

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

Nilhian Gonçalves de Almeida

**AVALIAÇÃO DO PROCESSO DE TOMADA DE DECISÃO NA
DETERMINAÇÃO DE ROTAS EM *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893)
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

JUIZ DE FORA

2016

Nilhian Gonçalves de Almeida

**AVALIAÇÃO DO PROCESSO DE TOMADA DE DECISÃO NA
DETERMINAÇÃO DE ROTAS EM *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893)
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas: Comportamento e Biologia Animal, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários à 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 - MG

Fevereiro de 2016

Almeida, Nilhian Gonçalves de.

Avaliação do processo de tomada de decisão na determinação de rotas em *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae) / Nilhian Gonçalves de Almeida. – 2016.

63f.

Orientadora: Juliane Floriano Santos Lopes

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas: Comportamento e Biologia Animal, 2016.

1. Formigas cortadeiras, 2. Forrageamento, 3. Tomada de decisão coletiva, 4. Recrutamento. I. Lopes, Juliane Floriano Santos, oriente. II. Título.

**AVALIAÇÃO DO PROCESSO DE TOMADA DE DECISÃO NA
DETERMINAÇÃO DE ROTAS EM *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893)
(HYMENOPTERA, FORMICIDAE)**

Nilhian Gonçalves de Almeida

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

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas: Comportamento e Biologia Animal, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários à obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (área de concentração: Comportamento e Biologia Animal)

Aprovada em 25 de fevereiro de 2016

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

Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF (Orientadora)

Prof. Dr. Alexander Machado Auad

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – EMBRAPA Gado de leite

Dra. Mariana Brugger Silva

Universidade Estadual Paulista - UNESP

Dedico esta dissertação aos meus pais, José Maria e Vera Lúcia. E a todos aqueles que na ânsia de saber se formigas cortadeiras escolhem rotas curtas ou longas, me incentivaram a realizar este estudo.

AGRADECIMENTOS

Obrigada, Senhor, por mais essa vitória! Obrigada por me escutar nos momentos de desespero e por me aconselhar.

À minha orientadora Professora Dra. Juliane Floriano Lopes Santos, pelo carinho, amizade, paciência em me orientar e por me apoiar em todas as etapas me ensinando a “pular” os obstáculos. Minha eterna gratidão!

A Professora Dra. Sônia Sin Singer Brugiolo por ter acreditado em mim. Muito obrigada pela confiança!

Aos meus pais, José Maria e Vera Lúcia, por terem me dado condições de ter chegado até aqui. Ao amor incondicional doado sem querer nada em troca, amo vocês.

Aos meus irmãos Júnior, Mari, Nilinha e Mário por momentos hilários e inesquecíveis.

Ao meu sobrinho Samuel, que me ensinou a ver o mundo de outra forma.

Aos colegas de laboratórios em especial Tatiane, Isabel, Kelly e Carlos Magno pelas contribuições no desenvolvimento deste trabalho. Vocês estão gravados em meu coração.

Ao Professor Dr. Ivan Mota Santos, por desenhar os sistemas de trilhas, ou como ele mesmo dizia: “...pistas *hot wheels* para as formigas”.

Ao Me. Vinícius Rocha Rodrigues Moraes, que cedeu gentilmente seu laboratório para o corte dos sistemas de trilhas, excelente parceria.

Aos amigos do jiu-jitsu, obrigado pelos momentos de descontração.

A amiga Bianca, obrigada pelo carinho e amizade.

Aos amigos do laboratório de micro invertebrados, especialmente Guilherme, Lí, Lidmara, por sempre estarem dispostos a dar uma olhadinha no que estava escrevendo. A amiga Lud, obrigada.

A todos que de alguma forma estiveram envolvidos na execução deste trabalho e minha memória falhou em lembrar.

Ao CNPQ, pela concessão da bolsa de mestrado, sem o qual seria impossível a realização deste estudo.

RESUMO

Avaliação do processo de tomada de decisão na determinação de rotas em *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae). O forrageamento é imprescindível à sobrevivência e reprodução dos animais, devendo ser entendido como um imperativo biológico. Operárias de formigas cortadeiras utilizam de forma sinérgica informações individual (memória) e social (feromônio de trilha) a fim de selecionar e transportar o alimento. Este transporte ocorre por meio de uma rede de trilhas químicas e físicas, estas por sua vez apresentam várias bifurcações. Em cada bifurcação a tomada de decisão sobre qual rota seguir pode estar relacionada com (i) o comprimento de cada ramo da trilha, (ii) a qualidade do alimento ao final de cada ramo e (iii) a hierarquia estabelecida na utilização das informações disponíveis. Investigou-se a influência destes três fatores na determinação de rotas de forrageamento utilizando sistemas de trilhas artificiais. Verificou-se a escolha de rotas em três pontos de bifurcação consecutivos que conduziam as forrageiras ao longo de ramos curtos ou longos ao recurso. A seleção do ramo curto ocorreu nas três bifurcações, tanto nas fases de recrutamento das escoteiras, na qual não há transporte de carga foliar, quanto na das forrageiras, quando ocorre o transporte. No entanto, na bifurcação mediana a proporção de operárias no ramo curto foi menor em relação às bifurcações das extremidades. Com relação ao efeito da qualidade do alimento, avaliou-se a tomada de decisão das forrageiras em dois pontos de bifurcação consecutivos dos quais divergiam rotas curtas e longas e havia acesso a recursos com duas concentrações de sacarose. Alternando-se a disposição dos recursos nos ramos curto e longo, foi verificado o transporte preferencial do recurso de maior qualidade independente se este estava no ramo curto ou longo, evidenciando que a qualidade energética do recurso alimentar foi determinante para que ocorresse seu transporte. Para verificar a ocorrência de uma ordem hierárquica na utilização das informações individual e social, foi utilizada uma trilha em Y na qual apenas um ramo conduzia ao recurso alimentar. Este ramo teve uma seção recoberta por papel filtro onde houve aplicação de feromônio de trilha pelas operárias, estimada pela contagem do fluxo. Após uma forrageira individualmente marcada (operária-alvo) realizar 1, 3 ou 5 visitas ao recurso, o papel filtro foi transferido para o ramo que não conduzia ao alimento. Registrou-se o tempo gasto pela operária-alvo na seleção de ramo e a frequência de escolhas corretas (ramo com alimento). Independente do número de visitas prévias da operária-alvo ao recurso, a frequência de escolhas certas foi alta. Também o número de visitas não influenciou no tempo para a tomada de decisão. No entanto, quanto maior foi o fluxo de operárias, o qual reflete a concentração de feromônio, maior foi o tempo para a tomada de decisão. Assim, ao conflitar as informações individual e social, verificou-se que a informação individual foi priorizada. O presente estudo demonstra que rotas curtas são preferencialmente utilizadas, mas a qualidade do alimento altera a seleção destas rotas. Ademais, a informação individual sobre a presença do alimento foi determinante na seleção de rotas, sendo priorizada em relação à informação social.

Palavras chave: Formigas cortadeiras, forrageamento, tomada de decisão coletiva, recrutamento.

ABSTRACT

(Evaluation of the decision making process of determining route in *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae). Foraging is essential to animal survival and reproduction, and must be understood as a biological imperative. Leaf-cutting ant workers mainly use individual (memory) and social (trail pheromone) information in a synergic way in order to select and transport food, as well as travelling along trails which have many bifurcations. At each bifurcation, the decision making about which route to follow is related to (i) the length of each trail branch, (ii) the food quality at the end of each branch and (iii) the established hierarchy on using available information. The influence of these three factors on foraging route determination was investigated using artificial trail systems. Route selection was verified in artificial trails with three consecutive bifurcations, which led the foragers to the resource through short or long branches. Selection of the short branch occurred at the three bifurcations in both the scout recruitment and the forager recruitment phase. However, at the central bifurcation the proportion of workers at the short branch was lower in relation to the end bifurcations. With regards to food quality effect, forager decision making was evaluated at two consecutive bifurcations from which diverge short and long routes and there was access to resources with two saccharose concentrations. Shifting the resource disposition at short and long branches, preferential transport of high quality food was verified irrespective of whether it was at the short or the long branch, showing that energetic quality of food resource was determinant to its transport occurrence. To verify if there was a hierarchy order on using the individual and social information, a Y-trail was utilized where only one branch led to the food resource. This branch has a section covered by filter paper where there was trail pheromone deposition by workers, estimated by worker flow counting. After an individually marked forager (target-worker) makes 1, 3 or 5 trips to the resource, filter paper was transferred to the branch which did not lead to the food. The time expended by the target-worker for branch selection and right choice (branch with food) frequency was registered. Regardless of the target-worker's previous trips to the resource, right choice frequency was high. Also, the previous trip number did not influence the time expended for the decision making. However, the higher the worker flow, the more time expended on decision making. Thus, by conflicting individual and social information, it has been verified that the individual one was prioritized. This study demonstrated that short routes are preferentially selected, but food quality alters route selection. Also, individual information about food presence was crucial on route selection, being prioritized in relation to social information.

Key words: Leaf-cutting ants, foraging, collective decision making, recruitment.

SUMÁRIO

RESUMO.....	iv
ABSTRACT	v
INTRODUÇÃO GERAL	1
CAPÍTULO I - Forrageamento em trilhas complexas por <i>Acromyrmex subterraneus</i> (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae): A rota mais curta para o sucesso.....	7
CAPÍTULO II - Influência da qualidade do substrato alimentar na tomada de decisão da rota a ser seguida por <i>Acromyrmex subterraneus</i> (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae)	26
CAPÍTULO III - Hierarquização das fontes de informações na tomada de decisão no processo de forrageamento em <i>Acromyrmex subterraneus</i> (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae)	40
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	54

INTRODUÇÃO GERAL

O forrageamento é um processo fundamental à sobrevivência e reprodução dos animais, devendo ser entendido como um conjunto de estratégias que levam os organismos a localizarem e obterem energia e nutrientes para a sua sobrevivência e reprodução (Krebs & Davis, 1987), sendo por isso considerado como um imperativo biológico (Stephens et al., 2007).

Em insetos sociais, especialmente para formigas cortadeiras, gêneros *Atta* e *Acromyrmex* (Formicidae, Myrmicinae, Attini) o processo de forrageamento ocorre com a saída e retorno a um ponto fixo “*central place foragers*” (Wyatt, 2003). Essas saídas em busca de alimento e retornos ocorrem ao longo de uma rede de trilhas físicas e químicas, que guiam as operárias entre a colônia e as fontes de alimentos dispersos em ambientes heterogêneos (Weber, 1972; Fowler & Robinson, 1979; Howard, 2001; Bruce & Burd, 2012; Sales et al., 2015). As trilhas físicas apresentam vários pontos de bifurcação (Kost et al., 2005) que geram um desafio maior na tomada de decisão de qual rota seguir (Gerbier et al., 2008), uma vez que mais informações devem ser memorizadas (Collett et al., 2013). Assim diante de cada ponto de bifurcação na trilha a tomada de decisão de qual rota seguir se baseia em múltiplas fontes de informações tais como: contatos físicos (Hölldobler, 1976; Jaffé & Howse, 1979; Gordon & Mehdiabadi, 1999; Farji-Brener et al., 2010), sinais magnéticos (Riveros & Srygley, 2008) estímulos terrestres ou celestes (Collett, Graham & Durier, 2003; Collett & Collett, 2004), pistas visuais memorizadas e trilhas químicas (Steck, 2012). Estas duas últimas informações coexistem atuando de maneira sinérgica no processo de forrageamento realizado por formigas (Aron et al., 1993; Czaczkes, et al., 2011; Grütter et al., 2011, Czaczkes, et al., 2015) o que, promove uma transmissão eficiente de informações sobre o recurso a ser coletado e transportado para a colônia.

A transmissão de informações sobre o material vegetal a ser transportado ocorre principalmente por trilhas químicas (Hölldobler & Wilson, 1990). Estas trilhas químicas são inicialmente estabelecidas por operárias escoteiras, as quais exploram o ambiente em busca dos recursos disponíveis e, ao encontrar retorna à colônia estabelecendo uma trilha de feromônios recrutando companheiras de ninho que amplificam o sinal de descoberta (Jaffé & Howse, 1979; Hölldobler & Wilson, 1990), desencadeando assim o processo de recrutamento em massa (Beckers et al, 1990). No entanto antes do material

vegetal ser transportado para a colônia, este é avaliado pelas operárias. Essa avaliação se baseia nas características do recurso a ser transportado tais como: valor nutricional; quantidade de água (Rockwood, 1976); características físicas do vegetal como dureza das folhas, presença de tricomas, presença de látex (Cherrett, 1972); compostos secundários produzidos pelo vegetal (Howard, 1987); e distribuição dos recursos palatáveis no ambiente (Fowler & Stiles, 1980). Essa escolha também pode se basear em outros fatores relacionados aos aspectos coletivos como: necessidades nutricionais da colônia, localização do recurso em relação a colônia (Hölldobler, 1976; Traniello, 1989) e quanto à experiência da operária escoteira em reconhecer novas fontes de recursos (Roces, 1994; 2002; Lopes, 2004). Além da trilha química, pode ocorrer a formação de trilhas físicas, que possibilita as forrageiras realizarem repetidas visitas a fontes de alimento (Ribbands, 1949; Traniello, 1977; Rosengren & Fortelius, 1986; Quinet & Pasteels, 1996; Lopes et al., 2016) propiciando formação de memórias de rotas (Collett & Collett, 2002).

Manipulações experimentais que investigam a tomada de decisão e a determinação de rotas de forrageamento são comumente utilizadas para diferentes espécies de formigas, o que possibilita inferir respostas comportamentais, e ainda obter conhecimento sobre estratégias de organização do forrageamento em formigas. No entanto, poucos estudos que retratam a tomada de decisão diante de pontos de bifurcação foram realizados com formigas cortadeiras. A importância de estudos envolvendo a atividade de forrageamento em formigas cortadeiras está diretamente relacionada ao sucesso desse grupo. A partir de estudos que investigam a coordenação de ações simples exibidas a partir de operárias individuais e que resultam num comportamento coletivo complexo sobre a tomada de decisão na determinação de rotas de forrageamento, espera-se compreender os mecanismos que contribuem para o sucesso das colônias de *Acromyrmex subterraneus* fornecendo novos conhecimentos sobre sistemas biológicos auto organizáveis.

Referências Bibliográficas

- Aron, S., Beckers, R., Deneubourg, J. L., & Pasteels, J. M. (1993). Memory and chemical communication in the orientation of two mass-recruiting ant species. *Insectes Sociaux*, 40(4), 369-380. doi: 10.1007/bf01253900.
- Beckers, R., Deneubourg, J. -L., Goss, S., & Pasteels, J. M. (1990). Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux*, 37(3), 258-267. doi: 10.1007/bf02224053.
- 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. doi:10.1098/rspb.2011.2583.
- Cherrett, J. M. (1972). Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology*, 41 (3), 647-660.
- Collett, T. S., & Collett, M. (2002). Memory use in insect visual navigation. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(7), 542-552. doi: 10.1038/nrn872.
- Collett, T. S., Graham, P., & Durier, V. (2003). Route learning by insects. *Current Opinion in Neurobiology*, 13(6), 718-725. doi: 10.1016/j.conb.2003.10.004.
- Collett, M., Chittka, L., & Collett, T. S. (2013). Spatial Memory in Insect Navigation. *Current Biology*, 23(17), 789-800. doi: 10.1016/j.cub.2013.07.020.
- Czaczkes, T. J., Grüter, C., Jones, S. M., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Synergy between social and private information increases foraging efficiency in ants. *Biology Letters*, 7(4), 521-524. doi: 10.1098/rsbl.2011.0067.
- Czaczkes, T. J., Grüter, C., & Ratnieks, F. L. W. (2015) Trail pheromones: An integrative view of their role in social insect colony organization. *Annual Review of Entomology*, 60, 581-599. doi: 10.1146/annurev-ento-010814-020627.
- Farji-Brener, A. G., Amador-Vargas, S., Chinchilla, F., Escobar, S., Cabrera, S., Herrera, M. I., & Sandoval, C. (2010). Information transfer in head-on encounters between leaf-cutting ant workers: food, trail condition or orientation cues? *Animal Behaviour*, 79(2), 343-349. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.11.009.
- Fowler, H. G. & Robinson, S. W. (1979). Foraging ecology of the grass-cutting ant, *Acromyrmex landolti fracticornis* (Formicidae: Attini) in Paraguay. *International Journal of Ecological and Environment Science*, 5, 29-37.

