</i>
Categoria comportamental	Ato comportamental	Descrição do ato comportamental	Período do desenvolvimento colonial em que o ato comportamental foi observado (F=Período de fundação; E=Período ergonômico)
	Parada sobre os três pares de pernas (R3)	Rainha permanece imóvel e aparentemente em repouso sobre os três pares de pernas. Mandíbulas fechadas ou semi-abertas, antenas ou abaixadas e imóveis à frente da cabeça ou em lentos movimentos assíncronos verticais ou paralelos em relação à rainha.	F / E
Repouso	Parada sobre os dois últimos pares de pernas (R2)	Rainha permanece imóvel e aparentemente em repouso sobre os dois últimos pares de pernas, estando o primeiro par de pernas levemente erguidos de modo a apenas não tocar o substrato. Mandíbulas fechadas ou semi-abertas, antenas ou abaixadas e imóveis à frente da cabeça ou em lentos movimentos assíncronos verticais ou paralelos em relação à rainha.	F / E
	Parada com uma das pernas anteriores retraída (R1)	Rainha permanece imóvel e aparentemente em repouso com uma das pernas anteriores levemente retraída de modo a apenas não tocar o substrato. Mandíbulas fechadas ou semi-abertas, antenas ou abaixadas e imóveis à frente da cabeça ou em lentos movimentos assíncronos verticais ou paralelos em relação à rainha.	F / E

Figura 24 – Proporção dos atos comportamentais de cada categoria exibidos por rainhas de *Atta sexdens* mantidas em laboratório, nas diferentes fases do período de fundação colonial. **A**= Explorar ambiente; **B**= alimentação; **C**= cuidado com o fungo; **D**= auto-limpeza; **E**= cuidado com a prole; **F**= oviposição; **G**= repouso.

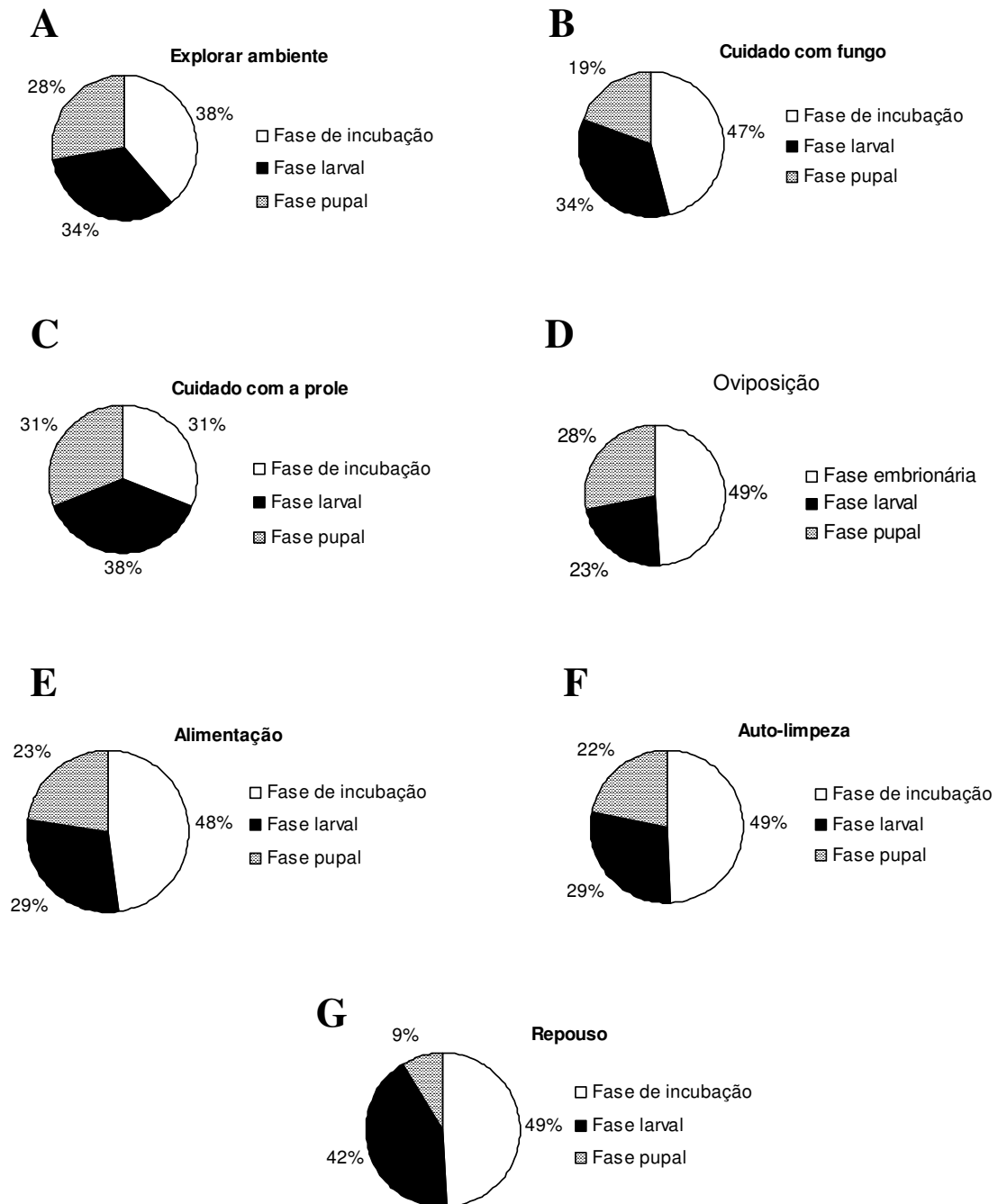


Tabela 5: Frequências absolutas dos atos comportamentais exibidos por rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, nas diferentes fases de desenvolvimento do período de fundação colonial, com resultado do teste do *Qui-Quadrado*.

Comportamento	Fases de desenvolvimento do período de fundação colonial			Teste do <i>Qui-Quadrado</i>	
	Fase de incubação	Fase larval	Fase pupal	χ^2	p
Raspar substrato (RS)	88	43	16	54	<0,001
Revolver lixo (RL)	11	15	0	13,923	<0,002
Tentar matar ácaro (Ac)	4	3	1	1,75	0,4169
Revolver fungo (RF)	0	1	0	2	0,3679
Larvifagia (Ing-l)	0	1	1	1	0,6065
Ingerir ovo reprodutivo (Ing-o)	1	0	1	2	0,6066

Tabela 6: Frequência absoluta dos atos comportamentais, agrupados em categorias, registrados para rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante as diferentes fases do período de fundação colonial da espécie, com o teste do *Qui-Quadrado*. Valores entre parênteses referem-se às proporções dos atos de cada categoria no período de desenvolvimento.

Categorias comportamentais	Fases do período de fundação colonial			Teste do <i>Qui-Quadrado</i>	
	Fase de incubação	Fase larval	Fase pupal	χ^2	p
Explorar ambiente	11.657 (22,21%)	10.160 (26,96%)	8.348 (28,19%)	546,124	< 0,001
Cuidado com o fungo	1.451 (2,76%)	1.085 (2,88%)	614 (2,07%)	335,354	< 0,001
Cuidado com a prole	5.393 (10,27%)	6.546 (17,37%)	5.365 (18,11%)	157,475	< 0,001
Ovoposição	322 (0,61%)	150 (0,4%)	185 (0,62%)	75,461	< 0,001
Alimentação	112 (0,21%)	69 (0,18%)	53 (0,18%)	23,872	< 0,001
Auto-Limpeza	33.493 (63,81%)	19.628 (52,08%)	15.042 (50,79%)	8,123	0,0172
Repouso	62 (0,12%)	53 (0,14%)	11 (0,04%)	35,286	< 0,001
Total	52.490 (100,0%)	37.691 (100,0%)	29.618 (100,0%)	6,739	0,0344

Tabela 7: Frequência absoluta dos atos comportamentais, agrupados em categorias, registrados para rainhas de *Atta sexdens* durante os períodos de fundação e ergonômico do desenvolvimento colonial da espécie, com o resultado do teste do *Qui-Quadrado* entre cada período. Valores entre parênteses referem-se às proporções dos atos de cada categoria no período de desenvolvimento.

