

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

Kelly Oliveira do Amaral

**O TRANSPORTE DE CARGA POR *Acromyrmex subterraneus*: INVESTIGAÇÃO
DO EFEITO DA MARCAÇÃO QUÍMICA E DA ATIVIDADE INDIVIDUAL**

JUIZ DE FORA

2017

Kelly Oliveira do Amaral

**O TRANSPORTE DE CARGA POR *Acromyrmex subterraneus*: INVESTIGAÇÃO
DO EFEITO DA MARCAÇÃO QUÍMICA E DA ATIVIDADE INDIVIDUAL**

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

Março de 2017

Amaral, Kelly Oliveira do.

O transporte de carga por *Acromyrmex subterraneus*:
investigação do efeito da marcação química e da atividade individual
/ Kelly Oliveira do Amaral. -- 2017.

41 f.: il.

Orientadora: Juliane Floriano Lopes Santos

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de
Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós
Graduação em Ciências Biológicas: Comportamento Animal, 2017.

1. Formigas cortadeiras. 2. Massa do fragmento vegetal. 3.
Feromônio de trilha. 4. Atividade individual. I. Lopes, Juliane
Floriano Santos, orient. II. Título.

**O TRANSPORTE DE CARGA POR *Acromyrmex subterraneus*: INVESTIGAÇÃO
DO EFEITO DA MARCAÇÃO QUÍMICA E DA ATIVIDADE INDIVIDUAL**

Kelly Oliveira do Amaral

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 20 de março de 2017.

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. Isabel Neto Hastenreiter

Secretaria de Educação do Estado de Minas Gerais

Dedico aos meus pais, Juracy e Valdira e,
minhas queridas irmãs Lílian e Dellys.

AGRADECIMENTOS

A CAPES pela bolsa concedida durante a execução deste trabalho.

À minha orientadora Professora Dra. Juliane Floriano Lopes Santos, pela forma gentil a qual fui recebida, pela paciência em me orientar e pelos muitos ensinamentos. Os levarei comigo!

Aos meus pais, Juracy e Valdira, pela dedicação para comigo em todos os momentos da minha vida.

As minhas irmãs Lílian e Dellys, pelo carinho e apoio.

Ao meu querido Yuri, pelo companheirismo e por me incentivar a sempre buscar mais.

Aos colegas de laboratórios, Nilhian, Tatiane, Isabel e Carlos Magno pelo apoio oferecido durante esta caminhada.

A minha companheira de lar Kelly, pelo apoio diário e por me fazer sentir mais acolhida em Juiz de Fora/MG.

As amigas Juliane e Hendria, pela companhia ainda que distantes.

A Ludemila, pela amizade e apoio.

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

Resumo

As operárias de formigas cortadeiras coletam fragmentos vegetais frescos, os quais são utilizados como substrato para o cultivo do fungo simbiote. A dieta alimentar das operárias de formigas cortadeiras, sobretudo da prole, consiste no consumo do fungo simbiote, o que torna o forrageamento uma atividade primordial para o sucesso de suas colônias. Desse modo, a massa do fragmento vegetal transportado a colônia está diretamente relacionada ao sucesso do forrageamento, pois esta interfere na velocidade de deslocamento das operárias e no aporte de alimento para a colônia. Buscando identificar os fatores que podem modular a determinação da carga transportada em formigas cortadeiras, foi avaliado como o feromônio de trilha influencia na determinação do fragmento vegetal transportado por operárias de *Acromyrmex subterraneus*. Paralelamente, verificou-se a interferência do sinal químico no fluxo de operárias, bem como da carga transportada na velocidade de deslocamento. Utilizando uma trilha com marcação química prévia no início do forrageamento, não se registrou variação da massa vegetal transportada, no entanto, houve redução do fluxo de operárias que saem da colônia e das que retornavam sem transportar carga, bem como da velocidade de deslocamento das operárias com carga. Uma vez que a pista química feromonal interferiu no fluxo de operárias ao longo da trilha de forrageamento, supõe-se que a determinação da carga transportada pode estar relacionada com as interações entre as operárias. No segundo experimento, foi investigado se a atividade individual da forrageira de *Acromyrmex subterraneus* influencia na determinação do fragmento vegetal transportado. Observando forrageiras individualmente marcadas durante um mesmo evento de forrageamento, foi registrado o número de viagens realizadas transportando fragmento vegetal, no qual verificou-se que a atividade individual da forrageira não interferiu na massa foliar transportada, isto é, a massa do fragmento vegetal transportado foi a mesma independente do número de viagens realizado por uma mesma operária. Registrou-se ainda que maioria das operárias realizou até três viagens, sendo, portanto, a maior parte do transporte de folhas realizado por operárias que não desempenham exclusivamente a atividade de forrageamento, as quais são denominadas de operárias não elite. Sugerindo um esforço coletivo da colônia em garantir o sucesso do forrageamento. Deste modo, inclui-se junto aos fatores físicos, por exemplo, a relação entre tamanho da operária e fragmento e aos mecanismos de coleta e obtenção de recurso, as interações entre os indivíduos da colônia, que se mostram fundamentais para modulação da carga vegetal transportada pelas operárias.

Palavras-chave: formigas cortadeiras, massa do fragmento vegetal, feromônio de trilha, atividade individual.

Abstract

Cutting ant workers collect fresh plant fragments, which are used as substrate for the cultivation of the symbiotic fungus. The diet of cutter ant workers, especially offspring, consists of the consumption of the fungus symbiont, which makes foraging a prime activity for the success of their colonies. Thus, the mass of the plant fragment transported to the colony is directly related to the success of the foraging, since this interferes in the speed of the workers' movement and in the feeding of the colony. To identify the factors that can modulate the determination of the load carried in leaf cutting ants, it was evaluated how the trail pheromone influences the determination of the vegetal fragment carried by the workers of *Acromyrmex subterraneus*. At the same time, there was interference of the chemical signal in the flow of workers, as well as the load carried in the displacement speed. Using a trail with prior chemical marking at the beginning of foraging, no variation of the transported vegetable mass was recorded, however, there was a reduction in the flow of workers leaving the colony and those returning without carrying cargo, as well as the speed of movement of workers with load. Since the pheromonal chemical track interfered with the flow of workers along the foraging trail, it is assumed that the determination of the transported load may be related to the interactions between the workers. In the second experiment, it was investigated whether the individual activity of the forage of *Acromyrmex subterraneus* influences the determination of the transported plant fragment. By observing individually tagged forages during the same foraging event, the number of trips carried out carrying vegetable fragment was recorded, in which it was verified that the individual activity of the forage did not interfere in the transported foliar mass, that is, the mass of the transported vegetable fragment was the same independent of the number of trips made by the same worker. It was also recorded that most of the workers had carried out up to three trips, being therefore most of the transport of leaves realized by workers who do not exclusively perform the foraging activity, which are denominated of non-elite workers. Suggesting a colony's collective effort to ensure foraging success. In this way, the physical factors, for example, the relation between worker size and fragment and the mechanisms of collection and obtaining of resources are included, the interactions between the individuals of the colony, which are fundamental for modulation of the transported vegetal load by the workers.

Keywords: leaf cutter ants, plant fragment mass, trail pheromone, individual activity.

SUMÁRIO

Introdução Geral.....	8
Referência Bibliográficas.....	10
CAPÍTULO I - Operárias de <i>Acromyrmex subterraneus</i> utilizam a pista química feromonal na determinação da carga transportada?	13
Resumo	13
Abstract	14
Introdução.....	15
Material e Métodos	15
Resultados	19
Discussão	22
Referências Bibliográficas	24
CAPÍTULO II – De viagem em viagem: desempenho individual da forrageira de <i>Acromyrmex subterraneus</i> na determinação do fragmento vegetal transportado... ..	28
Resumo	28
Abstract	29
Introdução.....	30
Material e Métodos	31
Resultados	31
Discussão	36
Referências Bibliográficas	37
Considerações Finais.....	40

Introdução Geral

As formigas cortadeiras representadas pelos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* (Formicidae, Myrmicinae, Attini) são conhecidas por realizar o corte de material vegetal fresco que é transportado para a colônia e utilizado no cultivo do fungo simbiote (Holldobler & Wilson, 1990; Della Lúcia & Oliveira, 1993). Depois do recurso coletado, o mesmo é consumido para suprir a demanda nutricional das operárias, como também do fungo simbiote e da colônia propriamente dita (Weber, 1972; Quinlan & Cherrett, 1977).

