

Universidade Federal de Juiz de Fora
Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Comportamento e Biologia Animal

Laila Fieto Ribeiro

**MODULAÇÃO E ORGANIZAÇÃO DO FORRAGEAMENTO EM *ACROMYRMEX*
SUBTERRANEUS MOLESTANS Santschi 1925**

Juiz de Fora
2013

Laila Fieto Ribeiro

**MODULAÇÃO E ORGANIZAÇÃO DO FORRAGEAMENTO EM *ACROMYRMEX*
SUBTERRANEUS MOLESTANS Santschi 1925**

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: Comportamento e Biologia Animal)

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

Juiz de Fora

2013

Ribeiro, Laila Fieto.

Modulação e organização do forrageamento em *Acromyrmex subterraneus molestans santschi* 1925 / Laila Fieto Ribeiro. – 2013.
64 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Comportamento Animal)—
Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2013.

1. Formigas. 2. Comportamento animal. 3. Insetos. I. Título.

CDU 595.796

Laila Fieto Ribeiro

**MODULAÇÃO E ORGANIZAÇÃO DO FORRAGEAMENTO EM *ACROMYRMEX*
SUBTERRANEUS MOLESTANS Santschi 1925**

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: Comportamento e Biologia Animal)

Aprovada em 07 de Fevereiro de 2013.

BANCA EXAMINADORA



Dr. Luiz Carlos Forti
Universidade Estadual de São Paulo – Botucatu, SP



Dr. Pedro Leite Ribeiro
Universidade de São Paulo – São Paulo, SP



Dra. Juliane Floriano Lopes Santos
Universidade Federal de Juiz de Fora – Juiz de Fora, MG

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, meus maiores exemplos de vida, pelas inestimáveis construções de valores, apoio incondicional e por sempre acreditarem em mim.

A minha irmã e melhor amiga Tamara, meu maior porto, que me ensina desde criança a caminhar com minhas próprias pernas.

Ao Felipe por todo o auxílio, amor e principalmente pelo grande incentivo. Por compartilhar sempre pequenas e grandes alegrias como também momentos que eu precisava apenas de seu ombro.

À minha orientadora e querida amiga Dr^a Juliane, pelos seus eternos ensinamentos, seus preciosos conselhos e inestimável confiança.

As amigas e colegas do MirmecoLab, Bel e Tati, pela ajuda constante, apoio, amizade e pelos ocasiões de descontração tão valiosas.

A M.sc. Mariana, pela amizade verdadeira, pela ajuda em toda a execução deste trabalho e pela valiosa participação na banca da qualificação.

Ao Dr. Roberto Camargo pelas discussões científicas, importantíssimas sugestões e carinho em me ensinar a trilhar meu futuro.

A minha extensa lista de amigas pela companhia confortante em qualquer momento e pelo sólido pilar que elas representam na minha estada em Juiz de Fora.

Aos membros da banca examinadora da defesa pela participação e contribuição para este trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo suporte financeiro, essencial para a realização deste trabalho.

“Aqueles que passam por nós não vão
sós, não nos deixam sós. Deixam um
pouco de si, levam um pouco de nós”.
Antoine de Saint-Exupéry

“Não confunda jamais conhecimento com sabedoria.
Um o ajuda a ganhar a vida;
o outro a construir uma.”
Sandra Carey

RESUMO

As formigas cortadeiras possuem a particularidade do cultivo de um fungo, com o qual mantêm uma relação simbiótica. Seu forrageamento abrange estratégias selecionadas para obtenção dos nutrientes necessários ao crescimento do fungo, desenvolvimento da prole e conseqüentemente, da colônia. Para buscar e retornar com o recurso ao ninho, operárias percorrem trilhas físicas com diferentes características e apresentam sofisticada e marcante divisão de trabalho. Desta forma, o sucesso da colônia está intimamente relacionado à eficiência da casta responsável pelo forrageamento. Por conseguinte, espera-se que as forrageiras apresentem um sistema organizado e eficiente performance na coleta e transporte de material vegetal. Sendo assim, foi investigado se há ajuste da carga transportada por operárias de *Acromyrmex subterraneus molestans* frente a alterações físicas impostas na trilha física, bem como se há manutenção da performance. Em outro experimento, manipulações demográficas foram realizadas com o intuito de analisar se forrageiras exibem flexibilidade ou resiliência comportamental na execução da sua tarefa. Operárias demonstraram ser hábeis em ajustar a carga transportada frente a dificuldades impostas durante o deslocamento nas trilhas, ao mesmo tempo que mantiveram o balanço entre a carga e velocidade de locomoção, sendo estas variáveis negativamente correlacionadas. Ainda, a carga foi modulada em função do tempo decorrido após o recrutamento. Houve uma alteração na alocação de indivíduos das diferentes classes de tamanho em trilhas com diferentes características, o que pode ser entendido como efeito compensatório da redução da carga e da velocidade. No segundo experimento, os resultados sugerem a presença de um grupo de indivíduos responsável pelo forrageamento, representado pelas operárias elite. Na ausência destas formigas, outro grupo de operárias engajaram-se no forrageamento (operárias substitutas), indicando a ocorrência de flexibilidade comportamental nesta tarefa. Além disso, verificou-se a ocorrência de resiliência comportamental, onde as operárias elite reassumiram a tarefa de forrageamento e, as substitutas, deixaram de coletar folhas. Desta forma, colônias responderam a um estímulo externo de manipulação demográfica, ocorrendo uma resposta comportamental para a manutenção da eficiência no transporte de recurso para a colônia.

Palavras-chave: formigas cortadeiras, forrageamento, carga transportada, divisão de trabalho, *Acromyrmex*

ABSTRACT

Leaf-cutting ants are characterized by the cultivation of a fungus garden with which maintain a symbiotic relationship. Their foraging encloses selected strategies to obtain the nutritional requirements for fungus growth, brood development and consequently the colony. To search and return with the food resource to the nest, workers walk along trails with different physical characteristics and exhibit striking and sophisticated division of labor. Thus, the colony success is closely related to the efficiency of the caste responsible for foraging. Therefore, it is expected that foragers present an organized system and efficient performance in the collection and transport of leaf material. We investigated whether there is burden adjustment by workers of *Acromyrmex subterraneus molestans* due to physical changes imposed on the trails and if the performance is maintained. In other experiment, demographic manipulations were performed in order to analyze whether foragers exhibit behavioral flexibility or resilience in the execution of their task. Foragers were able to adjust their burden in function of difficulties imposed during their displacement along the trails and also the balance between burden and walking speed, which were negatively correlated variables. Further, the burden varied according to time elapsed after recruitment. There was also a change in the allocation of individuals of different size classes on trails with different characteristics, which can be understood as a compensatory effect of the load and speed decrease. In the second experiment, results suggest the presence of a group of individuals responsible for foraging, represented by the elite workers. In the absence of these ants, another group of workers have engaged in foraging (replacement workers), indicating the occurrence of behavioral flexibility for this task. Furthermore, there was the occurrence of behavioral resilience where the elite workers resumed the task of foraging and the replacement ones ceased to collect leaves. Thus, colonies responded to an external stimulus of demographic manipulation, occurring a behavioral response to the maintenance of an efficient resource transportation to the colony.

Key words: leaf-cutting ants, foraging, burden, division of labor, *Acromyrmex*

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Fotografia 1. Colônia de <i>A. subterraneus molestans</i> conectada à arena de forrageamento através de canaleta plástica para manipulação do comprimento da trilha - tratamento 1m.	17
Fotografia 2. Colônia de <i>A. subterraneus molestans</i> conectada à arena de forrageamento através de canaleta plástica posicionada a 45° da superfície para manipulação da inclinação da trilha – tratamento descendente.	18
Fotografia 3. Caixa de madeira revestida com fórmica contendo uma colônia de <i>A. subterraneus molestans</i> e material vegetal para manipulação da rugosidade do substrato no forrageamento – tratamento cascalho.	19
Gráfico 1. A) Regressão linear entre a massa seca e massa úmida das operárias (ANOVA: $gl=58$, $F=2221$, $p<0,001$, $R^2=0,97$); B) Regressão linear entre a massa seca e massa úmida dos fragmentos foliares (ANOVA: $gl= 58$, $F=354,3$, $p<0,001$, $R^2=0,87$..	21
Gráfico 2. Relação entre a massa seca e as medidas morfométricas dos diferentes tamanhos de operárias de <i>A. subterraneus molestans</i> (ANOVA: $gl= 58$, $F= 696,6$; $p<0,001$; $R^2 = 0,95$) a) largura da cabeça ($p<0,001$); b) comprimento da tibia ($p=0,006$).	22
Gráfico 3. Experimento I: a) Valor da carga transportada por forrageiras nos diferentes comprimentos de trilha ($F_{GLM}= 16,38$; $p<0,001$; $R^2=0,16$); b) Valor da carga transportada em relação ao peso da operária nos diferentes tempos após o recrutamento ($F_{GLM}= 16,38$; $p<0,001$; $R^2=0,16$).	25
Gráfico 4. Experimento I: Velocidade das operárias carregadas em relação à carga transportada nos diferentes comprimentos de trilha ($F_{GLM}=23,41$, $p<0,001$, $R^2= 0,13$). 26	
Gráfico 5. Experimento I: Performance das operárias nos diferentes comprimentos de trilha ($F_{GLM}=20,53$, $p<0,001$, $R^2= 0,29$).	26
Gráfico 6. Distribuição de frequência das massas secas das operárias nos diferentes comprimentos de trilha, destacando-se as três classes de tamanho de forrageiras (P=pequenas, M=médias, G=grandes).	27
Gráfico 7. Experimento II: Valor da carga transportada por forrageiras nas diferentes inclinações de trilha ($F_{GLM}= 6,19$; $p<0,001$; $R^2=0,11$	28
Gráfico 8. Experimento II: Velocidade das operárias carregadas em relação à carga transportada nas diferentes inclinações de trilha ($F_{GLM} =6,91$; $p<0,001$; $R^2=0,11$).	29
Gráfico 9. Experimento II: Performance das operárias nas diferentes inclinações de trilha ($F_{GLM} =18,67$; $p<0,001$; $R^2=0,28$).	29
Gráfico 10. Distribuição de frequência das massas secas das operárias nas diferentes inclinações de trilha, destacando-se as três classes de tamanho de forrageiras (P=pequenas, M=médias, G=grandes).	30

Gráfico 11. Experimento III: a) Valor da carga transportada por forrageiras nos diferentes substratos presentes na trilha ($F_{GLM}=8,89$; $p=,004$; $R^2=0,14$); b) Valor da carga transportada em relação ao peso da operária nos diferentes tempos após o recrutamento ($F_{GLM}=8,89$; $p=0,004$; $R^2=0,14$).	32
Gráfico 12. Experimento III: Velocidade das operárias carregadas em relação à carga transportada nos diferentes substratos presentes na trilha ($F_{GLM}=319,3$; $p<0,001$; $R^2=0,68$).	33
Gráfico 13. Experimento III: Performance das operárias nos diferentes substratos presentes na trilha ($F_{GLM}=51,65$; $p<0,001$; $R^2=0,52$).	33
Gráfico 14. Distribuição de frequência das massas secas das operárias nos diferentes substratos presentes na trilha, destacando-se as três classes de tamanho de forrageiras (P= pequenas, M= médias, G= grandes).	34
Gráfico 15. Relação entre a massa seca da operária e a massa seca da folha transportada a) Experimento I - Pearson: $gl= 1348$, $t= 21,09$, $p<0,001$, $R^2= 0,49$; b) Experimento II – Pearson: $gl= 1348$, $t= 3,58$, $p<0,001$, $R^2=0,23$; c) Experimento III – Pearson: $gl=1348$, $t=17,88$, $p<0,001$, $R^2= 0,43$	36
Gráfico 16. Relação entre a massa seca da operária e sua carga transportada a) Experimento I - Pearson: $gl= 1348$, $t= -4,96$, $p<0,001$, $R^2= -0,13$; b) Experimento II - Pearson: $gl= 1348$, $t= -6,47$, $p<0,001$, $R^2= -0,40$; c) Experimento III – Pearson: $gl=1348$, $t=-7,66$, $p<0,001$, $R^2= -0,20$	37
Fotografia 4. Marcação de forrageira de <i>A. subterraneus molestans</i> utilizando-se tinta atóxica de cor branca. A) momento da marcação; B) operária após a marcação.	55
Gráfico 17. Resíduos padronizados em tabela de contingência (teste χ^2) para forrageiras elite e substitutas no dia de marcação (D1) e 24h após a reintrodução das forrageiras elite (D24).	56
Gráfico 18. Resíduos padronizados em tabela de contingência (teste χ^2) para forrageiras elite e substitutas no dia de marcação (D1) e 72h após a reintrodução das forrageiras elite (D72).	56
Gráfico 19. Frequência (%) de indivíduos jovens e maduros no grupo das forrageiras elite e forrageiras substitutas.	57
Gráfico 20. Resíduos padronizados em tabela de contingência (teste χ^2) para forrageiras elite e substitutas considerando-se as três classes de tamanho (P= pequenas; M= médias; G= grandes).	58
Gráfico 21. Frequência (%) de indivíduos das três classes de tamanho no grupo das forrageiras elite e forrageiras substitutas (G= grandes; M= médias; P= pequenas).	58

SUMÁRIO

1 . INTRODUÇÃO GERAL	8
1.1 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	11
2. PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL DAS OPERÁRIAS PARA A MODULAÇÃO NO TRANSPORTE DE FOLHAS DURANTE O FORRAGEAMENTO EM <i>ACROMYRMEX SUBTERRANEUS MOLESTANS</i> Santschi 1925	13
2.1 RESUMO	13
2.2 INTRODUÇÃO.....	14
2.3 MATERIAL E MÉTODOS:.....	16
2.4 RESULTADOS	23
2.5 DISCUSSÃO	37
2.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	44
3. FLEXIBILIDADE E RESILIÊNCIA DA DIVISÃO DE TRABALHO ENTRE OPERÁRIAS DE <i>ACROMYRMEX SUBTERRANEUS MOLESTANS</i> Santschi 1925 DURANTE O FORRAGEAMENTO	49
3.1 RESUMO	49
3.2 INTRODUÇÃO.....	50
3.3 MATERIAL E MÉTODOS.....	53
3.4 RESULTADOS	55
3.5 DISCUSSÃO	58
3.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	62

1. INTRODUÇÃO GERAL

Existindo aproximadamente 11 mil espécies descritas, as formigas são os insetos mais abundantes e diversos, ocupando diferentes ecossistemas terrestres que compõem o nosso planeta (Bolton, 1994). Além disso, estes pequenos seres compreendem mais que 20% do total da biomassa dos animais (Fittkau & Linge, 1973).

Formigas são classificadas como insetos eussociais e, dessa forma, apresentam algumas características particulares que incluem o cuidado com a prole, formação de castas reprodutivas, sobreposição de gerações e divisão de trabalho (Wilson, 1971).

As formigas cortadeiras, pertencentes à tribo Attini, são representadas pelos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* (Hölldobler & Wilson, 1990). Estas formigas possuem um sofisticado hábito de cultura e alimentação de um fungo com o qual elas mantêm uma relação mutualística simbiote. Por esta razão, formigas cortadeiras cortam e posteriormente transportam materiais de origem vegetal para o desenvolvimento deste organismo. Devido à voracidade do seu ataque a plantas, são consideradas herbívoros dominantes da Região Neotropical (Wilson & Fagen, 1974), além de possuírem a condição praga por causarem prejuízos em plantas de interesse econômico (Pacheco, 1991; Jaffé, 1993).

As operárias forrageiras das formigas cortadeiras devem buscar os recursos no ambiente de forma a satisfazer não somente suas necessidades nutricionais, mas também as necessidades da colônia e do fungo simbiote. A sobreposição de gerações implica em demandas nutricionais distintas entre indivíduos maduros e imaturos e, além disso, o fungo simbiote necessita de diferentes fontes de nutrientes para obter todos aqueles indispensáveis ao seu crescimento (Hölldobler & Wilson, 1990).

Forrageamento pode ser entendido como um grupo de atos comportamentais ou estratégias que levam organismos a localizarem e obterem energia e nutrientes para a sobrevivência e reprodução (Krebs & Davis, 1987). Em relação aos insetos sociais, este comportamento é mais complexo, pois envolve não somente coleta e transporte do alimento até o ninho, mas também avaliação conjunta da qualidade dos recursos, tomada de decisão quanto ao seu carregamento e transferência de informações sobre sua localização e qualidade (Gordon, 1996).

Baseando-se nas teorias que tratam do forrageamento, operárias devem maximizar a obtenção de recurso, mas concomitantemente, minimizar o tempo gasto na procura e transporte do recurso alimentar para o ninho (Rockwood & Hubbell, 1987). Desta forma,

espera-se que as forrageiras se comportem de uma maneira que maximize o abastecimento de alimento na colônia, pois podemos assumir que a performance do forrageamento de uma colônia correlaciona-se com a taxa de entrega de alimento ao ninho (Bollazzi & Roces, 2011). Assim, companheiras de ninho assumem um comprometimento mútuo com a finalidade de garantirem a obtenção de fragmentos vegetais para o cultivo de seu fungo simbiote, um recurso alimentar essencial para toda a colônia (Weber, 1972).

No forrageamento exibido pelas formigas cortadeiras, destaca-se a característica da construção e manutenção de trilhas físicas (Howard, 2001), sendo estas formigas notáveis por possuírem trilhas que não são apenas feromônios depositados em substratos existentes. (Bruce & Burd, 2012). As trilhas físicas são verdadeiros corredores de transporte de alimento, onde as forrageiras são direcionadas no caminho ninho-recurso alimentar.

A ocorrência de redes de trilhas é observada em diferentes espécies animais (Bebber *et al.*, 2007; Nakagaki *et al.*, 2004a, 2004b; Buhl *et al.*, 2006), inclusive na espécie humana (Gastner & Newman, 2006). Por estas verdadeiras vias de tráfego, um grande contingente de operárias pode transitar carregando fragmentos foliares. A caminhada através das trilhas pré-determinadas resulta em um aumento na velocidade de forrageamento de 4 a 10 vezes quando comparada à velocidade de deslocamento em superfície sem trilha física. Depois de construídas, essas trilhas persistem por períodos de até oito meses sem a observação de rebrota da vegetação, mesmo quando cessa a atividade de forrageamento (Rockwood & Hubble, 1987). Desta forma, o caminho representado pelas trilhas promove uma maior eficiência na locomoção das forrageiras (Howard, 2001).

Entretanto, trilhas de forrageamento podem ser construídas em distintas rotas entre a colônia e o recurso. Além disso, podem ser estabelecidas nos mais variados ambientes com diferentes características físicas, como a inclinação e a rugosidade, que por sua vez, podem facilitar ou dificultar o deslocamento das forrageiras. Espera-se que operárias de formigas cortadeiras sejam hábeis em desenvolver estratégias a fim de obter uma maior eficiência no seu deslocamento e conseqüentemente, alcancarem uma maior performance no forrageamento (Bollazzi & Roces, 2011).

No sistema social das formigas cortadeiras, além de estratégias serem selecionadas para o alcance de uma maior eficiência na coleta e transporte de alimento, colônias precisam ser eficientes na alocação de tarefas de milhares de operárias. Sociedades de insetos coordenam comportamentos de milhares de indivíduos para atingir uma performance ótima para colônia, mesmo sem possuírem um comando centralizado (Detrain *et al.*, 2001).