Categorias comportamentais	Período de desenvolvimento colonial		Total	Teste do <i>Qui-Quadrado</i>	
	Período de fundação	Período ergonômico		χ^2	p
Explorar ambiente	30.165 (25,18%)	7.143 (29,11%)	37.308 25,85%	14,206	< 0,001
Cuidado com o fungo	3.150 (2,63%)	324 (1,32%)	3.474 2,41%	314,671	< 0,001
Cuidado com a prole	17.304 (14,44%)	2.408 (9,81%)	19.712 13,66%	11,257	< 0,001
Ovoposição	657 (0,55%)	413 (1,68%)	1.070 0,74%	55,641	< 0,001
Alimentação	234 (0,2%)	22 (0,09%)	256 0,18%	175,563	< 0,001
Auto-Limpeza	68.163 (56,9%)	12.884 (52,51%)	81.047 56,15%	37,704	< 0,001
Repouso	126 (0,11%)	1.343 (5,47%)	1.469 1,02%	122,028	< 0,001
Total	119.799 (100,0%)	24.537 (100,0%)	144.336 100,0%	62,873	< 0,001

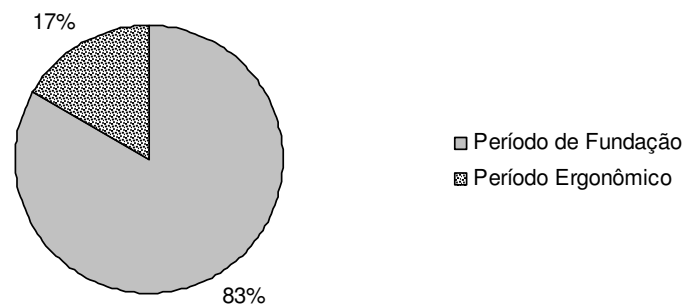
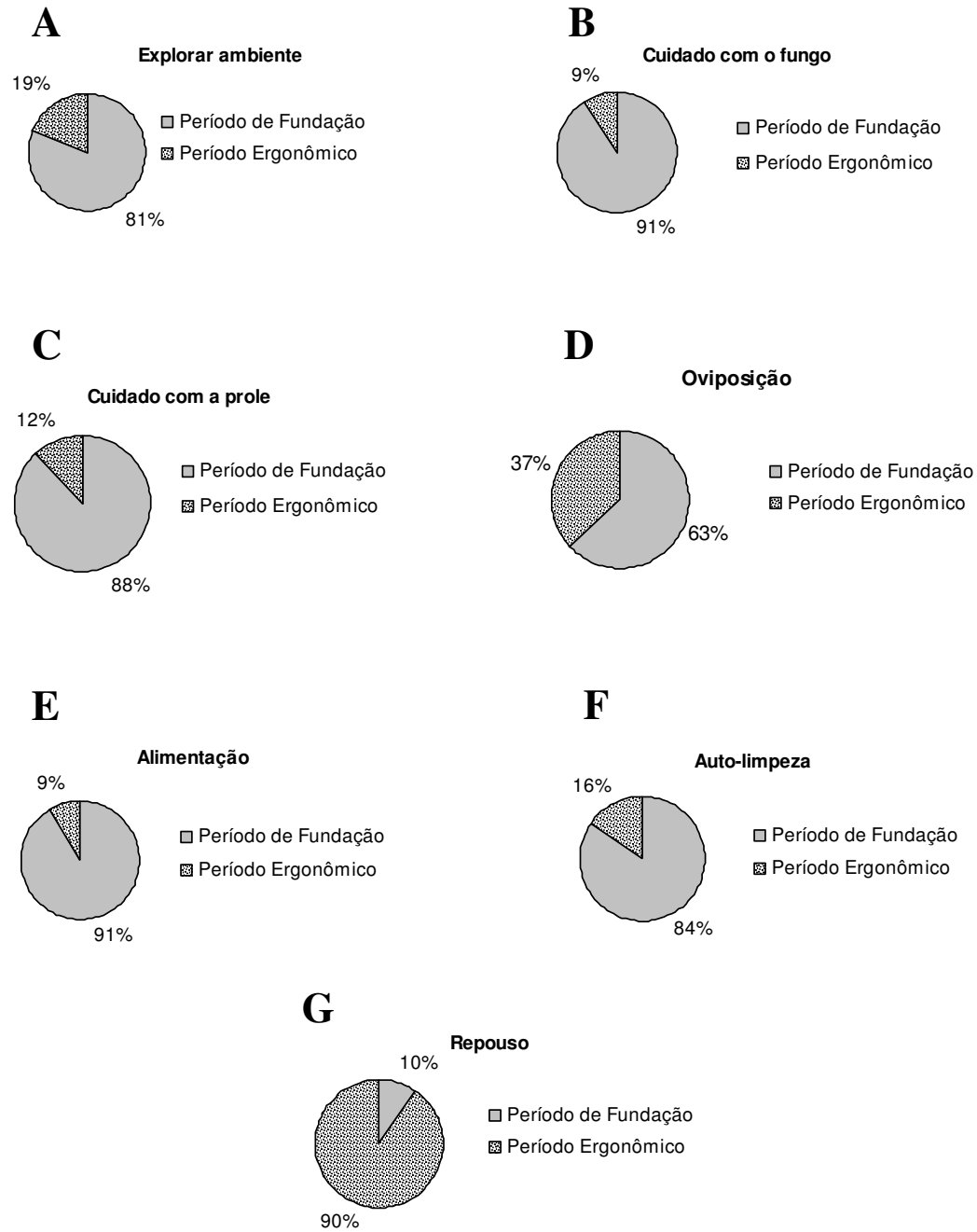


Figura 25 - Proporção dos atos comportamentais executados por rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico.

Figura 26 – Proporção dos atos comportamentais de cada categoria exibidos por rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, nos período de fundação colonial e ergonômico. **A=** Explorar ambiente; **B=** alimentação; **C=** cuidado com o fungo; **D=** auto-limpeza; **E=** cuidado com a prole; **F=** oviposição; **G=** repouso.



Considerando o período ergonômico de desenvolvimento, foi possível verificar que as rainhas de *A.sexdens* mantiveram-se ativas após emergência das operárias, particularmente até a semanas 2 do período ergonômico, quando a frequência de ocorrência dos atos comportamentais foi significativamente maior em relação às semanas seguintes ($\chi^2= 870,983$; $p < 0,001$).

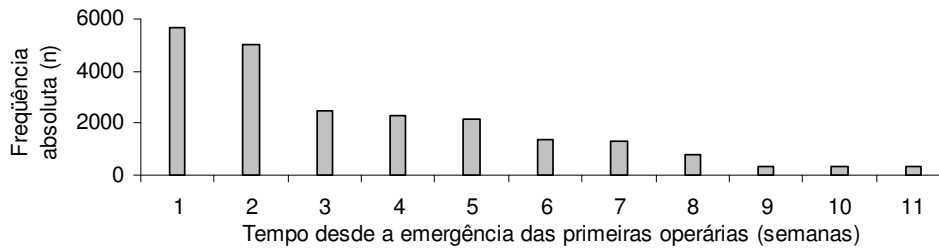


Figura 27 - Frequência absoluta dos comportamentos exibidos por rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante o período ergonômico.

Considerando os comportamentos relacionados com a alimentação, foi possível verificar que as rainhas exibiram com maior frequência os atos ingerir fungo ($\chi^2= 60,552$; $p < 0,001$) e ingerir ovo trófico ($\chi^2= 54,256$; $p < 0,001$) durante o período de fundação, comparativamente ao período ergonômico. Foi verificado não haver diferença significativa entre os referidos atos comportamentais nos diferentes períodos de desenvolvimento colonial ($\chi^2= 1,409$; $p = 0,2353$). Ingerir ovo reprodutivo foi registrado apenas duas vezes no período de fundação, não tendo sido registrado no período ergonômico (Figura 34).

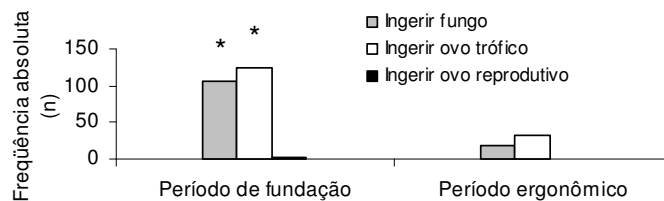


Figura 28 - Frequência absoluta dos comportamentos ingerir fungo, ingerir ovo trófico e ingerir ovo reprodutivo exibidos por rainhas de *Atta sexdens*, mantidas em laboratório, durante os períodos de fundação e ergonômico. (*) indica diferença significativa de acordo com o teste do *Qui-Quadrado*.