No processo de forrageamento, a colônia investe em ações cooperativas para explorar o recurso alimentar (Oster & Wilson, 1978; Deneuboug *et al.*, 1990; Beckers *et al.*, 1992). Dessa forma, ao longo da atividade de forrageamento observa-se operárias engajadas em localizar o recurso no ambiente (Jaffé & Howse, 1979; Attyalle & Morgan, 1985), outras operárias no corte e transporte do material vegetal e ainda as que desempenham, por exemplo, atividades de limpeza da trilha física (Jaffé & Howse, 1979; Wetterer, 1999; Hughes *et al.*, 2003; Waddington & Hughes, 2010). Tal comportamento se aplica aos preceitos da teoria de “forrageamento ótimo”, em que operárias devem buscar mecanismos que maximize a obtenção do recurso e minimize o tempo gasto para localizar e transportar o material vegetal a colônia (Fowler & Stiles, 1980; Rockwood & Hubbell, 1987).

O sucesso do forrageamento em formigas cortadeiras é dependente da taxa de aporte de material vegetal à colônia, o qual está diretamente relacionado com o tamanho do fragmento vegetal transportado e velocidade de deslocamento das operárias que realizam o transporte (Traniello, 1989; Rochwood & Hubbell, 1987). Dessa forma, o comportamento de forrageio das operárias é constantemente modulado em função da entrega de recurso (Norton *et al.*, 2014) e por consequência se observam alterações na determinação do fragmento vegetal transportado devido às estratégias adotadas para alcançar tal aporte (Wetterer, 1990; Roces & Núñez, 1993). No que diz respeito à velocidade de deslocamento da operária, por exemplo, operárias em atividade reduzem a massa foliar transportada, com o intuito de não interferir no retorno das companheiras de ninho com carga, haja vista que transportar cargas de maior massa pode provocar congestionamentos (Farji-Brener *et al.*, 2011) e comprometer a entrega do recurso a colônia (Roces & Holldobler, 1994; Van Breda & Stradling, 1994; Burd & Howard, 2005, 2008; Farji-Brener *et al.*, 2011). O transporte de carga de menor massa também é

observado na fase inicial do forrageamento, para viabilizar o retorno mais rapidamente até a colônia e assim transferir informações e recrutar operárias para o recurso recém descoberto (Núñez, 1982; Roces & Holldobler, 1994).

Na atividade de forrageamento, o recrutamento de operárias é essencial, sendo um mecanismo bastante representativo no sistema de transferência de informações em insetos sociais (Jaffé & Howse, 1979; Conte & Hefetz, 2008). No caso das formigas cortadeiras, o feromônio de trilha, por exemplo, é depositado pelas operárias ao longo das trilhas de forrageamento (Holldobler & Wilson, 1999) e atua no recrutamento das companheiras de ninho para as áreas de corte do material vegetal (Cherrett, 1972; Jaffé & Howse, 1979; Attyale & Morgan, 1985; Roces, 1990; Conte & Hefetz, 2008) O comportamento de deposição do feromônio é realizado, até o momento que o número ótimo de operárias na trilha é alcançado (Jaffé & Howse, 1979), promovendo uma maior ocorrência de contatos físicos, o que contribui para transferência de informação entre os indivíduos (Farji-Brener *et al.*, 2000).

Os aspectos que modulam a determinação da carga transportada são fortemente investigados em formigas cortadas, sobretudo à nível coletivo (Roces & Núñez, 1993; Roces & Holldobler, 1994; Burd, 2000; Farji-Brener *et al.*, 2000; Rodriguez, 2014). No entanto, pouco se conhece sobre o desempenho individual da forrageira no corte e transporte de fragmento vegetal a colônia, tanto que estudos os conduzidos para avaliar tal tema, retratam apenas a existência da relação entre a carga transportada ao tamanho do corpo da operária (Lutz, 1929; Cherrett, 1972; Rudolph & Loudon, 1986; Wetterer, 1990). Assim, a considerar que o corte e transporte de material foliar seja provavelmente uma atividade de alto gasto energético para a operária (Lignton *et al.*, 1987), destaca-se a importância de compreender tal comportamento individual e que reflete dentro de um sistema de organização coletivo.

Dessa maneira, o presente estudo se propôs a investigar o efeito da pista química feromonal, bem como o desempenho individual da forrageira na determinação da carga vegetal transportada. A partir dos resultados espera-se ampliar o conhecimento sobre a atuação do feromônio trilha no processo de forrageamento e do comportamento individual das forrageiras de *Acromyrmex subterraneus* no transporte de material vegetal à colônia.

Referências Bibliográficas

- Attygalle, A. B.; Morgan, E. D. (1985). Ant trail pheromones. *Advance Insect Physiology*, 18, 1-30. doi: 10.1016/S0065-2806(08)60038-7.
- Beckers R.; Goss, S.; Deneubourg J. L.; Pasteels, J. M. (1992). Colony size, communication, and ant foraging strategy. *Psyche*, 96, 239-256,
- Burd, M. (2000). Body size effects on locomotion and local carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. *Behavioural Ecology*, 11, 125–131. doi: doi.org/10.1093/beheco/11.2.125
- Burd, M., Archer, D., Aranwela, N. & Tradling, D. (2002). Traffic dynamics of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *American Naturalist*, 159, 283–293. doi: 10.1086/338541
- Burd, M.; Howard, J. (2005). Global optimization from suboptimal parts: foraging sensulato by leaf-cutting ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 234–242,
- Burd, M.; Howard, J. (2008). Optimality in a partitioned task performed by social insects. *Biology Letters*, 4, 627–629. doi: 10.1098/rsbl.2008.0398
- Della Lucia, T. M. C., Oliveira, M. A. (1993). Forrageamento. In: Della Lucia, T. M. C (Ed.). *As Formigas-cortadeiras, Viçosa*: Editora Folha de Viçosa, 84-105.
- Deneuboug, J, L; Aron, S.; Goss, S.; Pasteels, J. M. (1990). The Self-Organizing Exploratory Pattern of the Argentine An, *Journal of Insect Behavior*, 3, 159-168
- Cherrett, J. M. (1972). Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Attacephalotes*(L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal Animal Ecology*, 41, 647-660. doi: 10.2307/3200.
- Conte, L.; Hefetz, A. (2008). Primer pheromones in social Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 53, 523–42. doi: 10.1146/annurev.ento.52.110405.091434.
- Farji-Brener, A. G.; Chinchilla, F. A.; Rifkin, S.; Cuervo, A. M. S.; Triana, E.; Quiroga, V.; Giraldo, P. (2011). The “truck-driver” effect in leaf-cutting ants: how individual load influences the walking speed of nest-mates. *Physiological Entomology*, 36, 128–34. doi: 10.1111/j.1365-3032.2010.00771.x.
- Feener, D. H.; Lighton, J. R. B.; Bartholomew G. A. (1988). Curvilinear allometry, energetics and foraging ecology: a comparison of leaf-cutting ants and army ants. *Functional Ecology*, 2, 509-20, doi: 10.2307/2389394.
- Hölldobler, B.; Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Harvard: H.U. Press, 746.
- Hughes, W. O. H., Sumner, S., Van Borm, S., & Boomsma, J. J. (2003). Worker caste polymorphism has a genetic basis in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 16, 9394–9397. doi.org/10.1073/pnas.1633701100
- Jaffé, K.; Howse, P. E. (1979). The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Animal Behaviour*, 27, 930-39. doi: 10.1016/0003-3472(79)90031-9.