- 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.
- Gerbier, G., Garnier, S., Rieu, C., Theraulaz, G., & Fourcassié, V. (2008). Are ants sensitive to the geometry of tunnel bifurcation? *Animal Cognition*, 11(4), 637-642. doi: 10.1007/s10071-008-0153-4.
- Gordon, D. M., & Mehdiabadi, N. J. (1999). Encounter rate and task allocation in harvester ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(5), 370-377. doi: 10.1007/s002650050573.
- Grüter, C., Czaczkes, T. J., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Decision making in ant foragers (*Lasius niger*) facing conflicting private and social information. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2), 141-148. doi: 10.1007/s00265-010-1020-2.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). The ants. Harvard: H. U. Press (Ed.).732p.
- Hölldobler, B. (1976). Recruitment Behavior, Home Range Orientation and Territoriality in Harvester Ants, *Pogonomyrme*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1, 3-44.
- Howard, J. J. (1987). Leaf- cutting ant diet selection: the role of nutrients, water, an secondary chemistry. *Ecology*, 68, 503-15.
- Howard, J. J. (2001). Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta columbica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(5), 348-356. doi: 10.1007/s002650000314.
- Jaffé, K., & Howse, P. E. (1979). The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Animal Behaviour*, 27, 930-939. doi: 10.1016/0003-3472(79)90031-9.
- Kost, C., de Oliveira, E. G., Knoch, T. A., & Wirth, R. (2005). Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). *Journal of Tropical Ecology*, 21(6), 677-688. doi: 10.1017/S0266467405002592.
- Krebs, J.R. & Davis, N. R. (1987). An introduction to behavioural ecology. 2^a ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 389p.
- Lopes, J. F. S., Forti, L. C. F., & 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(3), 471-476. doi: 10.1016/j.beproc.2004.08.001.

- Lopes, J.F.S, Brugger, M.S, Menezes, R.B, Camargo, R.S, Forti, L.C, Fourcassié, V (2016). Spatio-Temporal Dynamics of Foraging Networks in the Grass-Cutting Ant *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Formicidae, Attini). *PLoS ONE*, 11 (1). doi: 10.1371 / journal.pone.0146613.
- Quinet, Y., & Pasteels, J. M. (1996). Spatial specialization of the foragers and foraging strategy in *Lasius fuliginosus* (Latreille) (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 43(4), 333-346. doi: 10.1007/bf01258407.
- Ribbands, C. R. (1949). The Foraging Method of Individual Honey-Bees. *Journal of Animal Ecology*, 18(1), 47-66. doi: 10.2307/1581.
- Riveros, A. J., & Srygley, R. B. (2008). Do leafcutter ants, *Atta colombica*, orient their path-integrated home vector with a magnetic compass? *Animal Behaviour*, 75(4), 1273-1281. doi:10.1016/j.anbehav.2007.09.030.
- 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), 1-8. doi: 10.1007/bf00317902.
- Roces, F. (2002). Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. *Biological Bulletin*, 202(3), 306-313. doi: 10.2307/1543483.
- Rockwood. L. L. (1976). Plant selection and foraging and foraging patterns in two species of leaf-cutting ant (*Atta*). *Ecology*, 57 (1), 48-61.
- Rosengren, R., & Fortelius, W. (1986). Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group. Hierarchy of orienting cues and long-term memory. *Insectes Sociaux*, 33(3), 306-337. doi: 10.1007/bf02224248.
- Sales, T. A., Hastenreiter, I. N., Almeida, N. G., & Lopes, J. F. S. (2015). Fast Food Delivery: Is There a Way for Foraging Success in Leaf-Cutting Ants? *Sociobiology*, 62(4), 513-518. doi: 10.13102/sociobiology.v62i4.807.
- Steck, K. (2012). Just follow your nose: homing by olfactory cues in ants. *Current Opinion in Neurobiology*, 22(2), 231-235. doi:10.1016/j.conb.2011.10.011.
- Stephens, D. W., Brown, J. S., & Ydenberg, R. C. (2007). Foraging: behavior and ecology. University of Chicago Press. 576p.
- Traniello, J. A. (1977). Recruitment behavior, orientation, and the organization of foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* De Geer (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2(1), 61-79. doi: 10.1007/bf00299289.

Traniello, J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology*, 34, 191-210.

Weber, N. A. (1972). Gardening ants: the Attines. *American Philosophical Society*. Philadelphia, PA. p159.

Wyatt, T. D. (2003). *Pheromones and Animal Behaviour: Communication by Smell and Taste*. Cambridge University Press: Cambridge. 408p.

CAPÍTULO I - Forrageamento em trilhas complexas por *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae): A rota mais curta para o sucesso

Resumo

Para formigas cortadeiras, o forrageamento se processa em uma rede de trilhas complexa presente no ambiente, as quais exibem vários pontos de bifurcação, onde as operárias selecionam qual rota devem seguir. Diversos estudos que investigam a seleção entre ramos curtos e longos indicam que o ramo curto é selecionado. No entanto, os processos que determinam essa escolha ainda não estão totalmente esclarecidos. Utilizando-se um sistema de trilhas artificial composto por três módulos idênticos consecutivos, conectou-se a arena de forrageamento às colônias de laboratório de *A. subterraneus*. Avaliou-se a seleção de ramos com diferentes comprimentos e se tal seleção varia em função do sentido de deslocamento e do transporte de carga. Também foi verificado se há dependência da escolha de rotas ao nível temporal e espacial, avaliando se a escolha feita pelas escoteiras influencia na escolha feita pelas forrageiras, bem como se a escolha do ramo curto em uma bifurcação influencia na escolha do ramo curto na bifurcação subsequente. Constatou-se que a rota curta foi preferencialmente selecionada por operárias de *A. subterraneus*, tanto por aquelas que saem da colônia (80%) quanto pelas que retornam a colônia com carga (85%) e sem carga (70%). A proporção de operárias que selecionaram a rota curta aumentou da fase de recrutamento das escoteiras (RE) para a fase de recrutamento das forrageiras (RF), no caso das operárias que saem do ninho (OUT) e que retornam ao ninho sem carga (UNLOAD), indicando a importância das escoteiras na determinação da rota entre colônia e fonte de alimento. Por outro lado, a dependência entre a seleção de ramos curtos consecutivos não foi verificada, visto que no módulo intermediário, a seleção do ramo curto foi realizada por uma menor proporção de operárias, o que pode ser reflexo da geometria do sistema de trilhas.

Palavras chave: Feromônio de trilha, formigas cortadeiras, seleção de rotas, tomada de decisão.

Abstract

Foraging at complex trails by *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893): Shorter route to success. For leaf-cutting ants, the foraging occurs through a complex trail network which has many bifurcation points where workers must select which route to follow. Several studies that investigated the selection between short and long branches indicated that the shorter one is selected. However, the processes involved in this choice are still not clarified. Here, by using an artificial trail system triply bifurcated and connected to *A. subterraneus* laboratory colonies, the selection of branches with different lengths, and if such selection varies due to the direction of travel and load transport, was investigated. It also has been verified whether there is temporal and spatial dependence on route selection by evaluating if the scout's choice influences forager's choice, as well as if short branch selection at a bifurcation influences the choice at subsequent bifurcation. Obtained results showed that *A. subterraneus* workers preferentially selected the short route, by both outbound workers (80%) and by loaded (85%) and unloaded (70%) inbound workers. The proportion of workers that selected the short branch increased from the scout recruitment phase to the forager recruitment phase, considering outbound and inbound unloaded workers, indicating the importance of scout decision on determining the route between the colony and the food source. On the other hand, the spatial dependence among the selection of short branches has not been verified since a smaller worker proportion selected the short branch at the median module, which may be a reflection of the trail system geometry.

Key words: Trail pheromone, leaf-cutting ants, route selection, decision making process.

Introdução

Em sistemas biológicos, quando um animal sai em busca de alimento, a rota estabelecida até a fonte de recursos será aquela na qual há menor exposição ao risco de predação e a intempéries do ambiente, sendo que esta rota também está sujeita ao efeito das características físicas do meio que possam vir a reduzir a eficiência no caso do forrageamento em formigas (Hölldobler & Wilson, 1990; Nonacs & Dill, 1990).

Assim, para a manutenção da eficiência é necessário o armazenamento de informações, que possibilitam a memorização da rota evitando erros de navegação (Czaczkes et al., 2013). De acordo com a teoria do forrageamento central (*central place foragers*), que considera espécies com local de retorno fixo, ao sair e retornar de seus ninhos em busca de alimento, os indivíduos devem extrair do ambiente informações que são relevantes para a navegação e organizar isso em memórias (Wyatt, 2003; Collett et al., 2013). Para insetos sociais são utilizados vários sistemas para localização e retorno ao ninho como: campos magnéticos (Riveros & Srygley, 2008), radiação térmica, sinais táteis, pistas visuais e trilhas químicas (Steck, 2012).

As pistas visuais são memorizadas e refletem um robusto e flexível sistema de navegação que depende de redes elaboradas de associações aprendidas (Menzel & Giurfa, 2001). Já as trilhas químicas são formadas pela aplicação de feromônios no substrato, sendo especialmente importantes para o sucesso do forrageamento em formigas (Hölldobler & Wilson, 1990; Jackson & Holcombe, 2008). Assim, ao se deslocar no ambiente, tais organismos utilizam essas informações para a determinação das rotas (Wystrach & Graham, 2012).

O forrageamento em formigas é resultado de um processo auto-organizável, que ocorre por meio do compartilhamento de informações locais e parciais entre indivíduos que se comunicam direta ou indiretamente (Bonabeau *et al* 1997). Em sistemas auto-organizáveis, um resultado ao nível global do sistema emerge a partir de numerosas interações entre seus componentes que executam as tarefas a partir de informações locais compartilhadas, sem quaisquer referências do todo (Bonabeau et al, 1997). O forrageamento e recrutamento em massa realizados por *Acromyrmex subterraneus* são exemplos de processos auto-organizáveis (Bonabeau et al.,1997; Roces, 2002).

Dessa maneira, quando operárias escoteiras de *A. subterraneus* encontram uma fonte de alimento, retornam ao ninho para recrutar operárias, estabelecendo uma trilha de feromônio que demarca o caminho percorrido até a fonte de alimento. As operárias

recrutadas seguem a trilha química até atingir a fonte de alimento e ao retornarem ao ninho, essas forrageiras reforçam a trilha química também realizando a aplicação de feromônio. Assim a concentração de feromônio aumenta à medida que mais indivíduos percorrem e marcam a mesma trilha, num mecanismo de *feedback* positivo (Wilson, 1962; Detrain et al, 2008; Robinson, 2009).

No entanto, o caminho entre o ninho e a fonte de alimento não se constitui de apenas uma única trilha, ao contrário é registrada uma rede complexa de trilhas (Hölldobler, 1976; Vilela et al., 1987; Buhl et al., 2009; Lanan, 2014; Lopes et al., 2016), geralmente com configuração dendrítica, podendo apresentar mais de 50 pontos de bifurcação (Kost et al., 2005). Trilhas com vários pontos de bifurcação implicam uma dificuldade maior para as operárias forrageiras, pois um contingente maior de informações deve ser armazenado e a escolha da rota em uma bifurcação pode interferir na escolha da bifurcação seguinte (Czackes et al., 2013).

Outra questão a considerar é que diferentes operárias escoteiras localizam diferentes fontes de alimento e exercem o mesmo grau de estímulo sobre as operárias recrutadas (Jeanson et al., 2012), por anunciar várias fontes de alimento ao mesmo tempo (sequência temporal de descoberta), podendo ocorrer a alocação de operárias para diferentes rotas (Hangartner, 1969; Beckers et al., 1990; De Biseau et al., 1991; Portha et al., 2002, Grüter et al., 2011; von Thienen et al., 2014; Czaczkes et al., 2015). Logo a decisão coletiva emergente será resultante do maior número de decisões individuais coincidentes sobre qual fonte de recurso explorar e conseqüentemente qual rota seguir (Beckers et al., 1990).

A decisão coletiva de qual rota seguir tem sido estudada em laboratório, através de sistema de trilhas artificial. Para *Iridomyrmex humilis* (Mayr, 1868), *Linepithema humile* (Mayr, 1868), a rota curta é preferencialmente selecionada (Goss et al., 1989; Garnier et al., 2013) haja vista que com a escolha de rotas curtas haverá, para um mesmo intervalo de tempo, a passagem de um número maior de indivíduos ou mesmo de um mesmo indivíduo repetidas vezes, aumentando a concentração do feromônio de trilha. De fato, o aumento na deposição do sinal químico sobre uma das rotas disponíveis resulta na seleção coletiva desta, a qual é utilizada quase que exclusivamente (Sumpter & Beekman, 2003; Dussutour et al., 2004).

No presente trabalho, utilizando-se um sistema de trilhas artificial triplamente bifurcado conectado a colônias de laboratório de *A. subterraneus*, avaliou-se a seleção de ramos com diferentes comprimentos e se tal seleção varia em função do sentido de

deslocamento e do transporte de carga. Também foi verificado se há dependência da escolha de rotas ao nível temporal e espacial, avaliando se a escolha feita pelas escoteiras influencia na escolha feita pelas forrageiras, bem como se a escolha do ramo curto em uma bifurcação influencia na escolha do ramo curto na bifurcação subsequente.

Material e Métodos

Espécie de estudo

Foram utilizadas cinco colônias de *A. subterraneus* provenientes da coleta de rainhas fecundadas no ano de 2013, no Campus da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF), Juiz de Fora, Minas Gerais. As colônias foram mantidas em sistema fechado composto de três potes plásticos (diâmetro: 7 x 15 x 7cm), interligados por tubos plásticos transparentes, referentes à câmara de lixo, câmara de fungo e arena de forrageamento. A câmara de fungo apresentava em seu interior 1cm de camada de gesso para manter a umidade e aproximadamente 2,5L de fungo simbiote. As colônias foram mantidas no Laboratório de Mirmecologia (UFJF) sob condições controladas de temperatura (25-30°C), umidade relativa (75-80%) e fotoperíodo (12h). Diariamente foram fornecidas às colônias folhas de *Acalypha wilkesiana* (Euphorbiaceae), exceto 24h antes de cada experimentação.

Design do sistema de trilha complexo

Em parceria com o Instituto de Artes e Design (IAD/UFJF) e Faculdade de Arquitetura e Urbanismo da Universidade Federal de Juiz de Fora (FAU/UFJF), foi confeccionado o sistema de trilha complexo triplamente bifurcado em *Medium-density fibreboard* (MDF). Este foi composto de três módulos idênticos alternados apresentando ramos curtos (12cm) e longos (24cm) de mesma largura (3cm). Cada ramo se conectava em circunferências de 5cm de diâmetro, em um ângulo de 60°, de modo que a angulação dos mesmos não exercia influência na escolha de uma operária que se locomovia em qualquer direção (Goss et al., 1989). Essas circunferências eram bifurcações e representavam pontos de decisão (PD) onde as operárias realizaram a escolha de qual ramo seguir. Assim, o sistema de trilha complexo triplamente bifurcado apresentou seis PD: três ao sair da colônia em direção à arena de forrageamento e outros três ao retornar para a colônia. Linhas de decisão (LD) também foram estabelecidas a

6cm do centro de cada PD para contabilizar a frequência de passagem das operárias quando estas cruzavam metade do corpo sobre cada LD (Fig 1).