DISCUSSÃO

Este estudo revela-se pioneiro em detalhar os atos comportamentais executados por rainhas de *A.sexdens* durante o processo de estabelecimento de novas colônias. Dados de literatura revelam que as primeiras descrições comportamentais para a espécie (AUTUORI, 1941, 1942; MARICONI, 1970) carecem de informações mais detalhadas e precisas que permitam conhecer, por exemplo, a postura e posição em que o indivíduo se encontra ao executar determinado comportamento. Desde os estudos pioneiros realizados por Mário Autuori nas décadas de 40 e 50 com colônias de ambiente natural de *A. sexdens*, pouca atenção tem sido atribuída a análises comportamentais descritivas para rainhas fundadoras da espécie, e aparentemente nenhum trabalho com esse escopo foi publicado desde então.

A duração do período de fundação verificado neste estudo para as colônias artificiais de *A.sexdens* difere do encontrado por outros autores. AUTUORI, 1942 encontrou um período de fundação de cerca de 10 semanas para colônias de ambiente natural de *A.sexdens rubropilosa* Forel, 1908 no Estado de São Paulo, enquanto que, em estudos de campo no Estado de Pará, RIBEIRO & WOESSNER, 1982 verificaram que as primeiras operárias somente apareceram em colônias naturais de *A.sexdens sexdens* Linnaeus, 1758 após cerca de 14 semanas. Estes resultados possivelmente indicam diferenças fisiológicas interespecíficas, que respondem pela divergência encontrada quanto à duração do período de fundação. Se este realmente for o caso, espera-se encontrar um intervalo de tempo semelhante ao verificado neste estudo para colônias iniciais de *A. sexdens*, em condições naturais. Contudo, também parece possível que as condições de temperatura, umidade e luminosidade mantidas no laboratório durante o presente estudo possam responder pela diferença interespecífica encontrada quanto à duração do período de fundação. Esta hipótese prevê intervalos de tempo diferentes daqueles encontrados por AUTUORI (1942) e RIBEIRO & WOESSNER (1982), respectivamente, para *A. sexdens rubropilosa* e *A. sexdens sexdens*, em condições de laboratório.

Embora rainhas com modo de fundação independente e claustral sejam capazes de acumular reservas corporais de gordura, carboidratos (KELLER & PASSERA, 1989) e proteínas (JOHNSON *et al.*, 1996; HAHN *et al.*, 2004), que são catabolizados durante a fundação, o comportamento de oofagia não é incomum, pelo menos entre rainhas fundadoras de *Atta* (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990), que estão entre as maiores formigas conhecidas, com enormes volumes de gáster e tórax (MINTZER, 1990; PEETERS & ITO, 2001). Sob o ponto de vista evolutivo, o modo claustral de fundação é considerado uma novidade entre as estratégias reprodutivas utilizadas pelas formigas (BROWN & BONHOEFFER, 2003), tendo sido originado a partir da estratégia semi-claustral e favorecido com o desenvolvimento de uma série de atributos derivados, dentre eles a habilidade de estocar grandes quantidades de gordura, carboidratos e proteínas corporais (KELLER & PASSERA, 1989; JOHNSON *et al.*, 1996; HAHN *et al.*, 2004).

O fato da oofagia ter sido registrada apenas durante o período de fundação possivelmente seja indício da pressão que o modo claustral exerce sobre as rainhas de *A.sexdens*. Conforme sugerido por

HÖLLDOBLER & WILSON (1990) e recentemente confirmado por BROWN & BONHOEFFER (2003), a mortalidade de fêmeas reprodutivas durante a fundação de novas colônias parece realmente ter exercido a principal pressão seletiva responsável pela derivação do modo claustral de fundação em formigas, a partir do modo semi-claustral. Ainda que o modo claustral tenha sido favorecido como estratégia reprodutiva frente o mais vulnerável estágio de desenvolvimento de uma colônia de formigas (reduzindo as chances de mortalidade das rainhas, uma vez que elas não saem de suas câmaras no solo para forragear), esta estratégia reprodutiva exige que as jovens fundadoras sejam capazes de sozinhas cuidarem de sua prole e do jardim de fungo simbiote, mantendo-se vivas até que as operárias sejam capazes de trabalhar. Sua sobrevivência dependerá da utilização de reservas de gordura acumulada em seu corpo e do catabolismo da musculatura de suas asas (KELLER & PASSERA, 1989; WHEELER, 1996; JOHNSON *et al.*, 1996; HAHN *et al.*, 2004). Enquanto uma rainha de *Atta* perde massa corporal a cada dia (MINTZER, 1987; DELLA-LUCIA *et al.*, 1995; AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo 1), ela trava uma corrida entre a inanição e a produção de operárias. Este investimento, portanto, característico do modo de fundação claustral impõe grande pressão sobre as rainhas, fazendo com que elas consumam até 90% dos ovos que depositam (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

O comportamento de larvifagia, contudo, não é trivial e a literatura não registra sua ocorrência entre as *Attini*. Duas hipóteses podem ser formuladas para explicar a ocorrência deste comportamento. Primeiramente, a rainha poderia estar com suas reservas energéticas debilitadas e, numa tentativa urgente de recompor suas necessidades nutricionais, ela sacrificaria uma parcela de sua prole. Obviamente existe um alto custo com a realização deste comportamento, do ponto de vista da rainha, mas se o comportamento ocorre, provavelmente é porque o benefício com sua realização supera os custos (ALCOCK, 2001). Esta hipótese prevê que, na carência de fontes alimentares, rainhas com reduzido acúmulo de gorduras, carboidratos e proteínas utilizem larvas como fonte alimentar alternativa. Uma maneira de testar tal hipótese seria avaliar o comportamento de rainhas de *A.sexdens* recém-fecundadas que tivessem massa corporal abaixo da média de 0,7g verificada para a espécie (AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo I), comparativamente ao comportamento de rainhas da mesma espécie que pesassem mais que 0,7g. Neste estudo, a ocorrência da larvifagia coincidente com o período de fundação colonial pode ser um elemento de apoio a esta hipótese.

Por outro lado, a larvifagia poderia também estar relacionada à possível contaminação da colônia por moscas parasitóides do gênero *Neodohniphora* (Diptera: Phoridae), as quais comumente contaminam colônias de *Atta* sp., conforme já verificado por outros autores (WEBER, 1972; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; BRAGANÇA *et al.*, 2002). Normalmente a mosca adulta deposita seus ovos dentro do corpo da formiga operária por meio da introdução do seu aparelho ovopositor na abertura anal ou da parte posterior da cabeça da operária, conforme observações de MARICONI (1970), WEBER (1972) e BRAGANÇA *et al.* (2002). Estudos recentes revelam, contudo, que formas imaturas de *A.sexdens* mantidas em

colônias artificiais também podem ser parasitadas por moscas *Phoridae* ainda no período de fundação colonial (AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo I). Para uma rainha fundadora, ingerir uma larva que eventualmente abrigasse em seu interior ovos de um organismo patogênico equivaleria à tentativa de “extrair o melhor possível de um mau negócio” (KREBS & DAVIS, 1996). Uma fêmea fundadora normalmente não se alimentaria de sua própria prole, mas havendo alguma modificação ambiental que a estimulasse alterar seu comportamento, ela poderia exibir a larvifagia como estratégia alternativa. Esta hipótese prevê que as rainhas que consomem larvas contaminadas não somente estariam ingerindo uma fonte extra de nutrientes, como também, estariam contribuindo para a proteção da colônia, uma vez que os ovos do parasitóide não se desenvolveriam. Uma maneira de testar esta hipótese seria testar se rainhas de *A. sexdens* são capazes de discriminar entre ovos parasitoidados e não-parasitoidados, ou de alguma forma impedir que larvas de *A. sexdens* contaminadas por moscas forídeas fossem ingeridas pelas rainhas e observar o subsequente desenvolvimento colonial. Neste estudo, enquanto foram realizadas as observações comportamentais das rainhas, não foi possível observar a presença de forídeos adultos dentro das colônias. Contudo, é possível que as rainhas tenham conseguido matá-los, depositando-os num canto do pote junto à pilha de lixo, não sendo possível, pois, distingui-los.

Dentre os comportamentos exclusivamente exibidos pelas rainhas de *A. sexdens* durante o período de fundação, apenas raspar substrato parece estar relativamente mais associado com a fase de incubação, uma vez que sua frequência de ocorrência diminuiu gradativamente nas fases larval e pupal, sendo comparativamente menos frequente nesta última. Este resultado sugere que raspar substrato seja um comportamento estereotipado, sendo provavelmente exibido em condições naturais durante a escavação e remoção do solo para ampliação da câmara inicial, mas que, em condições de laboratório, é exibido de forma deslocada como mera consequência da repetição, sendo aparentemente desprovido de função biológica.