- Lutz, F. E. Observations on leaf-cutting ants. (1929). *American Museum Novitates*, 388, 1–21.
- Lighton J. R. B, Bartholomew G. A, Feener D. H. (1987). Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leaf-cutting ant *Atta colombica* Guer. *Physiological Zoology*. 60, 524–537.
- Núñez, J. A. (1982). Honeybee foraging strategies at a food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *Journal Apicultural Research*, 21, 139–50. doi: 10.1080/00218839.1982.11100531.
- Norton, V.; Stevens-Wood, B.; Harris W. E. (2014). Flexibility of individual load mass selection in relation to foraging trail gradient in the leaf-cutter ant *Acromyrmex octospinosus*. *Journal of Insect Behavior*, 27, 370–84. doi: 10.1007/s10905-013-9435-z.
- Oster, G. F.; Wilson, E. O. (1978). *Caste and Ecology in the Social Insectos*, Princeton, Princeton University Press, 352.
- Quinlan, R. J.; Cherrett, J. M. (1970). The role of substrate preparation in the symbiosis between the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and its food fungus. *Ecological Entomology*, 2, 161–170. doi:10.1111/j.1365-2311.1977.tb00877.x
- Roces, F. (1990). Leaf-cutting ants cut fragment sizes in relation to distance from the nest. *Animal Behaviour*, 40, 1181-3. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80185-X
- Roces, F.; Hölldobler, B. (1994). Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*, 97, 1-8. doi: 10.1007/bf00317902.
- Rockwood, L. L.; Hubbell S. P. (1987). Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia*, 74: 55–61. doi: 10.1007/BF00377345
- Rodriguez, M. J. (2014). *The effects of Wind on foraging strategies of Atta cephalotes leaf-cutter ants*. 37 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Colorado University, Boulder, Colorado.
- Rudolph, S. G.; C. (1986). Loudon. Load size selection by foraging leaf-cutter ants *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology*, 11, 401-10. doi: 10.1111/j.1365-2311.1986.tb00319.x.
- Traniello, J. F. A. (1989). Foraging strategies in ants. *Annual Review of Entomology*, 34, 191- 210. doi: 0066-4170/89/0101-0191\$02.00.
- van Breda, J.M. & Stradling, D.J. (1994). Mechanisms affecting load size determination in *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 41, 423–434.
- Waddington, S. J. & Hughes, W. O. H. (2010). Waste management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex echinator*: the role of worker size, age and plasticity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 1219–1228.
- Weber, N. A. (1972). *Gardening ants: the attines*. Philadelphia, PA: American Philosophical Society, 146.

Wetterer, J. K. (1990). Load size determination in Leaf-cutting ants, *Atta cephalotes*. *Behaviour Ecology*, 1, 95-101. doi: 10.1093/beheco/1.2.95.

Wilson, E. O. (1959). Communication by tandem running in the ant genus *Cardiocondyla*. *Psyche*, 66, 29-34. doi: 10.1155/1959/29093.

CAPÍTULO I - Operárias de *Acromyrmex subterraneus* utilizam a pista química feromonal na determinação da carga transportada?

Resumo

No processo de forrageamento, aspectos que modulam a determinação da carga transportada são constantemente investigados em formigas cortadeiras. A fim de verificar o efeito da pista química feromonal na carga transportada por operárias de *Acromyrmex subterraneus*, manipulou-se a fase temporal do forrageamento, apresentando uma trilha previamente marcada por um determinado número de operárias de outra colônia. Tal manipulação demonstrou ser eficiente ao registrar que o retorno da primeira operária a colônia ocorreu em trilhas previamente marcadas. A simulação de forrageamento em andamento, sinalizado pela pista química feromonal, não influenciou na determinação da carga vegetal transportada, em que nos primeiros 15 minutos de forrageamento registrou-se o transporte de cargas menores. No entanto, após 30 minutos, registrou-se uma alteração na relação entre a carga e massa da operária, em que operárias menores transportaram cargas maiores. Nas trilhas previamente marcadas observou-se a redução do fluxo das operárias que deixavam a colônia e das que retornavam à colônia sem transportar carga, assim como registrado para a velocidade de deslocamento das operárias com carga. Embora a carga vegetal transportada pelas operárias não se alterou em função da pista química feromonal, foi verificado que o feromônio de trilha interferiu no fluxo das operárias ao longo da trilha de forrageamento, sugerindo que a determinação da carga transportada pode estar relacionada com contato físico entre as operárias ao longo do processo de forrageamento.

Palavras-chave: formigas cortadeiras, feromônio de trilha, recrutamento, transferência de informação, fragmento vegetal.

Abstract

In the foraging process, aspects that modulate the determination of the transported load are constantly investigated in leaf cutting ants. To verify the effect of the pheromonal chemical track on the load carried by workers of *Acromyrmex subterraneus*, the temporal phase of the foraging was manipulated, presenting a trail previously marked by a certain number of workers of another colony. Such manipulation proved to be efficient in recording that the return of the first worker to the colony occurred on previously marked tracks. The simulation of foraging in progress, signaled by the pheromonal chemical track, did not influence the determination of the transported vegetable load, in which the transport of smaller loads was recorded in the first 15 minutes of foraging. However, after 30 minutes, there was a change in the relation between the load and mass of the worker, in which smaller workers carried larger loads. In the previously marked trails we observed the reduction of the flow of the workers who left the colony and those who returned to the colony without carrying load, as well as registered for the speed of displacement of the workers with load. Although the plant load carried by the workers did not change according to the pheromonal chemical track, it was verified that the trail pheromone interfered in the workers' flow along the foraging trail, suggesting that the determination of the transported load may be related to physical contact between during the foraging process.

Keywords: leaf cutter ants, trail pheromone, recruitment, information transfer, plant fragment.

Introdução

Em formigas, o forrageamento é um processo coletivo resultante da atividade das operárias em grupos comportamentalmente integrados, o que adiciona uma grande complexidade em sua análise visto sua dimensão social (Traniello, 1989). As formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* apresentam trilhas físicas, que as orientam no trajeto entre a colônia e o recurso, e químicas, que atuam no recrutamento das companheiras de ninho para o corte e transporte de material vegetal (Cherrett, 1972; Roces, 1990; Roces & Núñez, 1993).

Ao descobrir um novo recurso alimentar, a operária escoteira estabelece uma trilha química primária, aplicando sobre o substrato o feromônio de trilha ao retornar em direção a colônia (Holldobler & Wilson, 1999), que posteriormente informa a localização do alimento e recruta companheiras de ninho para a área de forrageamento (Jaffé & Howse, 1979; Attyalle & Morgan, 1985; Conte & Hefetz, 2008). No decorrer da atividade de forrageamento, as operárias recrutadas reforçam a trilha química dando continuidade à aplicação de feromônio (Hangartner, 1996), que assim tem sua concentração aumentada e recruta ainda mais indivíduos, estabelecendo um mecanismo de *feedback* positivo (Wilson, 1962). Logo, o número de operárias que deixa a colônia para explorar o recurso, está relacionado com a concentração de feromônio presente ao longo das trilhas de forrageamento (Jaffé & Howse, 1979).

Além do recrutamento, o sucesso do forrageamento depende também da taxa de aporte de material vegetal a colônia, determinado pelo tempo de deslocamento na trilha e balanço energético durante a exploração do recurso (Rockwood & Hubbell, 1987; Traniello, 1989; Burd, 2000). Assim, o tamanho da carga transportada é essencialmente importante para mensurar a eficiência do forrageamento em formigas cortadeiras, pois tem efeito na velocidade de deslocamento da operária (Burd, 1996a; 1996b). Neste sentido, é compreensível que o tamanho da carga transportada tenha se tornado objeto de estudo em formigas cortadeiras, sobretudo os fatores que podem modular a seleção do tamanho da carga (Roces, 1990; Shutle & Mullie, 1990; Wetterer, 1990; Roces & Núñez, 1993; Burd 1996; Burd, 2000; Farji-Brener *et al.*, 2011).

Dentre os principais fatores determinantes no tamanho da carga estão: o tamanho da operária (Lutz, 1929; Cherrett, 1972; Rudolph & Loudon, 1986; Roces, 1990b; Wetterer, 1990; Roces & Núñez, 1993), a distância do recurso a colônia (ROCES, 1990b), a familiaridade com o recurso, o tempo de inanição (Roces & Holldobler, 1994), a densidade do material vegetal (Cherrett, 1972) e a velocidade do vento (Rodriguez, 2014).