Pode-se dizer que a chave para o sucesso do forrageamento é a eficiente organização social dos membros da colônia, que por sua vez está intrinsecamente relacionada à divisão de trabalho (Hölldobler & Wilson, 1990; Robinson, 1992). Um contingente de operárias é alocado para o forrageamento, sendo estas responsáveis pela admissão da fonte primária de energia para a colônia (Weber, 1996), podendo compará-las com o cerne da gestão de uma fábrica.

Desta maneira, o presente estudo busca investigar as implicações de diferentes características das trilhas na eficiência do forrageamento, bem como analisar o comportamento das operárias alocadas para o corte e transporte de material vegetal, focando se há flexibilidade e resiliência na execução desta tarefa. Com os resultados obtidos, espera-se conhecer mais sobre a organização do comportamento de forrageamento e, conseqüentemente, do sistema auto-organizado exibido pelo gênero *Acromyrmex*.

1.1 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bebber, D. P.; Hynes, J.; Darrah, P. R.; Boddy, L.; Fricker, M. D. 2007. Biological solutions to transport network design. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, **274**: 2307–2315.
- Bollazzi, M. & Roces, F. 2011. Information needs at the beginning of foraging: grasscutting ants trade off load size for a faster return to the nest. **PLoS ONE**, **6**: e17667.
- Bolton, B. 1994. **Identification guide to the ant genera of the world**. Cambridge, Harvard University Press, 222p.
- Bruce, A. & Burd, M. C. 2012. Allometric scaling of foraging rate with trail dimensions in leaf-cutting ants. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, **279**: 2442-2447.
- Buhl, J.; Gautrais, J.; Reeves, N.; Solé, R. V.; Valverde, S.; Kuntz, P.; Theraulaz, G. 2006. Topological patterns in street networks of self-organized urban settlements. **The European Physical Journal B - Condensed Matter and Complex Systems**, **49**: 513–522.
- Detrain, C.; Natan, C.; Deneubourg, J. L. 2001. The influence of the physical environment on the self-organised foraging patterns of ants. **Naturwissenschaften**, **88**: 171–174.
- Fittkau, E. J. & Linge, H. 1973. On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. **Biotropica**, **5**: 2-14.
- Gastner, M. T. & Newman, M. E. J. 2006. The spatial structure of networks. **European Physical Journal B - Condensed Matter and Complex Systems**, **49**: 247–252.
- Gordon, D.M. 1996. The organization of work in social insect colonies. **Nature**, **380**: 121–124.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. 1990. **The Ants**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732p.
- Howard, J. J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Behavior Ecology and Sociobiology**, **49**: 348-356.

- Jaffé, K. C. 1993. **El mundo de las hormigas**. Equinócio, Caracas: Ed. de La Univ. Simon Bolivar, 183p.
- Krebs, J. R. & Davis, N. R. 1987. **An introduction to behavioural ecology**. 2ª ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 389p.
- Nakagaki, T.; Kobayashi, R.; Nishiura, Y.; Ueda, T. 2004a. Obtaining multiple separate food sources: behavioural intelligence in the *Physarum plasmodium*. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, **271**: 2305–2310.
- Nakagaki, T.; Yamada, H.; Hara, M. 2004b. Smart network solutions in an amoeboid organism. **Biophysical Chemistry**, **107**: 1–5
- Pacheco, P. 1991. Formigas Cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae) com Ênfase as Culturas de *Pinus* e *Eucalyptus*. Piracicaba. **Dissertação** (Mestrado em Ciências Florestais) Escola Superior de Agricultura Luiz de Queirós, USP. 86p.
- Robinson, G. E. 1992. Regulation of division of labor in insect societies. **Annual Review of Entomology**, **37**:637–665.
- Rockwood, L. L. & Hubbell S. P. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. **Oecologia**, **74**: 55–61.
- Weber, N.A. 1966. Fungus-growing ants. **Science**, **153**: 587–604.
- Weber, N. A. 1972. **Gardening ants: the Attines**. American Philosophical Society. Philadelphia, PA. 159p.
- Wilson, E. O. & Fagen, R. M. 1974. On the estimation of total behavioral repertoires in ants. **Journal of the New York Entomological Society**, **82**: 106-112

2. PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL DAS OPERÁRIAS PARA A MODULAÇÃO NO TRANSPORTE DE FOLHAS DURANTE O FORRAGEAMENTO EM *ACROMYRMEX SUBTERRANEUS MOLESTANS* Santschi 1925

2.1 RESUMO

O forrageamento em formigas cortadeiras abrange diferentes estratégias comportamentais selecionadas para obtenção dos nutrientes necessários ao crescimento do fungo simbiote, desenvolvimento da prole e conseqüentemente, da colônia. A fim de investigar se há ajuste da carga transportada por operárias de *Acromyrmex subterraneus molestans* frente a alterações impostas na trilha física, bem como se há manutenção da performance, manipulou-se experimentalmente a distância, a inclinação e a rugosidade da trilha entre a colônia e a fonte de alimento para o fungo. As variáveis mensuradas foram a carga transportada, a massa e a velocidade de 150 indivíduos para cada característica da trilha testada. Além disso, averiguou-se o efeito do tempo decorrido após o recrutamento na determinação da carga, velocidade e performance das forrageiras. Operárias demonstraram ser hábeis em ajustar a carga transportada frente a diferentes dificuldades impostas durante o deslocamento nas trilhas, a fim de manter a taxa de entrada de recursos para o ninho. Diferenças físicas nas vias de forrageamento atribuíram diferentes valores para a carga e para a velocidade de locomoção, sendo estas variáveis negativamente correlacionadas. Além da dificuldade imposta pelas trilhas, a carga e a velocidade das forrageiras foram moduladas em função do tempo decorrido após o recrutamento. Houve uma alteração na alocação de indivíduos das diferentes classes de tamanho em trilhas com diferentes características, o que pode ser entendido como efeito compensatório da redução da carga e da velocidade.

Palavras-chave: formigas cortadeiras, trilhas de forrageamento, carga transportada

2.2 INTRODUÇÃO

O forrageamento em insetos sociais é um processo coletivo e complexo que envolve não somente coleta e transporte do alimento até o ninho, mas também avaliação da qualidade dos recursos, tomada de decisão quanto ao seu carregamento e transferência de informações sobre sua localização e qualidade (Gordon, 1996). Formigas cortadeiras (*Atta* spp. e *Acromyrmex* spp., Attini, Formicidae) possuem um comportamento peculiar no forrageamento, envolvendo a atuação de operárias escoteiras (Roces, 1990a; Lopes *et al.*, 1994), o recrutamento em massa (Jaffé & Howse, 1979) e a manutenção de trilhas químicas (Hölldobler & Wilson, 1990) e físicas (Howard, 2001).

Pode-se dizer que a organização do forrageamento em formigas cortadeiras é decorrente de uma teia de decisões na colônia, sendo determinada ao nível individual (determinação do tamanho do fragmento vegetal a ser cortado por operárias - Roces, 1990b; Wetterer, 1990, 1991; Burd, 1995, 1996a) como também ao nível colonial (decisão do material a ser cortado e fluxo total de formigas que transitam entre a fonte do recurso e o ninho - Nichols-Orians & Schultz, 1990).

O sucesso do forrageamento é dependente das estratégias utilizadas pelas operárias para a exploração dos recursos disponíveis (Traniello, 1989), e está intimamente ligado ao tamanho da carga transportada e a velocidade de deslocamento das operárias carregadas com folhas (Burd, 2000). Dessa maneira, espera-se que as forrageiras otimizem a sua performance, que pode ser mensurada através da massa foliar carregada por unidade de tempo (Wilson, 1980b; Rudolph & Loudon, 1986; Constant *et al.*, 2012).

A teoria do forrageamento ótimo prediz que operárias devem minimizar o tempo gasto e maximizar a energia ganha em todas as etapas deste processo (Fowler & Stiles, 1980; Rockwood & Hubbell, 1987). No caso de formigas, os recursos são coletados a diferentes distâncias do ninho localizado centralmente em seu território, sugerindo que os indivíduos devem maximizar o tamanho da carga transportada quando o alimento é encontrado a grandes distâncias (“central-place foraging theory” - Orians & Pearson, 1979).

Em um dos primeiros estudos que visou averiguar a relação do tamanho da carga transportada com o tamanho da operária, Rudolph & Loudon (1986) afirmaram que as forrageiras de *Atta* transportam cargas que garantem a maior taxa de entrega de alimento possível, independente de seu tamanho. Entretanto, Burd (1996a, 1996b) sugere que a carga necessária para alcançar a máxima taxa de aporte de folhas para a colônia deve ser maior em comparação a massa real transportada, sendo estas portanto, cargas “sub-ideais”.

Desse modo, apesar de existirem hipóteses que sugerem uma correlação direta e concisa entre o tamanho do fragmento cortado com o tamanho corporal ou massa da operária (Lutz, 1929; Cherrett, 1972; Rudolph & Loudon, 1986; Wetterer, 1990; Wetterer, 1991; Burd, 1995), o tamanho do material vegetal cortado é flexível, podendo ser modulado de acordo com o estágio temporal do forrageamento (Roces & Hölldobler, 1994), distância do recurso à colônia (Roces 1990b, Wetterer 1991); restrições impostas na altura da trilha (Dussutour *et al.*, 2009); familiaridade com o recurso, o tempo de privação alimentar da colônia (Roces & Hölldobler, 1994); espessura da folha (van Breda & Stradling, 1989), sua densidade (Cherrett 1972, Roces & Hölldobler, 1994; Burd, 1995) ou rigidez (Nichols-Orians & Schultz, 1989).

Ressalta-se que apenas dois estudos investigam esta relação entre tamanho da operária e carga transportada em *Acromyrmex* (*Acromyrmex lundii*: Roces, 1990b; Roces & Núñez, 1993). A maioria dos trabalhos encontrados na literatura utilizam *Atta* como modelo, grupo este que possui quatro castas físicas (Wilson, 1980a). No caso de *Acromyrmex*, não há um acentuado polimorfismo como verificado em *Atta* (Wilson, 1980a), sugerindo-se a existência de duas castas físicas (*Acromyrmex octospinosus*): os comportamentos de forrageamento e de defesa são tarefas primárias de operárias maiores enquanto o cultivo do fungo, cuidado com a prole são tarefas primárias das operárias menores (Wilson, 1980a; Hölldobler and Wilson, 1990; Wetterer, 1999).

Também deve ser levada em consideração no forrageamento em formigas cortadeiras, a inclinação das trilhas em relação ao solo, fator este ainda não investigado e que deve promover um ajuste do tamanho do material a ser cortado. Em *Camponotus* sp., a energia despendida para o transporte em trilha vertical é pequena e não há alteração significativa no custo energético do transporte quando há variação na angulação em trilhas de forrageamento. Entretanto, em situações em que a formiga transporta uma carga de grande massa, espera-se que o custo energético requerido em trilhas inclinadas afetará significativamente a taxa de metabolismo (Lipp *et al.*, 2005).

Visto que, diferente do que ocorre em *Camponotus*, a carga transportada em formigas cortadeiras pode variar de uma a várias vezes o seu próprio peso corporal (Röschard & Roces, 2002), é plausível supor que a inclinação da trilha também pode interferir no forrageamento. Nesse caso, o tamanho da carga e a velocidade das operárias seriam modulados em função de diferentes custos energéticos exigidos para a locomoção em determinada inclinação da trilha.

A superfície do solo onde as operárias transitam entre o ninho e a fonte do recurso alimentar é outra atribuição física da trilha que pode apresentar variações de acordo com o ambiente. O deslocamento através das trilhas físicas resulta em um aumento na velocidade de

fORAGEAMENTO de 4 a 10 vezes quando comparada à velocidade de deslocamento em superfície sem trilha física (Rockwood & Hubble, 1987). Estas oferecem uma superfície regular para as formigas, o que facilita o transporte de cargas e aumenta a taxa de locomoção (Holt, 1955). Assim, pequenas imperfeições do solo podem dificultar a movimentação das operárias, produzindo um efeito na determinação do tamanho da carga transportada.

Estas variações nas características físicas da trilha implicam em um ajuste na massa da carga transportada e na velocidade de deslocamento. Por conseguinte, espera-se que as forrageiras modulem a carga em função de um resultado que reflita na melhor performance individual no forrageamento.

A fim de investigar se operárias de *Acromyrmex subterraneus molestans* ajustam a carga transportada frente a alterações físicas impostas na trilha de forrageamento e consequentemente, são hábeis em manter a performance no forrageamento, testou-se algumas variáveis: (i) distância entre o ninho e a fonte de recursos; (ii) inclinação da trilha de forrageamento; (iii) rugosidade do substrato pelo qual as operárias transitam. A partir dessas manipulações, averiguou-se a distribuição de frequência dos diferentes tamanhos de forrageiras, a relação entre o tamanho da formiga e a massa do fragmento vegetal transportado, a velocidade de locomoção das operárias carregadas, e, além disso, o efeito do tempo decorrido após o recrutamento na determinação da carga, na manutenção da performance e na velocidade das formigas nos diferentes tipos de trilha.

2.3 MATERIAL E MÉTODOS:

Os experimentos foram conduzidos no Laboratório de Mirmecologia, situado no Laboratório Avançado de Zoologia da Universidade Federal de Juiz de Fora – MG, Brasil, entre janeiro de 2010 e setembro de 2011.

Em cada experimento foram utilizadas três colônias de *A. subterraneus molestans* coletadas entre 2008 e 2010, no Campus da Universidade Federal de Juiz de Fora (21°46'75" S; 43°22'30" W) As colônias foram mantidas em um sistema fechado composto de três compartimentos plásticos interligados, referentes à câmara de fungo, câmara de lixo e arena de forrageamento. As condições do laboratório permaneceram controladas, com a temperatura do ar medindo $25 \pm 3^{\circ}\text{C}$ e a umidade relativa, $80 \pm 5\%$.

As colônias possuíam aproximadamente 1L de volume do jardim de fungo, sendo fornecidas folhas de *Acalypha wilkesiana* ou *Ligustrum* sp diariamente. No dia anterior à

realização das manipulações experimentais, as colônias foram privadas de material vegetal para forragear.

Experimento I - Efeito da distância entre a colônia e o recurso alimentar no transporte de folhas

Para a investigação do efeito da alteração do comprimento da trilha de forrageamento, conectou-se as colônias uma nova arena de forrageamento destinada a aquisição de alimento. Esta conexão se obteve através de canaletas plásticas de 2cm de largura e de diferentes comprimentos, compreendendo três tratamentos: trilhas de 1m, 2m e 3m de comprimento (Fotografia 1). Estas medidas foram determinadas por meio de observações pessoais em campo, pela relação entre o tamanho da colônia e o tamanho da trilha, e através de dados na literatura referentes às características de trilhas de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Moreira, 1992). Além disso, os comprimentos de trilha utilizados previnem a formação de cachês (pilhas de folhas acumuladas) (Lopes *et al.*, 2003), os quais promoveriam interferência não desejada para a investigação proposta.



Fotografia 1. Colônia de *A. subterraneus molestans* conectada à arena de forrageamento através de canaleta plástica para manipulação do comprimento da trilha - tratamento 1m.

Experimento II - Efeito da inclinação da trilha no transporte de folhas

Para avaliar como diferentes inclinações da trilha influenciam no comportamento de forrageamento das operárias, foram realizadas três manipulações, utilizando-se canaletas plásticas de 2cm de largura como trilhas de forrageamento. Os tratamentos consistiram em trilha com 0° , $+45^\circ$ e -45° de inclinação, todas medindo 1m de comprimento. Na trilha com inclinação $+45^\circ$, a arena de forrageamento foi posicionada acima da colônia. Assim, as operárias necessitavam descer com a carga até a câmara de fungo, sendo denominada trilha descendente (Fotografia 2). Já na trilha com -45° , o posicionamento entre a colônia e a arena de forrageamento foi invertido em relação ao tratamento anterior. Dessa forma, as operárias necessitavam subir com a carga até a câmara de fungo, denominando-se trilha ascendente.



Fotografia 2. Colônia de *A. subterraneus molestans* conectada à arena de forrageamento através de canaleta plástica posicionada a 45° da superfície para manipulação da inclinação da trilha – tratamento descendente.

Experimento III – Efeito da rugosidade da trilha no transporte de folhas

Visando avaliar o efeito da rugosidade da trilha na velocidade e performance da operária e na carga transportada, utilizou-se caixas de madeira revestidas com fórmica medindo 50x45x10cm (L x C x A) para realização do experimento (Fotografia 3). A rugosidade da superfície da trilha foi manipulada a partir da deposição de substratos de diferentes granulações pela superfície da caixa (trilha = 1m de comprimento), sendo estes cascalhos (8-12mm) e areia fina (1,2mm). No terceiro tratamento a superfície da caixa, que constitui a trilha de forrageamento, foi coberta com papel sulfite (gramatura 75g/m²). Dessa maneira, os três tratamentos representaram diferentes graus de rugosidade: alto, médio e nulo, respectivamente.



Fotografia 3. Caixa de madeira revestida com fórmica contendo uma colônia de *A. subterraneus molestans* e material vegetal para manipulação da rugosidade do substrato no forrageamento – tratamento cascalho.

Procedimento experimental

Na porção mediana das trilhas, estabeleceu-se uma seção de 30cm de comprimento para determinar o tempo de deslocamento das operárias e posterior cálculo da velocidade. Na arena de forrageamento, ofereceu-se 8g de *A. wilkesiana* (média de 10 folhas), sendo nesse momento aberto o acesso à trilha a partir da colônia.

A partir do transporte do primeiro fragmento de folha, registrou-se o tempo de locomoção de 10 operárias que cortaram e seguidamente transportavam folhas, com posterior coleta do indivíduo e sua respectiva carga. Estas eram armazenadas em tubos tipo Eppendorfs® (2mL) devidamente etiquetados. Este procedimento foi repetido cinco vezes a intervalos de 10 min, não ocorrendo interrupção no forrageamento, totalizando a cada evento experimental, 50 operárias/colônia coletadas.

Cada tratamento dos três experimentos (experimento I - trilhas de 1m, 2m e 3m de comprimento; experimento II - trilhas plana, ascendente e descendente; experimento III – rugosidade alta, média e nula) foi repetido três vezes para cada uma das três colônias, totalizando 450 amostras/tratamento.

As canaletas e caixas utilizadas foram untadas com Fluon® nas laterais a fim de evitar o escape das formigas. Além disso, após cada repetição, as canaletas e caixas foram limpas com álcool (96°GL) e os substratos do experimento III trocados para remoção do feromônio de trilha depositado.

As operárias foram mortas por congelamento e juntamente com os respectivos fragmentos de folhas coletados, levados à estufa até que o peso não sofresse variação devido à evaporação de água (aproximadamente 72h). Posteriormente foram pesados em balança analítica de precisão para a determinação da massa seca de ambos.