Dentre os comportamentos exclusivamente exibidos pelas rainhas de *A. sexdens* durante o período ergonômico, a pupofagia é, sem dúvida, o mais curioso deles. Diferentemente da larvifagia, em que a própria rainha foi observada perfurando a cutícula da larva e ingerindo o fluido corporal que dela extravasava, na pupofagia a rainha recebia o abdome pupal de uma das operárias da colônia. Na literatura, não há relatos de pupofagia entre as Attini. Recentemente este ato comportamental foi observado em colônias naturais de *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Vespidae) (GRAZINOLI, 2006), e similarmente ao observado para as colônias artificiais de *A. sexdens*, somente foi registrado uma única vez, ao longo de 37 horas de observações. A pupofagia parece ser, pois, um comportamento incomum, que provavelmente ocorre por alguma razão muito particular. Uma delas poderia ser o baixo estado nutricional em que a rainha se encontrasse. Esta hipótese prevê: 1- que a rainha seja capaz de informar às operárias sobre seu estado fisiológico de “fome”, e 2- que as operárias sejam capazes de reconhecer esta

informação. Acredita-se que este tipo de comunicação entre os insetos eusociais seja basicamente via interações químicas, tendo os hidrocarbonetos cuticulares um papel fundamental neste processo (FLETCHER & ROSS, 1985; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; HERNANDEZ *et al.*, 2002).

Interessante foi observar que, durante o período ergonômico, as rainhas de *A.sexdens* continuaram a executar os 42 atos comportamentais que elas executavam na fundação. Este é um forte indicador da incipiência das colônias, ainda que o período ergonômico tivesse sido alcançado. De fato, até a semana 11 após a emergência das primeiras operárias, as rainhas continuaram a realizar diversas atividades que provavelmente são indispensáveis para a manutenção das colônias em processo de estabelecimento. Estudos revelam que rainhas de *Atta* podem perder massa corporal continuamente até o quarto (DELLA-LUCIA *et al.*, 1995) ou quinto (MINTZER, 1987) mês do período ergonômico. E mais ainda, rainhas fundadoras de *A.sexdens* perdem em média, comparativamente mais massa corporal durante o período ergonômico do que durante o período de fundação (AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo I).

O presente estudo revela a importância do comportamento de auto-limpeza para fêmeas reprodutivas de *A.sexdens*. Durante todo o estudo, este foi o comportamento com maior frequência de ocorrência, diferentemente do verificado por CASSIL (2002) ao estudar rainhas recém-fecundadas da formiga monogínica *Solenopsis invicta* Buren, 1972, as quais empregaram a maior parte de seu tempo cuidando da prole durante a fundação. Aproveitar extremo cuidado parental, garantindo um rápido desenvolvimento da prole pode ser entendido como sendo uma estratégia compensatória para fêmeas reprodutivas que fundam novas colônias sem a ajuda de operárias (CASSIL, 2002). Contudo, rainhas Attini têm um desafio ainda maior: além de cuidar da prole, elas precisam cultivar o jardim de fungo simbiote *Leucoagaricus gongylophorus* (Möller) Singer, 1986, com o qual elas desenvolveram uma relação mutualística obrigatória. Isto significa que elas não sobrevivem na ausência do fungo (CURRIE, 2001; AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo I), e o fungo também não sobrevive sem as formigas (CURRIE, 2001). Contudo, ficou demonstrado que o jardim de fungo simbiote é hospedeiro de parasitas especializados que somente são conhecidos dos jardins das Attini (SEIFERT *et al.*, 1995; CURRIE *et al.*, 1999). Estes parasitas especializados pertencem ao gênero do fungo *Escovopsis* (Ascomycota: Hypocreales) e se mostraram altamente virulentos e capazes de rapidamente devastar os jardins de fungo das formigas, levando à morte as colônias contaminadas (CURRIE *et al.*, 1999). Como o fungo simbiote é para as formigas fonte básica de alimento (QUINLAN & CHERRET, 1979), elas desenvolveram uma série de comportamentos de limpeza e de manipulação do lixo que otimizam as condições de crescimento do fungo simbiote, protegendo-o contra parasitas (WILSON, 1980; CURRIE & STUART, 2001; FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.*, 2003). Além de frequentemente lambem as pernas anteriores, espalhando sobre elas uma gotícula de líquido fecal, que hipoteticamente teria a função de facilitar a remoção de possíveis partículas contaminantes de esporos de parasitas (FERNÁNDEZ-MARÍN *et al.*, 2003), rainhas de *Atta* vivem em associação mutualística com a bactéria filamentosa *Streptomyces*, a qual produz antibióticos

específicos que suprimem o crescimento do parasita específico de jardim de fungo, *Escovopsis* (CURRIE *et al.*, 1999). A bactéria simbiote parece estar concentrada em regiões gênero-específicas do tegumento, o qual está aparentemente modificado para a manutenção e o crescimento da *Streptomyces*, possivelmente de forma a facilitar a distribuição de seus metabólitos no jardim de fungo (CURRIE *et al.*, 1999). A bactéria simbiote foi localizada na região laterocervical do pronoto das operárias Attini dos gêneros *Mycocepurus*, *Cyphomyrmex*, *Trachymyrmex* e *Acromyrmex* (filogeneticamente derivados), enquanto que nos gêneros filogeneticamente basais *Myrmicocrypta* e *Apterostigma*, ela foi localizada na região ventral das pernas anteriores. Embora não visível sob o exoesqueleto, *Streptomyces* foi isolada de operárias e rainhas de *Atta colombica* e *A. cephalotes* (CURRIE *et al.*, 1999).

O comportamento de limpar a face ventral da cabeça (Lcv) exibido por rainhas de *A.sexdens* neste estudo provavelmente indica a presença da *Streptomyces* na região laterocervical do pronoto, que a rainha estaria espalhando pelo corpo com seus movimentos de limpeza. Hipotetiza-se que a alta frequência com que os comportamentos de auto-limpeza foram executados pelas rainhas de *A.sexdens* sejam uma maneira de minimizar a contaminação dos jardins de fungo incipientes por agentes patógenos. Se este for o caso, então a auto-limpeza pode ser entendida como sendo uma medida profilática adotada pela rainha, que eventualmente foi favorecida pela seleção natural por permitir que tanto a prole quanto o jardim de fungo simbiote pudessem se desenvolver.

O presente estudo evidencia que o cuidado com a prole também é de extrema importância para rainhas recém-fecundadas de *A.sexdens*. De fato, devido ao sistema claustral de fundação colonial que exibem, elas precisam ser capazes de produzir o maior número de operárias possível, no menor tempo possível. Tanto que a primeira geração de descendentes é composta por operárias que são consideravelmente menores em tamanho do que aquelas de colônias adultas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Estas operárias são chamadas de operárias anãs, naníticas ou mínimas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990) e são o resultado de um balanço entre número *versus* tamanho, durante a fundação colonial. Assim, para uma rainha fundadora que luta contra a inanição para fundar uma nova colônia, o número das operárias anãs que compõem a primeira geração é mais importante do que seu tamanho (PORTER & TSCHINKEL, 1986). Conseqüentemente, as primeiras operárias são tão pequenas quanto podem ser, sendo ainda capazes de realizar as várias tarefas necessárias ao bom funcionamento da colônia (WILSON, 1980; PORTER & TSCHINKEL, 1986; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Os dados obtidos neste estudo sugerem que a fundação claustral, pelo menos em *A.sexdens*, seja uma estratégia eficiente, haja vista a redução na frequência dos atos comportamentais executados pelas rainhas no transcorrer do período ergonômico e o sucesso posterior atingido no estabelecimento das colônias, dada a diminuição da mortalidade das rainhas concomitantemente ao aumento populacional das colônias (AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo I).