Dentre estes citados, para formigas cortadeiras destaca-se a fase temporal do forrageamento (Roces & Núñez, 1993). De fato, registra-se que fragmentos vegetais menores são transportados no início do forrageamento, o que segundo os autores promove o recrutamento de operárias mais rapidamente para as áreas de forrageio (Núñez, 1982; Roces & Núñez, 1993; Roces & Holldobler, 1994)

No entanto, de acordo com a literatura ainda não foi possível identificar qual o sinal utilizado para as operárias para reconhecer qual a fase temporal do forrageamento. Haja vista que a concentração de feromônio aumenta ao longo deste processo é cabível supor que a pista química seja sinalizadora do tempo decorrido desde o início do forrageamento. Assim, tem-se como hipótese que a concentração de feromônio terá efeito na determinação da carga a ser transportada.

Sob o conhecimento da capacidade das operárias do gênero *Acromyrmex* seguirem trilhas de forrageamento pertencentes à mesma espécie, mas de outra colônia (Blum, Moser & Cordero, 1964; Robinson *et al.*, 1979; Vilela & Della Lucia, 2001; Mashaly, 2010), é possível manipular a fase temporal do forrageamento, apresentando uma trilha previamente marcada por um número determinado de operárias de outra colônia. Supõe-se que perante a simulação de forrageamento já em andamento, o tamanho do fragmento vegetal transportado no início do processo sob estas condições seja similar ao que ocorre após o estabelecimento da trilha química. Neste sentido, o presente estudo teve como objetivo verificar o efeito da pista química feromonal na carga transportada por operárias de *Acromyrmex subterraneus*.

Material e Métodos

Foram utilizadas seis colônias de *Acromyrmex subterraneus*, cada uma com volume de 2L de fungo simbiote, mantidas no Laboratório de Mirmecologia da Universidade Federal de Juiz de Fora, sob condições de temperatura e umidade relativa do ar controladas ($25 \pm 2^\circ\text{C}$ e $70 \pm 5\%$ UR) e alimentadas diariamente com *Acalypha wilkesiana*, exceto nas 24 horas que antecederam a realização do experimento.

Cada colônia foi conectada por meio de uma ponte de vidro (76 x 2,5 cm) a uma arena de forrageamento contendo 10 g 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 a região da ponte de vidro, onde foi demarcada uma seção de 10 cm de comprimento, para determinar a velocidade de deslocamento das operárias que transportaram carga e contabilizar o fluxo de operárias.

A fim de verificar o efeito da marcação química prévia na trilha sob a determinação da carga a ser transportada, a ponte entre colônia e arena de forrageamento foi submetida aos seguintes tratamentos:

- **Tratamento I:** foi permitida a passagem das 20 operárias primeiras sem carga no sentido arena-colônia;
- **Tratamento II:** foi permitida a passagem das 50 operárias primeiras sem carga no sentido arena-colônia;
- **Tratamento Controle:** sem passagem de operárias, portanto sem marcação química prévia.

Para a realização da marcação química prévia, as seis colônias foram arranjadas em pares fixos, denominando-se para cada par uma colônia de marcação (C_M) e uma colônia de teste (C_T).

As C_M foram utilizadas para realizar a marcação química prévia na ponte de vidro, permitindo-se a passagem do número de operárias de acordo com o tratamento. A passagem das operárias foi determinada através de contagem em um ponto fixo demarcado na entrada da arena.

Após a passagem do número determinado de operárias para em tratamento, a ponte foi removida assim como as operárias que ali se encontravam e transferida para a C_T . Ao transferir a ponte marcada para C_T , o acesso a arena de forrageamento foi permitido às operárias.

Foi registrado o tempo de deslocamento das 10 primeiras operárias com carga que retornaram a colônia, dentro do tempo máximo de 15 minutos. Após cruzarem essa seção, os mesmos indivíduos foram coletados, bem como o fragmento vegetal transportado, e individualmente colocados em *ependorfs* numerados, registrando-se as informações sobre o tratamento, repetição e colônia.

Após 30 minutos do tempo decorrido após o início do forrageamento, o procedimento de coleta de outras 10 operárias carregadas foi repetido.

Para análise dos dados do fluxo foi contabilizada a frequência de operárias em seis intervalos de cinco minutos. E para avaliar o efeito dos tratamentos sob as operárias da C_T foi registrado o tempo de retorno da primeira operária a colônia.

As operárias e os fragmentos vegetais coletados foram pesados em balança analítica para o registro da massa fresca e posteriormente foram desidratados em estufa a 70°C e

pesados novamente para o registro da massa seca, a qual foi utilizada para analisar o efeito da pista química feromonal na carga transportada.

Cada tratamento foi repetido cinco vezes em cada um dos três pares de colônia, totalizando 15 repetições/tratamento.

Análise dos dados

A carga transportada foi determinada pela fórmula do *burden* (Rudolph & Loudon, 1986):

$$\textit{burden} = (\text{massa seca do fragmento foliar (mg)} \\ + \text{massa seca da operária (mg)}) / \text{massa seca da operária (mg)},$$

a qual permite calcular a proporção da carga transportada em relação à massa da operária. Além disso, a fórmula também calcula quantas vezes a operária carrega seu próprio peso.

Para verificar se a carga transportada (variável resposta) varia em função da massa da operária, tratamento e tempo decorrido após o início do forrageamento (variáveis explicativas) os dados foram analisados através de modelo linear generalizado misto (GLMM).

Os dados da velocidade foram corrigidos pela massa da operária por meio de fórmula matemática e posteriormente realizado um GLMM, incluindo como variáveis explicativas a carga transportada e tratamento. Para as análises do GLMM, a colônia foi considerada como variável aleatória.

Para verificar se o fluxo de operárias que saíam da colônia (OUT), como também das que retornavam com carga (LOAD) e sem carga (UNLOAD), varia entre os 15 e 30 minutos de forrageamento, os dados foram submetidos a uma análise de medidas repetidas, considerando a colônia como variável aleatória.

O tempo de retorno da primeira operária à colônia após localizar o recurso, foi comparado por ANOVA, seguido do teste de Tukey.

Todas as análises foram realizadas no software R (R Development Core Team, 2014) em nível de significância de 5%. Quando necessário os dados foram transformados em log10 para normalização da distribuição dos mesmos.

Resultados

A massa da operária exerceu um efeito significativo na carga transportada (*burden*) ($F= 103.39$; $GL= 1$; $p= <.0001$), onde operárias de menor massa transportaram cargas maiores. Tal relação não sofreu efeito da marcação química prévia das trilhas ($F= 0.99$; $GL= 2$; $p= 0.37$) (figura 1A). No entanto, registrou-se que a carga foi significativamente menor nos primeiros 15 minutos de forrageamento ($F=20.13$; $GL= 1$; $p=<.0001$), como também que o tempo decorrido após o início do forrageamento altera a relação entre a carga e a massa da operária ($F= 9.33$; $GL= 1$; $p= 0.002$). Operárias menores transportaram cargas ainda maiores aos 30 minutos após o forrageamento (figura 1B).