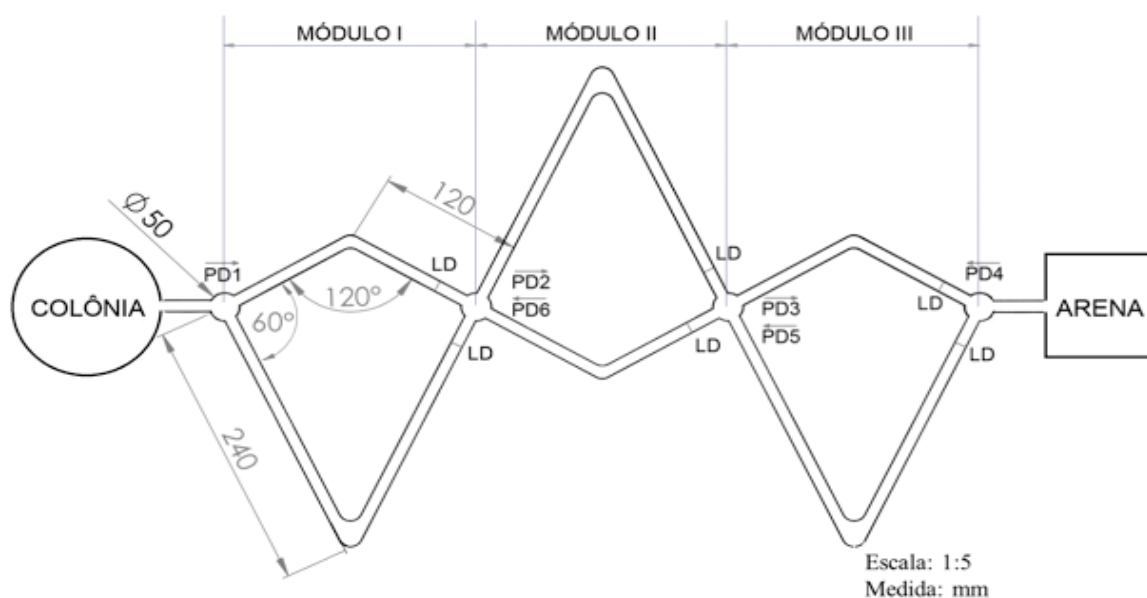


Figura 1. Sistema de trilhas complexo triplamente bifurcado, com módulos idênticos alternados apresentando ramos curtos (12cm) e longos (24cm). Cada ramo arranjado em um ângulo de 60°, conectados a seis circunferências denominadas de pontos de decisão (PD): três ao sair da colônia (PD 1,2,3) em direção à arena de forrageamento e outros três ao regressar para a colônia (PD 4,5,6). Linhas de decisão (LD) estabelecidas em pontos fixos a 6cm do centro de cada PD, foram estabelecidas como referência para contabilizar a frequência de passagem das operárias de *A. subterraneus*, quando estas cruzavam metade do corpo sobre cada LD.

Procedimento experimental

A fim de avaliar a tomada de decisão de operárias de *A. subterraneus* na seleção de rotas curta ou longa, o sistema de trilha foi conectado entre a colônia e a arena de forrageamento, que apresentava 10g de folhas de *A. wilkesiana*. Antes de iniciar cada repetição foi colocado sobre um tripé uma câmera digital (Sony, HDR-CX250E), de modo a capturar todo o sistema de trilha. Logo após, foi permitida as operárias de *A. subterraneus* transitar livremente entre a colônia e a arena de forrageamento. Com um cronômetro foi registrado o intervalo de tempo desde a saída da primeira operária até o transporte do primeiro fragmento foliar. Este intervalo de tempo foi denominado fase de recrutamento das escoteiras (RE), não havendo nesta fase o transporte de fragmento foliar para a colônia, apenas a demarcação química realizada pelas operárias escoteiras. O mesmo tempo de duração da fase de recrutamento das escoteiras foi utilizado para

determinar a duração da respectiva fase de recrutamento das forrageiras (RF), e assim o término do experimento, de forma que ambas as fases de recrutamento tenham a mesma duração. Na fase recrutamento das forrageiras (RF) há o transporte de carga foliar para a colônia.

Cada registro vídeográfico foi analisado utilizando-se o *software* AntEthoc o qual permitiu o registro da frequência de passagem das operárias que saíam da colônia (Outbound-OUT) que retornavam com carga (Inbound Laden-LOAD) e que retornavam sem carga (Inbound Unladen-UNLOAD) nos ramos curtos e longos, de cada módulo. A partir das frequências nos dois ramos foi calculada a proporção de operárias que utilizou o ramo curto, considerando-se as duas fases de recrutamento separadamente (RE e RF).

Cada uma das cinco colônias foi testada cinco vezes, totalizando 25 repetições. Após cada repetição, o sistema de trilha foi limpo com álcool 70°GL para a remoção de qualquer sinal químico (feromônio de trilha) e também invertido horizontalmente (180°) de forma a alternar os ramos curto e longo nos lados direito e esquerdo, para que não houvesse condicionamento do percurso (Vilela et al., 1987). Todas as intervenções experimentais foram realizadas no período da manhã e cada colônia foi submetida à experimentação apenas uma vez ao dia.

Análise dos Dados

A fim de verificar a variação das proporções de operárias no ramo curto em função do sentido de deslocamento e transporte de carga operárias que saíam da colônia (OUT), operárias que retornavam com carga (LOAD) e operárias que retornavam sem carga (UNLOAD), os dados foram submetidos a análise de variância, procedendo-se a comparação pareada de médias com o teste de Tukey. Posteriormente foram construídos três modelos lineares generalizados (GLM), incluindo as colônias como variável aleatória, a fim de avaliar a variação da proporção de operárias no ramo curto de cada grupo de operárias que saíam da colônia (OUT), operárias que retornavam com carga (LOAD) e sem carga (UNLOAD) (variáveis respostas) em função dos módulos (1, 2 e 3) e das fases de recrutamento das escoteiras (RE) e recrutamento das forrageiras (RF) (variáveis explicativas). Uma vez que não há transporte de carga foliar na fase de recrutamento das escoteiras, o modelo construído para avaliar a variação da proporção de operárias que retornaram com carga (LOAD) no ramo curto foi construído considerando apenas os módulos. O teste de Pearson foi utilizado para correlacionar as

proporções das operárias entre os módulos em cada fase de recrutamento, e entre as fases em cada módulo.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Core Team, 2014), ao nível de 5% de significância.

Resultados

A proporção de operárias que utilizou o ramo curto foi alta para as operárias que transitavam em ambos os sentidos e com ou sem carga com média superior a 70% em todos os casos. Destaca-se que a proporção de operárias no ramo curto que saíam da colônia (OUT) e que retornaram com carga (LOAD) foi significativamente maior que de operárias que retornaram sem carga (UNLOAD) (Fig. 2).

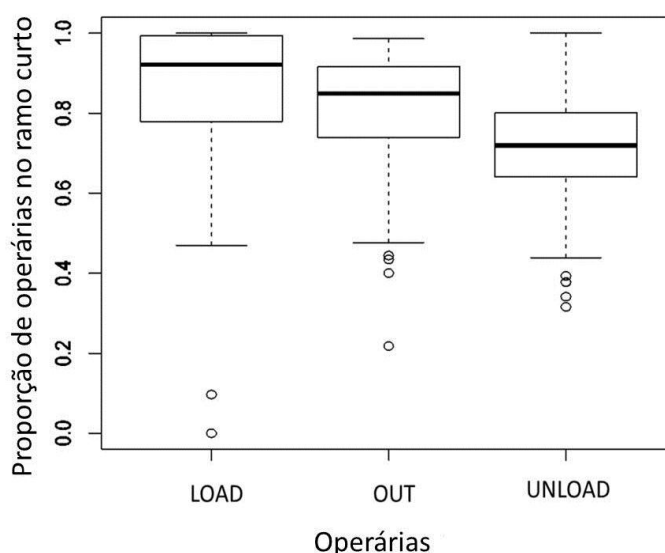


Figura 2. Proporção de operárias no ramo curto que saíam da colônia (OUT) e que retornaram com carga (LOAD) e sem carga (UNLOAD) em *A. subterraneus*. A proporção de operárias que saíam da colônia (OUT) e retornaram com carga (LOAD) foi significativamente maior que de operárias que retornaram sem carga (UNLOAD) (ANOVA: $F=13.86$; $GL= 2, 222$; $P<0.0001$; Tukey: operárias retornaram sem carga (UNLOAD) X saíam da colônia (OUT) $p= 0.001$; operárias retornaram sem carga (UNLOAD) X retornaram com carga (LOAD) $p<0.0001$; operárias retornaram com carga (LOAD) X saíam da colônia (OUT) $p=0.26$).

A proporção de operárias que saíam da colônia (OUT) no ramo curto foi significativamente maior na fase de recrutamento das forrageiras (RF) em comparação com a fase de recrutamento das escoteiras (RE) nos três módulos. Mais de 80% das operárias que saíram do ninho em direção a fonte de alimento (OUT) selecionou o ramo curto. Destaca-se que no módulo 2 a proporção foi significativamente menor que nos demais módulos (Fluxo médio: $M1= 79\%$; $M2= 70\%$; $M3= 74\%$) (Fig. 3).

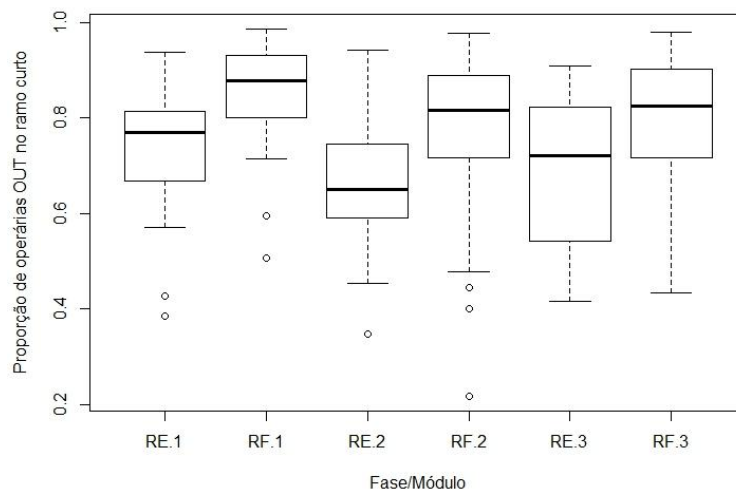


Figura 3. Proporção de operárias no ramo curto que saíram da colônia (OUT) nos três módulos nas fases de recrutamento das escoteiras (RE) e das forrageiras (RF) em *A. subterraneus*. A proporção de operárias que saíram da colônia (OUT) foi maior na fase de recrutamento das forrageiras ($F= 2140.35$ $GL= 1, 142$ $P= < 0.0001$). No módulo 2 a proporção de operárias que selecionou o ramo curto foi significativamente menor que nos demais módulos ($F= 4.44$; $GL= 2, 142$; $P= 0.013$) (Fluxo médio: $M1= 79\%$; $M2= 70\%$; $M3= 74\%$).

Registrou-se que mais de 60% das operárias que retornaram sem carga (UNLOAD) selecionou o ramo curto e que tal proporção também foi maior nos três módulos na fase de recrutamento das forrageiras (RF). Novamente a proporção de operárias que retornaram sem carga (UNLOAD) no ramo curto no módulo 2 foi significativamente menor que nos outros módulos (Fluxo médio: $M1= 68\%$; $M2= 55\%$; $M3= 70\%$) (Fig.4).

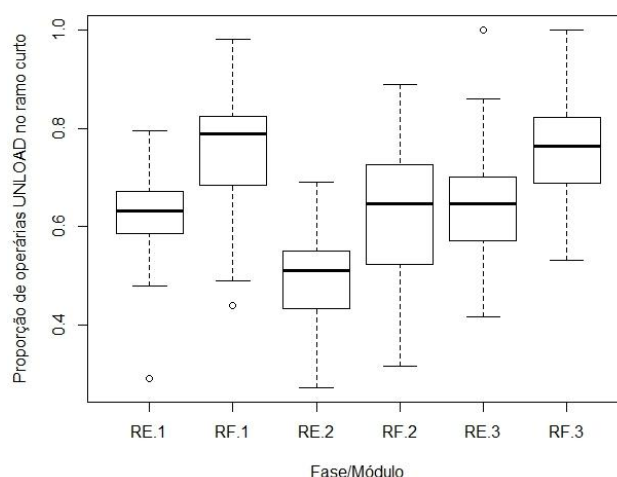


Figura 4. Proporção de operárias no ramo curto que retornaram a colônia sem carga (UNLOAD) nos três módulos, nas fases de recrutamento das escoteiras (RE) e das forrageiras (RF) em *A. subterraneus*. A proporção de operárias que retornaram a colônia sem carga (UNLOAD) foi maior na fase de forrageira ($F= 3964.70$, $GL= 1, 142$, $P= 0.0001$). No módulo 2 a proporção de operárias que selecionou o ramo curto foi significativamente menor que nos demais módulos ($F= 21.181$; $GL= 2, 142$; $P= 0.0001$) (Fluxo médio: M1= 68%; M2= 55%; M3= 70%).

Do mesmo modo, a proporção de operárias que retornaram com carga (LOAD) no ramo curto nos módulos 1 e 3 foi significativamente maior que no módulo 2 (Fluxo médio: M1= 89%, M2= 75% e M3= 90%) (Fig. 5).

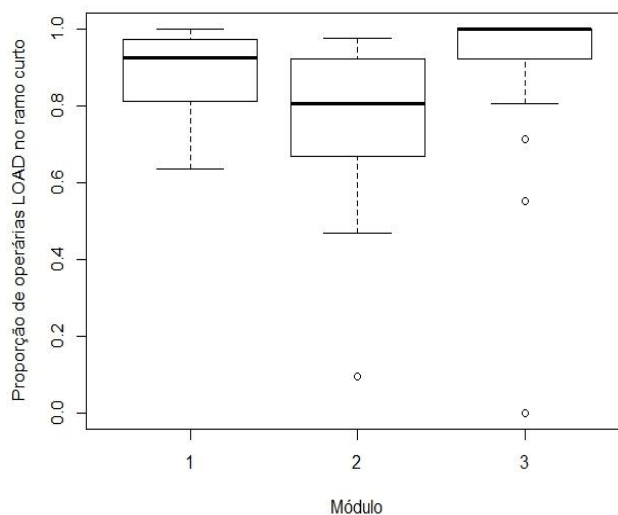


Figura 5. Proporção de operárias no ramo curto que retornaram a colônia com carga (LOAD) nos três módulos na fase de recrutamento das forrageiras em *A. subterraneus*. A proporção de operárias que retornaram a colônia com carga (LOAD) no ramo curto foi maior nos módulos 1 e 3 ($F= 5.25$; $GL= 2, 72$; $P < 0.008$) (Fluxo médio M1= 89%, M2= 75% e M3= 90%) (Fluxo médio: M1= 89%, M2= 75% e M3= 90%).

A proporção de operárias que saíram da colônia (OUT) e retornavam sem carga (UNLOAD) no ramo curto não apresentou correlação significativa entre os módulos subsequentes, tanto na fase de recrutamento das escoteiras (RE) quanto na fase de recrutamento das forrageiras (RF) (Tab. 1 e 2). Ou seja, a proporção de operárias que saíram da colônia (OUT) e retornaram sem carga (UNLOAD) no ramo curto no módulo 1 não influenciou a proporção no módulo 2, assim como a do módulo 2 não influenciou aquela do módulo 3. O mesmo foi verificado para operárias LOAD na fase RF (Tab.2).

Tabela 1. Correlação entre a proporção de operárias no ramo curto que saíram da colônia (OUT) e retornavam sem carga (UNLOAD) entre os módulos do sistema de trilha na fase de recrutamento das escoteiras (RE) em *A. subterraneus*.

Correlação	Recrutamento das Escoteiras					
	OUT			UNLOAD		
	t*	p**	R***	t	P	R
Módulo 1 x Módulo 2	-0.16	0.87	0.03	0.15	0.88	0.03
Módulo 2 x Módulo 3	-1.10	0.28	0.22	-1.24	0.23	0.25

*t= valor calculado do teste t de Student

**p= probabilidade

***R = coeficiente de correlação de Pearson

Tabela 2. Correlação entre a proporção de operárias no ramo curto que saíram da colônia (OUT) retornavam sem carga (UNLOAD) e com carga (LOAD) entre os módulos na fase de recrutamento das forrageiras (RF) em *A. subterraneus*.

Correlação	Recrutamento das Forrageiras								
	OUT			UNLOAD			LOAD		
	t*	p**	R***	t	p	R	t	p	R
Módulo 1 x Módulo 2	-0.78	0.44	0.15	0.30	0.21	-0.60	-0.60	0.54	0.12
Módulo 2 x Módulo 3	-0.80	0.43	0.16	-1.05	0.30	0.21	-0.60	0.55	0.12

*t= valor calculado do teste t de Student

**p= probabilidade

***R = coeficiente de correlação de Pearson

Por outro lado, analisando cada módulo separadamente, a proporção de operárias no ramo curto que saíram da colônia (OUT) e retornaram sem carga (UNLOAD)

apresentou correlação positiva significativa entre as fases (Tab. 3), ou seja, quanto maior a proporção de operárias no ramo curto que saíram da colônia (OUT) e que retornaram sem carga (UNLOAD) na fase de recrutamento das escoteiras (RE) maior foi a proporção destas na fase de recrutamento das forrageiras (RF).

Tabela 3. Correlação da Proporção de operárias de *A. subterraneus* que saíram da colônia (OUT) e retornavam sem carga (UNLOAD) no ramo curto entre as fases de recrutamento das escoteiras e das forrageiras em cada módulo.