A utilização da massa seca das formigas e dos fragmentos foliares foi adotada para padronizar a determinação desta variável, evitando a perda diferencial de água entre o tempo decorrido após a coleta até a pesagem. A partir de uma das colônias utilizadas nos experimentos, foram coletadas aleatoriamente, 20 operárias de cada uma das três classes de tamanho, distintas a olho nu: pequenas, médias e grandes, e suas respectivas cargas foliares. Estes foram imediatamente pesados e submetidos ao procedimento de secagem. Uma regressão linear entre os valores de massa seca e massa úmida das operárias, bem como dos fragmentos foliares foi realizada para verificar a acurácia da utilização da secagem na metodologia. Obteve-se correlações significativas entre a massa úmida e seca das operárias - equação: $y = 2,3764x + 0,0005$, onde y =massa úmida e x =massa seca (ANOVA: $gl=58$,

$F=2221$, $p<0,001$, $R^2=0,97$) (Gráfico 1a) e entre a massa seca e úmida dos fragmentos foliares – equação: $y = 3,4705x + 1,5831$ (ANOVA: $gl=58$, $F=354,3$ $p<0,001$, $R^2= 0,86$) (Gráfico 1b).

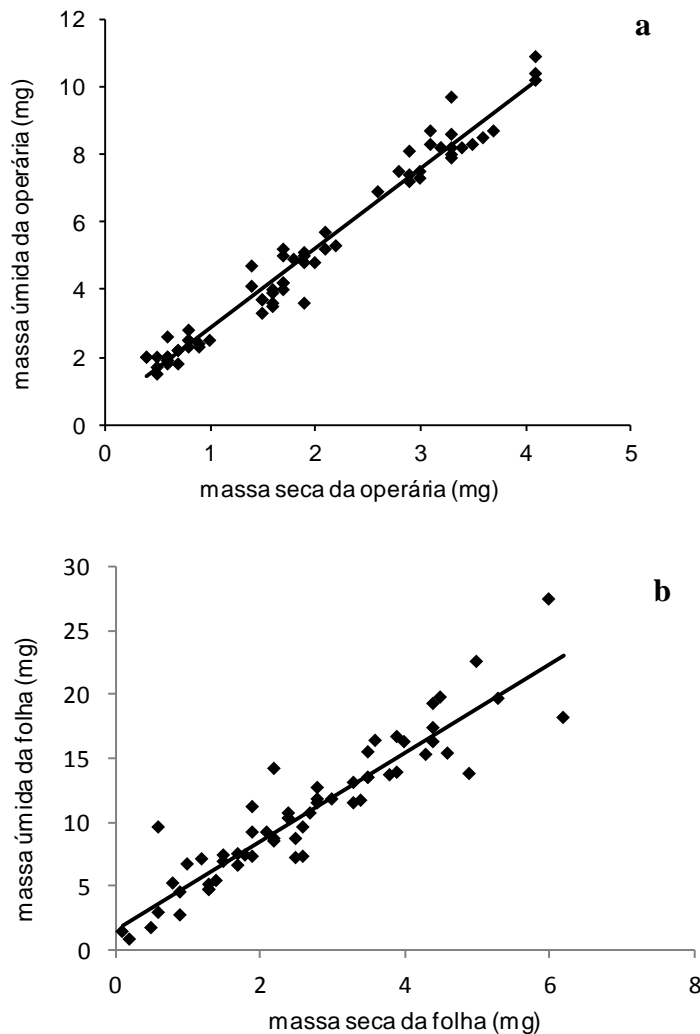


Gráfico 1. **a)** Regressão linear entre a massa seca e massa úmida das operárias (ANOVA: $gl=58$, $F=2221$, $p<0,001$, $R^2=0,97$); **b)** Regressão linear entre a massa seca e massa úmida dos fragmentos foliares (ANOVA: $gl= 58$, $F=354,3$, $p<0,001$, $R^2=0,87$).

As mesmas 60 operárias foram utilizadas para construir um modelo linear entre a massa seca e a largura da cabeça e comprimento da tíbia, e determinar a amplitude de tamanho das três castas físicas correlacionada à massa seca. Para obtenção das medidas morfométricas, utilizou-se retículo micrométrico acoplado a um estereomicroscópio ($\times 1.0$). O modelo revelou uma relação significativa entre as variáveis (ANOVA: $gl= 58$, $F= 696,6$; $p<0,001$; $R^2 = 0,95$) (Gráfico 2), permitindo determinar as amplitudes da massa seca correspondente às classes de tamanho: $P < 1,4$; $M= 1,5 - 2,5$; $G > 2,6$ mg.

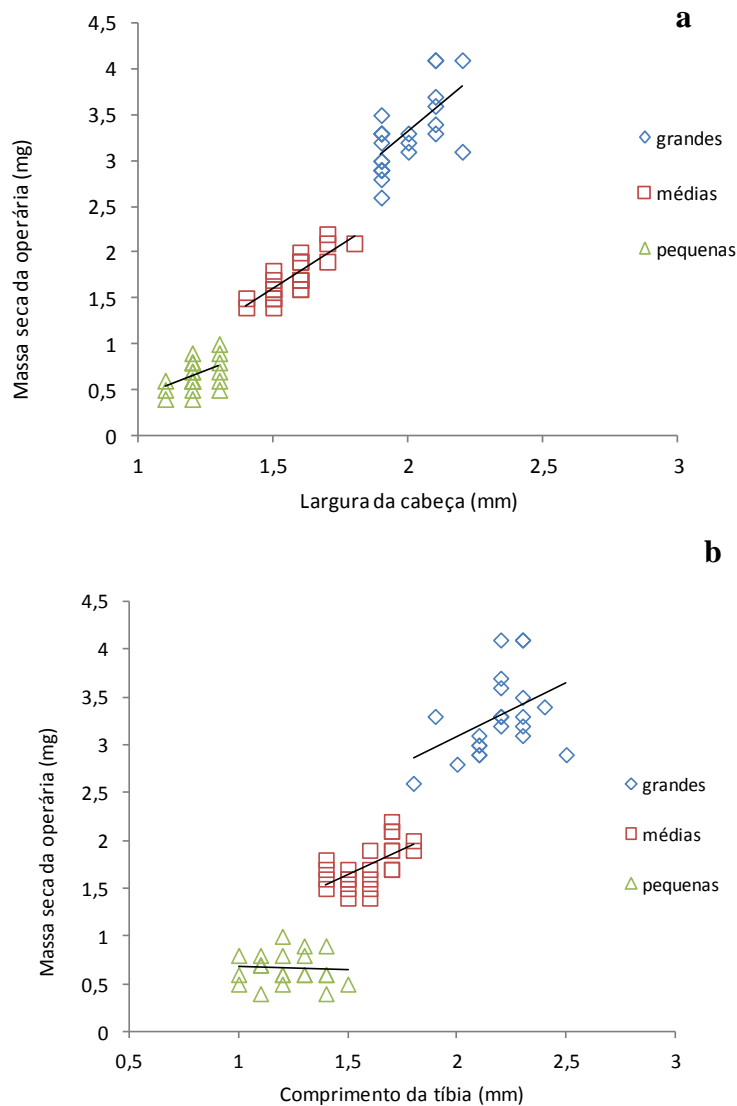


Gráfico 2. Relação entre a massa seca e as medidas morfométricas dos diferentes tamanhos de operárias de *A. subterraneus molestans* (ANOVA: gl= 58, F= 696,6; $p < 0,001$; $R^2 = 0,95$) **a**) largura da cabeça ($p < 0,001$); **b**) comprimento da tíbia ($p = 0,006$).

A carga transportada (“*burden*”: Lutz, 1929; Rissing, 1982, Rudolph & Loudon, 1986) foi determinada pela fórmula:

$$\text{Carga} = [\text{massa seca do fragmento foliar (mg)} + \text{massa seca da operária (mg)}] / \text{massa seca da operária (mg)}$$

Esta taxa permite mensurar a proporção da carga transportada em relação à massa da operária, não ocorrendo a interferência em relação ao polimorfismo, visto que considera a massa do indivíduo.

Além da determinação da carga transportada, calculou-se quantas vezes as operárias carregaram seu próprio peso, dividindo-se a massa do fragmento transportado pela sua própria massa.

Modelos Lineares Generalizados (GLM) foram elaborados para verificar como a carga, velocidade e performance – calculada através do produto da velocidade pela massa seca da folha transportada - (variáveis resposta) variaram em função de fatores fixos contínuos (massa da operária ou carga) e fatores fixos categóricos (comprimento, inclinação, rugosidade das trilhas e tempo decorrido após o início do forrageamento).

O teste de Correlação de Pearson foi aplicado para averiguar o grau de correlação entre a massa da formiga e sua respectiva carga e entre a massa da formiga e a massa do fragmento vegetal transportado.

A fim de verificar se o tamanho das operárias alocadas para a realização do transporte variou em função dos tratamentos, utilizou-se o teste de Kolmogorov-Smirnov para comparar as distribuições de frequência.

Todas as análises foram realizadas através do software R (R Development Core Team, 2008) ao nível de significância de 5%. Quando necessário, os dados foram transformados para a normalização dos mesmos.

2.4 RESULTADOS

Experimento I

O GLM indicou que a carga transportada variou significativamente de acordo com a massa seca da formiga ($p < 0,001$), comprimento da trilha ($p < 0,001$) (Gráfico 3a) e com o tempo decorrido após o recrutamento ($p < 0,001$) (Gráfico 3b), sendo ainda significativas as interações entre massa seca da formiga e comprimento de trilha ($p < 0,001$) e comprimento de trilha e tempo decorrido ($p = 0,01$) ($F_{GLM} = 16,38$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,16$).

Operárias com maior massa transportaram cargas menores, enquanto que operárias menores transportaram maiores cargas. No entanto, em trilhas mais longas, observa-se que operárias das três classes de tamanho transportaram uma carga consideravelmente similar havendo, portanto, uma interferência do comprimento da trilha na relação inversa entre a carga transportada e a massa seca da operária. Também ocorreu um aumento progressivo da carga no decorrer do tempo após o recrutamento.

Considerando a velocidade de deslocamento das operárias, nota-se que esta variável reduz com o aumento da carga transportada ($p < 0,001$) e com o comprimento da trilha ($p < 0,001$) ($F_{GLM} = 23,41$, $p < 0,001$, $R^2 = 0,13$) (Gráfico 4). Ressalta-se que a redução na velocidade de deslocamento em função do aumento da carga foi mais pronunciada em trilhas mais longas, o que é confirmado pela interação significativa entre estes fatores ($p < 0,001$). O

modelo também indicou uma relação significativa entre a velocidade e o tempo decorrido ($p=0,02$), porém não se verifica um padrão na variação da velocidade de acordo com o tempo, isto é a velocidade aumenta e diminui em diferentes momentos após o recrutamento.

A performance variou de acordo com a massa seca da operária ($p<0,001$) e com o comprimento da trilha ($p<0,001$), apresentando-se significativamente menor na trilha de 3m e similar nos outros dois comprimentos de trilha. Nos três comprimentos, maiores formigas apresentaram uma maior performance (Gráfico 5). Além disso, o modelo indicou diferentes valores de performance em relação ao tempo decorrido após o recrutamento, mas não houve um padrão cronológico ($F_{GLM}=20,53$, $p<0,001$, $R^2= 0,29$).

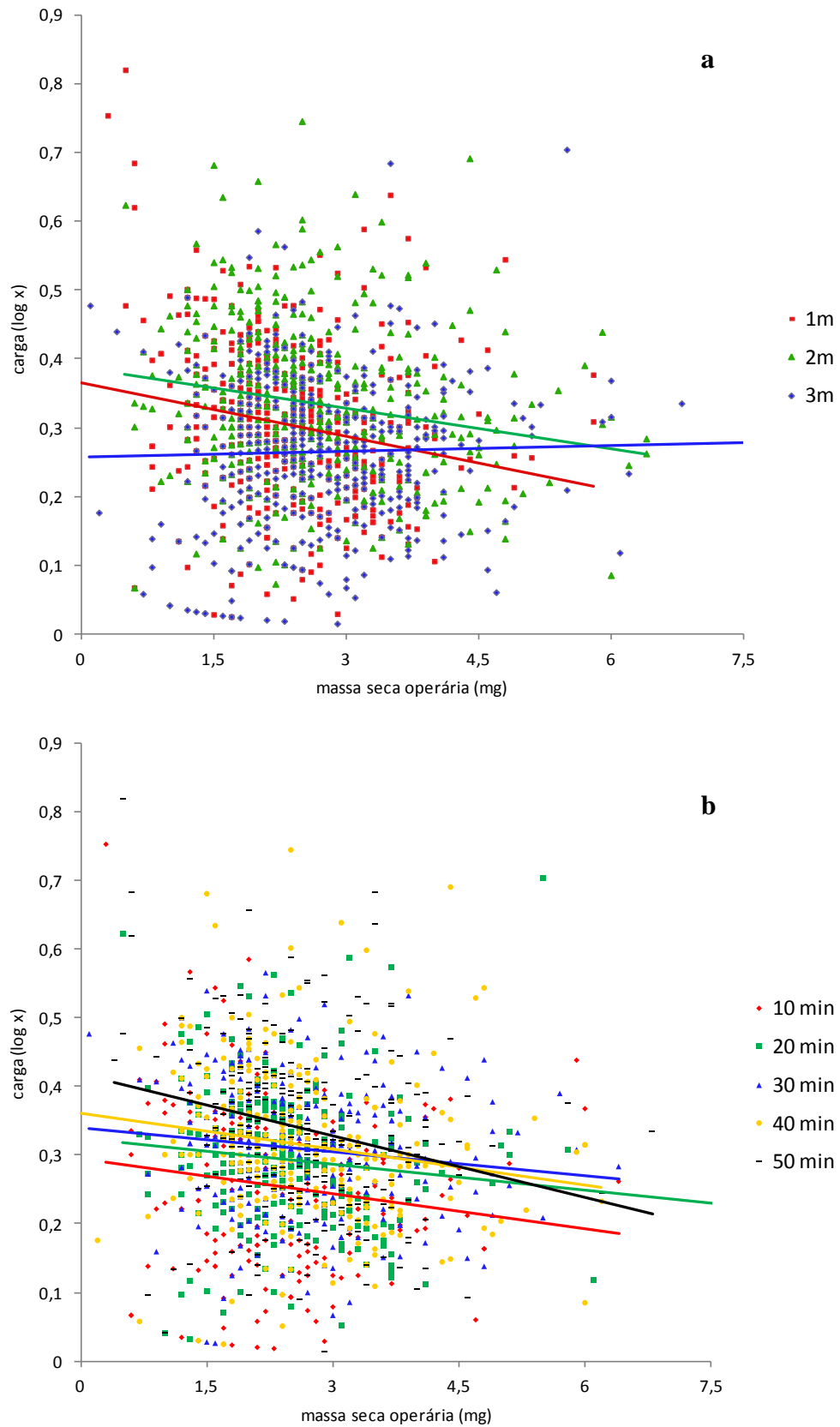


Gráfico 3. Experimento I: **a)** Valor da carga transportada por forrageiras nos diferentes comprimentos de trilha ($F_{GLM}= 16,38$; $p<0,001$; $R^2=0,16$); **b)** Valor da carga transportada em relação ao peso da operária nos diferentes tempos após o recrutamento ($F_{GLM}= 16,38$; $p<0,001$; $R^2=0,16$).

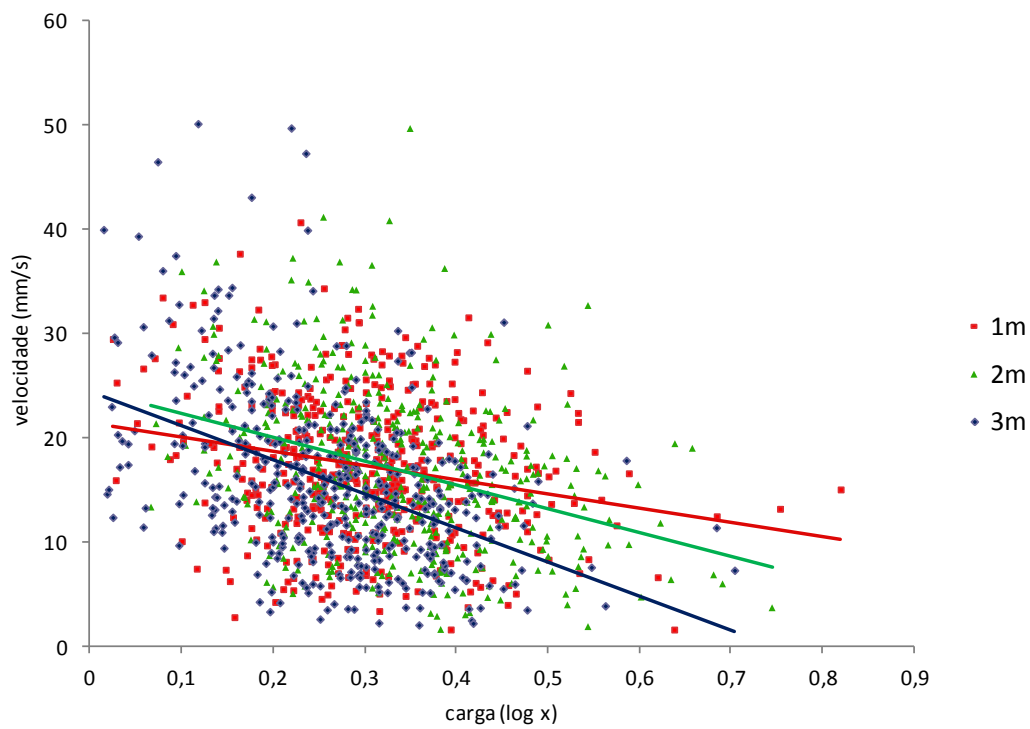


Gráfico 4. Experimento I: Velocidade das operárias carregadas em relação à carga transportada nos diferentes comprimentos de trilha (F_{GLM}=23,41, p<0,001, R²= 0,13).

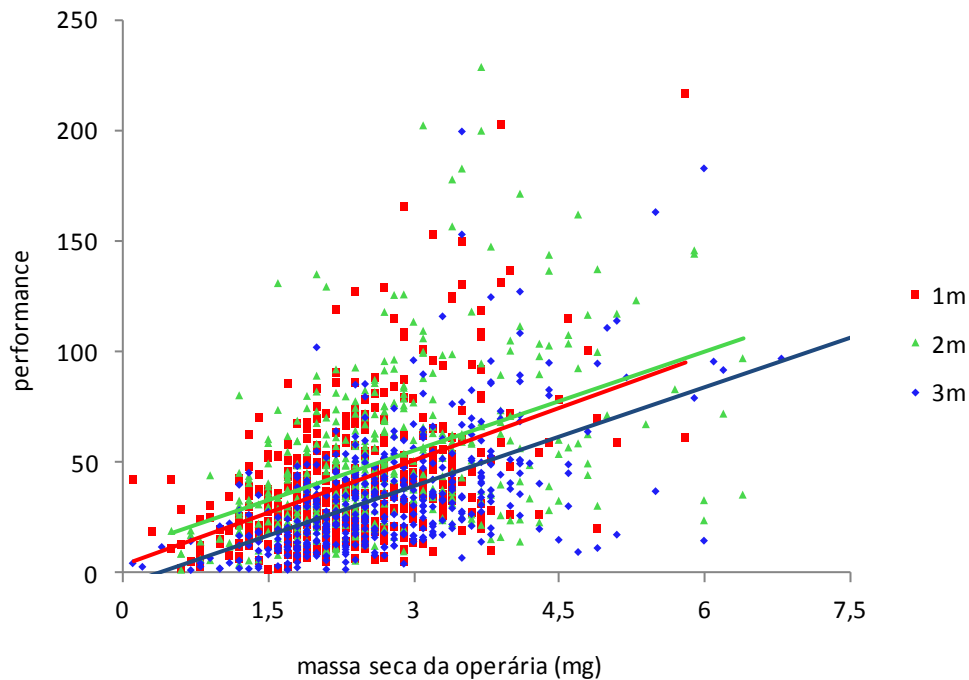


Gráfico 5. Experimento I: Performance das operárias nos diferentes comprimentos de trilha (F_{GLM}=20,53, p<0,001, R²= 0,29).