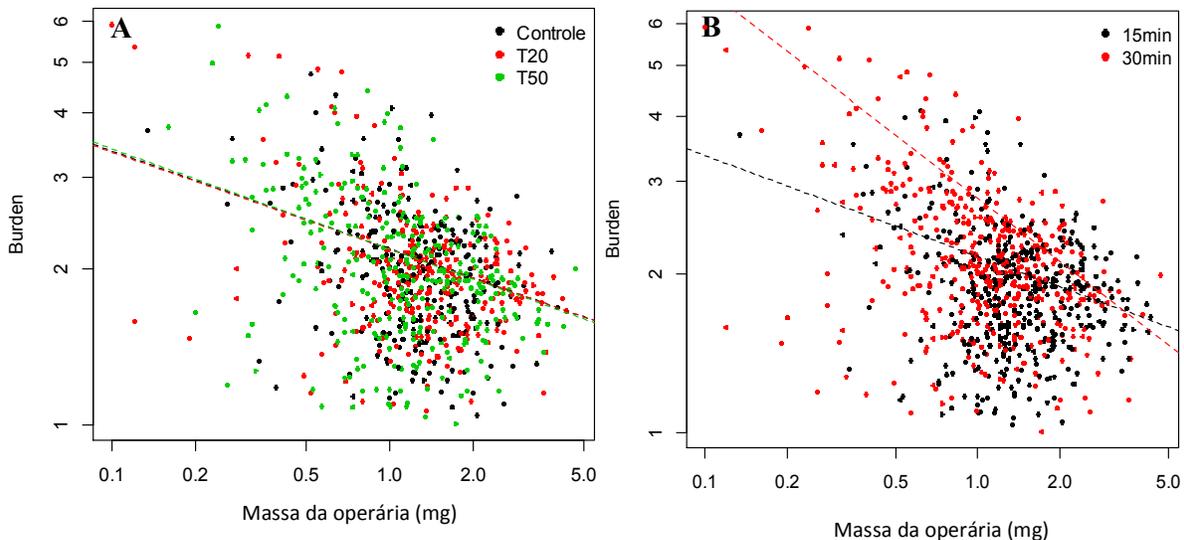
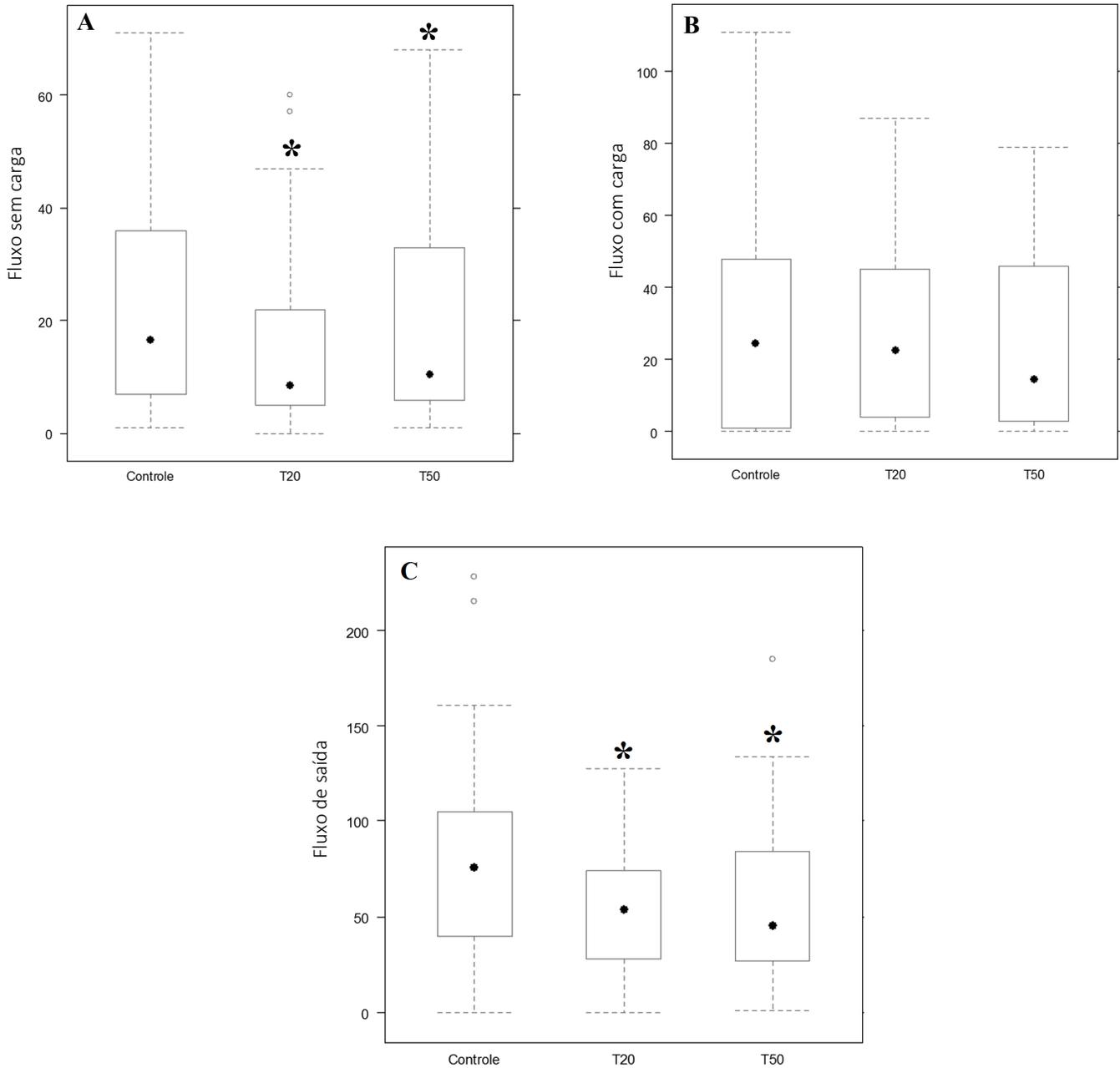


Figura 1: **A)** Carga transportada (*burden*) em relação à massa das operárias de *Acromyrmex subterraneus*, de acordo com os tratamentos e **B)** Carga transportada nos 15 e 30 minutos após o início do tempo decorrido do forrageamento.

O fluxo de operárias que retornavam a colônia sem carga (Unload) foi significativamente menor nas trilhas T20 e T50 ($F= 3.67$; $GL= 2$; $p= 0.02$) (figura 2A), indicando que houve um efeito da marcação química prévia. Já para as operárias que retornavam para a colônia transportando carga (Load), não foi possível verificar diferença significativa entre os tratamentos aplicados ($F=0.16$; $GL= 2$; $p= 0.85$) (figura 2B), enquanto que para operárias que saíram da colônia em direção a área de forrageamento (Out) observou-se uma diferença significativa ($F=2.97$; $GL= 2$; $p=0.05$), sendo novamente menor nas trilhas T20 e T50 (figura 2C).



* Diferença significativa ($p < 0,05$)

Figura 2: **A)** Fluxo de operárias das *Acromyrmex subterraneus* que retornaram a colônia sem transportada carga (Unload), bem como **B)** Fluxo das operárias que retornaram com carga (Load) e **C)** Fluxo das operárias saíram (Out) da colônia em seis intervalos de tempo de cinco minutos durante o forrageamento nas trilhas colônia nos respectivos tratamentos: Controle, T20 e T50.

A velocidade de deslocamento das operárias não variou em função da carga transportada ($F= 3.13$; $GL= 1$; $p= 0.07$). No entanto, verificou-se efeito significativo do tratamento sob a velocidade ($F= 7.74$; $GL= 2$; $p= 0.0005$) (figura 3), registrando-se menores velocidades de deslocamento nos tratamentos T20 e T50.

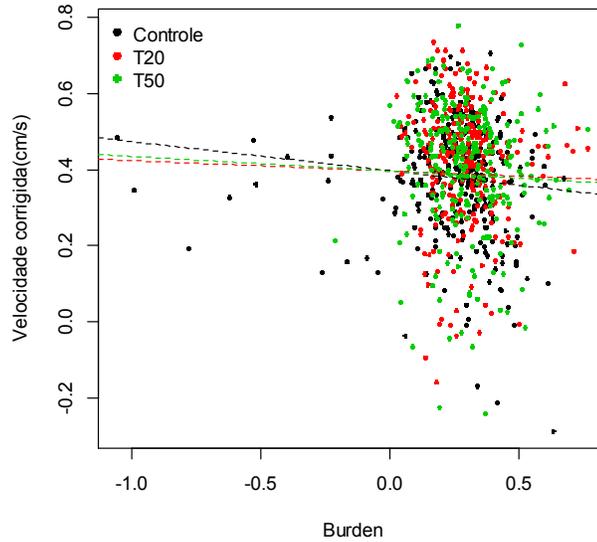


Figura 3: Velocidade corrigida operárias de *Acromyrmex subterraneus* que retornaram à colônia transportando fragmento vegetal nos tratamentos: Controle, T20 e T50.