Correlação	OUT			UNLOAD		
	t*	p**	R***	t	p	R
Módulo 1	3.31	0,0030	0.57	3.81	0.0009	0.62
Módulo 2	4.22	0.0003	0.66	2.60	0.016	0.48
Módulo 3	4.95	0.0000052	0.71	2.90	0.0086	0.51

*t= valor calculado do teste t de Student

**p= probabilidade

***R = coeficiente de correlação de Pearson

Discussão

No sistema de trilhas complexo (triplamente bifurcado) utilizado, a rota mais curta foi preferencialmente selecionada por operárias de *A. subterraneus*, tanto por aquelas que saem do ninho (80%) quanto pelas que retornam ao ninho com carga (85%). Também as operárias sem carga utilizam preferencialmente a rota mais curta (70%), embora este valor seja menor em relação às operárias com carga e que saem do ninho. Registrou-se também que essas proporções aumentam da fase de recrutamento das escoteiras (RE) para a fase de recrutamento das forrageiras (RF), no caso das operárias que saem do ninho (OUT) e que retornam ao ninho sem carga (UNLOAD), indicando que há uma dependência temporal na escolha de rotas. Ou seja, ao longo do processo de forrageamento, ainda mais operárias selecionaram o ramo curto, indicando a importância das escoteiras na determinação da rota entre colônia e fonte de alimento. Por outro lado, a dependência espacial na seleção de ramos curtos não foi verificada, visto que no módulo intermediário (módulo 2), a seleção do ramo curto foi realizada por uma menor proporção de operárias, o que pode ser reflexo da suposta menor quantidade

de feromônio e da independência do processo de tomada de decisão que ocorre em cada bifurcação.

A seleção do ramo curto na fase de recrutamento das escoteiras foi determinante na seleção do ramo curto na fase de recrutamento das forrageiras, indicando que durante todo o processo de forrageamento, as decisões tomadas antes do início do carregamento de folhas tem efeito no carregamento propriamente dito. Tal dependência está relacionada com a demarcação das trilhas químicas pelas escoteiras e posteriormente pelas forrageiras no conhecido mecanismo de *feed-back* positivo observado no processo de recrutamento em massa de formigas cortadeiras (Wilson, 1962; Jaffé & Howse, 1979; Roces & Nuñez, 1993; Roces & Hölldobler, 1994). Deve-se considerar ainda que a colônia ajusta seus esforços de forrageamento de acordo com a experiência prévia das escoteiras (Roces & Hölldobler, 1994; Roces, 2002) e das forrageiras que integram sua experiência individual com as informações transmitidas pela escoteira (Lopes et al., 2004). Ao demarcar o ramo curto, a escoteira tornou esse ramo quimicamente mais forte que o longo, sendo então seguida pelas demais operárias, as quais irão reforçar a demarcação química, tornando este ramo cada vez mais quimicamente significativo que o outro (Beckers et al., 1990). Ainda, a trilha feromonal permite as forrageiras caminhar mais rapidamente (Czaczkes et al., 2011), o que também contribui para o aumento da concentração de feromônio e alocação de maior número de indivíduos para este ramo ao longo do tempo. Assim, visto ser um processo auto-organizável, as decisões individuais resultam em um comportamento coletivo complexo derivam de interações simples entre indivíduos (Bonabeau et al., 1997).

Já a menor proporção de operárias sem carga no ramo curto (UNLOAD) deve estar relacionada com as tarefas executadas por tais indivíduos na trilha. Operárias sem carga (UNLOAD) realizam a exploração do ambiente, a manutenção e construção de trilhas e atuam como uma força reserva, o que possibilita a exploração rápida de recursos recém-descobertos (Daguerre, 1945; Howard, 2001). A menor proporção de operárias sem carga (UNLOAD) no ramo curto implica que há operárias sem carga também no ramo longo, onde provavelmente estes indivíduos realizam a exploração da trilha como um todo em busca de recursos.

O fato da seleção do ramo curto ter sido menor no módulo intermediário que nos outros módulos, considerando tanto o sentido de deslocamento quanto o transporte ou não de carga e ainda as fases de recrutamento indica a não dependência espacial na seleção do ramo curto. Uma possível explicação é que por estar numa posição

intermediária no sistema, a concentração de feromônio de trilha neste módulo pode ser menos acentuada. De fato, há maior aplicação e consequente concentração de feromônio de trilha na entrada da colônia, promovendo a saída de mais operárias (Wilson, 1962). Já em relação à proximidade do recurso alimentar, é cabível supor que também neste local a aplicação química seja mais acentuada, visto que pode acontecer o recrutamento para uma nova fonte de alimento, a despeito da existência de uma rota estabelecida em direção a um recurso já em exploração (Beckers et al., 1990). Há registros para formigas de correição, que uma forrageira pode ativamente recrutar companheiras de ninho a deixar a trilha principal e se dirigir a um novo recurso (Chadab & Rettenmeyer, 1975).

Outra possível explicação para a menor proporção de operárias no ramo curto no módulo intermediário é a polarização da trilha. Entende-se que uma trilha é dita polarizada quando há variação da concentração do feromônio ao longo da mesma e o indivíduo determina qual sentido seguir utilizando-se exatamente dessa variação (Deneubourg et al., 1990). Há evidências que operárias de *A. octospinosus* reconhecem e utilizam a polaridade química das trilhas para se guiar no retorno ao ninho (Vilela et al., 1987). Se no módulo intermediário a aplicação de feromônio de trilha foi menor, haverá uma variação na concentração de feromônio ao longo da trilha conferindo polaridade a trilha como um todo o que explica a não dependência das escolhas realizadas entre os módulos subsequentes. Nesse caso, cabe a investigação se em *A. subterraneus* a trilha química também é polarizada, visto que esta característica não é compartilhada por todas espécies de formigas (Vilela et al., 1987, Brugger, 2015).

Em sistemas de trilha complexos que apresentam bifurcações consecutivas e que a rota que conduz ao alimento é alternada entre os lados direito e esquerdo, operárias cometem mais erros de navegação (Czackes et al., 2013). No presente estudo, pode-se considerar que a rota correta seria a escolha dos ramos curtos nos três módulos, os quais estavam alternados (Fig. 1), assim se no primeiro módulo o ramo curto estava à direita, as operárias podem ter escolhido seguir pelo ramo à direita no segundo módulo, independentemente se neste lado do módulo estava o ramo curto ou longo, gerando a menor proporção de operárias no ramo curto no módulo intermediário.

Entretanto, outro ponto a considerar é que na 1ª bifurcação, tanto saindo quanto retornando ao ninho, as operárias se desviavam 30° para o ramo curto ou para o ramo longo, visto a angulação do sistema ser de 60°. No entanto ao atingir a 2ª e 3ª bifurcação embora ainda tivessem dois ramos como opção, um deles não desviava da rota já percorrida, enquanto o outro desviava em 90°. Assim, a menor proporção de operárias

no ramo curto no módulo intermediário pode ser devido a tendência em seguir em linha reta. De acordo com a hipótese da geometria das trilhas, formigas são hábeis em se reorientar corretamente em ângulos menores que 120° e a própria geometria das trilhas consiste em um mecanismo de polarização das mesmas, visto que as operárias escolhem se desviar o mínimo possível da rota que já percorreram (Acosta et al., 1993; Jackson et al., 2004).

A seleção de ramos curtos por operárias nos dois sentidos de deslocamento, transportando ou não carga, indica a habilidade em determinar a menor distância a ser percorrida entre a colônia e o recurso alimentar. A emergência deste processo de seleção coletivo se deve ao aumento da probabilidade de uma operária selecionar a mesma rota que outras operárias já haviam selecionado anteriormente, o que é confirmado pela dependência temporal registrada entre as fases de recrutamento das escoteiras e das forrageiras, resultado do mecanismo de *feed-back* positivo do recrutamento em massa. Entretanto outros fatores parecem atuar na determinação de rotas, haja vista a menor proporção de operárias sem carga no ramo curto e no módulo intermediário de um modo geral. Assumindo-se que operárias sem carga realizam tarefas complementares ao forrageamento, tais exibem diferentes tomadas de decisão na seleção de rotas que não estão diretamente relacionadas ao transporte de folhas e/ou a tomada de decisão das forrageiras propriamente ditas (operárias com carga). Já em relação ao módulo intermediário, a tomada de decisão pode ter sido influenciada pela polaridade química ou geométrica da trilha e/ou tendência das operárias em seguir em linha reta.

A seleção de rotas em redes de trilhas com bifurcações ocorre de forma otimizada, haja vista a preferência de ramos curtos. Tal seleção está sob a influência da decisão tomada pelas operárias escoteiras além da geometria do sistema como um todo.

Referências Bibliográficas

- Acosta, F.J., López, F., Serrano, J.M. (1993). Branching angles of ant trunk trails as an optimization cue. *Journal of Theoretical Biology*, 160, 297-310.
- Beckers, R., Deneubourg, J. -L., Goss, S., & Pasteels, J. M. (1990). Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux*, 37(3), 258-267. doi: 10.1007/bf02224053.
- Bonabeau, E.; Theraulaz, G.; Deneubourg, J.L., Aron, S.; Camazine, S. (1997). Self-organization in social insects. *Trends Ecology Evolution*, 12, 188-193.

- Brugger, M. S. (2015). Na trilha com as escoteiras: Como operárias sabem o caminho a seguir. Doutorado em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, UNESP, Brasil.
- Buhl, J., Hicks, K., Miller, E., Persey, S., Alinvi, O., & Sumpter, D. T. (2009). Shape and efficiency of wood ant foraging networks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(3), 451-460. doi: 10.1007/s00265-008-0680-7
- Chadab, R., & Rettenmeyer, C. (1975). Mass recruitment by army ants. *Science*, 188 (4193), 1124-1125. doi: 10.1126/science.1215991.
- Collett, M., Chittka, L., & Collett, T. S. (2013). Spatial Memory in Insect Navigation. *Current Biology*, 23(17), 789-800. doi: 10.1016/j.cub.2013.07.020.
- Czaczkes, T. J., Grüter, C., Jones, S. M., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Synergy between social and private information increases foraging efficiency in ants. *Biology Letters*, 7(4), 521-524. doi: 10.1098/rsbl.2011.0067.
- Czaczkes, T. J., Gruter, C., & Ratnieks, F. L. W. (2013). Ant foraging on complex trails: route learning and the role of trail pheromones in *Lasius niger*. *The Journal of Experimental Biology*, 216, 188-197. doi: 10.1242/jeb.076570.
- Czaczkes, T. J., Grüter, C., & Ratnieks, F. L. W. (2015) Trail pheromones: An integrative view of their role in social insect colony organization. *Annual Review of Entomology*, 60, 581-599. doi: 10.1146/annurev-ento-010814-020627.
- Daguerre, J. B. (1945). Hormigas del género *Atta* de la Argentina (Hym.: Formicidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 12, 438-460.
- De Biseau, J. C., Deneubourg, J.-L., & Pasteels, J. (1991). Collective Flexibility During Mass Recruitment in the Ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche A Journal of Entomology*, 98(04), 323-336. doi: 10.1155/1991/38402.
- Deneubourg, J. L., Aron, S., Goss, S., & Pasteels, J. M. (1990). The Self-Organizing Exploratory Pattern of the Argentine Ant. *Journal of Insect Behavior*, 3(2), 159-168.
- Detrain, C., & Deneubourg, J.-L. (2008). Collective Decision-Making and Foraging Patterns in Ants and Honeybees. *Advances in Insect Physiology*, 35, 123-173.
- Dussutour, A., Fourcassie, V., Helbing, D., & Deneubourg, J.-L. (2004). Optimal traffic organization in ants under crowded conditions. *Nature*, 428(6978), 70-73. doi: doi:10.1038/nature02345.
- Garnier, S., Combe, M., Jost, C., & Theraulaz, G. (2013). Do ants need to estimate the geometrical properties of trail bifurcations to find an efficient route? A swarm

- robotics test bed. *PLoS Computational Biology*, 9(3). doi: 10.1371/journal.pcbi.1002903.
- Goss, S., Aron, S., Deneubourg, J. L., & Pasteels, J. M. (1989). Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften*, 76(12), 579-581. doi: 10.1007/bf00462870.
- Grüter, C., Czaczkes, T. J., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Decision making in ant foragers (*Lasius niger*) facing conflicting private and social information. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2), 141-148. doi: 10.1007/s00265-010-1020-2.
- Hangartner, W. (1969). Trail laying in the subterranean ant, *Acanthomyops interjectus*. *Journal of Insect Physiology*, 15(1), 1-4. doi:10.1016/0022-1910(69)90206-6.
- Hölldobler, B. (1976). Recruitment Behavior, Home Range Orientation and Territoriality in Harvester Ants, *Pogonomyrme*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1, 3-44.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). The ants. Harvard: H. U. Press (Ed.).732p.
- Howard, J. J. (2001). Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta columbica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(5), 348-356. doi: 10.1007/s002650000314.
- Jackson, D. E., Bicak, M., & Holcombe, M. (2008). A Paradigm for Self-Organisation: New Inspiration from Ant Foraging Trails. *Engineering of Autonomic and Autonomous Systems, 2008. EASE 2008. Fifth IEEE Workshop on*, 86-94. doi:10.1109/EASE.2008.13.
- Jackson, D. E., Holcombe, M., Ratnieks, F.L.W. (2004). Trail geometry gives polarity to ant foraging networks. *Nature*, 432: 907-909.
- Jaffé, K., & Howse, P. E. (1979). The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Animal Behaviour*, 27, 930-939. doi: 10.1016/0003-3472(79)90031-9.
- Jeanson, R., Dussutour, A., & Fourcassié, V. (2012). Key factors for the emergence of collective decision in invertebrates. *Frontiers in Neuroscience*, 6, doi: 10.3389/fnins.2012.00121.
- Kost, C., de Oliveira, E. G., Knoch, T. A., & Wirth, R. (2005). Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). *Journal of Tropical Ecology*, 21(6), 677-688. doi: 10.1017/S0266467405002592.

- Lanan, M. (2014). Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 20, 53-70.
- Lopes, J. F. S., Forti, L. C. F., & 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(3), 471-476. doi: 10.1016/j.beproc.2004.08.001.
- Lopes, J.F.S, Brugger, M.S, Menezes, R.B, Camargo, R.S, Forti, L.C, Fourcassié, V (2016). Spatio-Temporal Dynamics of Foraging Networks in the Grass-Cutting Ant *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Formicidae, Attini). *PLoS ONE*, 11 (1). doi: 10.1371 / journal.pone.0146613.
- Menzel, R., & Giurfa, M. (2001). Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee. *Trends in cognitive sciences*, 5(2), 62-71.
- Nonacs, P. & DILL, L.M. (1990). Mortality risk versus food quality trade-offs in ants: patch use over time. *Ecological Entomology*, 16(1), 73-80.
- Portha, S., Deneubourg, J. L., & Detrain, C. (2002). Self-organized asymmetries in ant foraging: A functional response to food type and colony needs. *Behavioral Ecology*, 13(6), 776-781. doi: 10.1093/beheco/13.6.776.
- Riveros, A. J., & Srygley, R. B. (2008). Do leafcutter ants, *Atta colombica*, orient their path-integrated home vector with a magnetic compass? *Animal Behaviour*, 75(4), 1273-1281. doi:10.1016/j.anbehav.2007.09.030.
- Robinson, E. J. H., Ratnieks, F. L. W., & Holcombe, M. (2008). An agent-based model to investigate the roles of attractive and repellent pheromones in ant decision making during foraging. *Journal of Theoretical Biology*, 255(2), 250-258. doi: 10.1016/j.jtbi.2008.08.015.
- Roces, F., & Núñez, J. A. (1993). Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behaviour*, 45(1), 135-143. doi: 10.1006/anbe.1993.1012.
- 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), 1-8. doi: 10.1007/bf00317902.
- Roces, F. (2002). Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. *Biological Bulletin*, 202(3), 306-313. doi: 10.2307/1543483.
- Steck, K. (2012). Just follow your nose: homing by olfactory cues in ants. *Current Opinion in Neurobiology*, 22(2), 231-235. doi:10.1016/j.conb.2011.10.011.