Diferentes comprimentos de trilha também influenciaram na alocação de operárias de diferentes classes de tamanho no forrageamento, haja vista que há diferença significativa entre a distribuição de frequência da massa seca das operárias na trilha de 1m com os outros dois comprimentos de trilha (2m: $D=0,12$, $p=0,0024$; 3m: $D=0,16$, $p<0,001$). Nas trilhas de 1m, verifica-se maior frequência de operárias pequenas e médias e menor frequência de operárias grandes (Gráfico 6).

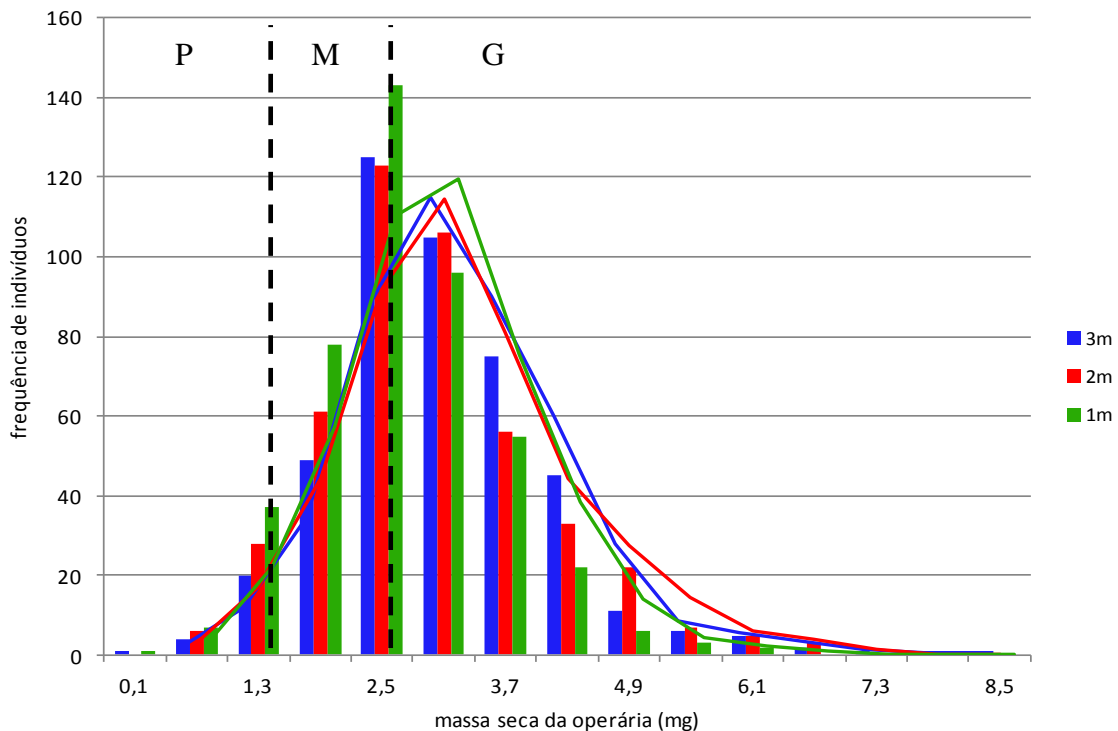


Gráfico 6. Distribuição de frequência das massas secas das operárias nos diferentes comprimentos de trilha, destacando-se as três classes de tamanho de forrageiras (P=pequenas, M=médias, G=grandes).

Experimento II

A carga transportada pelas forrageiras não variou em função das diferentes inclinações da trilha ($p=0,50$). As maiores cargas foram transportadas por operárias com menor massa ($p<0,001$) (Gráfico 7). A variação da carga transportada também sofreu efeito do tempo decorrido após o recrutamento ($p<0,001$), apesar de não ocorrer um aumento ou redução da carga de maneira progressiva ($F_{GLM}=6,19$; $p<0,001$; $R^2=0,11$).

Entretanto, a velocidade sofreu um efeito significativo tanto em função da carga transportada ($p<0,001$) quanto da inclinação da trilha ($p<0,001$). Nas trilhas plana e ascendente, maiores cargas implicaram em uma menor velocidade de deslocamento enquanto que na trilha descendente, maiores cargas foram transportadas em maior velocidade (Gráfico

8). Observa-se, ainda, um efeito do tempo após o recrutamento na velocidade de locomoção das operárias ($p < 0,001$), porém não há um padrão na variação da velocidade registrada ($F_{GLM} = 6,91$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,11$).

Já em relação à performance, esta variou em função da massa seca da operária ($p < 0,001$) e da inclinação da trilha ($p < 0,001$), ocorrendo uma interação entre estes dois fatores ($p < 0,001$). Observa-se maiores valores de performance das operárias na trilha plana e valores similares nas trilhas ascendente e descendente. Operárias de maior massa apresentaram maior performance, sendo esta relação mais acentuada na trilha plana (Gráfico 9). Se tratando do tempo decorrido após o recrutamento, a performance variou significativamente ($p < 0,001$), mas não observou-se uma padrão durante as sucessivas amostragens ($F_{GLM} = 18,67$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,28$).

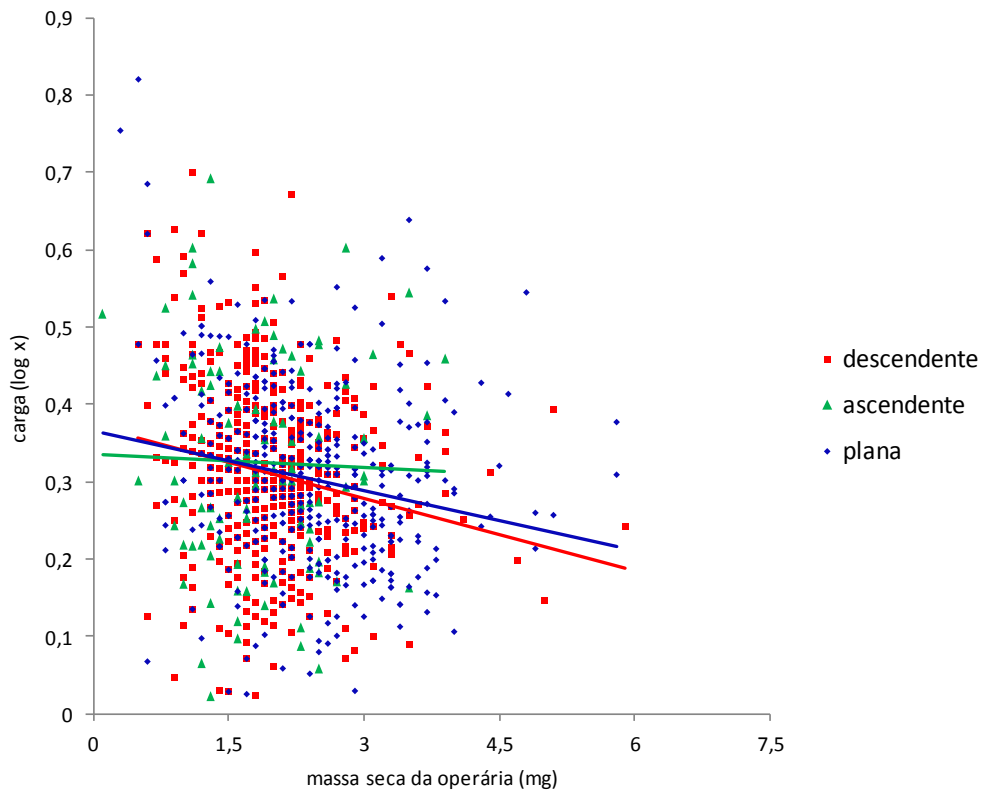


Gráfico 7. Experimento II: Valor da carga transportada por forrageiras nas diferentes inclinações de trilha ($F_{GLM} = 6,19$; $p < 0,001$; $R^2 = 0,11$).

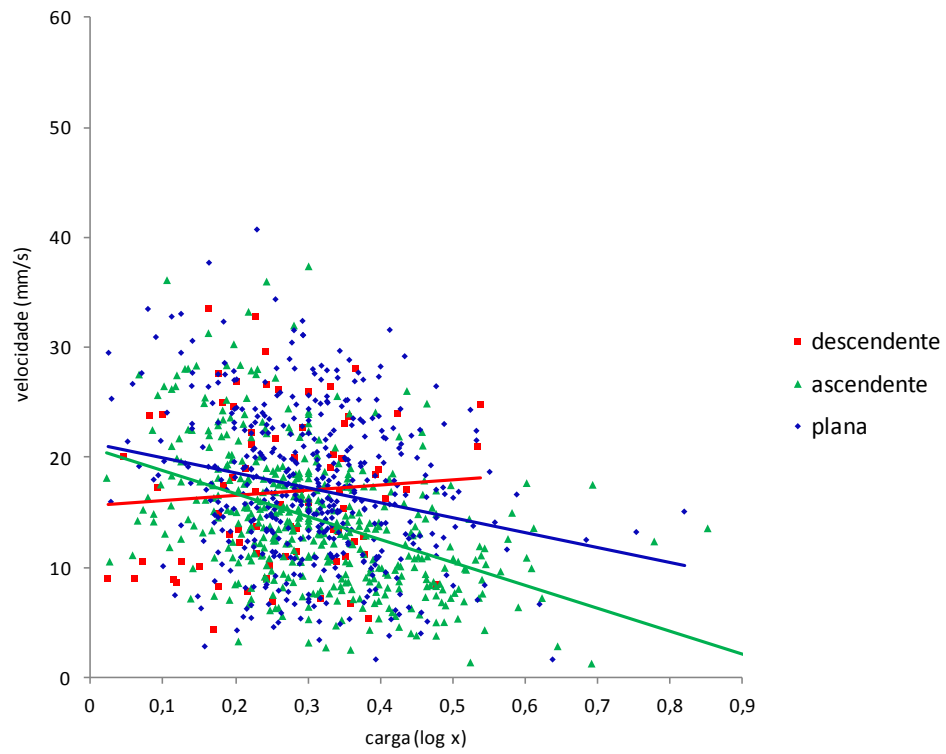


Gráfico 8. Experimento II: Velocidade das operárias carregadas em relação à carga transportada nas diferentes inclinações de trilha ($F_{GLM}=6,91$; $p<0,001$; $R^2=0,11$).

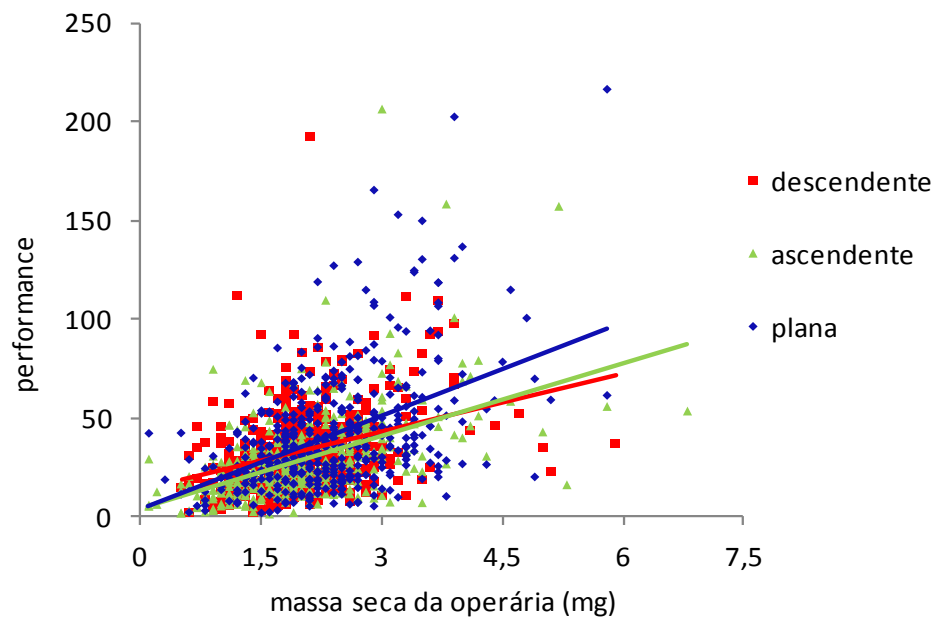


Gráfico 9. Experimento II: Performance das operárias nas diferentes inclinações de trilha ($F_{GLM}=18,67$; $p<0,001$; $R^2=0,28$).

Não houve diferença significativa na distribuição da frequência da massa seca das operárias entre as trilhas ascendente e descendente ($D=0,06$; $p=0,23$). Porém, verifica-se uma diferença na distribuição da frequência da massa seca destas com relação à trilha plana (ascendente: $D=0,19$, $p<0,001$; descendente: $D=0,24$, $p<0,001$), na qual há maior ocorrência de operárias grandes e menor ocorrência de operárias pequenas (Gráfico 10).

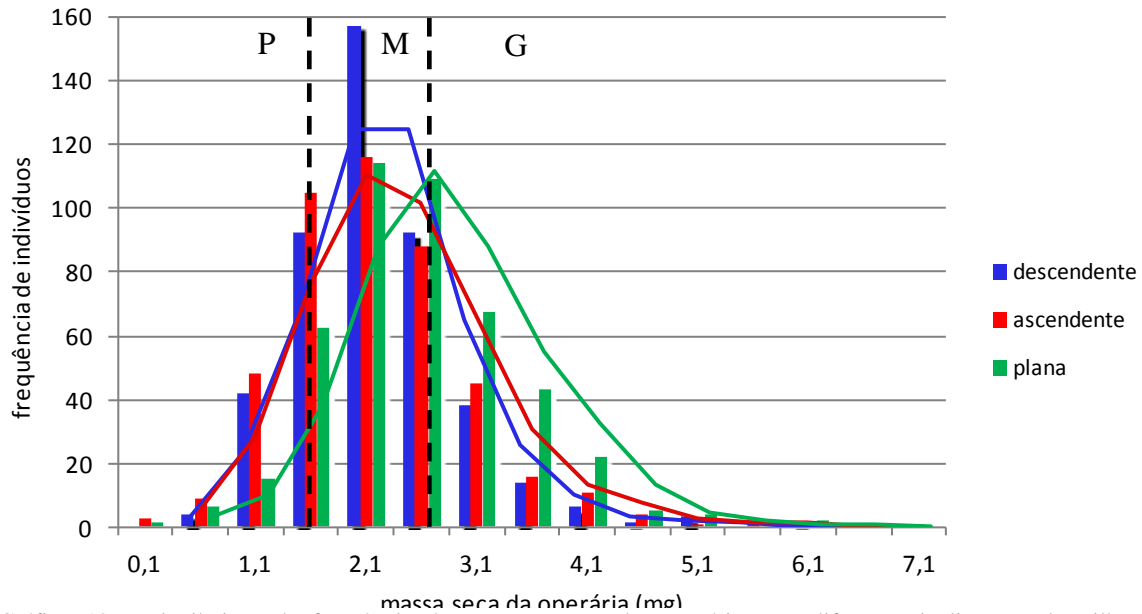


Gráfico 10. Distribuição de frequência das massas secas das operárias nas diferentes inclinações de trilha, destacando-se as três classes de tamanho de forrageiras (P=pequenas, M=médias, G=grandes).

Experimento III

A carga transportada também variou de acordo com o tipo de substrato da trilha ($p<0,001$) e com a massa seca da operária ($p<0,001$), ocorrendo uma interação entre estes fatores ($p<0,001$). Para operárias de mesma massa, observa-se que o transporte das menores cargas ocorre no substrato areia, aumentando na trilha lisa e progressivamente no substrato cascalho (Gráfico 11a). O tempo após o recrutamento também exerceu efeito na carga, ressaltando seu aumento no decorrer dos intervalos consecutivos de tempo ($p<0,001$) (Gráfico 11b) ($F_{GLM}=8,89$; $p=0,004$; $R^2=0,14$).

Maiores cargas implicam na redução da velocidade de locomoção das operárias nos substratos areia e liso ($p<0,001$). No entanto, o substrato cascalho afeta a velocidade da operária de modo que, para qualquer valor de carga, a velocidade quase não se altera. Ressalta-se que os menores valores registrados para a velocidade foram relacionados à este substrato. Nas trilhas lisa e com areia, a velocidade é dependente tanto da carga como do tipo do substrato ($p<0,001$), sendo maior no substrato liso (Gráfico 12). Apesar do modelo indicar

efeito significativo, o tempo decorrido após o início recrutamento não esteve relacionado à diminuição ou aumento na velocidade de locomoção das operárias progressivamente ($p=0,006$) ($F_{GLM}=319,3$; $p<0,001$; $R^2=0,68$).

Novamente, o modelo indicou que operárias de maior massa apresentaram maior performance ($p<0,001$). Além disso, a rugosidade da trilha atribuiu diferentes valores de performance ($p<0,001$): maiores valores foram verificados nas trilhas lisas, sendo que a performance das operárias no substrato areia e no substrato cascalho não diferiram significativamente (Gráfico 13). Houve uma relação significativa entre a performance e o tempo decorrido ($p<0,001$), porém não verifica-se um aumento ou diminuição sucessivos em diferentes momentos após o recrutamento ($F_{GLM}=51,65$; $p<0,001$; $R^2=0,52$).