A marcação química prévia ainda provocou uma variação significativa sob o tempo de retorno da primeira operária à colônia ($F=5.09$; $GL= 2$; $p=0.01$) (figura 4), sendo que nas trilhas previamente marcadas (T20 e T50) as operárias regressaram à colônia em média nos primeiros três minutos, enquanto que na trilha sem a marcação prévia o retorno ocorreu após três minutos.

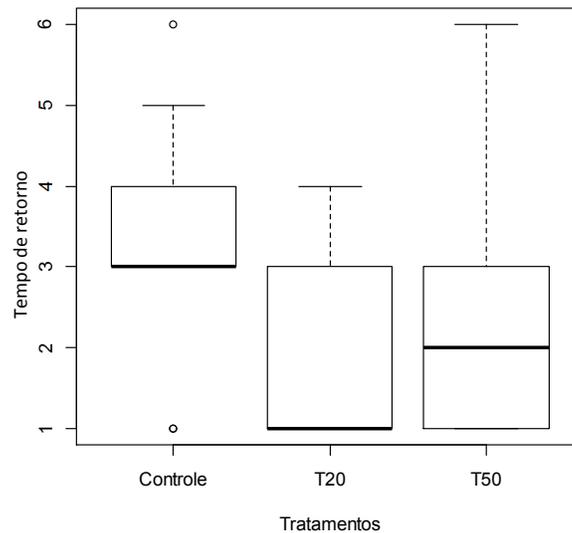


Figura 4: Tempo do retorno da primeira operária de *Acromyrmex subterraneus* à colônia, nos respectivos tratamentos: Controle, T20 e T50.

Discussão

A pista química feromonal simulada por meio da marcação química prévia em trilhas de forrageamento de *A. subterraneus* não influenciou na determinação da carga vegetal transportada, sendo registrado nos primeiros 15 minutos de forrageamento o transporte de cargas menores, conforme a hipótese de Rocés & Núñez (1993). No entanto, após 30 minutos, verificou-se uma alteração na relação entre a carga e massa da operária, na qual operárias menores transportaram cargas ainda maiores do que transportaram aos 15 minutos. Verificou-se ainda uma redução do fluxo das operárias que retornavam a colônia sem transportar carga (Unload) e das que deixavam a colônia (Out) nas trilhas com marcação química prévia, tal como observado para a velocidade de deslocamento das operárias com carga.

Diante da simulação de uma fase de forrageamento já em andamento, manipulada pela marcação química prévia, as operárias obtiveram mais rapidamente a informação de localização do recurso recém descoberto haja visto que nestas trilhas o retorno da primeira operária ocorreu em um intervalo menor de tempo. A carga transportada nas trilhas manipuladas não diferenciou daquela transportada nas trilhas sem manipulação, o que indica que outros sinais além do feromônio de trilha transmitem a informação do tempo decorrido desde o início do forrageamento. Operárias das trilhas manipuladas não vivenciaram uma mesma frequência de contatos físicos, visto que a redução do fluxo pode ter resultado na manutenção de cargas menores na fase inicial do forrageamento. Em trilhas químicas já estabelecidas há um trânsito contínuo de operárias que se comunicam entre si por meio de contatos físicos, para transferir informações sobre o recurso e recrutar mais operárias (Wilson, 1959; Holldobler, 1976; Jaffé & Howse, 1979; Farji-Brener *et al.*, 2000). Mediante a este fato, propõe-se que a redução de contatos físicos entre as operárias ao longo da trilha, tenha contribuído para não promover alterações na determinação da carga transportada por operárias de *A. subterraneus*.

No presente estudo, registrou-se o transporte de cargas menores nos primeiros 15 minutos de forrageamento, que corrobora com a hipótese de transferência de informação proposta por Rocés & Núñez (1993), em que no início do forrageamento operárias transportam fragmentos vegetais menores, que aqueles transportados após o estabelecimento da trilha química, a fim de acelerar o processo de recrutamento. Já para o transporte de cargas maiores, sendo este realizado aos 30 minutos após o início do forrageio, infere-se que este comportamento foi observado em razão de maximizar a taxa de entrega do material vegetal à colônia, visto que o tamanho da carga transportada é um

aspecto importante para mensurar a eficiência do forrageamento em formigas cortadeiras (Burd, 1996). Dado que em trilha previamente marcada foi registrado um menor fluxo de operárias, sugere-se que tais operárias transportaram carga de maior, uma vez que a mesma não comprometeria o andamento do forrageamento (Farji-Brener, 2011), sobretudo o deslocamento das companheiras de ninho que também retornaram com carga, visto que em trilha com maior incidência de encontros, operárias realizam o transporte de fragmentos de menor massa, a fim de garantir o aporte de material vegetal a colônia (Farji-Brener, 2011).

Uma possível explicação para o registro do menor fluxo de operárias nas trilhas manipuladas pode estar relacionada com a presença do feromônio nas trilhas, dado que operárias que retornam à colônia sem transportar fragmento vegetal estão engajadas na manutenção das trilhas químicas (Cherrett, 1972; Lugo *et al.*, 1973; Jaffé & Howse, 1979; Holldobler & Wilson, 1990) e que a quantidade de feromônio aplicado na trilha determina o número de operárias que deixam a colônia (Jaffé & Howse, 1979). Ao apresentar a uma trilha previamente marcada, esta pode ter sinalizado às operárias que retornavam à colônia sem transportar carga (Unload), que não haveria a necessidade momentânea de realizar o comportamento de manutenção da trilha química. Com isto, a concentração de feromônio considerada ideal para estimular a saída de operárias da colônia (Out) até a área de forrageio (Jaffé & Howse, 1979), pode ter sido comprometida, se refletindo também na redução do fluxo destas.

Observou-se que as operárias mantiveram a velocidade de deslocamento semelhante, independente da massa foliar transportada, contrapondo aos resultados de Farji-Brener *et al.* (2011), no qual menor velocidade de deslocamento é verificada para operárias que transportam cargas maiores, em razão da mobilidade da operária ser comprometida. No presente estudo sugere-se que o efeito da carga na velocidade não tenha sido registrado dado ao *size matching* entre a carga transportada e a massa da operária. Nas trilhas de forrageamento não marcadas previamente, registrou-se maior velocidade de deslocamento das operárias, que pode ser devido à necessidade imediata de transferir informação para acelerar o recrutamento de operárias para a área de forrageamento (Núñez, 1982; Rissing, 1982; Roces & Holldobler, 1994; Burd, 1996; Bolazzi & Roces, 2011). Já nas trilhas previamente marcadas, sugere-se que a menor velocidade de deslocamento possa estar relacionada com a presença do feromônio de trilha, por ter sinalizado as operárias uma fase de forrageamento já em andamento, visto que após o estabelecimento da pista química a velocidade de deslocamento das operárias

tende a diminuir, quando comparada com a fase inicial do processo (Bolazzi & Roces, 2011).

Destaca-se a resposta a marcação prévia de feromônio de trilha obtida na redução do tempo de retorno da primeira operária, sendo este regresso realizado nos três minutos iniciais do tempo decorrido após o início do forrageamento. Tal comportamento sugere que além do feromônio recrutar e orientar as operárias no percurso colônia-recurso e vice-versa (Wilson, 1959; Hangartner, 1969; Jaffé & Howse, 1979; Attyalle & Morgan, 1985; Gerbier *et al.*, 2008), o acesso a informação química também favoreceu o retorno mais rápido à colônia (Guajara *et al.*, 1990).

O transporte de cargas similares na fase inicial do forrageamento em trilhas previamente marcadas, além de corroborar com a hipótese de transferência de informação (Roces & Núñez, 1993), as operárias se mostraram hábeis em identificar do estágio temporal do forrageamento, o qual pode estar relacionado com a redução do fluxo de operárias nas trilhas previamente marcadas. Assim, a determinação da carga transportada pode está relacionada com as interações entre as operárias, neste caso o compartilhamento de informações sobre o processo de forrageamento, de modo a garantir a entrega do recurso alimentar à colônia.