- Sumpter, D. J. T., & Beekman, M. (2003). From nonlinearity to optimality: pheromone trail foraging by ants. *Animal Behaviour*, 66(2), 273-280. doi:10.1006/anbe.2003.2224.
- Vilela, E. F., Jaffé, K., & Howse, P. E. (1987). Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae: Attini). *Animal Behaviour*, 35(5), 1443-1453. doi: 10.1016/S0003-3472(87)80017-9.
- Von Thienen, W., Metzler, D., Choe, D.-H., & Witte, V. (2014). Pheromone communication in ants: a detailed analysis of concentration-dependent decisions in three species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68(10), 1611-1627. doi: 10.1007/s00265-014-1770-3.
- Wilson, E. O. (1962). Chemical Communication Among Workers of the Fire Ant *Solenopsis Saevissima* (FR. Smith): The organization of mass-foraging. *Animal Behaviour*, 10, 134-138. doi:10.1016/0003-3472(62)90141-0.
- Wyatt, T. D. (2003). *Pheromones and Animal Behaviour: Communication by Smell and Taste*. Cambridge University Press: Cambridge. 408p.
- Wystrach, A., & Graham, P. (2012). View-based matching can be more than image matching: The importance of considering an animal's perspective. *I-Perception*, 3(8), 547–549. doi: 10.1068/i0542ic.

CAPÍTULO II - Influência da qualidade do substrato alimentar na tomada de decisão da rota a ser seguida por *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae)

Resumo

Em formigas cortadeiras o forrageamento é um processo coletivo complexo, no qual as operárias estão engajadas na coleta e transporte do recurso alimentar para a colônia, permitindo a transferência de informações sobre sua localização e qualidade. A transferência de informação se processa através de uma rede complexa de trilhas que conduz a fontes de alimentos dispersos em ambientes heterogêneos, sendo que os recursos diferem em termos de qualidade. As trilhas químicas são especialmente importantes na tomada de decisão de qual recurso será transportado para a colônia, havendo evidências que estas modulam o processo de recrutamento em massa de acordo com as características do recurso alimentar. O objetivo deste estudo foi avaliar o efeito da qualidade do recurso alimentar na seleção de rotas por operárias de *Acromyrmex subterraneus* submetidas a trafegar em um sistema de trilhas complexo com dois pontos de bifurcação consecutivos os quais divergiam em rotas curtas e longas. A segunda bifurcação do sistema de trilhas dava acesso a recursos com diferentes concentrações de sacarose 10% e 1%, os quais tiveram o oferecimento alternado nos ramos curto e longo. Operárias de *A. subterraneus* transportaram preferencialmente o recurso de maior qualidade independente se este estava no ramo curto ou longo, evidenciando que a qualidade energética do recurso alimentar foi determinante para que ocorresse seu transporte. Distâncias curtas foram selecionadas quando não havia efeito da qualidade do alimento, haja vista a seleção do ramo curto na 1ª bifurcação por mais de 70% do contingente de forrageiras na trilha. Todavia, na 2ª bifurcação que conduzia diretamente ao alimento, este contingente praticamente se dividiu entre os ramos curto e longo (50%), o que não implicou no transporte preferencial do alimento mais próximo. A preferência pelo alimento de maior qualidade foi mantida a despeito da distância a ser percorrida, evidenciando que a tomada de decisão das forrageiras ocorre de forma integrada, relacionando as informações social (feromônio de trilha) e individual (memória).

Palavras chave: Formigas cortadeiras, recrutamento em massa, seleção de rotas, qualidade do recurso.

Abstract

Influence of alimentary substrate quality on route decision making by *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae). In leaf-cutting ants, the foraging is a collective complex process in which workers are engaged in collecting and transporting food resources to the colony, selecting which resource must be carried and transferring the information about its location and quality. The transferring of information happens through a complex trail network which guides workers to dispersed resources in heterogeneous environments where the food varies in terms of quality. Chemical trails are especially important in decision making of which resource will be transported to the colony, and there is evidence that it modulates the mass recruitment process according to food resource characteristics. Within this perspective, the aim of this study was to evaluate the effect of food resource quality on route selection by *Acromyrmex subterraneus* workers submitted to forage in a complex trail system with two consecutive bifurcations that diverge into short and long branches. The second bifurcation of the trail system gave access to two resource types that varied in saccharose concentration (10% and 1%), and the resources were offered alternately between the short and long branch. *A. subterraneus* workers preferentially transported the high quality resource regardless of whether it was at the short or long branch, showing that the energetic quality of the food resource was determinant to promote its transport. Short distances were selected when there was no effect of food quality, as has been seen through the short branch selection at the first bifurcation by more than 70% of the workers on the trail. However, at the second bifurcation which led directly to the food, workers divided themselves between the short and long branches (50%), which did not imply the preferential transport of the nearest food. The preference in high quality food was maintained despite the distance to be travelled, showing that the decision making of foragers occurs in an integrative way, relating all the social (trail's pheromone) and individual (memory) information.

Key words: Leaf-cutting ants, mass recruitment, route selection, food quality.

Introdução

O forrageamento é imprescindível para a sobrevivência e reprodução dos animais (Krebs & Davis, 1987). Especialmente em formigas cortadeiras, o forrageamento é um processo coletivo complexo, no qual os elementos social e individual interagem, determinando o substrato vegetal a ser coletado (Roces & Hölldobler, 1994). Por meio do recrutamento em massa, as operárias são alocadas em torno do objetivo comum da coleta e transporte do recurso alimentar para a colônia (Jaffé & Howse, 1979), realizando a avaliação e transferindo informações sobre sua localização e qualidade (Gordon, 1996, Roces, 2002).

Durante o recrutamento, operárias escoteiras devem estimular as companheiras de ninho a coletar recursos no ambiente. Todavia, há diferenças quanto ao limiar de resposta ao sinal de recrutamento entre as operárias forrageiras que ainda estão no interior do ninho (De Biseau & Pasteels, 2000), sendo que algumas podem até mesmo não responder ao sinal transmitido pela escoteira (Cassil, 2003).

A coleta do recurso alimentar ocorre ao longo de uma rede de trilhas químicas e físicas (Howard, 2001; Bruce & Burd, 2012; Sales et al., 2015) que conduzem as operárias a recursos dispersos em ambientes heterogêneos (Weber, 1972; Fowler & Robinson, 1979). Assim, a seleção do recurso a ser coletado e transportado é influenciada tanto pela qualidade do alimento (Beckers et al., 1990; Seeley et al., 1991) quanto pela distância em relação ao ninho (Jaffé e Howse, 1979).

Com relação a qualidade do alimento destaca-se a influência do valor nutricional (Rockwood, 1976), características físicas (Cherrett, 1972; Camargo et al., 2004; Verza et al., 2007), quantidade de água (Rockwood, 1976), de glicose (Roces & Núñez, 1993), e especialmente a evitação de compostos químicos secundários nas diferentes espécies vegetais (Cherrett, 1972; Farji-Brener, 2001), como sugere a hipótese do forrageamento palatável (Sheperd, 1985; Jaffé & Vilela, 1989; Nichols-Orians 1991; Vasconcelos & Cherrett, 1995; Farji-Brener, 2001).

Já em relação a distância do alimento, tem-se a hipótese do forrageamento ótimo (Fowler & Stiles, 1980; Rockwood & Hubbell, 1987). De acordo com essa hipótese, um recurso distante de qualidade moderada localizado perto da trilha de forrageamento pode proporcionar um retorno maior do que um recurso de maior qualidade, distante da trilha de forrageamento. Dessa maneira, cabe às operárias selecionarem qual recurso deve ser coletado e transportado de modo a refletir em um balanço entre a qualidade e distância do recurso.

Logo a proposta deste estudo foi avaliar a hipótese do forrageamento ótimo em *Acromyrmex subterraneus*, investigando a tomada de decisão das forrageiras em dois pontos de bifurcação consecutivos dos quais divergiam rotas curtas e longas, que conduziam a recursos com diferente qualidade energética.

Material e Métodos

Espécie de estudo

Foram utilizadas cinco colônias de *A. subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae), provenientes da coleta de rainhas fecundadas no ano de 2013, no Campus da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF), Juiz de Fora, Minas Gerais. As colônias foram mantidas em sistema fechado composto de três potes plásticos (diâmetro: 7 x 15 x 7cm), interligados por tubos plásticos transparentes, referentes à câmara de lixo, câmara de fungo e arena de forrageamento. A câmara de fungo apresentava em seu interior 1cm de camada de gesso para manter a umidade do fungo simbiote. As colônias foram mantidas no Laboratório de Mirmecologia sob condições controladas de temperatura (25-30°C) e umidade relativa (75-80%). Diariamente foram fornecidas às colônias folhas de *Acalypha wilkesiana* (Euphorbiaceae), exceto 24h antes de cada experimentação.

Design do sistema de trilha.

Foi confeccionado um sistema de trilha composto por dois módulos com ramos longos (40cm) e curtos (20cm), arranjados em um ângulo de 60° e conectados entre si por um ramo linear de 10 cm de comprimento (10cm). Todos os ramos possuíam a mesma largura (3cm). O sistema de trilhas apresentava, portanto duas bifurcações ao sair da colônia em direção à arena de forrageamento, aqui denominados como pontos de decisão (PD#1) e (PD#2) (Fig 1). Linhas de decisão (LD) foram estabelecidas a 7cm do centro de cada PD para contabilizar a frequência de passagem das operárias, realizada quando estas cruzavam metade do corpo sobre cada LD.

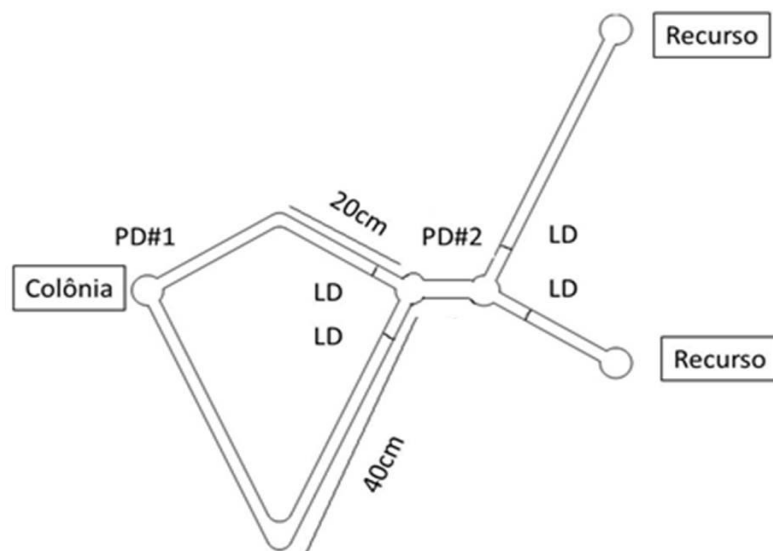


Figura 1. Sistema de trilhas com módulos apresentando ramos curtos (20cm) e longos (40cm) e respectivos pontos de decisão (PD#1, PD#2), referentes às bifurcações. Linhas de decisão (LD) localizadas a 7cm do centro de cada PD foram estabelecidas como referência para contabilizar a frequência de passagem das operárias de *A. subterraneus* em ambos os sentidos.

Procedimento experimental

Para investigar a influência da qualidade do recurso alimentar na tomada de decisão quanto à distância a ser percorrida foram oferecidos discos de papel filtro embebidos em soluções com diferentes concentrações de sacarose, alternando-se a sua localização no ramo curto e longo ao final do 2º módulo do sistema de trilhas.

Os discos de papel filtro (5mm) foram embebidos em soluções de sacarose nas concentrações 10% e 1% por imersão (Roces, 1993). As soluções foram acrescidas com corante alimentício (anilina) (1%) nas cores rosa e azul representando o recurso de maior qualidade (10%) e menor qualidade (1%) energética, respectivamente. A coloração dos discos se fez necessária para permitir a identificação da concentração de sacarose dos discos transportados. A adição de corante alimentício não tem efeito tóxico sobre a porcentagem de alimento ingerida por larvas de formigas em desenvolvimento (Cassil & Tschinkel, 1996; Lopes et al., 2005).

Foram estabelecidos dois tratamentos: T1, no qual 10 discos embebidos na solução de maior qualidade (10%) foram oferecidos ao final do ramo curto e 10 discos de menor qualidade (1%) no ramo longo; e T2, no qual a disposição dos recursos foi inversa, logo os 10 discos embebidos na solução de maior qualidade (10%) foram oferecidos ao final do ramo longo e os 10 de menor qualidade (1%) no ramo curto. Dessa maneira, no T1 o recurso de maior qualidade estava a menor distância enquanto que no T2, o recurso de maior qualidade estava na maior distância. Os discos foram

distribuídos de forma aleatória nas arenas de forrageamento, que consistiam em bandejas plásticas de 20cm de comprimento e 7cm de altura.

O sistema de trilha foi conectado entre a colônia e as arenas de forrageamento. Antes de iniciar a experimentação, foi colocado sobre um tripé uma câmera digital (Sony, HDR-CX250E), de modo a capturar todo o sistema de trilhas. Logo após, foi permitida as operárias de *A. subterraneus* transitar livremente entre a colônia e as arenas de forrageamento.

A partir da frequência de passagem das operárias que saíam da colônia em direção as arenas de forrageamento nos ramos curtos e longos dos dois módulos, foi calculada a proporção de operárias que utilizou o ramo curto. Da mesma maneira foi calculada a proporção de discos carregados no ramo curto, que se refere no T1 ao transporte de discos de maior qualidade (10%) e no T2, os de menor qualidade (1%). O experimento foi encerrado quando houve o transporte de todos os discos de uma das arenas. Cada tratamento foi repetido duas vezes em cada uma das cinco colônias, totalizando 20 repetições. Após cada repetição, o sistema de trilha foi limpo com álcool 70°GL para a remoção de qualquer sinal químico (feromônio de trilha).

Análise dos Dados

Para verificar a homocedasticidade e a normalidade dos dados foram realizados os teste de Bartlett e de Shapiro-Wilk, respectivamente. Os dados foram transformados em logaritmo na base 10 para melhor ajuste. Após este procedimento, os dados foram submetidos a ANOVA de medidas repetidas, no qual foi comparada a proporção de operárias que escolheram o ramo curto (variável dependente) em cada ponto de decisão em função dos tratamentos (T1 e T2) (variável explicativa) e a proporção de discos transportados no ramo curto (variável dependente) também em função dos tratamentos. As colônias foram incluídas como variável aleatória por terem comportamento dependentes.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Core Team, 2014) ao nível de 5% de significância.

Resultados

Em todas as repetições de ambos os tratamentos, registrou-se o carregamento de 100% dos discos de papel filtro embebidos com 10% de sacarose de maior qualidade (Tab.1). De fato, a proporção de transporte de discos no ramo curto foi maior no T1 em

relação ao T2 ($F=93.43$; $GL=1$; $p<0.001$) (Fig.2). Pontuando-se que no T1 o ramo curto conduzia aos discos com maior qualidade (10%) e no T2, aos discos de menor qualidade (1%), os dados obtidos indicam que o carregamento de discos de maior qualidade (10%) foi preferencialmente realizado a despeito da distância a ser percorrida.

Tabela 1. Frequência média do carregamento de discos nos ramos curto e longo nos tratamentos 1 e 2, nos quais os discos de maior qualidade foram oferecidos no ramo curto e longo, respectivamente, em cinco colônias de *A. subterraneus*.

Tratamento	Colônia	Carregamento de Discos	
		Ramo Curto	Ramo Longo
1	1	10	2
1	2	10	0
1	3	10	4,5
1	4	10	2
1	5	10	3,5
2	1	5,5	5,5
2	2	9,5	5
2	3	8	9
2	4	8	7
2	5	6,5	8,5

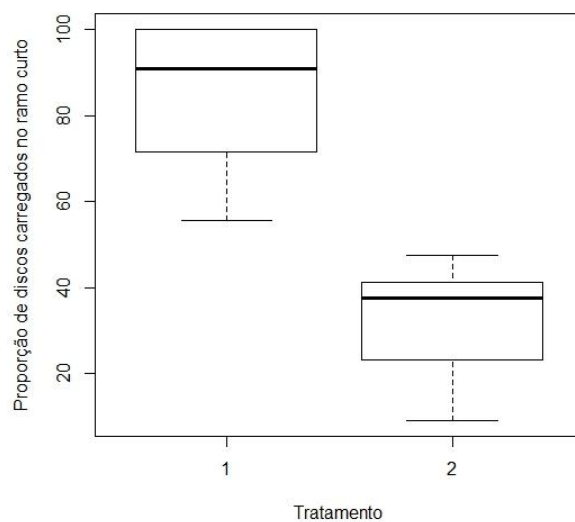


Figura 2. Proporção de discos carregados no ramo curto por operárias de *A. subterraneus* em função dos tratamentos T1 e T2, nos quais os discos de maior qualidade foram oferecidos no ramo curto e longo, respectivamente.