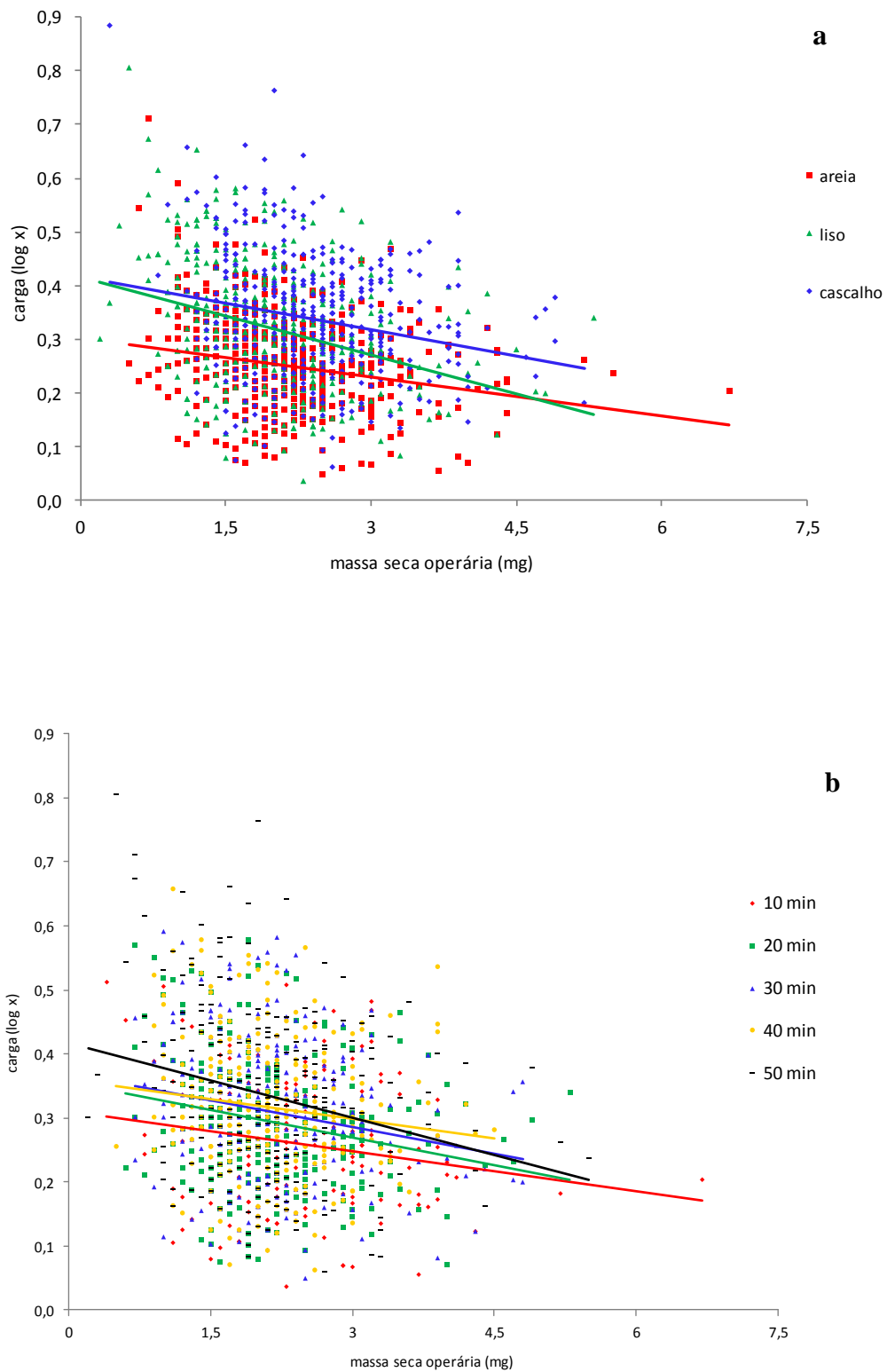


Gráfico 11. Experimento III: **a)** Valor da carga transportada por forrageiras nos diferentes substratos presentes na trilha ($F_{GLM}=8,89$; $p=,004$; $R^2=0,14$); **b)** Valor da carga transportada em relação ao peso da operária nos diferentes tempos após o recrutamento ($F_{GLM}=8,89$; $p=0,004$; $R^2=0,14$).

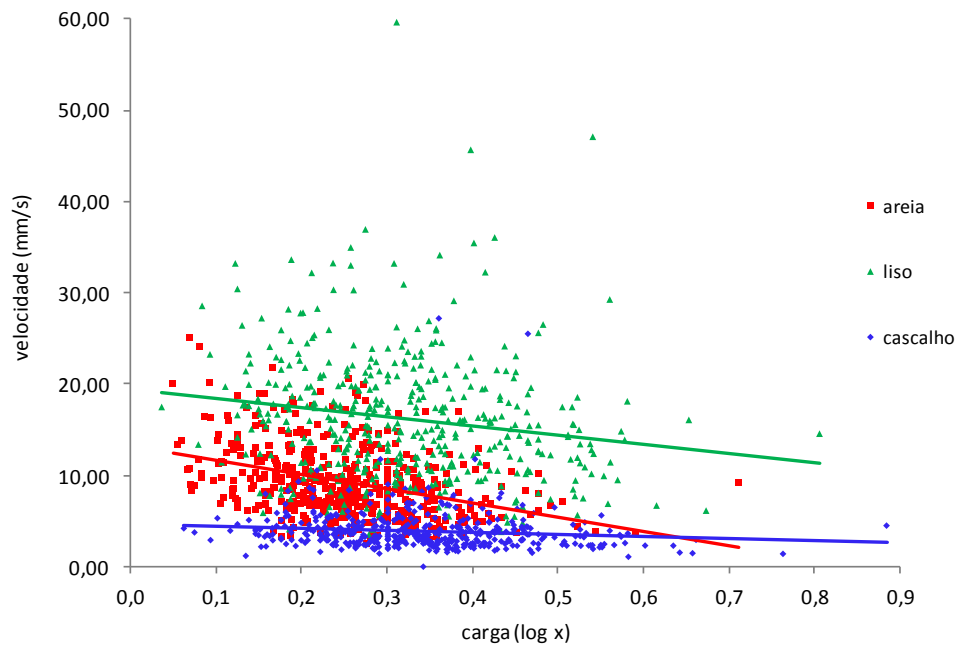


Gráfico 12. Experimento III: Velocidade das operárias carregadas em relação à carga transportada nos diferentes substratos presentes na trilha ($F_{GLM}=319,3$; $p<0,001$; $R^2=0,68$).

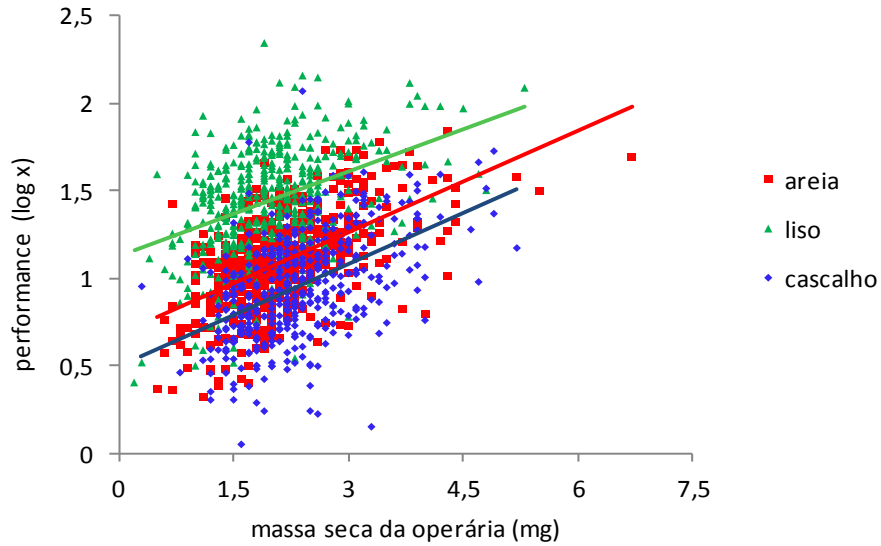


Gráfico 13. Experimento III: Performance das operárias nos diferentes substratos presentes na trilha ($F_{GLM}=51,65$; $p<0,001$; $R^2=0,52$).

De acordo com o teste de Kolmogorov Smirnov, há diferença na distribuição da frequência da massa seca das forrageiras entre os três tipos de substratos (areia x cascalho: $D=0,14$, $p<0,001$; areia x liso: $D=0,11$, $p=0,005$; cascalho x liso: $D=0,20$, $p<0,001$). Um maior contingente de operárias grandes foi registrado em trilhas com substrato cascalho e de operárias pequenas na trilha lisa (Gráfico 14)

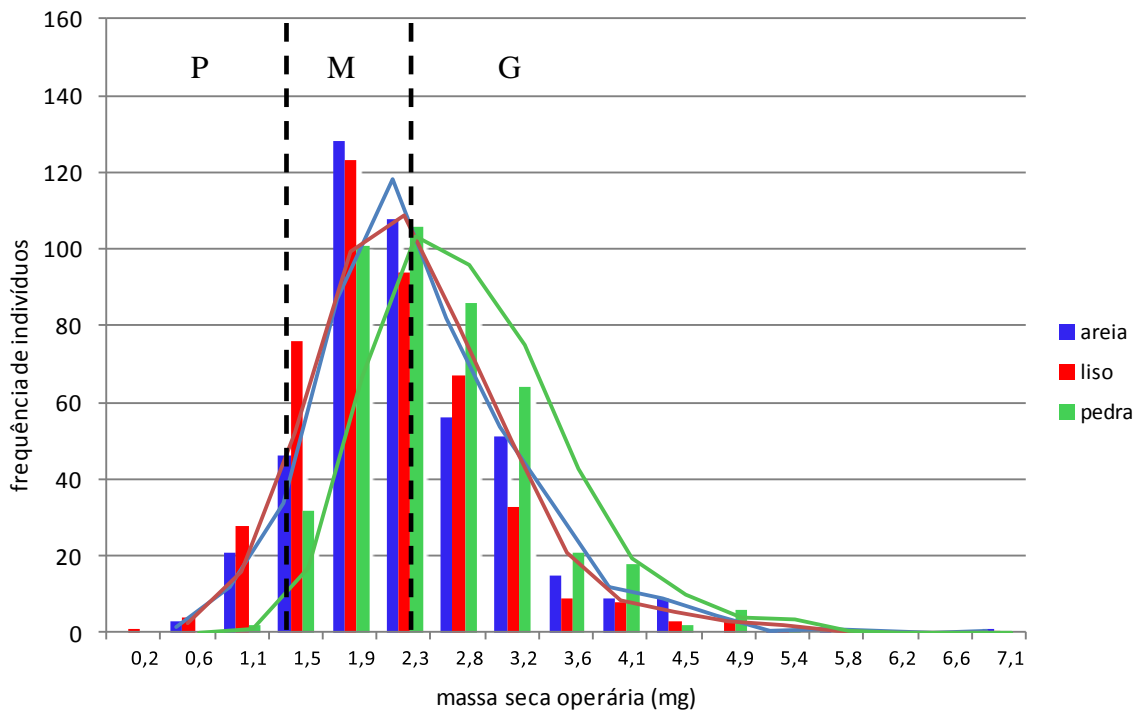


Gráfico 14. Distribuição de frequência das massas secas das operárias nos diferentes substratos presentes na trilha, destacando-se as três classes de tamanho de forrageiras (P=pequenas, M= médias, G= grandes).

Correlação entre a massa da operária com a massa da folha e também com a carga transportada

Para os três experimentos realizados, os resultados indicam uma correlação positiva e significativa entre a massa da operária e a massa do fragmento vegetal transportado (Experimento I – Pearson: $gl= 1348$, $t= 21,09$, $p<0,001$, $R^2= 0,49$; Experimento II – Pearson: $gl= 216$, $t= 3,58$, $p<0,001$, $R^2=0,23$; Experimento III – Pearson: $gl=1348$, $t=17,88$, $p<0,001$, $R^2= 0,43$) (Gráfico 15). Portanto, operárias maiores transportam fragmentos de folha maiores.

Ao contrário, a massa da operária correlaciona-se significativa e negativamente em relação à carga transportada, isto é, operárias menores transportam proporcionalmente cargas maiores, enquanto que operárias de maiores massa transportam cargas proporcionalmente menores (Experimento I - Pearson: $gl= 1348$, $t= -4,96$, $p<0,001$, $R^2= -0,13$; Experimento II -

Pearson: $gl= 216$, $t= -6,47$, $p<0,001$, $R^2= -0,40$; Experimento III – Pearson: $gl=1348$, $t=-7,66$, $p<0,001$, $R^2= -0,20$) (Gráfico 16).

A respeito da relação entre a massa da operária e do fragmento foliar transportado, observou-se nos três experimentos que, em média, as forrageiras transportam 1,1 vezes seu próprio peso (Experimento I– $1,1\pm 0,6$; Experimento II – $1,1\pm 0,8$; Experimento III – $1,1\pm 0,6$).

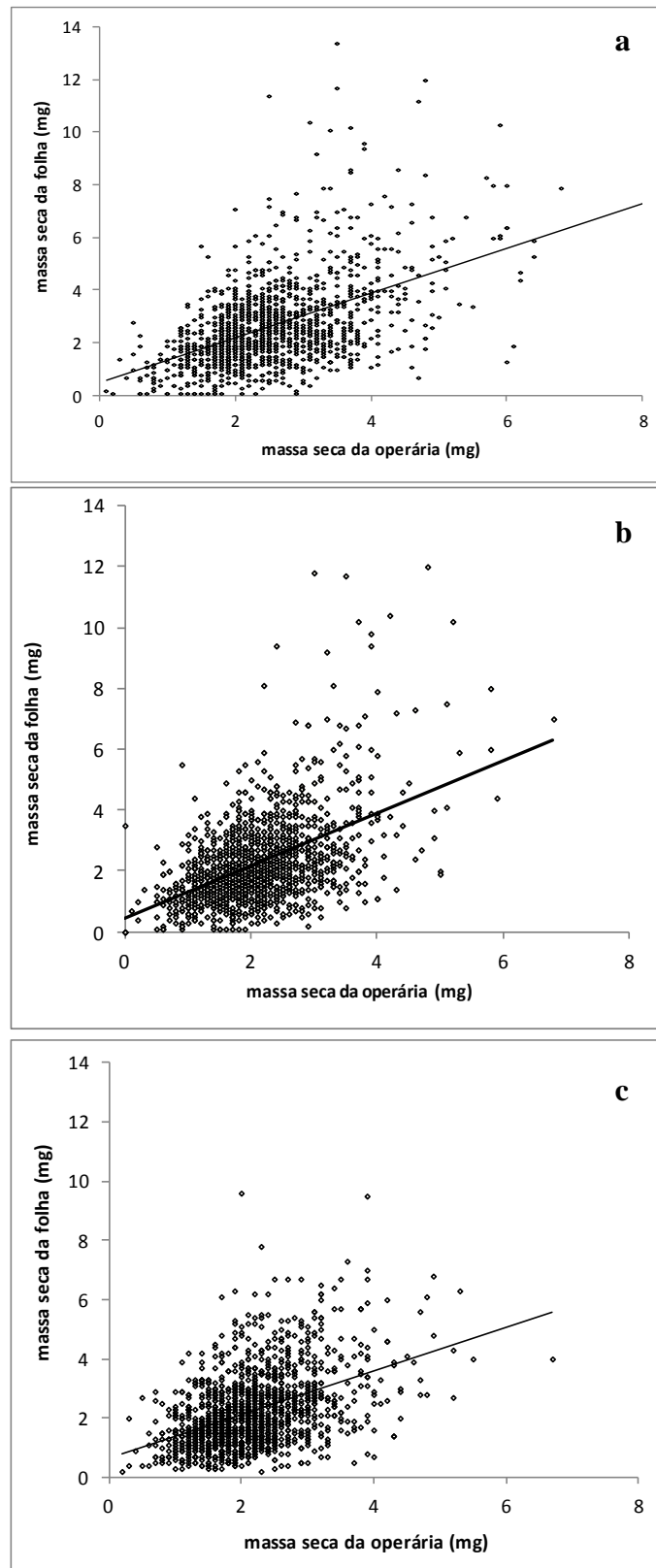


Gráfico 15. Relação entre a massa seca da operária e a massa seca da folha transportada a) Experimento I - Pearson: $gl= 1348$, $t= 21,09$, $p<0,001$, $R^2= 0,49$; b) Experimento II - Pearson: $gl= 1348$, $t= 3,58$, $p<0,001$, $R^2=0,23$; c) Experimento III - Pearson: $gl=1348$, $t=17,88$, $p<0,001$, $R^2= 0,43$.

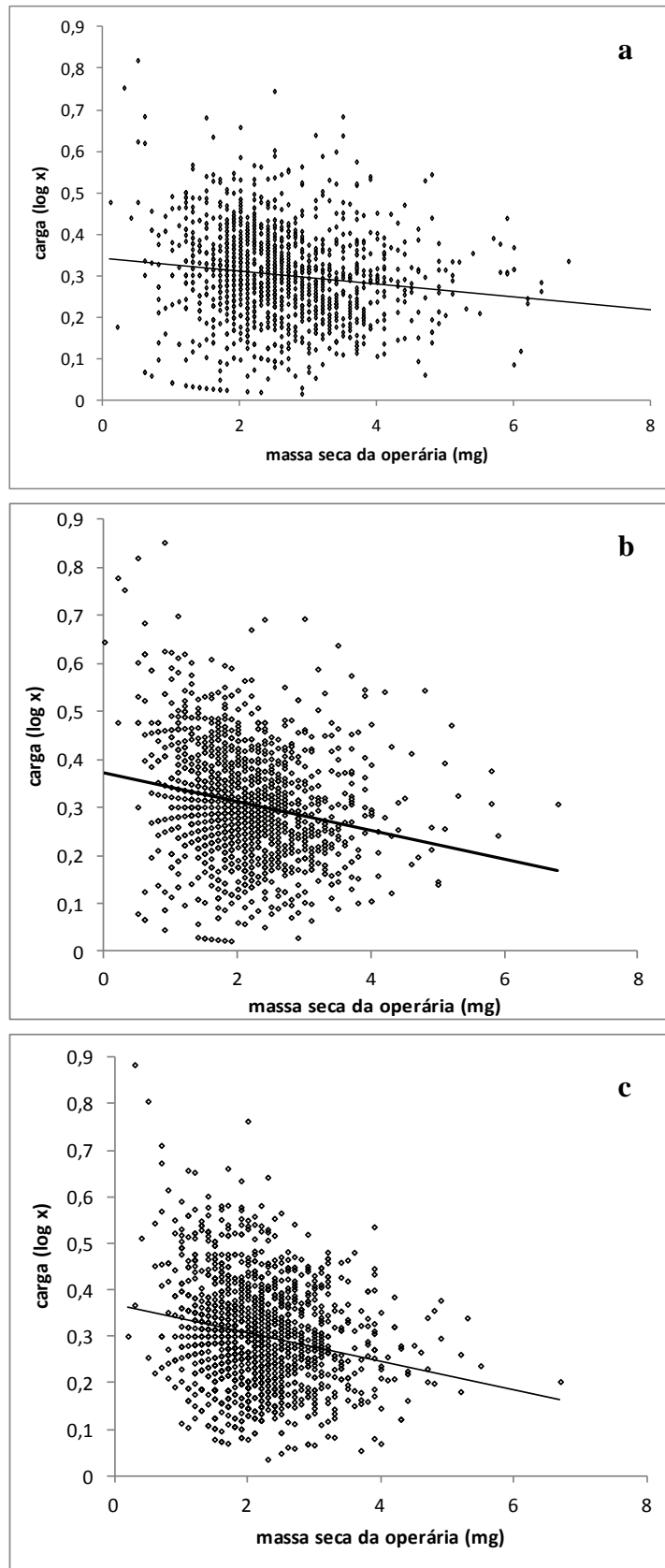


Gráfico 16. Relação entre a massa seca da operária e sua carga transportada a) Experimento I - Pearson: $gl= 1348$, $t= -4,96$, $p<0,001$, $R^2= -0,13$; b) Experimento II - Pearson: $gl= 1348$, $t= -6,47$, $p<0,001$, $R^2= -0,40$; c) Experimento III - Pearson: $gl=1348$, $t=-7,66$, $p<0,001$, $R^2= -0,20$.

2.5 DISCUSSÃO

O presente estudo demonstra que forrageiras de *A. subterraneus molestans* ajustam a carga transportada frente a modificações impostas nas características físicas da trilha. Diferenças físicas nas trilhas atribuíram diferentes valores para a carga transportada e velocidade de locomoção, alterando a relação na qual operárias menores transportam maiores cargas e as maiores, menores cargas.

Em função do aumento do comprimento da trilha, menores cargas foram transportadas, destacando-se que operárias das três classes de tamanho transportaram uma carga similar na trilha manipulada com maior comprimento (3m). Operárias pequenas reduziram a carga a fim de não comprometer a velocidade, haja vista que maiores cargas implicam em uma menor velocidade. Já operárias grandes aumentaram a carga mesmo em detrimento da velocidade. Além disso, houve um aumento na alocação de operárias grandes nas trilhas mais longas, o que pode ser entendido como efeito compensatório do aumento da carga e consequente redução da velocidade. Entretanto, o ajuste do tamanho do fragmento e alocação diferencial das maiores forrageiras parece não ter sido eficiente para a manutenção da performance, dado os menores valores registrados na trilha de 3m. A baixa velocidade das operárias verificada nesta trilha foi o principal fator para este resultado.