Mais custosas para as rainhas fundadoras, no entanto, são as larvas, uma vez que, diferentemente de ovos, pupas e operárias, elas precisam ser alimentadas. Este é um fator de extrema importância e

que, para uma rainha fundadora, pode fazer toda uma diferença. Ovos e pupas são, basicamente, sistemas fechados que abrigam reservas energética e protéica suficientes para seus respectivos desenvolvimentos (WHEELER, 1996). Portanto, ovos, pupas e operárias consomem da rainha menos tempo e energia, comparativamente às larvas, que não possuem reservas energéticas corporais e pouca mobilidade, conseqüentemente, dependendo completamente dos adultos, nesse caso da jovem rainha fundadora, para a provisão de alimento (CASSILL & TSCHINKEL, 1995). O cuidado com a prole, significativamente exibido com maior freqüência na fase larval do que nas fases de incubação e pupal, revela que as larvas de *A.sexdens* são comparativamente mais exigentes, em termos de atenção, tempo e energia, do que ovos e pupas.

O fato das rainhas se alimentarem de ovos tróficos e do fungo simbiote no período de fundação colonial tem implicações relevantes, dentro do contexto claustral de fundação. De fato, durante o período de fundação colonial, a freqüência do comportamento ingerir fungo não diferiu estatisticamente do comportamento ingerir ovo trófico exibido pelas rainhas de *A.sexdens* neste estudo. Isto poderia significar que ambos comportamentos possuem não somente custos mais ou menos equivalentes, como também conferem benefícios mais ou menos igualmente importantes para a manutenção da colônia. Estudos histológicos (BAZIRE-BENAZET, 1957) revelaram que os ovos tróficos das Attini são formados nos ovidutos das fêmeas reprodutivas pela fusão de dois ou mais ovos mal formados, gerando estruturas em formato de ovo, mas que são flácidos e maiores (AUTUORI, 1940; AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo I) em tamanho em relação aos ovos reprodutivos. Segundo a definição de CRESPI, 1992, ovos tróficos são ovos não desenvolvidos, produzidos por fêmeas de diversos *taxa* (anfíbios, gastrópodes marinhos, peixes, aracnídeos, insetos sociais e não sociais) com a finalidade de alimentar a prole. Ovos tróficos não são simplesmente ovos que inevitavelmente falharam em se desenvolver e acabaram sendo comidos pela prole. Para merecer esta denominação, um ovo trófico deve ser compreendido como sendo uma adaptação, ou seja, uma característica que confere maior sucesso reprodutivo a um grupo de indivíduos de uma população e que tenha se espalhado como resultado da seleção natural (ALCOCK, 2001). A produção de ovos tróficos entre os insetos eusociais é claramente uma estratégia reprodutiva, uma vez que, de acordo com a abordagem evolutiva de PERRY & ROITBERG (2006), os ovos tróficos em si, e os comportamentos maternos estão sutilmente em perfeita sintonia e obviamente direcionados para facilitar o consumo do ovo pela prole. Exemplos desta especialização incluem os ovos tróficos que são morfologicamente (AUTUORI, 1940; BAZIRE-BENAZET, 1957; AUGUSTIN & LOPES, dados do capítulo I) ou quimicamente distintos de outros tipos de ovos de uma maneira que parece estar especializada para atender às necessidades da prole; ou mães que, pelo comportamento que exibem (como os resultados deste estudo demonstram), parecem se esforçar para produzir e/ou distribuir os ovos tróficos entre a prole. Muito interessante, também, é o fato das rainhas de *A.sexdens* deste estudo terem sido observadas ingerindo proporcionalmente tantos ovos tróficos quanto porções de estáfilas do fungo simbiote. Esta parece ser a primeira vez que se registra o

consumo do fungo simbiote por rainhas fundadoras da espécie. Considerando que o modo de fundação claustral seja exigente energeticamente para com as fêmeas reprodutivas que fundam novas colônias de maneira independente das companheiras de ninho, este resultado indica fortemente que as rainhas fundadoras não fundam novas colônias exclusivamente a partir de suas reservas corporais. Isto significa que, ainda que as rainhas acumulem reservas de nutrientes dentro do ninho materno anteriormente ao vôo nupcial, elas ainda requerem energia para cuidar da prole, cultivar o fungo simbiote e manterem a si próprias durante a fundação da nova colônia.

Assim, os resultados contidos neste estudo permitem acreditar que o modo de fundação claustral em formigas forneça excelente material de pesquisa básica, particularmente no que se refere aos aspectos comportamentais da sociedade destes insetos, reconhecidos como “superorganismos” (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, J. 2001. **Animal Behavior**. 7ed. Sinauer Associates, Inc., XV+543p.
- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, **49** (3):227-67.
- AUTUORI, M. 1940. Algumas observações sobre formigas cultivadoras de fungo (Hymenoptera: Formicidae). **Revista de Entomologia**, **11** (2): 215:226.
- AUTUORI, M. 1941. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera: Formicidae). I. Evolução do saueiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, **12**: 197-228.
- AUTUORI, M. 1942. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera: Formicidae). II. O saueiro inicial (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, **13**: 67-86.
- BAZIRE-BENAZET, M. 1957. Sur la formation de l'oeuf alimentaire chez *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Comptes rendus de l'Académie des science**, **244**: 1.277-1.280.
- BRAGANÇA, M.A.L.; A.TONHASCA JR. & D.O. MOREIRA. 2002. Parasitism characteristics of two phorid fly species in relation to their host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, **31** (2): 305-311.
- BROWN, M.J.F. & S. BONHOEFFER. 2003. On the origin of claustral colony founding in ants. **Evolutionary Ecology Research**, **5**: 305-313.
- CASSILL, D.L. & W.R.TSCHINKEL. 1995. Allocation of liquid food to larvae via trophallaxis in colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Animal Behaviour**, **50**: 801-813.
- CASSILL, D.L. 2002. Brood care strategies by newly mated monogune *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) queens during colony founding. **Annals of the Entomological Society of America**, **95** (2): 208-212.
- CRESPI, B.J. 1992. Cannibalism and trofic eggs in subsocial and eusocial insects, p.176-213. In: M.A.

- ELGAR & B.J. CRESPI (Eds.). **Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa**. Oxford University Press.
- CURRIE, C.R.; U.G. MOELLER & D. MALLOCH. 1999. The agricultural pathology of ant fungus gardens. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, **96**: 7998-8002.
- CURRIE, C.R.; J.A. SCOTT; R.C. SUMMERBELL & D. MALLOCH. 1999. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. **Nature**, **398**: 701-704.
- CURRIE, C.R. 2001. A Community of Ants, Fungi, and Bacteria: A Multilateral Approach to Studying Symbiosis. **Annual Review of Microbiology**, **55**: 357-380.
- CURRIE, C.R. & A.E. STUART. 2001. Weeding grooming of pathogens in agriculture by ants. **Proceedings of the Royal Society of London Series B**, **268**: 1033-1039.
- CURRIE, C.R.; A.N.M.BOT & J.J. BOOMSMA. 2003. Experimental evidence of a tripartite mutualism: bacteria protect ant fungus gardens from specialized parasites. **Oikos**, **101**: 91-102.
- DELLA LUCIA, T.M.C.; D.D.O.MOREIRA; M.A. DE OLIVEIRA & M.S. ARAÚJO. 1995. Perdas de pesos de rainhas de *Atta* durante a fundação e o estabelecimento das colônias. **Revista Brasileira de Biologia**, **55** (4): 533-536.
- FERNÁNDEZ-MARÍN, H.; J.K.ZIMMERMAN & W.T.WCISLO. 2003. Nest-founding in *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera, Formicidae, Attini): demography and putative prophylactic behaviors. **Insectes Sociaux**, **50**:304-308.
- FERNÁNDEZ-MARÍN, H.; J.K.ZIMMERMAN & W.T.WCISLO. 2004. Ecological traits and evolutionary sequence of nest establishment in fungus-growing ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Biological Journal of the Linnean Society**, **81**:39-48.
- FLETCHER, D.J.C. & K.G.ROSS. 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. **Annual Review of Entomology**, **30**: 319-343.
- GRAZINOLI, D.J. 2006. **Etograma de *Polistes similimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Formicidae)**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais, 46p.
- HAHN, D.A.; R.A.JOHNSON; N.A.BUCK & D.E. WHEELER. 2004. Storage protein content as a functional marker for Colony-Founding Strategies: A Comparative Study within the Harvester Ant Genus *Pogonomyrmex*. **Physiological and Biochemical Zoology**, **77** (1): 100-108.
- HERNANDEZ, J.V.; H. LOPEZ & K. JAFFE. 2002. Nestmate recognition signals of the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. **Journal of Insect Physiology**, **48**: 287-295.
- HOLLOBLER, B. & E. WILSON. 1990. **The Ants**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732p.
- JOHNSON, R.A.; J.D.PARKER & S.W.RISSING. 1996. Rediscovery of the workerless inquiline ant *Pogonomyrmex colei* and additional notes on natural history. **Insectes Sociaux**, **43**: 69-76.
- JOHNSON, R.A.2006. Capital and incoming breeding and the evolution of colony founding strategies in ants. **Insectes Sociaux**, **53**: 316-322.