Já em relação à saída do ninho, a proporção de operárias de *A. subterraneus* no ramo curto no PD#1 não apresentou diferença estatística significativa comparando-se os dois tratamentos ($F=0.15$; $GL=1$; $p=0.71$). No PD#1, mais de 70% das operárias que saiam da colônia em ambos os tratamentos selecionaram o ramo curto (Fig. 3).

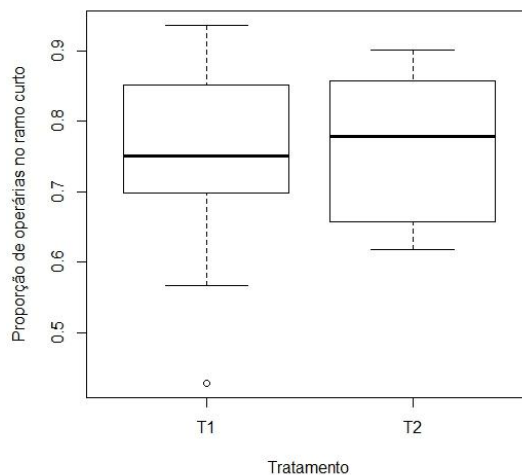


Figura 3. Proporção de operárias de *A. subterraneus* que saiam da colônia no ramo curto no PD#1 em função dos tratamentos T1 e T2, nos quais os discos de maior qualidade foram oferecidos no ramo curto e longo, respectivamente.

As análises indicam também que a proporção de operárias no ramo curto do PD#2 nos tratamentos T1 e T2 não apresentou diferença estatística ($F=1.36$; $GL=1$; $p=0.26$). No entanto, neste PD, que corresponde à 2ª bifurcação, 50% das operárias selecionaram o ramo curto e a outra metade o ramo longo em ambos os tratamentos (Fig.4), indicando que o contingente de operárias se dividiu nos ramos disponíveis.

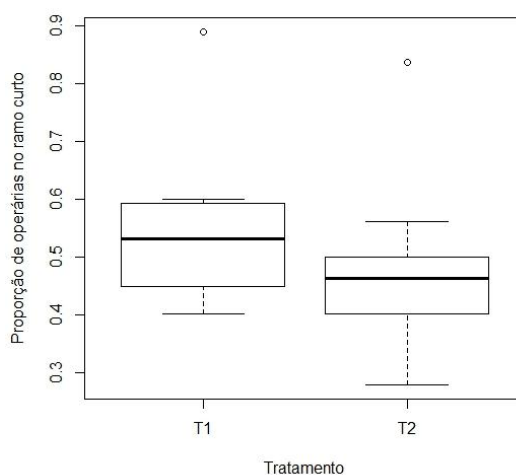


Figura 4. Proporção de operárias de *A. subterraneus* que saiam da colônia no ramo curto no PD#2 em função dos tratamentos T1 e T2, nos quais os discos de maior qualidade foram oferecidos no ramo curto e longo, respectivamente.

Discussão

Operárias de *A. subterraneus* transportaram preferencialmente o recurso de maior qualidade independente se este estava no ramo curto ou longo, evidenciando que a qualidade energética do recurso alimentar foi determinante para que ocorresse seu transporte. Distâncias curtas foram selecionadas quando não havia efeito da qualidade do alimento, haja vista a seleção do ramo curto na 1ª bifurcação por mais de 70% do contingente de forrageiras na trilha. Todavia, na 2ª bifurcação que conduzia diretamente ao alimento, este contingente praticamente se dividiu entre os ramos curto e longo (50%), o que não implicou no transporte preferencial do alimento mais próximo. A preferência pelo alimento de maior qualidade foi mantida a despeito da distância a ser percorrida.

A seleção do ramo curto na 1ª bifurcação em ambos tratamentos está relacionada ao aumento da concentração do feromônio de trilha sobre o ramo curto, haja vista que para um mesmo intervalo de tempo, menores distâncias podem ser percorridas por um número maior de indivíduos ou por um mesmo indivíduo repetidas vezes, resultando no aumento da frequência de aplicação de feromônio de trilha (Roces, 2002). De fato, o aumento do sinal químico sobre uma das rotas disponíveis reflete a seleção coletiva deste, o qual é utilizado quase que exclusivamente (Sumpter & Beekman, 2003; Dussutour et al., 2004). A seleção do ramo curto em função do aumento da concentração de feromônio também foi verificada por outros autores com diferentes espécies de formigas (Goss et al., 1989; Sumpter & Beekman, 2003; Dussutour et al., 2004; Garnier et al., 2013) e também no experimento apresentado no capítulo 1 que compõe esta dissertação.

Já na 2ª bifurcação, não houve seleção do ramo curto, haja vista que o fluxo total de operárias de *A. subterraneus* se dividiu entre os ramos curto e longo em ambos os tratamentos. Tal resultado pode ser explicado pelo comportamento exploratório característico de operárias de formigas. Wilson (1962) foi o primeiro a descrever o comportamento exploratório em formigas, demonstrando, em seu estudo que quando uma nova área de forrageamento é apresentada, as operárias rapidamente localizam o recurso que é então coletado através do recrutamento de companheiras de ninho. Neste estudo, o autor apresenta a flutuação da frequência do comportamento exploratório, o qual estabiliza e diminui após algumas horas da apresentação da nova área de forrageamento. Outro estudo que fez menção ao comportamento exploratório foi realizado por Pratt et al (2005), o qual analisaram o comportamento exploratório de

nidificação de *Temnothorax* (Mayr, 1861). Ao encontrar uma nova área, as operárias exibem o comportamento exploratório e a exibição deste comportamento está relacionada com a avaliação da qualidade do ambiente, visto a duração do período de avaliação ser inversamente relacionada com a qualidade da nova área a ser nidificada (Mallon *et al.* 2001). Dessa maneira, sugere-se que a divisão da força operária entre os ramos curto e longo na 2ª bifurcação esteja relacionada com o comportamento exploratório e à proximidade desta bifurcação às arenas de forrageamento, uma vez que ao contrário do PD#1, não ocorreu a seleção preferencial do ramo curto nesta bifurcação. Assim, pode-se dizer que ao realizar o comportamento exploratório operárias de *A. subterraneus* visitaram e avaliaram ambos os recursos com concentrações diferentes de sacarose.

No entanto, a divisão do contingente de operárias entre os ramos curto e longo não implicou num carregamento similar dos discos de diferentes qualidades energéticas. A proporção de discos carregados no ramo curto quando este conduzia ao recurso de maior qualidade (T1) foi superior quando comparada à proporção calculada para o ramo curto quando este conduzia ao recurso de menor qualidade (T2). Somando-se a este resultado o fato que em toda a experimentação houve o carregamento total dos discos de maior qualidade, tem-se que operárias de *A. subterraneus* são hábeis em reconhecer a qualidade energética dos recursos bem como realizam o transporte preferencial destes, mesmo quando mais distante.

Com efeito, formigas que realizam recrutamento em massa modulam a aplicação de feromônio de trilha em função da concentração de sacarose (Hangartner, 1970; Beckers *et al.*, 1990; 1993; Roces, 1993). Operárias que transportam recursos de maior qualidade realizam mais a aplicação de feromônio que aquelas que transportam os de menor qualidade (Roces, 2002), o que está relacionado ao seu estado motivacional que por sua vez está relacionado tanto à intensidade do sinal de recrutamento (Roces, 1993) quanto a experiência prévia e/ou estado nutricional das forrageiras (De Biseau & Pasteels, 2000; Cassil, 2003; Lopes *et al.*, 2004).

Operárias forrageiras ao sair do ninho estão condicionadas à informação da escoteira e quando esta informação corresponde ao “melhor” recurso, este é preferencialmente transportado. No entanto, quando a escoteira transmite a informação de um recurso “pior” e as forrageiras têm a escolha entre ambos, o carregamento dos diferentes recursos é aleatório, refletindo o conflito na tomada de decisão. Assim, a escolha do recurso a ser carregado é resultado da integração entre as informações

transmitidas pela escoteira, as informações recebidas no local junto ao recurso e a experiência prévia (Lopes et al., 2004).

Ao oferecer discos de papel filtro com diferentes concentrações de sacarose no final dos ramos curto e longo do sistema de trilha é provável que ambos apresentavam concentrações similares de feromônio, refletindo o resultado obtido na 2ª bifurcação. Isto é provável porque operárias de formigas percorrem a rota curta mais rapidamente, resultando em um trânsito maior de indivíduos que em uma rota longa para um mesmo intervalo de tempo. Por outro lado, na rota longa o recurso de maior qualidade induziu a maior aplicação de feromônio, igualando-se o estímulo químico. No entanto, o transporte do recurso não foi correspondente ao estímulo do feromônio de trilha, no caso, supostamente similar, mas sim à qualidade do recurso, evidenciando que a tomada de decisão das forrageiras ocorre de forma integrada, relacionando as informações disponíveis.

Referências Bibliográficas

- Beckers, R., Deneubourg, J-L., Goss, S., & Pasteels, J. M. (1990). Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux*, 37(3), 258-267. doi: 10.1007/bf02224053.
- Beckers, R., Deneubourg, J-L., & Goss, S. (1993). Modulation of trail laying in the ant *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae) and its role in the collective selection of a food source. *Journal of Insect Behavior*, 6, 751-759.
- 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. doi:10.1098/rspb.2011.2583.
- Camargo, R. S., Forti, L. C., Matos, C. A. O., Lopes, J. F. & Andrade, A. P. P. (2004). Physical resistance as a criterion in the selection of foraging material by *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Applied Entomology*, 128 (5), 329-331. doi: org/10.1111/j.1439-0418.2004.00844.x.
- Cassil, D. L. & Tschinkel, W. R. (1996). A duration constant for worker-to-larva trophallaxis in fire ants. *Insectes Sociaux*, 43 (2), 149-166. doi: 10.1007/BF01242567.

- Cassil, D.L. (2003). Rules of supply and demand regulate recruitment to food in an ant society. *Behavior Ecology and Sociobiology*, 54, 441–450.
- Cherrett, J. M. (1972). Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology*, 41 (3), 647-660.
- De Biseau, J.C. & Pasteels, J.M. (2000). Response thresholds to recruitment signals and the regulation of foraging intensity in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). *Behavioural Processes* 48, 137–148.
- Dussutour, A., Fourcassie, V., Helbing, D., & Deneubourg, J-L. (2004). Optimal traffic organization in ants under crowded conditions. *Nature*, 428(6978), 70-73. doi: doi:10.1038/nature02345.
- Farji-Brener, A. G. (2001). Why are leaf-cutting ants more common in early secondary forests than in old-growth tropical forests? An evaluation of the palatable forage hypothesis. *Oikos*, 92: 169–177. doi: 10.1034/j.1600-0706.2001.920120.x.
- Fowler, H. G. & Robinson, S. W. (1979). Foraging ecology of the grass-cutting ant, *Acromyrmex landolti fracticornis* (Formicidae: Attini) in Paraguay. *International Journal of Ecological and Environment Science*, 5, 29-37.
- 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.
- Garnier, S., Combe, M., Jost, C., & Theraulaz, G. (2013). Do Ants Need to Estimate the Geometrical Properties of Trail Bifurcations to Find an Efficient Route? A Swarm Robotics Test Bed. *PLoS Computational Biology*, 9(3). doi: 10.1371/journal.pcbi.1002903.
- Gordon, D. M. (1996). The organization of work in social insect colonies. *Nature*, 380, 121-124.
- Goss, S., Aron, S., Deneubourg, J. L., & Pasteels, J. M. (1989). Self-organized shortcuts in the Argentine ant. *Naturwissenschaften*, 76(12), 579-581. doi: 10.1007/bf00462870.
- Hangartner, W., Reichson, J. M., Wilson, E. O. (1970). Orientation to nest material by the ant, *Pogonomyrmex badius* (Latreille). *Animal Behaviour*, 18(2), 331-334. doi: 10.1016/S0003-3472(70)80045-8

- Howard, J. J. (2001). Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta columbica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(5), 348-356. doi: 10.1007/s002650000314.
- Jaffé, K., & Howse, P. E. (1979). The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Animal Behaviour*, 27, 930-939. doi: 10.1016/0003-3472(79)90031-9.
- Jaffé, K. & Vilela, E. (1989). On nest densities of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* in tropical primary forest. *Biotropica*, 21, 234-236.
- 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. doi:10.1016/j.beproc.2004.08.001
- Lopes, J. F. S., Hughes, W. O. H., Camargo, R. S & Forti, L. C. (2005). Larval isolation and brood care in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Insectes Sociaux*, 52 (4), 333-338. doi: 10.1007/s00040-005-0816-y.
- Krebs, J.R. & Davis, N. R. (1987). An introduction to behavioural ecology. 2^a ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 389p.
- Mallon, E. B.; Pratt, S. C.; Franks, N. R. (2001). Individual and collective decision-making during nest site selection by the ant *Leptothorax albipennis*. *Behavioral Ecology Sociobiology*, 50, 352-359. doi: 10.1007/s002650100377.
- Nichols-Orians, C. (1991). The effects of light on foliar chemistry, growth and susceptibility of seedlings of a canopy tree to an Attine ant. *Oecologia*, 86, 552-560.
- Pratt, S. C., Sumpter, D. J. T., Mallon, E. B. & Franks, N. R. (2005). An agent-based model of collective nest choice by the ant *Temnothorax albipennis*. *Animal Behaviour*, 70, 1023-1036.
- 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), 1-8. doi: 10.1007/bf00317902.
- Roces, F. (2002). Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. *Biological Bulletin*, 202(3), 306-313. doi: 10.2307/1543483.
- Roces, F., & Núñez, J. A. (1993). Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behaviour*, 45(1), 135-143. doi: 10.1006/anbe.1993.1012.

- Rockwood, L. L. (1976). Plant selection and foraging and foraging patterns in two species of leaf-cutting ant (*Atta*). *Ecology*, 57 (1), 48-61.
- Rockwood, L.L. & S. P. Hubbell. (1987). Host plant selection, diet diversity and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia*, 74, 55-61.
- Sales, T. A., Hastenreiter, I. N., Almeida, N. G., & Lopes, J. F. S. (2015). Fast Food Delivery: Is There a Way for Foraging Success in Leaf-Cutting Ants? *Sociobiology*, 62(4), 513-518. doi: 10.13102/sociobiology.v62i4.807.
- Seeley, T. D., Camazine, S., Sneyd, J. (1991). Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28, 277-290.
- Shepherd, J. D. (1985). Adjusting foraging effort to resources in adjacent colonies of the leaf-cutter ant, *Atta colombica*. *Biotropica*, 17, 245-252.
- Sumpter, D. J. T., & Beekman, M. (2003). From nonlinearity to optimality: pheromone trail foraging by ants. *Animal Behaviour*, 66(2), 273-280. doi:10.1006/anbe.2003.2224.
- Vasconcelos, H. & Cherrett, M. (1995). Changes in leaf-cutting ant populations (Formicidae; Attini) after the clearing of mature forest in Brazilian Amazonia. *Studies Neotropical. Fauna and Environment*, 30 (2), 107-113. doi: 10.1080/01650529509360947.
- Verza, S. S., Forti, L. C., Lopes, J. F. S., Camargo, R. S. & Matos, C. A. O. (2007). Influence of physical and chemical factors during foraging and culture of the symbiont fungus in *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Science*, 14, 295-300. doi: 10.1111/j.1744-7917.2007.00155.x.
- Weber, N. A. (1972). Gardening ants: the Attines. *American Philosophical Society*. Philadelphia, PA. p159.
- Wilson, E. O. (1962). Chemical Communication Among Workers of the Fire Ant *Solenopsis Saevisima* (FR. Smith): The organization of mass-foraging. *Animal Behaviour*, 10, 134-138. doi:10.1016/0003-3472(62)90141-0.