O aumento da carga transportada em função do aumento do comprimento de trilha também é verificado para *A. lundii* (Roces, 1990b), sendo os resultados similares quando se observa o registrado nas trilhas de 1 e 2m. Estes resultados corroboram com a hipótese do forrageamento central, em que as operárias devem maximizar sua carga, aumentando o tamanho desta quanto maior a distância do recurso ao ninho (Orians & Pearson, 1979). No entanto, na trilha de 3m tal aumento de carga foi registrado apenas para as operárias grandes.

Para *Atta colombica*, mesmo o incremento de 2 vezes o comprimento da trilha não implica em um aumento da carga, assim como o observado no presente estudo na trilha de 3m (Shutler & Mullie, 1991) Entretanto, em ambos estudos, um maior número de operárias grandes foi encontrado na trilha mais longa, o que pode ser entendido como um balanço realizado pela colônia para manter a taxa ótima de entrega de folhas por unidade de tempo, dado que operárias grandes caminham mais rápido.

Em estudos envolvendo a espécie *Atta cephalotes* o aumento da carga em função da distância entre recurso e colônia também não foi verificado (Wetterer, 1990; 1991), mas a alocação diferencial de operárias de diferentes tamanhos não foi avaliada.

A dissimilaridade entre os resultados registrados para *Atta e Acromyrmex* pode estar relacionada a diferenças no comportamento de forrageamento e no grau de polimorfismo entre os gêneros ou até mesmo entre espécies (Weber, 1972). Portanto, hipóteses relacionadas ao forrageamento em formigas cortadeiras devem ser testadas para ambos os gêneros, evitando-se generalizações.

As diferentes inclinações da trilha não afetaram diretamente os valores da carga transportada, porém foram determinantes na variação da velocidade das operárias. A locomoção das forrageiras transportando cargas na trilha ascendente mostrou ser mais difícil, enquanto nas trilhas descendentes, mostrou-se mais fácil, visto os menores e maiores valores de velocidade, respectivamente. Tal argumento refuta os resultados obtidos para *Camponotus* sp., onde a locomoção em trilhas verticais não acarretou em uma mudança no custo do transporte da carga (Lipp *et al.*, 2005).

Quando as forrageiras caminham na trilha ascendente, elas descem para alcançar o recurso. O ajuste da carga na trilha ascendente compensou a baixa velocidade das operárias nesta trilha, apresentando assim, uma performance similar a registrada na trilha descendente. Na trilha plana, os maiores valores da performance são decorrentes da alta velocidade das operárias de todas as classes de tamanho somado a maior ocorrência de operárias grandes.

Contrastando com as outras angulações, a velocidade na trilha descendente aumentou em função do aumento da carga transportada. Ao longo do deslocamento em inclinações, o componente gravitacional exerce uma força adicional no deslocamento da formiga no sentido descendente (Seidl & Wehner, 2008), promovendo um expressivo aumento na velocidade.

A manipulação da rugosidade feita através da modificação do substrato da trilha acarretou ajuste na carga transportada bem como variação na velocidade de locomoção das operárias. A redução da velocidade registrada indicou que o cascalho representa uma grande dificuldade de locomoção para as operárias enquanto a superfície lisa facilitou o deslocamento, propiciando um aumento da velocidade das forrageiras. Porém, as cargas transportadas no substrato liso apresentaram massa intermediária comparando-se os tipos de superfície testados. Sugere-se que as cargas transportadas neste substrato foram maiores em relação ao substrato areia em função da trilha favorecer o deslocamento, permitindo um aumento da carga sem prejuízo da velocidade.

Comparando as menores velocidades de locomoção registradas nos três experimentos, observa-se que os menores valores ocorrem no substrato cascalho. Além disso, a velocidade manteve-se constante, independente da carga transportada. Portanto, como mecanismo compensatório, operárias de todos os tamanhos aumentaram sua carga no substrato cascalho a

fim de maximizar a entrega de folhas para a colônia por unidade de tempo, já que o retorno no aporte de fragmentos vegetais apresentava-se prejudicado pela diminuição da velocidade em relação aos outros substratos.

Confirmando a eficiência do ajuste da carga e da alocação de um maior número de operárias grandes, a performance obtida no substrato cascalho, independente da baixa velocidade, foi similar à registrada no substrato areia. Já o substrato liso possibilitou o incremento tanto da carga quanto da velocidade e, por conseguinte, os maiores valores de performance, comparando-se com os outros dois substratos.

As trilhas cobertas por areia podem ser consideradas vias com a superfície que mais se assemelha àquela comumente encontrada em trilhas de forrageamento no campo. Neste tipo de trilha os valores da velocidade de locomoção das operárias foram intermediários aos registrados para trilhas sem rugosidade (substrato liso), e com rugosidade alta (substrato cascalho).

Os resultados da manipulação da rugosidade evidenciam a importância da limpeza da trilha física para o forrageamento, sendo a eficiência no transporte de folhas dependente da superfície por onde as operárias transitam. Para *Atta*, a remoção de 1Kg de serrapilheira das trilhas representa um custo de 4,6 kJ que é energeticamente repostado por 8.000 cargas foliares (Howard, 2001). O aporte desta massa vegetal é rápido e facilmente obtido tendo em vista o contingente populacional de uma colônia de *Atta* estimado entre 1 a 7 milhões de operárias (Martin *et al.*, 1967; Pereira-da-Silva, 1975) Dessa forma, o custo da construção e manutenção de trilhas físicas é praticamente irrelevante, ainda mais considerando o incremento na velocidade em trilhas de forrageamento (Rockwood & Hubbell, 1987). Para *Acromyrmex*, cujas colônias são menos populosas (Gonçalves, 1961), provavelmente o custo da formação do sistema de trilhas é maior do que para *Atta*, mas os dados obtidos suportam a hipótese que trilhas físicas aumentam a eficiência no forrageamento.

Estudos com formigas cortadeiras demonstram uma dependência direta entre a massa e/ou tamanho do fragmento vegetal e a massa da forrageira (Lutz, 1929; Cherrett, 1972; Rudolph & Loudon, 1986; Lighton *et al.*, 1987; Wetterer, 1990; Burd, 2000, 2001), mas poucos utilizam o gênero *Acromyrmex* como modelo (*A. lundii* - Roces, 1990b; Roces & Núñez, 1993). Por outro lado, a correlação entre a carga transportada e massa da operária revela que operárias grandes proporcionalmente carregam menores cargas quando comparadas às transportadas por operárias pequenas. Isto porque o cálculo da carga considera a divisão do total da massa deslocada pela massa corporal da operária e, conseqüentemente,

fornece uma medida proporcional. Desta maneira, embora os fragmentos transportados por operárias pequenas sejam menores, estas transportam uma maior carga até à colônia.

As diferenças encontradas nas cargas transportadas pelos três tamanhos de forrageiras são justificadas pela existência de uma escala alométrica entre as medidas das diferentes castas físicas de uma colônia de formigas cortadeiras. Medições realizadas na polimórfica espécie *Atta columbica*, comprovam que proporcionalmente, o tamanho das pernas diminui com o aumento do tamanho corporal das operárias. Ou seja, proporcionalmente, forrageiras menores possuem pernas maiores (Feener *et al.*, 1988).

Já a correlação entre a massa da forrageira e a massa do material vegetal cortado em parte pode ser explicado pelo comportamento da formiga em ancorar suas pernas posteriores na borda da folha e a cortarem em função do diâmetro que conseguem alcançar (Weber, 1972). Porém, o presente estudo evidencia que a determinação do tamanho do fragmento vegetal é flexível diante das dificuldades impostas por diferentes características na trilha de forrageamento.

A velocidade de deslocamento foi negativamente influenciada por cargas mais pesadas bem como pela dificuldade imposta pelas trilhas, registrando-se os menores valores nas trilhas de 3m, com inclinação ascendente e com cascalho. Sendo a velocidade um fator determinante para a manutenção da eficiência da colônia (Hurlbert *et al.*, 2008) e influenciada negativamente por cargas pesadas (Zollikofer, 1994), houve a modulação no comportamento das forrageiras a fim de manter a performance individual no transporte de folhas. Em relação ao experimento I e II, considerando a trilha de 3m de comprimento e a trilha ascendente como as vias mais difíceis, a relação entre a carga transportada e a massa da operária foi diferente quando comparada às trilhas com maior facilidade de locomoção. Entretanto, confirmou-se a eficiência do ajuste apenas nos experimentos II e III, onde a performance das trilhas consideradas mais difíceis não foi a mais baixa.

O que se observa é uma interdependência dos fatores dificuldade da trilha, carga, velocidade e performance. Em trilhas mais difíceis, operárias menores diminuíram sua carga e, em contrapartida, operárias grandes aumentaram a carga transportada. Operárias menores transportam maiores cargas, sendo vantajoso diminuírem o seu valor, a fim de não reduzir ainda mais sua velocidade que está sob a influência negativa da dificuldade de locomoção imposta pela trilha. Operárias grandes de *Acromyrmex*, além de transportarem proporcionalmente menores cargas, são mais velozes (Constant *et al.*, 2012). Assim, houve um aumento da carga de forma a não comprometer fortemente a velocidade de locomoção. A maximização da carga não parece ser a estratégia adotada para a otimização da performance

individual (Roces & Núñez, 1993; Burd, 1996a). Portanto, operárias não carregam um limite máximo do tamanho da carga, existindo uma amplitude entre os possíveis tamanhos (Dussutour *et al.*, 2009) que podem ser selecionados a partir de moduladas decisões tomadas pelas forrageiras.

Quatro diferentes mecanismos são propostos para explicar a modulação da carga transportada (Dussutour *et al.*, 2009). No presente estudo, os resultados obtidos podem ser explicados por dois destes mecanismos: a variação do estado motivacional da operária consequente da dificuldade da trilha (Roces & Holldobler, 1994) ou através do aprendizado (Kim, 2007; Dussutour *et al.*, 2009).

Trilhas que impõem maior dificuldade na locomoção das operárias reduzem o estado motivacional das operárias (Dussutour *et al.*, 2009), sendo este diretamente correlacionado com o tempo dedicado ao corte do fragmento (Burd, 1996b). Por outro lado, trilhas mais difíceis implicam em um maior custo energético para o transporte de uma mesma carga por uma operária de mesma massa. Dado que o custo energético interfere no estado motivacional da operária (Schilman & Roces, 2008), pode-se supor que o ajuste da carga seja feito em função do esforço imposto pela trilha até que a operária alcance o recurso alimentar.

Já em relação ao aprendizado, as operárias podem ser hábeis em ajustar a carga como resultado oriundo do deslocamento em diferentes tipos de trilha através de um mecanismo de tentativa e erro. Este processo demanda sucessivas viagens entre o recurso alimentar e a colônia até que as operárias encontrem um tamanho ótimo da carga, usando este como um modelo para o corte das seguintes (Dussutour *et al.*, 2009).

A interferência do tempo decorrido após o recrutamento na velocidade de locomoção indica que, para uma mesma carga, operárias irão se locomover a velocidades distintas. Além disso, operárias de mesma massa transportaram cargas distintas ao longo do período de forrageamento analisado. O aumento progressivo da carga nos experimentos I e III está relacionado com a hipótese da transferência de informação. Diante de um recurso alimentar recém-descoberto, operárias diminuem a carga no início do forrageamento, sacrificando sua taxa individual de aporte de folhas, mas contribuindo para a transferência da informação sobre o alimento para suas companheiras (Roces & Núñez, 1993). Aumentando a comunicação entre as forrageiras, a trilha química que garante o acesso ao recurso é reforçada e a monopolização do alimento favorecida pelo pioneirismo da descoberta (Bollazzi & Roces, 2011).

O aumento progressivo da carga transportada ao longo do tempo verificada neste estudo amplia a hipótese da transferência da informação (Roces & Núñez, 1993), visto que os

autores fizeram essa generalização a partir da variação da qualidade do recurso oferecido. No presente experimento, obteve-se a mesma resposta, mesmo sem manipulações na qualidade do recurso.

Estudos confirmam a ocorrência do ajuste da carga transportada diante à alterações físicas na espessura (Wetterer, 1990; van Breda & Stradling, 1994) como também na altura do fragmento a ser cortado (Dussutour *et al.*, 2009). No presente estudo, operárias de *Acromyrmex* demonstraram ser hábeis em ajustar o tamanho da carga frente à alterações no comprimento, inclinação e rugosidade da trilha, sendo que a determinação da carga vegetal não ocorre somente em função do tamanho da forrageira. O sucesso do forrageamento parece estar intimamente relacionado com o tamanho da carga transportada individualmente (Moll *et al.*, 2012), o que reflete na performance da operária. Contudo, para se entender a economia do transporte de folhas, ainda necessita-se de maiores estudos que considerem os custos e ganhos no forrageamento tanto ao nível individual como colonial.

O ajuste individual do tamanho do fragmento vegetal a ser transportado é moldado a partir de um processo resultante do balanceamento entre a massa da forrageira, o acréscimo que ele representa à carga e a velocidade do seu transporte. A carga e a velocidade de locomoção das forrageiras são moduladas em função da dificuldade do acesso ao recurso, representado pelas diferentes características das trilhas, e do tempo decorrido após o recrutamento, a fim de manter a taxa ótima de entrega de recursos para o ninho.

2.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bollazzi, M. & Roces, F. 2011. Information needs at the beginning of foraging: grasscutting ants trade off load size for a faster return to the nest. **PLoS ONE**, **6**: e17667.

Burd, M. 1995. Variable load size-ant size matching in a leaf-cutting ant, *Atta colombica*. **Journal of Insect Behavior**, **8**:715–722.

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

Burd, M. 1996. Server system and queuing models of leaf harvesting by leaf-cutting ants. **American Naturalist**, **148**:613-629.

Burd, M. 2000. Foraging behavior of *Atta cephalotes* (leaf-cutting ants) an examination of two predictions for load selection. **Animal Behavior**, **60**: 781-788.

Cherrett, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.)(Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. **Journal Animal Ecology**, **41**: 647-660.

Constant, N.; Santorelli, L. A.; Lopes, J. F. S.; Hughes, W. O. H. 2012. The effects of genotype, caste. and age on foraging performance in leaf-cutting ants. **Behavioral Ecology** 1284-1288. doi: 10.1093/beheco/ars116

Dussutour, A.; Deneubourg, J.L.; Beshers, S.; Fourcassié, V. 2009. Individual and collective problem-solving in a foraging context in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Animal Cognition**, **12**: 21-30.

Feener, D. H.; Lighton, J. R. B.; Bartholomew G. A. 1988. Curvilinear allometry, energetics and foraging ecology: a comparison of leaf-cutting ants and army ants. **Functional Ecology** **2**: 509-520.

Fowler, H.G. & Stiles, E.W. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. **Sociobiology**, **5**: 25-41.

- Gonçalves, C. R. 1961. O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, **4**: 113-180.
- Gordon, D.M. 1996. The organization of work in social insect colonies. **Nature**, **380**: 121–124.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. 1990. **The Ants**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732p.
- Holt, S. J. 1955. On the foraging activity of the wood ant (*Formica rufa* L.). **Journal of Animal Ecology** **24**, 1-34.
- Howard, J.J. 2001. Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Behavior Ecology and Sociobiology**, **49**: 348-356.
- Hurlbert, A.H.; Ballantyne, F.I.; Powell, S. 2008. Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants. **Ecological Entomology**, **33**: 144–54.
- Jaffé, K. & Howse, P.E. 1979. The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). **Animal Behaviour**, **27**: 930-939.
- Kim, J. 2007. Disc size regulation in the brood cell building behavior of leaf-cutter bee, *Megachile tsurugensis*. **Naturwissenschaften** **94**:981–990
- Lighton, J.R.B., Bartholomew, G.A., Feener, D.H. Jr. 1987. Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leaf-cutting ant *Atta colombica* Guer. **Physiological Zoology**, **60**:524–37.
- Lipp, A.; Wolf, H.; Lehmann, F. 2005. Walking on inclines: energetics of locomotion in the ant *Camponotus*. **The Journal of Experimental Biology**, **208**: 707-719.
- Lopes J. F. S.; Forti, L. C.; Camargo, R. S. 2004. The influence of the scout upon the decision-making process of recruited workers in three *Acromyrmex* species (Formicidae: Attini). **Behavioural Processes** **67**: 471–476
- Lutz, F. E. 1929. Observations on leaf-cutting ants. **American Museum Novitates** **388**:1–21.

Martin, M. M.; Carls, G.A.; Hutchins, F.N.; McConnell, J.G.; Martin, J.S.; Steiner, D.D. 1967. Observations on *Atta colombica tonsipes* (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, **60**: 1129 – 1130.

Moll K.; Federle W.; Roces F. 2012. The energetics of running stability: costs of transport in grass-cutting ants depend on fragment shape. **Journal of Experimental Biology**, **215**:161-168.

Moreira, D. D. O. 1992. **A glândula do feromônio de trilha e efeito deste na orientação de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae)**. Viçosa. UFV, 75p. Tese (Mestrado em Entomologia).

Nichols-Orians, C.M. & Schultz J.C. 1990. Interactions among leaf toughness, chemistry, and harvesting by attine ants. **Ecological Entomology**, **15**:311-320.

Orians, G.H. & Pearson, N.E., 1979. On the theory of central place foraging. *In*: Horn, D.J., Mitchell, R.D., Stairs, G.R. (eds.). **Analysis of Ecological Systems**. Columbus: The Ohio State University Press, pp. 154–177.

Pacheco, P. 1991. Formigas Cortadeiras (Hymenoptera, Formicidae) com Ênfase as Culturas de *Pinus* e *Eucalyptus*. Piracicaba. **Dissertação** (Mestrado em Ciências Florestais) Escola Superior de Agricultura Luiz de Queirós, USP. 86p.

Pereira-da-Silva, V. 1975. Contribuição ao estudo das populações de *Atta sexdens rubropilosa* Forel e *Atta laevigata* (Fr. Smith) no Estado de São Paulo (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, **18**:201-250.

R Development Core Team. 2011. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.

Rissing, S.W. 1982. Foraging velocity of seed-harvester ants, *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). **Environmental Entomology**, **11**:905-907.

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

- Roces, F. 1990b. Leaf-cutting ants cut fragment sizes in relation to distance from the nest. **Animal Behaviour**, **40**:1181-1183
- Roces, F. & Bollazzi, M. 2009. Information Transfer and the Organization of Foraging in Grass- and Leaf-Cutting Ants. *In*: Jarau, S. & Hrnčir, M. (eds.) **Food Exploitation by Social Insects: Ecological, Behavioral, and Theoretical Approaches**. CRC Press: Contemporary Topics in Entomology Series, Boca Raton, USA, pp. 261-275.
- Roces, F. & Hölldobler, B. 1994. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. **Oecologia**, **97**: 1-8.
- Roces, F. & Núñez, J. A. 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**, **45**:135-143.
- Rockwood, L. L. & Hubbell S. P. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. **Oecologia**, **74**: 55–61.
- Röschard, J. & Roces, F. 2002. The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. **Oecologia**, **131**: 319–324.
- Rudolph, S. G. & C. Loudon. 1986. Load size selection by foraging leaf-cutter ants *Atta cephalotes*. **Ecological Entomology**, **11**: 401-410.
- Schilman P.E. & Roces F. 2008 Haemolymph sugar levels in a nectar-feeding ant: dependence on metabolic expenditure and carbohydrate deprivation. **Journal of Comparative Physiology B**, **178**:157-165.
- Seidl, T. & Wehner, R. 2008. Walking on inclines: how do desert ants monitor slope and step length? **Frontiers in Zoology**, **5**: 1-15.
- Shutler, D. & Mullie, A. 1991. Size-related foraging behavior of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Canadian Journal of Zoology**, **69**: 1530-1533
- Traniello, J. F. A. 1989. Foraging strategies in ants. **Annual Review of Entomology**, **34**:191-210.
- van Breda, J.M. & Stradling, D.J. 1994. Mechanisms affecting load size determination in *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux**, **41**:423–434.