Referências Bibliográficas

- Attyalle, A. B.; Morgan, E. D. (1985). Ant trail pheromones. *Advances in Insect Physiology.*, 18, 1-30. doi: 10.1016/S0065-2806(08)60038-7.
- Blum, M. S.; Moser, J. C.; Cordero, A. D. (1964). Chemical releasers of social behavior. II. Source and specificity of odor trail substances in four attine genera (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 71, 1-7. doi.org/10.1155/1964/82896.
- Bollazzi, M.; Roces, F. (2011). Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest.. *Plos One*, 6, e17667. doi: 10.1371/journal.pone.0017667.
- Burd, M. (1996). Foraging performance by *Atta colombica*, a leafcutting ant. *American Naturalist*, 148, 597-612. doi: 10.1086/285942.
- Burd, M. (2000). Foraging behavior of *Atta cephalotes* (leaf-cutting ants) an examination of two predictions for load selection. *Animal Behavior*, 60, 781-8,
- Cherrett, J. M. (1972). Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Attacephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal Animal Ecology*, 41, 647-660. doi: 10.2307/3200.

- Conte, L.; Hefetz, A. (2008). Primer pheromones in social Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 53, 523–42. doi: 10.1146/annurev.ento.52.110405.091434.
- 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, 343-9. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.11.009.
- Farji-Brener, A. G.; Chinchilla, F. A.; Rifkin, S.; Cuervo, A. M. S.; Triana, E.; Quiroga, V.; Giraldo, P. (2011). The “truck-driver” effect in leaf-cutting ants: how individual load influences the walking speed of nest-mates. *Physiological Entomology*, 36, 128–34. doi: 10.1111/j.1365-3032.2010.00771.x.
- Feener, D. H.; Lighton, J. R. B.; Bartholomew G. A. (1988). Curvilinear allometry, energetics and foraging ecology: a comparison of leaf-cutting ants and army ants. *Functional Ecology*, 2, 509-20. doi: 10.2307/2389394.
- Gerbier, G.; Garnier, S.; Rieu, C.; Theraulaz, G.; Fourcassié, V. (2008). Are ants sensitive to the geometry of tunnel bifurcation? *Animal Cognition*, 11, 637-42. doi:10.1007/s10071-008-0153-4.
- Guajara, M. S.; Vilela, E. F.; Jaffe, (1990). K. *Acromyrmex subterraneus molest* during homing orientation, under laboratory conditions. In: Vander Meer, R. K.; Jaffé, K.; Cedano, A. *Applied myrmecology: world perspectives*. Boulder, Colorado: Westview Prees, 367-372.
- Hangartner, W. (1969). Structure and variability of the individual odour trail in *Solenopsis geminate*, Fabr. (Hymenoptera: Formicidae). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 62, 11-120. doi: 10.1007/BF00298046.
- Hölldobler, B. (1976). Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants *Pogonomyrmex*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1, 3–44. doi: 10.1007/BF00299951.
- Hölldobler, B.; Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Harvard: H.U. Press, 746.
- Jaffé, K.; Howse, P. E. (1979). The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Animal Behaviour*, 27, 930-39. doi: 10.1016/0003-3472(79)90031-9.
- Lugo, A. E.; Farnworth, E. G.; Pool, G.; Jerez, P.; Kaufmann, G. (1973). The impact of the leaf-cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology*, 54, 1292-301. doi: 10.2307/1934191.
- Lutz, F. E. (1929). Observations on leaf-cutting ants. *American Museum Novitates*, 388, 1–21.
- Mashaly, A. M. A. (2010). Monomorium ant's trail pheromones: glandular source, optimal concentration, longevity and specificity. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 13, 23-6. doi: 10.1016/j.aspen.2009.11.001.
- Robinson, S. W.; Moser, J. C.; Blum, M. S.; Amante, E. (1974). Labortary investigations of the trail following responses of four species of leaf-cutting ants notes on the specificity of a trail pheromone of *Atta texana* (Buckley). *Insectes*, 21, 87-94. doi: 10.1007/BF02222981.

- Núñez, J. A. (1982). Honeybee foraging strategies at a food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *Journal Apicultural Research*, 21, 139–50. doi: 10.1080/00218839.1982.11100531,
- R Development Core Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org/>.
- Rissing, S. W. (1982). Foraging velocity of seed-harvester ants, *Veromessor pergandei* (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology*, 11, 905-7. doi: 10.1093/ee/11.4.905.
- Roces, F. (1990a). Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf cutting ant. *Oecologia*, 83, 261-2, doi:10.1007/BF00317762.
- Roces, F. Leaf-cutting ants cut fragment sizes in relation to distance from the nest. *Animal Behaviour*, 40, 1181-3, 1990b.
- Roces, F.; Núñez, J. A. (1993). Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behaviour*, 45, 135-43. doi: 10.1006/anbe.
- Roces, F.; Hölldobler, B. (1994). Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*, 97, 1-8. doi: 10.1007/bf00317902.
- Rockwood, L. L.; Hubbell S. P. (1987). Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia*, 74, 55–61. doi: 10.1007/BF00377345,
- Rodriguez, M. J. (2014). *The effects of Wind on foraging strategies of Atta cephalotes leaf-cutter ants*. 2014. 37 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Colorado University, Boulder, Colorado.
- Rudolph, S. G.; Loudon. C. (1986). Load size selection by foraging leaf-cutter ants *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology*, 11, 401-10. doi: 10.1111/j.1365-2311.1986.tb00319.x.
- Shutler, D.; Mullie, A. (1991). Size-related foraging behavior of the leaf-cutting ant *Attacolombica*. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 1530-3. doi: 10.1139/z91-214.
- Traniello, J. F. A. (1989). Foraging strategies in ants. *Annual Review of Entomology*, 34, 191- 210. doi: 0066-4170/89/0101-0191\$02.00.
- Vilela, E. F.; Della Lucia, T. M. C. (2001). *Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas*. 2. ed. Ribeirão Preto, Brazil: Holos, 206.
- Weber, N. A. (1972). *Gardening ants: the attines*. Philadelphia, PA: American Philosophical Society, 146.
- Wetterer, J. K. (1990). Load size determination in Leaf-cutting ants, *Atta cephalotes*. *Behaviour Ecology*, 1, 95-101. doi: 10.1093/beheco/1.2.95.
- Wilson, E. O. (1959). Communication by tandem running in the ant genus *Cardiocondyla*. *Psyche*, 66, 29–34. doi: 10.1155/1959/29093.

Wilson, E. O. (1962). Chemical communication among workers of fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith): I. The organization of mass foraging; II. An information analysis of the odour trail; III. The experimental induction of social responses. *Animal Behavior*, 10, 134–64.

CAPÍTULO II - De viagem em viagem: desempenho individual da forrageira de *Acromyrmex subterraneus* na determinação do fragmento vegetal transportado

Resumo

No decorrer do forrageamento, as operárias realizam sucessivas viagens para explorar um recurso no ambiente. Os objetivos do estudo foi investigar se a atividade individual da forrageira influencia na massa do vegetal transportada de *Acromyrmex subterraneus*, bem como avaliar a frequência das viagens realizadas pelas forrageiras, se ocorre ou não o transporte foliar preferencial na primeira viagem e se a carga transportada varia nos intervalos das viagens. A avaliação da atividade individual da forrageira foi registrada tanto ao longo de um mesmo evento de forrageamento, quanto em diferentes em datas de observações. A carga vegetal transportada não variou em função do número de viagens realizadas por operárias, ou seja, a mesma operária ao realizar sucessivas viagens transportou fragmentos de massa similar. A maior proporção de operárias realizou três viagens com fragmento vegetal ao longo do forrageamento, registrando que o transporte de fragmento foliar não ocorreu preferencialmente na primeira viagem. No presente estudo foi verificado que a determinação da carga não variou em função das sucessivas viagens, sugere-se que a mesma se altere não porque o mesmo indivíduo modula sua carga ao longo das viagens, mas porque há uma modulação dos indivíduos alocados para tal atividade. Na qual, diferentes operárias que trabalham no início e restante do processo o que resultaria em cargas diferentes. Soma-se ainda como explicação o fato da maioria das operárias não desempenham exclusivamente a atividade de forrageamento, o que demonstra que diferentes indivíduos atuam em diferentes momentos durante todo o forrageamento.