- KELLER, L. & L. PASSERA, 1989. Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants. **Oecologia**, **80**: 236-240.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. 1996. **Introdução à ecologia comportamental**. Atheneu, São Paulo, 420p.
- MARICONI, F.A.M.1970. **As saúvas**. Piracicaba, Editora Agronômica Ceres, 167p.
- MINTZER, A. 1987. Primary polygyny in the ant *Atta texana*: number and weight of females and colony foundation success in the laboratory. **Insectes Sociaux**, **34**: 108-117.
- MINTZER, A. 1990. Foundress female weight and cooperation foundation in *Atta* leafcutting ants. In: R.K. VANDER MEER; K. JAFFÉ & A. CEDEÑO (Eds.). **Applied myrmecology: a world perspective**. Boulder, Westview Press. 741p.
- PEETERS, C. & F. ITO. 2001.Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social hymenoptera. **Annual Review of Entomology**, **46**: 301-330.
- PERRY, J.C. & B.D. ROITBERG. 2006. Troffic egg laying: hypothesis and tests. **Oikos**, **123** (3): 706-714.
- PORTER, S.D. & W.R.TSCHINKEL.1986. Adaptive value of nanite workers in nwely founded red imported fire ant colonies (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, **79**: 723-726.
- QUINLAN, R.J. & J.M.CHERRET. 1979. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting and *Atta cephalotes* (L.). **Ecological Entomology**, **4**: 151-160.
- RIBEIRO, G.T. & R.A.WOESSNER. 1982. Estudos sobre a biologia de sauveiros iniciais de *Atta sexdens sexdens* (Linnaeus, 1758) (HYMENOPTERA, FORMICIDAE). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **11** (1): 49-56.
- RILEY, R.G.; R.M. SILVERSTEIN & J.C.MOSER. 1974. Isolation, identification, synthesis and biological activity of valatile compounds from de head of *Atta* ants. **Journal of Insect Physiology**, **20**: 1629-37.
- SEIFERT, K.A.; R.A.SAMSON & I.H.CHAPELA. 1995. *Escovopsis aspergilloides*, a rediscovered hyphomycete from leaf-cutting ant nests. **Mycologia**, **87** (3): 407-413.
- WEBER, N.A. 1972. **Gardening Ants, The Attines**. The American Philosophical Society, Philadelphia, 146p.
- WHEELER, D.E. 1996. The role of nourishment in oogenesis. **Annual Review of Entomology**, **41**: 345-369.
- WILSON, E. 1980. Caste and Division of Labor in Leaf-Cutter Ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). I. The Overall Pattern in *Atta sexdens*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **7**: 143-156.
- WIRTH, W.; H.HERTZ; R.J.RYEL; W.BEYSCHLAG & B. HOLLDOBLER. 2003. **Herbivory in Leaf-Cutting Ants – A case study on *Atta colombica* in the tropical rainforest of Panama**. Springer, 230p.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Duas hipóteses foram elaboradas para tentar explicar a alta mortalidade das rainhas de *A. sexdens* em laboratório: 1- insuficientes reservas corporais energéticas e protéicas que garantissem sua sobrevivência, 2- possível não inseminação das mesmas; e/ou 3- possível contaminação da colônia pelo fungo *Escovopsis*, ou por moscas parasitóides (Diptera: Phoridae), que impedissem o desenvolvimento normal do fungo simbiote, e conseqüentemente, impedindo a sobrevivência das jovens rainhas.

Este estudo fornece indícios de que o substrato gesso seja potencialmente o melhor substrato para se manter colônias de saúvas em laboratório, possivelmente devido às suas características físicas.

As análises sociométricas e comportamentais evidenciaram que, para uma colônia inicial de *A. sexdens* mantida sob condições de laboratório, a presença do fungo simbiote é crucial para sua sobrevivência. Uma rainha fundadora de *A. sexdens* pode utilizar o fungo, juntamente com os ovos tróficos que deposita, como fontes de alimento imprescindíveis para o sucesso no estabelecimento de uma nova colônia. Portanto, rainhas de *A. sexdens* não sobrevivem exclusivamente de suas reservas nutricionais para fundar uma nova colônia.

O peso inicial de rainhas em processo de fundação parece ser um atributo sociométrico extremamente útil em análises comparativas que visem não somente à compreensão do processo evolutivo de diferentes espécies de saúva quanto à distribuição deste atributo sociométrico particular, como também à compreensão da evolução do modo claustral de fundação colonial. Além disso, a perda de massa corporal sofrida pelas rainhas parece ser um bom indicativo da depreciação de suas reservas energéticas na produção de ovos, larvas, pupas e operárias.

Três hipóteses foram formuladas para tentar explicar a taxa de insucesso na regurgitação da esponja inicial de fungo: 1- qualquer alteração química ou mecânica sofrida pela esponja inicial de fungo ainda dentro das cavidades infrabucais das jovens içás durante ou após o vôo nupcial, 2- perda da esponja inicial de fungo simbiote durante o vôo nupcial, e 3- as jovens rainhas podem ter deixado o ninho materno sem levar consigo a esponja inicial de fungo.

Este estudo revela que formas adultas de moscas forídeas podem, sim, infectar larvas e pupas de *A. sexdens*, e somente assim não o fazem, na natureza, devido ao fato de estarem espacialmente impossibilitadas, uma vez que larvas e pupas encontram-se protegidas dentro do jardim de fungo simbiote, no interior do solo.

Dois hipóteses puderam ser elaboradas a fim de tentar explicar o comportamento de larvifagia exibido pelas rainhas de *A. sexdens* mantidas em laboratório: 1- a rainha poderia estar com suas reservas energéticas debilitadas e, numa tentativa urgente de saciar suas necessidades nutricionais, ela sacrificaria uma parcela de sua prole; 2- a larva ingerida poderia estar contaminada por ovos de insetos forídeos; ingerindo-a seria uma tentativa da rainha de proteger o restante de sua prole.

Devido ao fato de ter sido registrado apenas uma única vez, a pupofagia poderia revelar o baixo estado nutricional em que a rainha se encontrasse.

Os dados comportamentais de certa forma complementaram os dados sociométricos obtidos neste estudo. Foi possível identificar tanto através das informações sociométricas, quanto das informações comportamentais, que as rainhas de *A. sexdens* continuaram a desempenhar tarefas importantes para a manutenção da colônia, até a segunda semana após a emergência das primeiras operárias. Provavelmente este o tempo necessário para que elas comecem a trabalhar, dando início à divisão reprodutiva do trabalho. Estes resultados podem ser complementados por estudos que contemplem o comportamento das primeiras gerações de operárias, que em muito podem enriquecer o conhecimento acerca da sociogênese de colônias iniciais de *A. sexdens*.

Conclui-se que o modo de fundação claustral em formigas possa oferecer extraordinário material para futuros estudos experimentais que vislumbrem os mecanismos e as possíveis funções da alocação de recursos, sob o ponto de vista da ecologia comportamental destes insetos eussociais, devidamente reconhecidos como “superorganismos”.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour**, **49** (3):227-67.
- ALCOCK, J. 2001. **Animal Behavior**. 7ed. Sinauer Associates, Inc., XV+543p.
- AMANTE, E. 1967. A formiga saúva *Atta capiguara*, praga das pastagens. **O Biológico**, **33** (6):113-20.
- AMANTE, E. 1975. Novo método de combate à saúva. **A Granja**, **2**: 30-38.
- ARAÚJO, M.S.& T.M.C.DELLA-LUCIA.1993. Periodicidade de oviposição em rainhas de *Atta laevigata* F.Smith, 1858 (Hymenoptera: Formicidae) em condições de laboratório. **Revista Ceres**, **40**: 104-112.
- ASSIS, R.L.de; S.M. SOUTO; F.F. DUQUE; D.L.de ALMEIDA & K.E.K.MÜLLER. 1992. **II Curso sobre a Biologia do Solo na Agricultura**, EMBRAPA-CNPBS, 41p.
- AUTUORI, M. 1940. Algumas observações sobre formigas cultivadoras de fungo (Hymenoptera: Formicidae). **Revista de Entomologia**, **11** (2): 215:226.
- AUTUORI, M. 1941. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera: Formicidae). I. Evolução do saueiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, **12**: 197-228.
- AUTUORI, M. 1942a. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera: Formicidae). II. O saueiro inicial (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, **13**: 67-86.
- AUTUORI, M. 1942b. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera: Formicidae). III. Excavação de um saueiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, **13**: 136-148.