Weber, N. A. 1972. **Gardening ants: the Attines**. American Philosophical Society. Philadelphia, PA.

Wetterer, J.K. 1990. Load size determination in Leaf-cutting ants. **Behaviour Ecology**, **1**:95-101.

Wetterer, J.K. 1991. Source distance has no effect on load size in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. **Psyche**, **98**: 355-360.

Wetterer J.K. 1999. The ecology and evolution of worker size-distribution in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, **34**: 119-144.

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

Wilson, E. O. 1980b. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera, Formicidae, *Atta*). II. The ergonomic optimization of leaf cutting. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **7**:157–165.

Zollikofer, C. P. E. 1994. Stepping patterns in Ants III. Influence of load. **Journal of Experimental Biology**, **192**: 119–127.

3. FLEXIBILIDADE E RESILIÊNCIA DA DIVISÃO DE TRABALHO ENTRE OPERÁRIAS DE *ACROMYRMEX SUBTERRANEUS MOLESTANS* Santschi 1925 DURANTE O FORRAGEAMENTO

3.1 RESUMO

Formigas cortadeiras possuem uma sofisticada e marcante divisão de trabalho, onde se observa a diferenciação física das castas e alocação diferencial de tarefas entre as operárias. A chave para o sucesso do forrageamento é a eficiente auto-organização dos membros da colônia, que por sua vez está intrinsecamente relacionada à divisão de trabalho. A fim de investigar se ocorre flexibilidade e resiliência comportamental em *Acromyrmex subterraneus molestans* na tarefa de forrageamento, realizou-se manipulações demográficas das operárias responsáveis pelo corte e transporte de material vegetal para a colônia. Os resultados sugerem a presença de um grupo de indivíduos responsável pelo forrageamento, representado pelas operárias elite. Na ausência destas formigas, outro grupo de operárias engajou-se no forrageamento (operárias substitutas), indicando a ocorrência de flexibilidade comportamental nesta tarefa. Além disso, verificou-se a ocorrência de resiliência comportamental 72h após a reintrodução das operárias elite à colônia, onde estas reassumiram a tarefa de forrageamento e, as operárias denominadas substitutas, deixaram de coletar folhas. Desta forma, colônias mostraram-se hábeis em responder a um estímulo externo de manipulação demográfica, que simula a perda de parte da população presente no ambiente, ocorrendo uma reorganização da divisão de trabalho para a manutenção da eficiência na obtenção de recursos para a colônia.

Palavras-chave: auto-organização, divisão de trabalho, flexibilidade, resiliência, forrageamento.

3.2 INTRODUÇÃO

Formigas cortadeiras são cultivadoras de fungo com o qual mantêm uma relação simbiótica, onde a alimentação a partir deste organismo garante a sobrevivência de toda a colônia (Hölldobler & Wilson, 1990). Desta forma, o sucesso do desenvolvimento da colônia está intimamente ligado ao forrageamento, englobando as tarefas secundárias primordiais de corte e transporte de fragmentos vegetais, material essencial para o cultivo do fungo simbiote.

A chave para o sucesso do forrageamento é a eficiente organização social dos membros da colônia, que por sua vez está intrinsecamente relacionada à divisão de trabalho (Hölldobler & Wilson, 1990; Robinson, 1992). Através de um repertório comportamental individual relativamente simples, operárias especializadas em um conjunto restrito de atos comportamentais cooperam e trabalham juntas para a conclusão de uma determinada tarefa (Anderson *et al.*, 2001).

Um contingente populacional de operárias dentro da colônia está destinado à execução das tarefas que permeiam o forrageamento, promovendo um aumento da eficiência ergonômica da colônia (Hart *et al.*, 2002; Helantera & Ratnieks, 2008). A eficiência do forrageamento é consequência da especialização comportamental, fisiológica ou morfológica das operárias que compõem uma mesma colônia. Dessa maneira, pressupõe-se que o grupo de indivíduos responsável pelas diferentes tarefas que englobam o forrageamento é realmente adaptado para tal, aumentando assim a eficiência na obtenção dos recursos (Oster & Wilson, 1978). A especialização dos membros de uma colônia de formigas em castas permite que essa colônia se torne maior, mais eficiente e mais estruturada (Wilson, 1975).

Um dos exemplos mais marcantes de polimorfismo em insetos sociais é encontrado em formigas cortadeiras, onde cada tarefa é realizada por operárias de diferentes tamanhos (Wilson, 1980a). Em *Acromyrmex*, a divisão de trabalho é basicamente dividida em duas castas físicas de operárias (Wetterer, 1999). Operárias menores são encarregadas predominantemente com tarefas exercidas dentro na colônia, como por exemplo, o cuidado com a prole e a manutenção do fungo simbiote. Operárias maiores são engajadas em atividades externas a colônia, como o forrageamento e a manutenção no ninho (Hughes *et al.*, 2003; Waddington & Hughes, 2010).

O comportamento de forrageamento em *Acromyrmex* é atribuído como tarefa das operárias maiores e mais velhas (Wilson, 1980a; Wetterer, 1999; Waddington & Hughes, 2010). Ainda para o gênero, sabe-se que as operárias responsáveis pela gestão do lixo gerado

são mais jovens quando comparadas as forrageiras e não executam outra função além desta (Waddington & Hughes, 2010).

Em cada casta física, tarefas podem ser redivididas baseando-se em outras características das operárias, como a idade (polietismo temporal) (Hölldobler & Wilson, 1990, Camargo et al., 2007), corpulência (teor de lipídio no corpo) (Blanchard *et al.*, 2000; Robinson *et al.*, 2009), genótipo (Constant *et al.*, 2012) ou até mesmo devido à experiência na realização de tal ação (Ravary *et al.*, 2007; Robinson *et al.*, 2009).

A determinação da alocação de tarefas é fundamental para se entender a organização do sistema social das formigas. Porém, este assunto ainda é controverso e apresenta grandes variedades no seu funcionamento dentro dos insetos sociais (Traniello & Rosengaus, 1997). A regulação no paracionamento de tarefas demonstra-se não ser baseado apenas nas características intrínsecas das operárias.

A divisão de trabalho pode ser moldada como um processo baseado em limiares, com indivíduos assumindo uma tarefa quando o seu estímulo para executá-la alcança seu limiar. O limiar de cada operária pode ser modificado de acordo com a sua casta morfológica, idade, corpulência ou experiência prévia (Robinson *et al.*, 2009).

O nível do estímulo pode resultar em uma modificação na alocação da tarefa, onde operárias que normalmente não estão engajadas em determinada ação, passam a executá-la. O aumento do estímulo resulta em mais indivíduos alocados na tarefa relacionada, sendo que as operárias que possuem um baixo limiar de resposta a assumirão com um menor nível de estímulo percebido (Waddington & Hughes, 2010).

Este importante aspecto da flexibilidade na divisão de trabalho permite que a colônia responda de maneira eficiente a mudanças no seu sistema, como a disponibilidade extra de alimento para ser coletado, queda demográfica de forrageiras por predação, excesso de lixo a ser removido da colônia ou de indivíduos imaturos para serem cuidados (Gordon, 1989; Robinson, 1992; Gordon, 1996).

Em situações nas quais se observa a troca de tarefas, espera-se que operárias voltem a realizar a tarefa anterior com a diminuição do estímulo promotor desta alocação diferencial, apresentando assim um comportamento resiliente. Estudos que investigam o comportamento dos indivíduos após se mostrarem flexíveis ainda são incipientes.

Indivíduos de *Pogonomyrmex barbatus* alocados para a manutenção do ninho devido à um aumento manipulado do estímulo, não foram observadas previamente executando outra tarefa. Após a manutenção do ninho, foram registrados os comportamentos destas formigas, observando-se que não possuíam fidelidade às tarefas exercidas na colônia (Gordon, 1989).

Em um estudo com *Acromyrmex echinator*, operárias que responderam ao acréscimo de lixo não foram previamente observadas exercendo a tarefa de forrageamento ou gestão do lixo. Observações realizadas 24h após o excesso de lixo ser removido confirmaram que apenas uma parte das operárias que compôs a força extra para retirada dos resíduos continuou na gestão do lixo (Waddington & Hughes, 2010).

Com o intuito de investigar a flexibilidade e resiliência comportamental durante o forrageamento, colônias de *Acromyrmex subterraneus molestans* foram submetidas à manipulação demográfica de forrageiras, fornecendo resultados que contribuem para a compreensão da divisão de trabalho e alocação de tarefas em formigas cortadeiras.

3.3 MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram conduzidos no Laboratório de Mirmecologia, situado no Laboratório Avançado de Zoologia da Universidade Federal de Juiz de Fora – MG, Brasil.

Foram utilizadas três colônias de *A. subterraneus molestans* coletadas entre 2008 e 2011 na Universidade Federal de Juiz de Fora. As colônias foram mantidas em laboratório, dentro de um sistema fechado composto de três compartimentos plásticos interligados, referentes à câmara de fungo, câmara de lixo e arena de forrageamento. As condições permaneceram controladas, com a temperatura do ar medindo $25 \pm 3^{\circ}\text{C}$ e a umidade relativa, $80 \pm 5\%$.

As colônias possuíam aproximadamente 1L de volume do jardim de fungo, fornecendo-se diariamente folhas de *Acalypha wilkesiana* ou *Ligustrum* sp. como material para forragearem.

No momento da realização do experimento, uma trilha plana de vidro de 3 cm de largura e 30 cm de comprimento foi conectada à colônia. Esta trilha dava acesso a uma nova arena de forrageamento (L x C x A= 70x300x350) contendo 20 folhas de *Acalypha wilkesiana*.

Durante 90min, todos os indivíduos que realizaram o corte e posteriormente transportavam o fragmento foliar, foram coletados e marcados no pronoto, com um ponto de tinta atóxica de cor branca (Fotografia 4). Trabalhos anteriores (Walker & Hughes, 2009; Waddington & Hughes, 2010), além de observações pessoais, confirmam que a aplicação da tinta não afeta o comportamento do indivíduo marcado. O número, tamanho e idade das operárias foram registrados. O tamanho foi categorizado de acordo com a medida morfométrica referente à largura da cabeça - Pequena < 1,4mg; Média = 1,5 – 2,5mg ; Grande > 2,6mg (vide Capítulo I). A idade foi estimada através da coloração da cutícula: Jovens = marrom médio a claro; Maduras = marrom escuro (Armitage & Boomsma, 2010).

Todas as forrageiras marcadas foram devolvidas à colônia após este procedimento. Posteriormente à devolução, realizou-se um intervalo de 30min com a finalidade de eliminar efeitos no comportamento das operárias em função da reintrodução imediata à colônia. Em seguida, registrou-se por mais 90min, o número de forrageiras que transportavam folha, distinguindo-se entre marcadas e não marcadas. Desta forma, obteve-se a frequência relativa das operárias marcadas que transportaram folhas neste segundo momento de contagem, sendo possível estipular a eficiência na metodologia de marcação das principais forrageiras.

No segundo dia, todo o procedimento descrito para o primeiro dia foi repetido, sendo que a primeira contagem discriminou as forrageiras que transportaram folhas marcadas com a cor branca e as que não apresentaram a tintura. Estas últimas foram submetidas à marcação com uma nova cor (rosa), registrando-se o tamanho e a idade de cada indivíduo. Decorrido o protocolo experimental, todas as operárias marcadas (cores branca e rosa) foram coletadas e isoladas da colônia. Denominou-se “forrageiras elite” (Hölldobler & Wilson, 1990) o grupo representado pelo contingente populacional total destas forrageiras. Estas formigas foram mantidas em grupos de 15 indivíduos, separadas em potes plásticos de 250 ml, contendo algodão umedecido com uma mistura de água e mel na proporção de 5:1, respectivamente.

No terceiro dia, diante da ausência das forrageiras elite, repetiu-se mais uma vez o procedimento experimental, marcando-se as operárias que transportaram folhas com um ponto de tinta da cor azul, sendo estas denominadas “forrageiras substitutas”. Novamente, foi verificada a frequência das forrageiras marcadas e não marcadas que transportavam folhas em um segundo momento de contagem.

Já no quarto dia do experimento, as forrageiras elite foram devolvidas à sua colônia de origem e, 24h e 72h após a reintrodução, as colônias foram conectadas novamente à arena de forrageamento contendo a mesma quantidade de folhas de *Acalypha wilckesiana*. Posteriormente, realizou-se a contagem do número de indivíduos que realizaram o corte e o transporte de fragmentos foliares durante 90min, categorizando-os por suas cores de marcação ou como não marcadas.

Neste contexto, averiguou-se (i) se há um grupo de operárias especializadas no corte e transporte de folhas; (ii) se quando a manipulação demográfica é realizada, há flexibilidade na execução de diferentes tarefas; (iii) se há retorno a tarefa original após o restabelecimento da demografia (resiliência comportamental).

As proporções registradas para cada código de cores foram comparadas através do teste do qui-quadrado a partir dos resíduos padronizados em tabelas de contingência, ao nível de 5% de significância. O mesmo teste foi utilizado para comparar idade e tamanho das operárias elite e substitutas. A análise de resíduos em tabelas de contingência permite verificar a ocorrência de frequências em excesso ou escassez quando essas são maiores que 1,96 e menores que -1,96, respectivamente.



Fotografia 4. Marcação de forrageira de *A. subterraneus molestans* utilizando-se tinta atóxica de cor branca. **a)** momento da marcação; **b)** operária após a marcação.

3.4 RESULTADOS

A marcação realizada no primeiro e segundo dia de observação mostrou ser eficiente em assinalar as principais forrageiras da colônia, uma vez que estas operárias marcadas representaram 98% do total de operárias que cortaram e carregaram fragmentos foliares.

No dia da marcação, a frequência de forrageiras elite ocorreu dentro do esperado (D1) ($\chi^2=17,49$; $p<0,001$; resíduos ajustados= -0,022) assim como 24h após sua reintrodução na colônia (D24) (resíduos ajustados= 0,022). Por outro lado, verificou-se escassez de ocorrência das forrageiras substitutas no dia de sua marcação (resíduos ajustados=-3,29) e um excesso de ocorrência no D24 (resíduos ajustados= 4,03) (Gráfico 17).

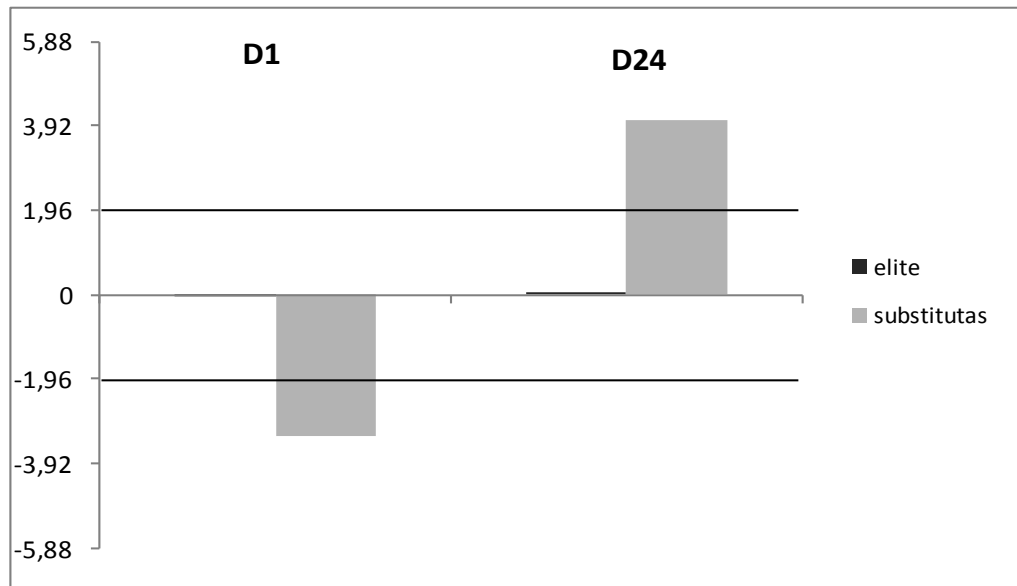


Gráfico 17. Resíduos padronizados em tabela de contingência (teste χ^2) para forrageiras elite e substitutas no dia de marcação (D1) e 24h após a reintrodução das forrageiras elite (D24).

Já comparando-se o dia em que as forrageiras principais foram marcadas com o dia referente à 72h após sua reintrodução (D72), observa-se a ocorrência dentro do esperado das forrageiras elite ($\chi^2=10,49$; $p=0,001$; resíduos ajustados: D1=-0,021; D72=0,754) e uma escassez de ocorrência das forrageiras substitutas (resíduos ajustados: D1= -3,337; D72= -2,078) no D72 (Gráfico 18).

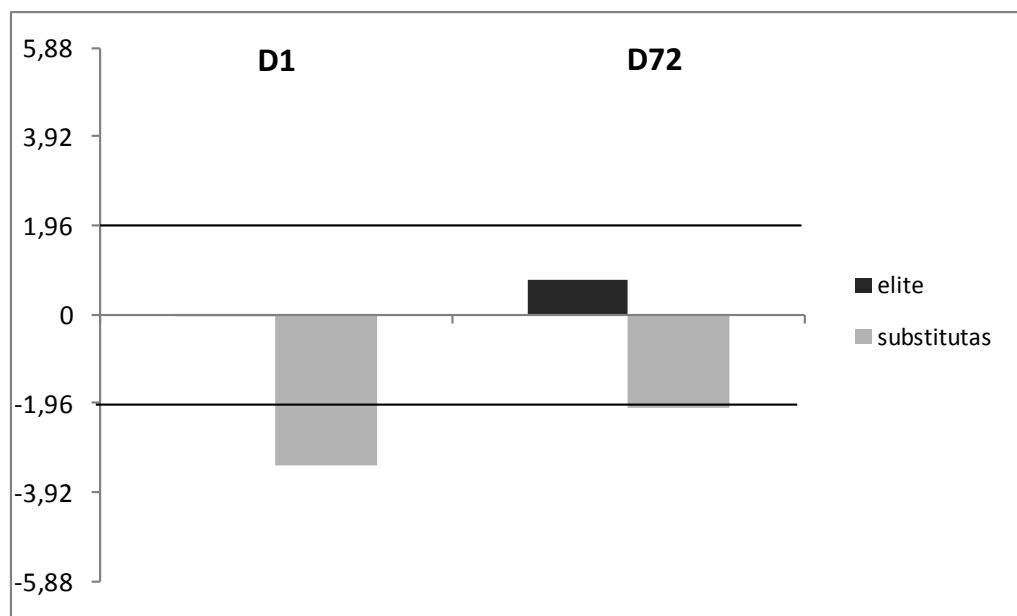


Gráfico 18. Resíduos padronizados em tabela de contingência (teste χ^2) para forrageiras elite e substitutas no dia de marcação (D1) e 72h após a reintrodução das forrageiras elite (D72).