CAPÍTULO III - Hierarquização das fontes de informações na tomada de decisão no processo de forrageamento em *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae)

Resumo

No processo de forrageamento, operárias de formigas são conhecidas por fazer uso de múltiplas fontes de informações para se orientar no ambiente externo, especialmente a informação individual (memória) e a social (feromônio de trilha). Ambas informações atuam de forma sinérgica mantendo a eficiência do processo de forrageamento. No entanto quando as informações social e individual diante de uma bifurcação de trilha são conflitantes, se faz necessário estabelecer uma ordem hierárquica para utilização das informações disponíveis, devendo-se priorizar uma delas. O presente estudo teve por objetivo verificar qual informação social ou individual é priorizada por operárias de *Acromyrmex subterraneus*, diante de uma bifurcação de um sistema de trilha em Y. Para tanto, apenas um ramo do sistema em Y apresentava recurso alimentar. Este ramo teve uma seção recoberta por papel filtro onde ocorreu deposição de feromônio de trilha pelas operárias, estimada pela contagem do fluxo. Após uma forrageira individualmente marcada (operária-alvo) ter realizado 1, 3 e 5 visitas ao recurso, o papel filtro foi transferido para o outro ramo que não conduzia ao alimento, conflitando assim as informações social (feromônio) e individual (visitas prévias). As operárias-alvo priorizaram a informação individual (memória), seguindo assim o ramo que tinham encontrado alimento em suas viagens anteriores. Além disso, houve um aumento no tempo gasto na tomada de decisão quanto maior foi a concentração de feromônio que conduzia ao ramo sem alimento. Diante do conflito de informações simulado no presente trabalho, sugere-se que há o estabelecimento de uma ordem hierárquica na utilização de informações em *A. subterraneus* com a priorização da informação individual (memória).

Palavras chave: Formiga cortadeira, feromônio de trilha, memória, sinergismo.

Abstract

Hierarchy of information sources in the foraging decision making process of *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) (Hymenoptera, Formicidae). In the foraging process, ant workers are known by use of many information sources to guide themselves in external environments, mainly the individual (memory) and social (trail pheromone) information. Both forms of information act in a synergic way maintaining the foraging process efficiency. However, when the social and individual information are conflicting before a trail's bifurcation, it is necessary to establish a hierarchical order to use the available information, prioritizing one of them. This study aimed to verify which information (social or individual) is prioritized by *Acromyrmex subterraneus* workers when facing a bifurcation in a Y-trail system. Only one branch of the Y-trail had food resources. This branch had a section covered by filter paper where there was trail pheromone deposition by workers, estimated by worker flow counting. After an individually marked worker (target-worker) made 1, 3 or 5 trips to the resource, the filter paper was transferred to the branch which did not lead to the food. The time expended by the target-worker to select the branch and the frequency that they made the right choice (branch with food) was registered. Regardless of the target-worker's previous trips to the resource, the right choice frequency was high. Also, the number of trips previously made did not influence the time expended for the decision making. However, the higher the worker flow, the more time that was expended on decision making. Considering the conflicting information simulated in this study, it was suggested that a hierarchical order is established on using the available information in *A. subterraneus*, whose priority is the individual information (memory).

Key words: Leaf-cutting ants, trail pheromone, memory, synergism.

Introdução

Formigas cortadeiras realizam o forrageamento com a saída e retorno ao mesmo local (“*central place foragers*”) (Wyatt, 2003). Essas incursões em busca de alimento ocorrem através de trilhas físicas e químicas que as guiam entre a colônia e as fontes de alimento (Jaffé & Howse, 1979; Hölldobler & Wilson, 1990; Lopes et al., 2016), o que possibilita as forrageiras realizarem repetidas visitas a essas fontes de alimento (Ribbands, 1949; Traniello, 1977; Rosengren & Fortelius, 1986; Quinet & Pasteels, 1996; Lopes et al., 2016).

Para se guiarem ao longo da trilha de forrageamento, as operárias utilizam diferentes informações, tais como: contatos físicos (Hölldobler, 1976; Jaffé & Howse, 1979; Gordon & Mehdiabadi, 1999; Farji-Brener et al., 2010), sinais magnéticos (Riveros & Srygley, 2008), estímulos terrestres ou celestes (Collett, Graham & Durier, 2003; Wehner & Srinivasan, 2003; Collett & Collett, 2004), pistas químicas (Hölldobler & Wilson, 1990; Guajara, et. al.; 1990, Gerbier et al., 2008) e orientação visual (Vilela, Jaffé & Howse, 1987).

A orientação visual ocorre através de pistas ou marcos visuais que possibilitam a formação de memória (Collett & Collett, 2002), uma vez que ao percorrer a mesma rota repetidas vezes os marcos visuais acabam sendo memorizados. No entanto, em trilhas que apresentam mais de 50 pontos de bifurcações (Kost et al., 2005) a orientação por marcos visuais pode gerar erros na tomada de decisão sobre qual ramo deve ser seguido. Assim, é necessário que operárias forrageiras utilizem outras fontes de informação para decidir qual rota percorrer, em especial a informação social que deriva da aplicação de trilha química (Guajara, et. al., 1990; Gerbier et al., 2008; Sales et al., 2015).

Em diferentes contextos, operárias forrageiras priorizam sua memória enquanto outras usam a concentração de feromônio para decidir qual rota seguir diante de uma bifurcação na trilha (Rosengren & Fortelius, 1986; Harrison et al., 1989; Grüter et al., 2011), ou podem ainda utilizar ambas as informações, como relatado para operárias de *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) (Beckers et al., 1990; Aron et al., 1993; Evison et al., 2008).

Diversos estudos têm investigado a importância relativa de informações sociais contra informações individuais através de manipulações experimentais que criam conflitos sobre qual informação deve ser priorizada e utilizada no processo de tomada de decisão (Hölldobler, 1976; Harrison et al., 1989; Rosengren & Fortelius, 1986; Aron et al., 1993; Salo & Rosengren, 2001; Morgan et al., 2006; Evison et al., 2008).

No entanto, poucos estudos que confrontam as informações social e individual foram realizados com formigas cortadeiras. Vilella et al. (1987) e Guajara et al. (1990) investigaram qual destas duas informações operárias de *Acromyrmex octospinosus* (Reich, 1793) e *Acromyrmex subterraneus molestans* (Forel, 1893), respectivamente, utilizaram para se guiar em condições laboratoriais, sendo em ambos estudos a informação social priorizada. Já Elizalde & Farji-Brener (2012) investigaram se operárias de *Acromyrmex lobicornis* (Emery, 1888) eram fiéis a trilha de forrageamento em ambiente natural, enquanto Roces (1994) analisou se operárias *Acromyrmex lundii* (Guérin-Méneville, 1838) apresentavam memória olfativa. Ambos estudos sustentam a idéia que operárias priorizam a informação individual. Logo, este estudo teve por objetivo verificar qual informação social ou individual é priorizada por operárias de *Acromyrmex subterraneus* diante de uma bifurcação de um sistema de trilha em Y, após estas realizarem visitas à arena de forrageamento.

Material e Métodos

Espécie de estudo

Foram utilizadas cinco colônias de *A. subterraneus* provenientes da coleta de rainhas fecundadas no ano de 2013, no Campus da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF), Juiz de Fora, Minas Gerais. As colônias foram mantidas em sistema fechado composto de três potes plásticos (diâmetro: 7 x 15 x 7cm), interligados por tubos plásticos transparentes, referentes à câmara de lixo, câmara de fungo e arena de forrageamento. A câmara de fungo apresentava em seu interior 1cm de camada de gesso para manter a umidade e aproximadamente 2,5L de fungo simbiote. As colônias foram mantidas no Laboratório de Mirmecologia sob condições controladas de temperatura (25-30°C) e umidade relativa (75-80%). Diariamente foram fornecidas às colônias folhas de *Acalypha wilkesiana* (Euphorbiaceae), exceto 24h antes de cada experimentação.

Design do sistema de trilha em Y

Em parceria com o Instituto de Artes e Design (IAD/UFJF) e Faculdade de Arquitetura e Urbanismo da Universidade Federal de Juiz de Fora (FAU/UFJF), foi confeccionado um sistema de trilha simples em *Medium-density fibreboard* (MDF). Este apresentava conformação em Y, com ramos de mesmo comprimento (22.5cm) e largura (3cm), com os ramos superiores arranjados em ângulo de 60°. Sobre cada ramo

da trilha em Y foram estabelecidos pontos fixos, chamados de linhas de decisão (LD), nas quais foi determinada a frequência de passagem das operárias. Nos ramos direito e esquerdo, as LD foram estabelecidas a 14cm do centro da bifurcação e, no ramo base, a 2.5cm (Fig. 1). A colônia foi acoplada através da câmara de fungo ao ramo base da trilha Y e em cada ramo superior instalada uma bandeja plástica, local de oferecimento do alimento.

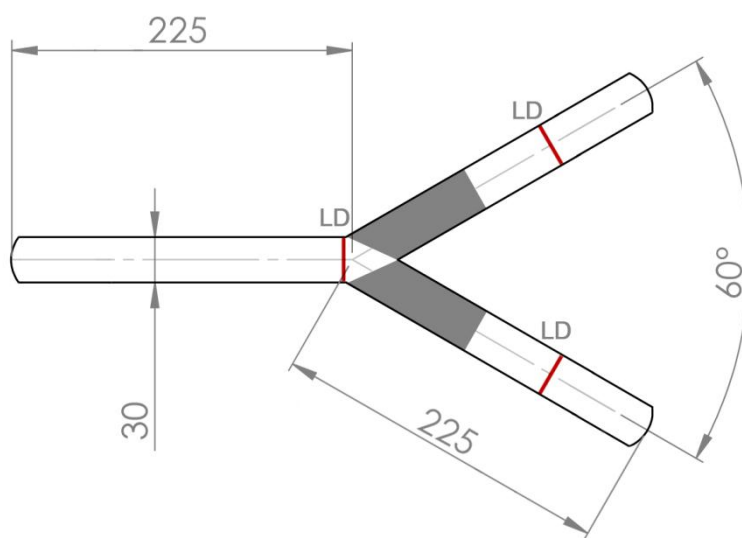


Figura 1. Sistema de trilhas em Y apresentando ramos de mesmo comprimento (22.5cm). Os ramos arranjados em um ângulo de 60°, conectados a uma bifurcação. Linhas de decisão (LD) estabelecidas em pontos fixos a 14cm do centro da bifurcação nos ramos direito e esquerdo e a 2.5cm do ramo base para contabilizar a frequência de passagem das operárias de *A. subterraneus*, quando estas cruzavam metade do corpo sobre cada LD.

Procedimento experimental

A fim de verificar se há prioridade na utilização das informações social (feromônio de trilha) e individual (memorização da rota) foi utilizado o sistema de trilha em Y, oferecendo-se 100 discos de *A. wilkesiana* (0.5cm de diâmetro) dispostos aleatoriamente em apenas uma das arenas a cada evento experimental. Alternou-se o oferecimento do alimento entre os ramos direito e esquerdo a fim de evitar condicionamento sobre a localização do alimento ao longo das repetições.

Em cada um dos ramos direito e esquerdo da trilha em Y, foi colocado um segmento de papel filtro (comprimento: 10cm; largura: 3cm), possibilitando posterior manipulação do feromônio de trilha depositado sobre os mesmos. Logo após, foi permitido às operárias transitar livremente pela trilha em Y. As sete primeiras operárias que chegaram à arena de forrageamento que continha o alimento foram marcadas

individualmente com um ponto de tinta atóxica no abdômen, sem a manipulação das mesmas. A cada um destes indivíduos marcados foi permitido a realização de 1, 3 e 5 viagens entre a colônia e o alimento. Estes três pré-estabelecidos números de viagens consistiram os tratamentos, considerando-se que quanto maior o número de viagens maior a memorização da rota.

Concomitantemente realizou-se a contagem do fluxo de operárias a cada minuto, somente no ramo que dava acesso ao recurso alimentar. O fluxo de operárias reflete na concentração do feromônio de trilha (Jaffé & Howse, 1979; Morgan et al., 2006), dado que operárias de *Acromyrmex* ao se deslocarem ao longo de trilhas de forrageamento depositam feromônio ao retornarem para a colônia (Beckers et al, 1989). A determinação do fluxo iniciou quando a primeira operária marcada ultrapassou a linha de decisão (LD) em direção à colônia.

Quando uma das operárias marcadas completou o número de viagens estipulado para cada tratamento, esta foi considerada a operária alvo e encerrado o registro do fluxo de operárias. Nesse momento, o papel filtro que estava no ramo sem recurso foi descartado e substituído pelo papel filtro que estava sobre o ramo que conduzia ao recurso alimentar. Dessa maneira, a operária alvo ao retornar à trilha em direção ao alimento, tem como informações para localizar o alimento sua experiência prévia e uma informação social errada, visto a troca do papel filtro para o ramo que não conduz a fonte de alimento.

Após a manipulação do papel filtro e chegada da operária alvo na linha de decisão (LD) do ramo base, foi acionado um cronômetro para registro do tempo gasto para o deslocamento até a linha de decisão (LD) dos ramos direito ou esquerdo da trilha em Y. Este período de tempo foi denominado como tempo de decisão. Também foi feito o registro do ramo escolhido e quando este ramo correspondeu ao ramo com alimento, considerou-se que a operária alvo fez a escolha correta.

Dessa maneira, se a operária alvo ultrapassasse a linha de decisão (LD) do ramo com recurso alimentar, estaria seguindo a informação individual (memória), caso contrário a informação social (feromônio de trilha). Ao final de cada repetição as operárias marcadas foram retiradas da colônia.

Após cada repetição, o sistema de trilha em Y foi limpo com álcool 70°GL para a remoção de sinais químicos (feromônio de trilha). Foram realizadas 10 repetições para cada tratamento em cada colônia, totalizando 150 eventos experimentais.

Análise dos Dados

Os dados foram analisados através de um modelo generalizado com efeitos mistos (GLMM) no qual foi testado se o tempo de decisão variou em função do fluxo de operárias (variável explicativa contínua) e do número de viagens (variável contínua fixa). Ressalta-se que o fluxo de operárias representa a informação social, visto refletir a deposição de feromônio, e o número de viagens a informação individual, visto permitir o conhecimento prévio da trilha e da localização do alimento e consequente memorização da rota. As colônias foram incluídas como variável aleatória por terem comportamento dependentes. Os dados do fluxo de operárias e do tempo de decisão foram transformados em \log^{10} para normalização. Além disso, foi avaliado se o número de escolhas corretas variou em função do número de viagens através de uma ANOVA.

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Core Team, 2014), ao nível de 5% de significância.

Resultados

Registrou-se que o tempo de decisão das operárias alvo foi maior quanto maior foi o fluxo de operárias ($F=7.33$; $GL=142$; $p=0.007$), indicando que a colocação do feromônio de trilha no ramo errado (que não conduzia ao alimento) promoveu um atraso no processo de tomada de decisão. Por outro lado, o tempo de decisão não variou em função do número de viagens (memória) ($F= 0.447$; $GL=142$; $p=0.6403$), indicando que a realização de 1, 3 ou 5 viagens não promoveu redução do tempo de decisão (Fig. 2).

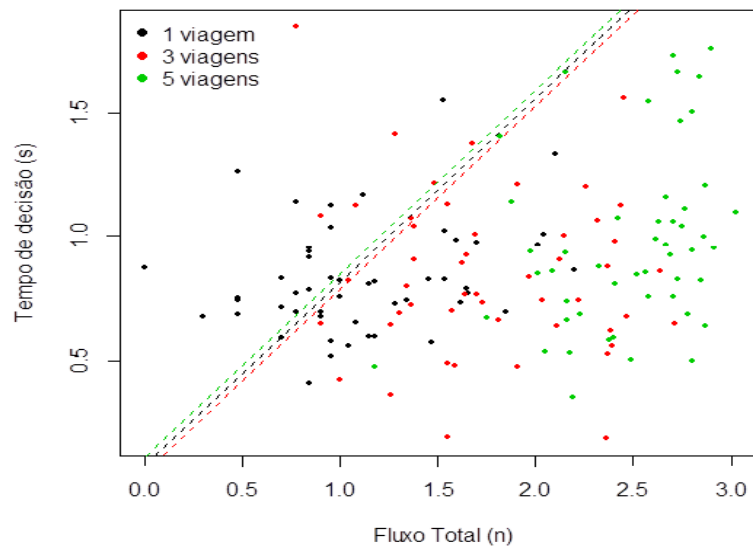


Figura 2. Tempo de decisão (s) gasto pela operária alvo de *A. subterraneus* em função do número de viagens (n) realizado pela respectiva operária alvo e da concentração de feromônio manipulado no ramo que não conduz ao alimento, estimado pelo fluxo total de forrageiras.

Os resultados também indicaram alta frequência de escolhas corretas e que não houve diferença entre estas frequências em função do número de viagens (memória) ($F=0.377$; $GL=2, 12$; $P=0.694$) (Fig.3).