- AUTUORI, M. 1950. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. - Hymenoptera: Formicidae). V. Número de formas aladas e redução dos sauveiros iniciais. **Arquivos do Instituto Biológico**, **19**: 325-331.
- BENTO, J.M.S.; T.M.C. DELLA-LUCIA; R.M.C. MUCHOVEJ & E.F. VILELA. 1991. Influência da composição química e da população microbiana de diferentes horizontes do solo no estabelecimento de sauveiros iniciais de *Atta laevigata* em laboratório. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **20** (2):307-17.
- BAZIRE-BENAZET, M. 1957. Sur la formation de l'oeuf alimentaire chez *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Comptes rendus de l'Académie des science**, **244**: 1277-1280.
- BESSA, E.C.A. & J.L.B. ARAÚJO. 1995. Oviposição, tamanho de ovos e medida do comprimento da concha em diferentes fases do desenvolvimento de *Subulina octona* (Breguière) (Pulmonata, Subulidae) em condições de laboratório. **Revista Brasileira de Zoologia**, **12** (3):647-654.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A.; J.L.CLEMENT & C. LANGE.1993. Functional subcaste discrimination (foragers and brood-tenders) in the ant *Camponotus vagus*: polymorphism of cuticular hydrocarbon patterns. **Journal of Chemical Ecology**, **19**:1461-77.
- BOOMSMA, J.J. & F.W.RATNIEKS. 1996. Paternity in eusocial Hymenoptera. **Philosophical Transaction of the Royal Society B**, **351**: 947-975.
- BRAGANÇA, M.A.L.; A.TONHASCA JR. & D.O. MOREIRA. 2002. Parasitism characteristics of two phorid fly species in relation to their host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, **31** (2): 305-311.
- BROSSARD, M & A. de O. BARCELLOS. 2005. Conversão do cerrado em pastagens cultivadas e funcionamento de Latossolos, **Cadernos de Ciência & Tecnologia**, **22** (1): 153-168.
- BROWN, M.J.F. & S. BONHOEFFER. 2003. On the origin of claustral colony founding in ants. **Evolutionary Ecology Research**, **5**: 305-313.
- CASSILL, D.L. & W.R.TSCHINKEL. 1995. Allocation of liquid food to larvae via trophallaxis in colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Animal Behaviour**, **50**: 801-813.
- CASSILL, D.L. & W.R.TSCHINKEL. 1999. Effects of colony-level attributes on larval feeding in the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Insectes Sociaux**, **46**: 261-266.
- CASSILL, D.L. 2002. Brood care strategies by newly mated monogune *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) queens during colony founding. **Annals of the Entomological Society of America**, **95** (2): 208-212.
- CHAPELA, I.H.; S.A. REHNER; T.R. SCHULTZ & U.G. MUELLER. 1994. Evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing ant and their fungi. **Science**, **266**, 1691-1694.
- CHERRET, J.M.1986. History of the leaf-cutting ant problems, p.10-17. In: C.S. LOFGREN & R.K. VANDER MEER (Eds.). **Fire ants and leaf cutting ants: biology and management**. London, Westview Studies in Insect Biology. 435p.
- COLE, B.J.1983. Multiple mating and the evolution of social behavior in the Hymenoptera. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **12**: 191-201.

- CRESPI, B.J. 1992. Cannibalism and trofic eggs in subsocial and eusocial insects, p.176-213. In: M.A. ELGAR & B.J. CRESPI (Eds.). **Cannibalism: ecology and evolution among diverse taxa**. Oxford University Press.
- CROZIER, R.H. & R.E.PAGE. 1985. On being the right size: male contributions and multiple mating in social Hymenoptera. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **18**: 105-115.
- CURRIE, C.R.; U.G. MOELLER & D. MALLOCH. 1999. The agricultural patrology of ant fungus gardens. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, **96**: 7998-8002.
- CURRIE, C.R.; J.A. SCOTT; R.C. SUMMERBELL & D. MALLOCH. 1999. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. **Nature**, **398**: 701-704.
- CURRIE, C.R. 2001a. A Community of Ants, Fungi, and Bacteria: A Multilateral Approach to Studying Symbiosis. **Annual Review of Microbiology**, **55**: 357-380.
- CURRIE, C.R. 2001b. Prevalence and impact of a virulent parasite on a tripartite mutualism. **Oecologia**, **128**: 99-106.
- CURRIE, C.R. & A.E. Stuart. 2001. Weeding grooming of pathogens in agriculture by ants. **Proceedings of the Royal Society of London Series B**, **268**: 1033-1039.
- CURRIE, C.R.; A.N.M.BOT & J.J.BOOMSMA. 2003. Experimental evidence of a tripartite mutualism: bacteria protect ant fungus gardens from specialized parasites. **Oikos**, **101**: 91-102.
- DAHBI, A.; X. CERDA; A. HEFETZ & A. LENOIR. 1997. Adult transport in the ant *Cataglyphis iberica* – a means to maintain a uniform colonial odour in a species with multiple nests. **Physiological Entomology**, **22**:13-19.
- DELLA LUCIA, T.M.C.; E.F.VILELA; D.D.O.MOREIRA; J.M.S. BENTO & N. ANJOS.1990. Egg-laying in *Atta sexdens rubropilosa*, under laboratory conditions. p.173-179. In: R.K. VANDER MEER; K. JAFFÉ & A. CEDEÑO (Eds.). **Applied myrmecology: a world perspective**. Boulder, Westview Press.
- DELLA LUCIA, T.M.C.; D.D.O.MOREIRA; M.A. DE OLIVEIRA & M.S. ARAÚJO. 1995. Perdas de pesos de rainhas de *Atta* durante a fundação e o estabelecimento das colônias. **Revista Brasileira de Biologia**, **55** (4): 533-536.
- ERRARD, C. & A. HEFETZ. 1997. Label familiarity and discriminatory ability of ants reared in mixed groups. **Insectes Sociaux**, **44**: 189-198.
- FARJI-BRENER, A.G. & A. E. ILLES. 2000. Do leaf-cutting ant nests make "botom-up" gaps in neotropical rain forests?: a critical review of the evidence. **Ecology Letters**, **3**: 219-227.
- FARJI-BRENER, A.G. & L. GHERMANDI. 2004. Seedling recruitment in a semi-arid Patagonian steppe: Facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. **Journal of Vegetation Science**, **15**: 823-830.
- FERNÁNDEZ-MARÍN, H.; J.K.ZIMMERMAN & W.T.WCISLO. 2004. Ecological traits and evolutionary sequence of nest establishment in fungus-growing ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Biological Journal of the Linnean Society**, **81**:39-48.