Considerando-se a coloração da cutícula, não houve diferença significativa entre a idade das operárias forrageiras elite e substitutas ($p= 0,75$). Em relação às forrageiras elite, 94,4% do total das operárias apresentaram coloração marrom escura (maduras), enquanto apenas 5,6% possuíam coloração marrom média a clara (jovens). A frequência da coloração marrom escura e marrom média a clara da cutícula das forrageiras substitutas foi muito próxima à observada para operárias elite, sendo 94,9% e 5,1%, respectivamente (Gráfico 19).

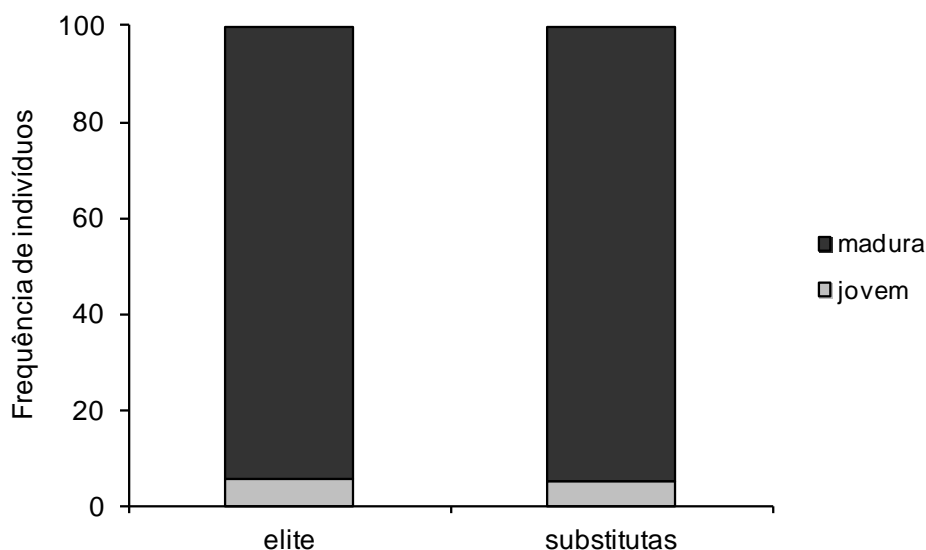


Gráfico 19. Frequência (%) de indivíduos jovens e maduros no grupo das forrageiras elite e forrageiras substitutas.

O número de operárias grandes ocorreu dentro do esperado, tanto para forrageiras elite, como para substitutas ($\chi^2=63,07$; $p<0,001$; resíduos ajustados= elite: 1,953; substitutas: -1,953). Dentro do grupo das forrageiras elite, operárias médias ocorreram acima do esperado (resíduos ajustados= 2,182), enquanto a ocorrência de operárias pequenas foi abaixo do esperado (resíduos ajustados= -6,550). Ao contrário, no grupo das forrageiras substitutas, a ocorrência de operárias médias foi abaixo do esperado (resíduos ajustados= -2,182) e a correspondente a operárias pequenas, demonstrou-se acima do esperado (resíduos ajustados= 6,550) (Gráfico 20). A frequência das operárias pequenas, médias e grandes foi 19,4%, 71,6% e 9%, respectivamente, para operárias elite, enquanto a porcentagem encontrada para forrageiras substitutas foi de 43,9%, 51% e 5,1% (Gráfico 21).

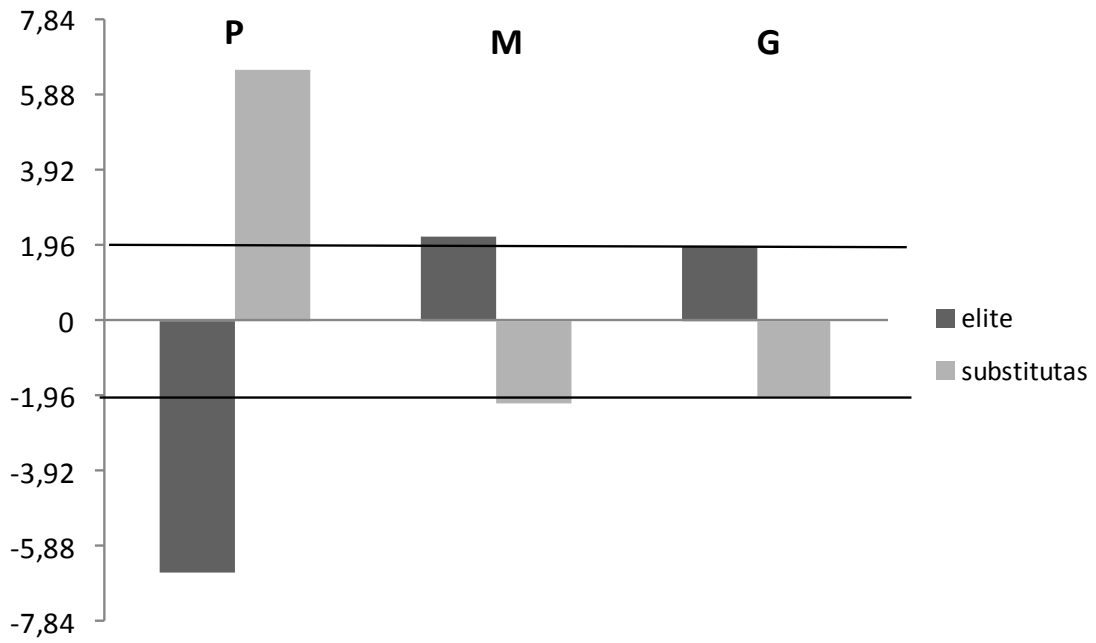


Gráfico 20. Resíduos padronizados em tabela de contingência (teste χ^2) para forrageiras elite e substitutas considerando-se as três classes de tamanho (P= pequenas; M= médias; G= grandes).

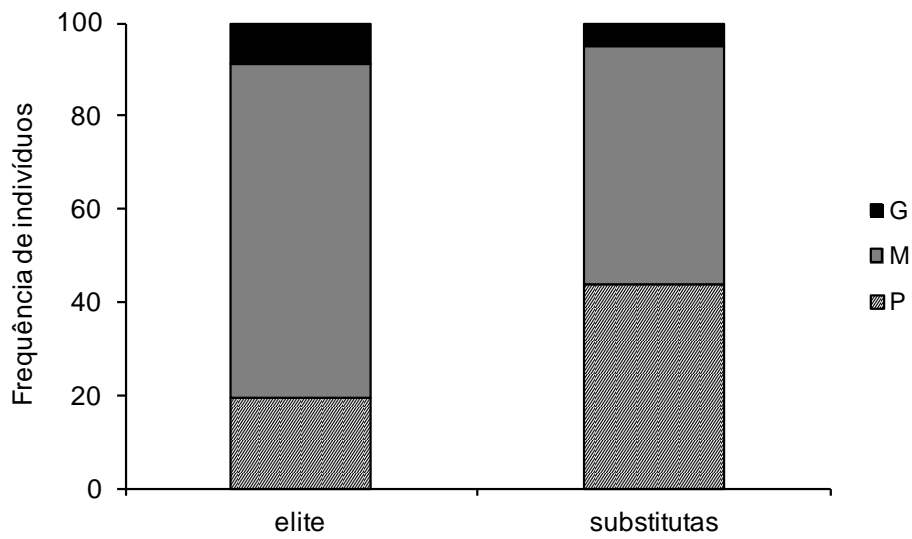


Gráfico 21. Frequência (%) de indivíduos das três classes de tamanho no grupo das forrageiras elite e forrageiras substitutas (G= grandes; M= médias; P= pequenas).

3.5 DISCUSSÃO

A alta porcentagem de reincidência dos indivíduos apresentando a marcação no pronoto nas atividades de corte e transporte de folhas indica a ocorrência de um grupo de operárias que podemos designar como forrageiras elite, ou seja, há um contingente de formigas dentro da colônia designado a execução do forrageamento. Na ausência das forrageiras elite, colônias de *A. subterraneus molestans* responderam à manipulação de forma rápida, alocando para esta tarefa operárias que não possuíam primariamente a tarefa de forragear.

Desta forma, os resultados indicam um processo flexível de alocação de tarefas, o que representa uma importante chave do controle descentralizado da divisão de trabalho (Robinson *et al.*, 2009). A sensibilidade para mudanças dentro de um estruturado sistema de tarefas é muito importante para a organização social, sendo um dos problemas centrais dentro da sociobiologia dos insetos (Robinson, 1992).

Operárias substitutas foram hábeis em perceber uma mudança na demanda por trabalho relacionado à coleta de material vegetal. O sinal ambiental resultante da oferta de alimento e da demanda baixa de operárias para forrageá-lo, provavelmente foi percebido por estas operárias, que assumiram a execução da tarefa. Algumas características influenciam na propensão do indivíduo a engajar-se em uma tarefa, como o genótipo, idade, teor de lipídeo no corpo ou tamanho da operária (Hölldobler & Wilson, 1990; Blanchard *et al.*, 2000, Constant *et al.*, 2012), fatores estes que devem ser determinantes na distinção entre operárias elite e substitutas.

Provavelmente a regulação na alocação de tarefas é decorrente da interação destes fatores intrínsecos e extrínsecos às operárias. Por sua vez, além dos fatores intrínsecos influenciarem a tendência do indivíduo a engajar-se em uma ação específica, estes também são determinantes na percepção dos estímulos associados. Em insetos sociais, presume-se que um indivíduo irá engajar-se em uma tarefa quando o estímulo a esta relacionado excede seu limiar interno de resposta (Calabi & Traniello, 1989).

Além disso, a experiência pode influenciar na dinâmica da especialização de tarefas, através da modificação do limiar interno de resposta do indivíduo (Langridge *et al.*, 2007; Ravary *et al.*, 2007). Antes da manipulação demográfica ser realizada, supõe-se que as operárias que assumiram a tarefa de forrageamento trocavam constantemente informações com as operárias elite. Desta forma, o contato entre as operárias conduz a emergência de ondas sincronizadas de sinais sobre a atividade da colônia (Greene & Gordon, 2007).

Possivelmente, o limiar de resposta das forrageiras substitutas para assumirem o forrageamento é baixo devido à constante troca de informações entre as operárias responsáveis pela aquisição do alimento. Ao haver a redução deste fluxo de informações, as substitutas assumiram a função de forrageiras.

A teoria do forrageamento-por-trabalho (Tofts, 1993) prediz que a decisão individual sobre qual tarefa deve ser realizada depende da localização espacial dentro do ninho, onde aqueles indivíduos que respondem estão onde a tarefa se faz necessária. Além disso, há migração centrífuga das operárias à medida que vão envelhecendo. Estas se tornam maduras no centro do ninho e vão se deslocando para a periferia da colônia, procurando trabalho.

Os resultados obtidos no presente trabalho confirmam que em relação à idade, operárias elite e substitutas na sua maioria são maduras, não havendo diferença significativa entre os dois grupos. Provavelmente a localização espacial atuou em conjunto com a experiência na resposta das forrageiras substitutas ao forrageamento, já que estudos comprovam a permanência assídua de operárias mais velhas na periferia das colônias ou engajadas no corte e transporte de fragmentos vegetais (Hölldobler & Wilson, 1990; Robinson, 1992; Franks & Tofts, 1994; Waddington & Hughes, 2010).

Em um estudo recente, a especialização das operárias mais velhas no forrageamento foi relacionada à manutenção da performance da colônia, onde confirmou-se que os indivíduos mais maduros tem a capacidade de cortarem fragmentos maiores e mais rápido que operárias mais jovens (Constant *et al.*, 2012). Além disso, operárias responsáveis pelo forrageamento são mais propensas à fidelidade de tarefa (Gordon, 1989; Waddington & Hughes, 2010) não promovendo troca de funções e assegurando o serviço da casta mais eficiente no corte da vegetação (Wilson, 1980b).

Mas por qual motivo as forrageiras substitutas não assumem o forrageamento como tarefa principal em qualquer circunstância que a colônia esteja submetida? Possivelmente as operárias classificadas como substitutas fazem parte de uma força reserva, sem compromisso com alguma tarefa, que podem começar a trabalhar quando estimulados por condições externas (Robinson, 1992). Indivíduos podem alterar seus status de duas maneiras: mudam de uma tarefa para outra ou passam de um estado de descanso para a execução de determinada função (Gordon, 1996).

Muscudere *et al.* (2011) observaram que na ausência de material para o forrageamento, operárias de *Acromyrmex octospinosus* não marcadas durante atividades de forrageamento, mas que possuíam o tamanho similar as forrageiras principais, executaram várias tarefas dentro da colônia, não possuindo uma fidelidade a alguma função. Em outro trabalho, diante

da manipulação da quantidade de lixo dentro de colônias de *Acromyrmex echinator*, o excesso de resíduos foi retirado por formigas não classificadas como forrageiras ou gestoras do lixo (Waddington & Hughes, 2010). Estes resultados somados aos encontrados sugerem que além da colônia conseguir responder de forma rápida a alterações nas suas condições, a realocação de operárias para uma tarefa em particular pode não prejudicar uma distribuição ótima de operárias nas diversas atividades da colônia, já que indivíduos que respondem a estímulos externos parecem não possuir um compromisso com alguma tarefa específica.

O primeiro momento de observação após a reintrodução das forrageiras elite à colônia (D24) correspondeu ao primeiro evento de forrageamento e, conseqüentemente, à primeira interação entre estas operárias com as substitutas. Tal situação justifica a ocorrência em excesso deste último grupo, mesmo na presença das operárias elite. Apenas neste momento, a informação referente ao restabelecimento demográfico foi então percebida pelas forrageiras substitutas através do contato com as forrageiras elite. Operárias coletam e integram informações nas jornadas frequentes, onde a taxa de encontro pode influenciar a alocação de tarefas (Gordon, 1996). Dessa forma, 72 horas após o retorno das elite (D72), operárias elite reassumem a função do forrageamento e as substitutas, possivelmente, voltaram a exercer sua antiga tarefa.

Em colônias de *A. subterraneus molestans*, operárias médias representaram a casta especializada para o forrageamento. Diante da ausência das forrageiras principais, um expressivo contingente de operárias pequenas foi alocado para assumir a tarefa de corte e transporte de folhas. De acordo com os resultados do Capítulo I, observa-se que operárias pequenas, apesar de carregarem fragmentos menores, carregam proporcionalmente uma massa maior em relação a sua própria massa comparando-se com as operárias grandes. Desta forma, a eficiência na entrega de material vegetal pode ser mantida, mesmo com a alocação de operárias menores para o forrageamento.

O presente estudo fornece importantes resultados relacionados à resiliência comportamental em formigas cortadeiras, confirmando que operárias além de serem flexíveis na execução da tarefa de forrageamento, ainda são hábeis em cessar a tarefa assumida diante da necessidade da colônia. Ainda se faz necessário conhecer os limites do comportamento resiliente, além de desvendar a dinâmica e compreender todos os atributos da divisão de trabalho para podermos confirmar como ocorre a regulação na alocação de tarefas. Estudos mais aprofundados, que investigam concomitantemente a influência de fatores internos e externos na estruturação dos estímulos e como estes são percebidos por todo o contingente

populacional da colônia irão contribuir para uma compreensão mais sólida a respeito do assunto.

3.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anderson, C.; Franks, N. R.; Mcshea, D. W. 2001. The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies. **Animal Behaviour**, **62**: 643–651.

Armitage, S. A. O.; Boomsma, J. J. 2010. The effects of age and social interactions on innate immunity in a leaf-cutting ant. **Journal of Insect Physiology**, **56**:780–787.

Blanchard, G. B.; Orledge, G. M.; Reynolds, S. E.; Franks, N. R. 2000. Division of labour and seasonality in the ant *Leptothorax albipennis*: worker corpulence and its influence on behavior. **Animal Behaviour**, **59**: 723–738.

Calabi, P. & Traniello, J. F. A. 1989. Social organization in the ant *Pheidole dentata*: physical and age caste ratios lack ecological correlates. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **24**: 69–78.

Camargo, R. S.; Forti, L. C.; Lopes, J. F. S.; Andrade, A. P. P.; Ottati, A. L. T. 2007. Age polyethism in the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym., Formicidae) **Journal of Applied Entomology**, **131**:139–145.

Constant, N.; Santorelli, L. A.; Lopes, J. F. S.; Hughes, W. O. H. 2012. The effects of genotype, caste, and age on foraging performance in leaf-cutting ants. **Behavioral Ecology**, 1284-1288. doi: 10.1093/beheco/ars116

Franks, N. R. & Tofts, C. 1994. Foraging for work: how tasks allocate workers. **Animal Behaviour**, **48**: 470–472.

Gordon, D. M. 1989. Dynamics of task switching in harvester ants. **Animal Behaviour**, **38**:194-204.

Gordon, D. M. 1996. The organization of work in social insect colonies. **Nature**, **380**: 121–124.

- Greene, M. J. & Gordon, D. M. 2003. Social insects: Cuticular hydrocarbons inform task decisions. **Nature**, **423**: 32.
- Hart, A. G.; Anderson, C.; Ratnieks, F. L. W. 2002. Task partitioning in leafcutting ants. **Acta Ethologica**, **5**: 1-11.
- Helanterä, H. & Ratnieks, F. L. W. 2008. Geometry explains the benefits of division of labour in a leafcutter ant. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, **275**: 1255-1260.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. 1990. **The Ants**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 732p.
- Hughes, W. O. H.; Sumner, S.; Van Borm, S.; Boomsma, J. J. 2003. Worker caste polymorphism has a genetic basis in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, **100**: 9394–9397.
- Langridge, E. A.; Sendova-Franks, A. B.; Franks, N. R. 2007. How experienced individuals contribute to an improvement in collective performance in ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **62**: 447-456.
- Muscudere, M.; Berglund, J.; Traniello, J. 2011. Polymorphism and division of labor during foraging cycles in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Formicidae; Attini) **Journal of Insect Behavior**, **24**: 94–105.
- Oster, G.F. & Wilson, E.O. 1978. **Caste and Ecology in the Social Insects**. Princeton: Princeton University Press.
- Ravary, F.; Lecoutey, E.; Kaminski, G.; Chaline, N.; Jaisson, P. 2007. Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. **Current Biology**, **17**:1308–1312.
- Robinson, G. E. 1992. Regulation of division of labor in insect societies. **Annual Review of Entomology**, **37**:637–665.
- Robinson, G. E. 2009. Physiology as a caste-defining feature. **Insectes Sociaux**, **56**:1–6.
- Traniello, J. F. A. & Rosengaus, R. B. 1997. Ecology, evolution, and division of labour in social insects. **Animal Behaviour**, **53**:209-213.

Tofts, C. 1993. Algorithms for task allocation in ants (a study of temporal polyethism: theory). **Bulletin of Mathematical Biology**, **55**: 891–918.

Waddington, S. J. & Hughes, W. O. H. 2010. Waste management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex echinator*: the role of worker size, age and plasticity. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **64**:1219–1228.

Wetterer, J. K. 1999. The ecology and evolution of worker size-distribution in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology** **34** (1): 119-144.

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

Wilson, E. O. 1980b. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera, Formicidae, *Atta*). II. The ergonomic optimization of leaf cutting. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **7**:157–165.