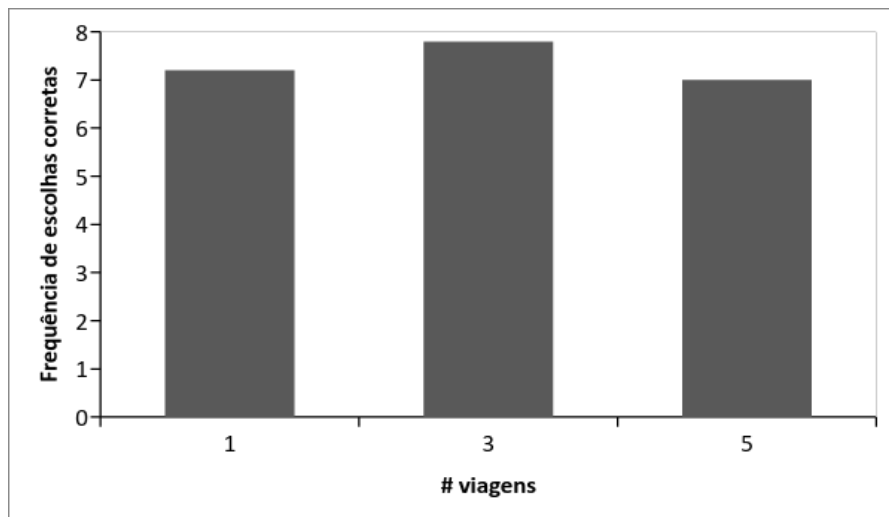


Figura 3. Frequência média de escolhas corretas (ramo que conduzia ao alimento) realizadas por operárias alvo de *A. subterraneus* nas três viagens.

Discussão

Para os três números de viagens estipulados, observou-se uma alta frequência de escolhas corretas, indicando que operárias de *A. subterraneus* priorizaram a informação individual, ou seja, selecionaram o ramo que levava ao recurso alimentar independente da manipulação da concentração do feromônio. Tal fato confirma-se pelo aumento no tempo gasto na tomada de decisão, quanto maior foi a concentração de feromônio que conduzia ao ramo errado (sem alimento).

Os resultados evidenciam que quando houve conflito entre a informação social (feromônio de trilha) e individual (memória), na bifurcação da trilha em Y, operárias de *A. subterraneus* utilizaram as duas fontes de informação, porém priorizaram a informação individual, seguindo assim o ramo que tinham encontrado alimento nas viagens anteriores. Assim, pode-se inferir sobre a hierarquia de utilização das informações, na qual a informação memorizada foi primeiramente utilizada resultando uma alta frequência de acertos na escolha da rota.

Considerando os dois resultados em conjunto, listando-se a alta frequência de acertos e aumento do tempo de decisão em função do aumento da concentração de feromônio indicando a rota errada, percebe-se que há interferência da informação social sobre a informação memorizada, apesar de não afetar a tomada de decisão.

A priorização da informação individual diante de um ponto de bifurcação registrada no presente estudo contrasta com os resultados encontrados por Vilela et al (1987) e Guajara et al (1990), que estudaram respectivamente *A. octospinosus* e *A. subterraneus molestans*. Em ambos estudos, as operárias realizaram a tomada de decisão em regimes claro e escuro e assim há um prejuízo na utilização da informação visual, visto que as operárias não tem como utilizar pistas visuais.

Entretanto, Guajara et al. (1990) sugerem que operárias que tem acesso tanto a informação social quanto a individual são mais rápidas ao retornar a colônia do que aquelas restritas a exclusivamente uma ou outra informação. Isto fica evidente em seus resultados quando operárias de *A. subterraneus molestans*, demoraram mais tempo para percorrer o sistema de trilha na ausência da trilha química e luz, indicando como ambas informações influenciam o deslocamento dos indivíduos. Todavia, não sugere quais outras possíveis informações as operárias poderiam ter utilizado.

No presente estudo as informações confrontadas foram a informação social (feromônio de trilha) manipulada para a rota errada e a informação individual (memória de rota) na escolha da rota correta, e em tal contexto, operárias de *A. subterraneus*

utilizaram a memória individual quando as informações eram conflitantes, isto é, indicavam diferentes rotas como sendo a correta.

A priorização da memória frente as demais informações também foi verificada para outras espécies de formigas que apresentam recrutamento em massa (Verhaeghe, 1982; Rosengren & Fortelius, 1986; Harrison et al., 1989; Aron et al., 1993; Fourcassié & Beugnon, 1988; Jeanson et al., 2003; Grüter et al., 2011), sugerindo que apesar de ser atribuída à trilha química o aumento da eficiência do recrutamento em massa (Jaffé & Howse, 1979), operárias forrageiras não estão limitadas a seguir apenas esta informação social.

Considerando que quanto maior o fluxo de operárias maior a concentração de feromônio sobre o substrato (Jaffé & Howse, 1979; Morgan et al., 2006), o aumento do tempo na tomada de decisão em função do aumento do fluxo de operárias é mais uma evidência que as informações social e individual atuam sinergicamente. De fato, feromônio de trilha (informação social) facilita a memorização das rotas (informação individual) (Czaczkes et al., 2011; 2015).

Quando o feromônio de trilha depositado no papel filtro que conduzia a rota correta foi colocado sobre a rota errada, as informações individual e social se tornaram conflitantes, e não sinérgicas, refletindo em um atraso das operárias em localizar o alimento.

Uma possível hipótese para o fato das operárias de *A. subterraneus* priorizarem a informação individual está relacionado ao fato das forrageiras apresentarem um local fixo para o retorno (colônia), adequando-se ao conceito de “*central place foragers*” (Wyatt, 2003). Ao utilizarem fontes de alimento estáveis e permanentes, como plantas cultivadas, ao longo de dias ou mesmo semanas, operárias forrageiras estão expostas ao mesmo panorama visual, o que facilita a memorização de rota (Grütter et al., 2011). Ao priorizar a memória a operária reduz ações exploratórias, bem como o risco de predação, dado que o local onde o recurso se encontra passa a ser conhecido (Clarke et al., 1993; Stamps, 1995; Brown, 2001), além de aumentar a probabilidade de aquisição de alimento (Laca, 1998; Jakob et al., 2001).

Diante do conflito das informações social e individual proposto neste estudo, pode-se inferir que há o estabelecimento de uma ordem hierárquica na utilização de informações em *A. subterraneus* com a priorização da informação individual (memória). Dessa maneira, se pensarmos em uma colônia ladeada por dezenas de recursos possíveis de serem explorados, uma vez que, se apresentam de maneira heterogenia no ambiente,

priorizar a memória individual pode garantir o engajamento de um número adequado de operárias em cada recurso contribuindo assim para uma coleta de alimentos eficiente para colônia.

Referências Bibliográficas

- Aron, S., Beckers, R., Deneubourg, J. L., & Pasteels, J. M. (1993). Memory and chemical communication in the orientation of two mass-recruiting ant species. *Insectes Sociaux*, 40(4), 369-380. doi: 10.1007/bf01253900.
- Beckers, R.; Goss S.; Deneubourg J. L.; Pasteels J. M. (1989). Colony size, communication, and ant foraging strategy. *Psyche*, 96:239-256.
- Beckers, R., Deneubourg, J. L., Goss, S., & Pasteels, J. M. (1990). Collective decision making through food recruitment. *Insectes Sociaux*, 37(3), 258-267. doi: 10.1007/bf02224053.
- Brown, C. (2001). Familiarity with the test environment improves escape responses in the crimson spotted rainbowfish, *Melanotaenia duboulayi*. *Animal Cognition*, 4(2), 109-113. doi: 10.1007/s100710100105.
- Clarke, M. F., da Silva, K. B., Lair, H., Pocklington, R., & McLaughlin, R. L. (1993). Site familiarity affects escape behaviour of the eastern chipmunk, *Tamias striatus*. *Oikos*, 66(3), 533-537. doi: 10.2307/3544949.
- Collett, T. S., & Collett, M. (2002). Memory use in insect visual navigation. *Nature Reviews Neuroscience*, 3(7), 542-552. doi: 10.1038/nrn872.
- Collett, T. S., Graham, P., & Durier, V. (2003). Route learning by insects. *Current Opinion in Neurobiology*, 13(6), 718-725. doi: 10.1016/j.conb.2003.10.004.
- Collett, T. S., & Collett, M. (2004). How do insects represent familiar terrain? *Journal of Physiology-Paris*, 98(1-3), 259-264. doi:10.1016/j.jphysparis.2004.03.012.
- Czaczkes, T. J., Grüter, C., Jones, S. M. & Ratnieks, F. L.W. (2011). Synergy between social and private information increases foraging efficiency in ants. *Biology Letters*, 7 (4), 521-524. doi: 10.1098/rsbl.2011.0067.
- Czaczkes, T. J., Czaczkes, B., Iglhaut, C., & Heinze, J. (2015). Composite collective decision-making. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1809). doi: 10.1098/rspb.2014.2723.

- Elizalde, L., & Farji-Brener, A. (2012). To be or not to be faithful: flexible fidelity to foraging trails in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*. *Ecological Entomology*, 37(5), 370-376. doi: 10.1111/j.1365-2311.2012.01368.x.
- Evison, S. F., Petchey, O., Beckerman, A., & Ratnieks, F. W. (2008). Combined use of pheromone trails and visual landmarks by the common garden ant *Lasius niger*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(2), 261-267. doi: 10.1007/s00265-008-0657-6.
- Farji-Brener, A. G., Amador-Vargas, S., Chinchilla, F., Escobar, S., Cabrera, S., Herrera, M. I., & Sandoval, C. (2010). Information transfer in head-on encounters between leaf-cutting ant workers: food, trail condition or orientation cues? *Animal Behaviour*, 79(2), 343-349. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.11.009.
- Fourcassié, V., & Beugnon, G. (1988). How do red wood ants orient when foraging in a three dimensional system? I. Laboratory experiments. *Insectes Sociaux*, 35(1), 92-105. doi: 10.1007/bf02224141.
- Gerbier, G., Garnier, S., Rieu, C., Theraulaz, G., & Fourcassié, V. (2008). Are ants sensitive to the geometry of tunnel bifurcation? *Animal Cognition*, 11(4), 637-642. doi: 10.1007/s10071-008-0153-4.
- Guajara, M. S., Vilela, E. F., Jaffe, K. (1990). *Acromyrmex subterraneus molest* during homing orientation, under laboratory conditions. pp.367-372. In: Vander Meer, R.K., Jaffé, K., Cedano, A. *Applied myrmecology: world perspectives*. Westview Press. 742p.
- Gordon, D. M., & Mehdiabadi, N. J. (1999). Encounter rate and task allocation in harvester ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45(5), 370-377. doi: 10.1007/s002650050573.
- Grüter, C., Czaczkes, T. J., & Ratnieks, F. L. W. (2011). Decision making in ant foragers (*Lasius niger*) facing conflicting private and social information. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2), 141-148. doi: 10.1007/s00265-010-1020-2.
- Harrison, J. F., Fewell, J. H., Stiller, T. M., & Breed, M. D. (1989). Effects of experience on use of orientation cues in the giant tropical ant. *Animal Behaviour*, 37(5), 869-871. doi:10.1016/0003-3472(89)90076-6.
- Hölldobler, B. (1976). Recruitment behavior, home Range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrme*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1, 3-44.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). The ants. Harvard: H. U. Press (Ed.). 732p.

- Jaffé, K. & Howse, P. E. (1979). The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Animal Behaviour*, 27, 930-939. doi: 10.1016/0003-3472(79)90031-9.
- Jakob, E. M., Porter, A. H., & Uetz, G. W. (2001). Site fidelity and the costs of movement among territories: an example from colonial web-building spiders. *Canadian Journal of Zoology*, 79(11), 2094-2100. doi: 10.1139/z01-179.
- Jeanson, R., Ratnieks, F. L. W., & Deneubourg, J.-L. (2003). Pheromone trail decay rates on different substrates in the Pharaoh's ant, *Monomorium pharaonis*. *Physiological Entomology*, 28(3), 192-198. doi: 10.1046/j.1365-3032.2003.00332.x.
- Kost, C., de Oliveira, E. G., Knoch, T. A., & Wirth, R. (2005). Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). *Journal of Tropical Ecology*, 21(06), 677-688. doi: 10.1017/S0266467405002592.
- Laca, E. A. (1998). Spatial memory and food searching mechanisms of cattle. *Journal of Range Management*, 51(4), 370-378. doi: 10.2307/4003320.
- Lopes, J.F.S, Brugger, M.S, Menezes, R.B, Camargo, R.S, Forti, L.C, Fourcassié, V (2016). Spatio-temporal dynamics of foraging networks in the grass-cutting ant *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Formicidae, Attini). *Plos one*, 11 (1). doi: 10.1371 / journal.pone.0146613.
- Morgan, E. D., Keegans, S. J., Tits, J., Wenseleers, T., & Billen, J. (2006). Preferences and differences in the trail pheromone of the leaf-cutting ant *Atta sexdens sexdens* (Hymenoptera: Formicidae). *European Journal of Entomology*, 103(3), 553-558. doi: 10.14411/eje.2006.075.
- Quinet, Y., & Pasteels, J. M. (1996). Spatial specialization of the foragers and foraging strategy in *Lasius fuliginosus* (Latreille) (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 43(4), 333-346. doi: 10.1007/bf01258407.
- Ribbands, C. R. (1949). The Foraging Method of Individual Honey-Bees. *Journal of Animal Ecology*, 18(1), 47-66. doi: 10.2307/1581.
- Riveros, A. J., & Srygley, R. B. (2008). Do leafcutter ants, *Atta colombica*, orient their path-integrated home vector with a magnetic compass? *Animal Behaviour*, 75(4), 1273-1281. doi: 10.1016/j.anbehav.2007.09.030.
- Roces, F. (1994). Odour learning and decision-making during food collection in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundi*. *Insectes Sociaux*, 41(3), 235-239. doi.org/10.1007/BF01242294.

- Rosengren, R., & Fortelius, W. (1986). Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group. Hierarchy of orienting cues and long-term memory. *Insectes Sociaux*, 33(3), 306-337. doi: 10.1007/bf02224248.
- Sales, T. A., Hastenreiter, I. N., Almeida, N. G., & Lopes, J. F. S. (2015). Fast food delivery: Is there a way for foraging success in leaf-cutting ants? *Sociobiology*, 62(4), 513-518. doi: 10.13102/sociobiology.v62i4.807.
- Salo, O., & Rosengren, R. (2001). Memory of location and site recognition in the Ant *Formica uralensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*, 107(8), 737-752. doi: 10.1046/j.1439-0310.2001.00702.
- Stamps, J. (1995). Motor learning and the value of familiar space. *The American Naturalist*, 146(1), 41-58.
- Traniello, J. A. (1977). Recruitment behavior, orientation, and the organization of foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* De Geer (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2(1), 61-79. doi: 10.1007/bf00299289.
- Verhaeghe, J. C. (1982). Food recruitment in *Tetramorium impurum* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 29(1), 67-85. doi: 10.1007/bf02224528.
- Vilela, E. F., Jaffé, K., & Howse, P. E. (1987). Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae: Attini). *Animal Behaviour*, 35(5), 1443-1453. doi: 10.1016/S0003-3472(87)80017-9.
- Wehner, R. (2003). Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *Journal of Comparative Physiology A*, 189, 579-588.
- Wyatt, T. D. (2003). *Pheromones and Animal Behaviour: Communication by Smell and Taste*. Cambridge University Press: Cambridge. 408p.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Colônias de formigas cortadeiras apresentam certas singularidades as quais podem explicar sua dominância no ambiente terrestre. Dentre essas destacamos o processo de forrageamento que é essencial para a sobrevivência da colônia. Através do recrutamento em massa, colônias de formigas acessam os recursos alimentares e garantem o desenvolvimento da colônia. Ao avaliar o processo de tomada de decisão na determinação de rotas em *A. subterraneus*, submetendo colônias de laboratório a forragear em trilhas artificiais complexas, o presente estudo alcançou seus objetivos relacionados com a investigação do processo de seleção de rotas sob a influência (i) de diferentes comprimentos de cada ramo da trilha; (ii) da qualidade do alimento em ramos de diferentes comprimentos, (iii) e do estabelecimento de uma ordem hierárquica na utilização das informações individual e social. Dentre os resultados obtidos, destaca-se a capacidade das operárias em selecionar as rotas mais curtas, em identificar recursos com diferentes concentrações de sacarose e alterar a preferência por rotas curtas e estabelecer uma ordem hierárquica entre as informações disponíveis para localização de um recurso alimentar de forma a obtê-lo.