- FERNÁNDEZ-MARÍN, H. & W.T.WCISLO. 2005. Production of Minima Workers by Gynes of *Atta colombica* Guérin-Ménéville (Hymenoptera: Formicidae: Attini) that Lack a Fungal Pellet. **Journal of the Kansas Entomological Society**, **78** (3): 290-292.
- FJERDINGSTAD, E.J. & J.J. BOOMSMA. 1998. Multiple mating increases the sperm stores of *Atta colombica* leafcutter ant queens. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **42**: 257-261.
- FJERDINGSTAD, E.J. & J.J. BOOMSMA. 2000. Queen mating frequency and relatedness in young *Atta sexdens* colonies. **Insectes Sociaux**, **47**: 354-356.
- FLETCHER, D.J.C. & K.G.ROSS. 1985. Regulation of reproduction in eusocial Hymenoptera. **Annual Review of Entomology**, **30**: 319-343.
- FORTI, L.C.; D.R.PRETTO & I.P.GARCIA. 1994. Aprimoramento de metodologias experimentais para controle de formigas cortadeiras. **Anais do III Curso de Atualização no Controle de Formigas Cortadeiras, PCMIP/IPEF**: 14-23.
- FOWLER, H.G; V. PEREIRA-DA-SILVA; L.C. FORTI & N.B. SAES. 1986. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review, p.132-145. In: C.S. LOFGREN & R.K. VANDER MEER (Eds.). **Fire ants and leaf cutting ants: biology and management**. London, Westview Studies in Insect Biology, 435p.
- GRAZINOLI, D.J. 2006. **Etograma de *Polistes simillimus* Zikán, 1951 (Hymenoptera: Formicidae)**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais, 46p.
- HAHN, D.A.; R.A.JOHNSON; N.A.BUCK & D.E. WHEELER. 2004. Storage protein content as a functional marker for Colony-Founding Strategies: A Comparative Study within the Harvester Ant Genus *Pogonomyrmex*. **Physiological and Biochemical Zoology**, **77** (1): 100-108.
- HAMILTON, W.D. 1987. Kinship, recognition, disease, and the intelligence: constraints of social evolution. In: Y. ITÔ, J.L.BROWN & J. KIKKAWA (Eds.). **Animal societies: theories and facts**. Tokyo, Japan Scientific Societies Press, pp 81-102.
- HERNANDEZ, J.V.; H. LOPEZ & K. JAFFE. 2002. Nestmate recognition signals of the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. **Journal of Insect Physiology**, **48**: 287-295.
- HOLLOBLER, B. & E. WILSON. 1990. **The Ants**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732p.
- HOLLOBLER, B. & E. WILSON. 1994. **Journey to the Ants, A Story of Scientific Exploration**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 483p.
- JOHNSON, R.A. 2000. Water loss in desert ants: caste variation and the effect of cuticle abrasion. **Physiological Entomology**, **25**: 48-53.
- JOHNSON, R.A. 2002. Semi-claustral colony-founding in the seed-harvester ant *Pogonomyrmex californicus*: a comparative analysis of colony founding strategies. **Oecologia**, **132**: 60-67.
- JOHNSON, R.A.; J.D.PARKER & S.W.RISSING. 1996. Rediscovery of the workerless inquiline ant *Pogonomyrmex colei* and additional notes on natural history. **Insectes Sociaux**, **43**: 69-76.

- JOHNSON, R.A.2006. Capital and incoming breeding and the evolution of colony founding strategies in ants. **Insectes Sociaux**, **53**: 316-322.
- KELLER, L. & L. PASSERA, 1989. Size and fat content of gynes in relation to the mode of colony founding in ants. **Oecologia**, **80**: 236-240.
- KELLER, L. & L. PASSERA, 1990. Fecundity of ant queens in relation to their age and the mode of colony founding. **Insectes Sociaux**, **37** (2): 116-130.
- KITAMURA, S. 1984. Colony foundation and development og *Formica (Serviformica) japonica* Motshulsky (Hymenoptera: Formicidae). **Kontyu**, **52**: 411-426.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. 1996. **Introdução à ecologia comportamental**. Atheneu, São Paulo, 420p.
- LENOIR, A.; D. FRESNEAU; C. ERRARD & A. HEFETZ. 1999. The individuality and the colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept, p.219-37. In: C. DETRAIN, J.L. DENEUBOURG, J. PASTEELS (Eds.). **Information Processing in Social Insects**. Basel, Switzerland: Birkhauser. 105p.
- LIU, Z.; S. YAMANE; J. KOGIMA; Q. WANG & S. TANAKA. 2001. Flexibility of first brood production in a claustral ant, *Camponotus japonicus* (Hymenoptera: Formicidae). **Japan Ethological**, **19**: 87-91.
- MARKIN, G.P.; H.L. COLLINS & J.H. DILLIER. 1972. Colony founding by queens of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. **Annals of the Entomological Society of America**, **65**: 1053-1058.
- MARICONI, F.A.M.1970. **As saúvas**, Piracicaba, Editora Agronômica Ceres, 167p.
- MARICONI, F.A.M.1974. Contribuição para o conhecimento do sauveiro inicial da “saúva parda” *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **3**: 5-13.
- MERCIER, B.; L. PASSERA & J.P.SUZZONI. 1985. Etude de la polygynie chez la fourmi *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). I. La fecondite des reines en condition experimentale monogyne. **Insectes Sociaux**, **32**: 335-348.
- MINTZER, A. C. 1987. Primary polygyny in the ant *Atta texana*: number and weight of females and colony foundation success in the laboratory. **Insectes Sociaux**, **34**: 108-117.
- MINTZER, A. 1990. Foundress female weight and cooperation foundation in *Atta* leafcutting ants. In: R.K. VANDER MEER; K. JAFFÉ & A. CEDEÑO (Eds.). **Applied myrmecology: a world perspective**. Boulder, Westview Press. 741p.
- NYLIN, S. & K. GOTTHARD. 1998. Plasticity in life history traits. **Annual Review of Entomology**, **43**:63-83.
- ONOHAMA, K. 1981. Brood rearing by colony founding queens of the harvester ant *Messor aciculatus*. **Kontyu**, **49**: 624-640.
- PASSERA, L.1972. Etude de quelques facteurs reglant la fecondite des reines de *Plagiolepis pygmaea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, **19**: 369-388.

- PASSERA, L.; L. KELLER & J.-P. SUZZONI. 1988. Control of brood male production in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). **Insectes Sociaux**, **35**: 19-33.
- PEETERS, C. & F. ITO. 2001. Colony dispersal and the evolution of queen morphology in social hymenoptera. **Annual Review of Entomology**, **46**: 301-330.
- PEREIRA-DA-SILVA, V. 1979. Dinâmica populacional, biomassa e estrutura dos ninhos iniciais de *Atta capiguara* Gonçalves, na região de Botucatu, SP. Tese de Doutorado, UNESP. Botucatu.
- PERRY, J.C. & B.D. ROITBERG. 2006. Troffic egg laying: hypothesis and tests. **Oikos**, **123** (3): 706-714.
- PORTER, S.D. & W.R.TSCHINKEL. 1986. Adaptive value of nanitic workers in newly founded red imported fire ant colonies (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, **79**: 723-726.
- QUINLAN, R.J. & J.M.CHERRET. 1979. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting and *Atta cephalotes* (L.). **Ecological Entomology**, **4**: 151-160.
- RIBEIRO, G.T. & R.A.WOESSNER. 1982. Estudos sobre a biologia de saúveiros iniciais de *Atta sexdens sexdens* (Linnaeus, 1758) (HYMENOPTERA, FORMICIDAE). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, **11** (1): 49-56.
- RICHARD, F.J.; A. HEFETZ; J.P. CHRISTIDES & C. ERRARD. 2004. Food influence on colonial recognition and chemical signature between nestmates in the fungus-growing ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. **Chemoecology**, **14**: 9-16.
- RILEY, R.G.; R.M. SILVERSTEIN & J.C.MOSER. 1974. Isolation, identification, synthesis and biological activity of volatile compounds from the head of *Atta* ants. **Journal of Insect Physiology**, **20**: 1629-37.
- SEAL, J.N. & W.R. TSCHINKEL. 2006. Energetics of newly-mated queens and colony founding in the fungus-gardening ants *Cyphomyrmex rimosus* and *Trachymyrmex septentrionalis* (Hymenoptera: Formicidae). **Physiological Entomology**, **10**: 1-8.
- SEIFERT, K.A.; R.A.SAMSON & I.H.CHAPELA. 1995. *Escovopsis aspergilloides*, a rediscovered hyphomycete from leaf-cutting ant nests. **Mycologia**, **87** (3): 407-413.
- SOROKER, V.; C. VIENNE & A. HEFETZ. 1995. Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Chemical Ecology**, **21**: 365-78.
- TSCHINKEL, W.R. 1988. Social control of egg-laying rate in queens of the fire-ant *Solenopsis invicta*. **Physiological Entomology**, **13**: 327-350.
- TSCHINKEL, W.R. 1991. Insect sociometry, a field in search of data. **Insectes Sociaux**, **38**: 77-82.
- VAN DER MEER, R.K. & L. MOREL. 1998. Nestmate recognition in ants, p.79-103. In: R.K. VAN DER MEER, M.D. BRED, K. ESPELIE, M.L. WINSTON (Ed.). **Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees and Termites**. London, Westview. 322p.

- WEBER, N.A. 1972. **Gardening Ants, The Attines**. The American Philosophical Society, Philadelphia, 146p.
- WHEELER, D.E. 1996. The role of nourishment in oogenesis. **Annual Review of Entomology**, **41**: 345-369.
- WHITEHOUSE, M.E.A. & K. JAFFE. 1995. Nestmate recognition in the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. **Insectes Sociaux**, **42** (2): 157-166.
- WILSON, E. 1980. Caste and Division of Labor in Leaf-Cutter Ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). I. The Overall Pattern in *Atta sexdens*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **7**: 143-156.
- WILSON, E. 1985. The Sociogenesis of Insect Colonies. **Science**, **228**: 1489-1496.