Palavras-chave: formigas cortadeiras, sucessivas viagens, fragmento vegetal, operárias elite.

Abstract

During the foraging, the workers make successive trips to explore a resource in the environment. The objective of the study was to investigate whether the individual forage activity influences the mass of the transported plant of *Acromyrmex subterraneus*, as well as to evaluate the frequency of the trips made by foragers, whether or not the preferential foliar transport occurs on the first trip and if the transported load varies During travel breaks. The evaluation of individual forage activity was recorded both during the same foraging event and in different dates of observations. The transported vegetable load did not vary according to the number of trips carried out by workers, that is, the same worker, carrying out similar trips, carried fragments of similar mass. The highest proportion of workers performed three trips with vegetal fragment along the foraging, registering that the transport of leaf fragment did not occur preferentially in the first trip. In the present study, it was verified that the determination of the load did not vary as a function of the successive trips, it is suggested that it changes not because the same individual modulates his load along the trips, but because there is a modulation of the individuals allocated for such activity. In which different workers working at the beginning and the rest of the process would result in different loads. The fact that most of the workers do not exclusively perform the foraging activity is also an explanation, which shows that different individuals act at different moments during the entire foraging.

Keywords: leaf cutter ants, successive journeys, plant fragment, elite workers.

Introdução

O cultivo de fungo como fonte de alimento por formigas cortadeiras consiste em uma atividade essencial para o desenvolvimento dos indivíduos jovens e da colônia propriamente dita (Weber, 1972; Quinlan & Cherrett, 1977). Para tanto, as operárias responsáveis por realizar o forrageamento, exploram o ambiente em busca de material vegetal que é cortado e transportado até a colônia ao final de cada viagem (REFERENCIA).

Durante o forrageamento, as operárias forrageiras realizam sucessivas viagens entre o recurso recém descoberto e a colônia, a fim de determinar o tamanho ótimo do fragmento vegetal, e o mesmo ser utilizado como modelo de corte para as viagens seguintes (Dussutour *et al.*, 2009). No entanto, ao longo de tais viagens até a arena de forrageamento, a operária forrageira receberá informações sobre a atual situação do processo de forrageamento, seja via concentração de feromônio de trilha (Jaffé & Howse, 1979; Attyalle & Morgan, 1985; Conte & Hefetz, 2008) ou via contatos físicos direto com as companheiras de ninho em trânsito na trilha de forrageamento (Farji-Brener *et al.*, 2010). Assim, em função das condições momentâneas identificadas pela forrageira, a massa da carga vegetal transportada pode ser modulada (Roces 1994; Lewis *et al.*, 2008; Norton *et al.*, 2013 ou 2014) para garantir o aporte de nutrientes a colônia (Gordon, 1996; Dussutour *et al.*, 2009).

Por meio de estudos de respostas comportamentais coletivas, aspectos que contribuem para a determinação da carga vegetal transportada são amplamente realizados. Tem-se conhecimento, como por exemplo, que no início do forrageamento, operárias transportam cargas vegetais menores para acelerar o recrutamento de indivíduos para as áreas de forrageio (Núñez, 1982; Roces e Núñez, 1993; Roces & Holldobler, 1994). Bem como, que as mesmas modulam o tamanho da carga transportada, a fim de evitar congestionamentos ao longo da trilha e na arena de forrageamento (Burd, 1996; Farji-Brener *et al.*, 2011) e também para impedir que a velocidade de deslocamento das companheiras de ninho com carga seja afetada (Farji-Brener *et al.*, 2011). Já em estudos de cunho a atividade individual, foi investigado apenas a relação entre a carga transportada e o tamanho do corpo da operária (Lutz, 1929; Cherrett, 1972; Rudolph & Loudon, 1986; Wetterer, 1990; Roces & Núñez, 1993).

Tendo em vista que operárias forrageiras apresentam maior propensão de fidelidade a tarefa (Waddington & Hughes, 2010) supõe-se que ao mesmo tempo em que estas adquirem experiência também consomem suas reservas energéticas. Se por um lado

o aumento da experiência, obtido através de repetidas viagens ao longo de um mesmo percurso, aumenta a probabilidade de transporte de cargas maiores (Roces & Núñez, 1993), um maior número de viagens representa obviamente um maior consumo de reservas energéticas (Sendova-Franks *et al.*, 2010) que provavelmente induz a uma redução da massa do fragmento vegetal transportado. Assim, cabe a investigação se a determinação da massa do fragmento vegetal transportado está sob efeito da repetição das viagens perante seu desempenho individual em um mesmo evento de forrageamento.

Frente às observações da atividade individual da forrageira por meio do (i) número de viagens realizadas com ou sem carga e (ii) a variação da massa vegetal transportada em relação ao intervalo de tempo entre as viagens em um mesmo evento de forrageio, testou-se a hipótese que a atividade individual da forrageira terá efeito na determinação do fragmento vegetal transportado.

O objetivo do estudo foi verificar o efeito da atividade individual da forrageira na determinação da carga transportada. Para tanto foi avaliada a ocorrência desta relação, bem como a frequência de viagens realizadas pelos indivíduos e se o transporte de carga na 1ª viagem ocorre de forma preferencial, a fim de inferir sobre o efeito da experiência individual de *A. subterraneus*.

Material e Métodos

Descrição do sistema de forrageamento experimental

Foram utilizadas três colônias de *A. subterraneus*, cada uma com 2L de fungo simbiote, mantidas no Laboratório de Mirmecologia da Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais, sob condições de temperatura e umidade relativa do ar controladas ($25 \pm 2^\circ\text{C}$ e $70 \pm 5\%$ UR) e alimentadas diariamente com *Acalypha wilkesiana*, exceto nas 24 horas que antecederam a realização do experimento.

Para realização dos ensaios experimentais foi construído um sistema de forrageamento, onde cada colônia foi conectada por meio de uma ponte de vidro (76 x 2,5 cm) a uma arena (28 x 19,5 cm) contendo 15 g de folhas de *A. wilkesiana*. Na região central da ponte de vidro foi demarcado um ponto fixo, o qual foi determinado como local de observação para coleta dos dados. Cada ensaio experimental teve a duração de 60 minutos, iniciados a partir da liberação do acesso a arena de forrageamento.

Marcação das operárias

Anteriormente aos ensaios experimentais foi feita a observação do transporte de folhas por operárias das mesmas colônias no mesmo sistema de forrageamento. Após a passagem de 10 operárias transportando carga vegetal, 21 operárias médias ($1.2 >$ largura da cabeça <1.6 mm) (Hastenreiter *et al.*, 2015) que retornavam a colônia também transportando fragmento vegetal, foram retiradas da trilha para marcação, em diferentes momentos do tempo decorrido após o início do forrageamento.

Optou-se pela avaliação das operárias médias, pois esta classe de tamanho é a principal responsável pelo forrageamento em formigas cortadeiras (Wilson., 1980).

Cada operária foi marcada no tórax e/ou abdômen com um código individual de cores, realizado com tinta atóxica que oferece secagem rápida e boa visualização (Edding Paint Marker) (Camargo *et al.*, 2007). Após a marcação, todas as operárias foram reinsertas individualmente no mesmo local de retirada.

Efeito da atividade individual da forrageira na determinação do fragmento foliar transportado

A fim de verificar se há relação entre a carga transportada e número de viagens da operária forrageira foi avaliado o transporte de folhas das operárias previamente marcadas, tanto ao longo de um mesmo evento de forrageamento (T0) quanto entre diferentes datas de observação, realizados 7 (T7) e 15 dias (T15) após a primeira data de observação, avaliando-se assim um efeito temporal mais prolongado.

Cada vez que uma das 21 operárias marcadas ultrapassou o ponto fixo retornando a colônia, foi registrado o tempo decorrido após o início do ensaio experimental, o transporte ou não de carga, obtendo-se o número de viagens realizadas por cada indivíduo ao longo de 60 minutos do processo de forrageamento.

Com o intuito de verificar se há indivíduos mais ativos que outros, foi quantificado o número de viagens realizado por cada operária e calculada a proporção de indivíduos que realizou de 1 a 6 viagens em cada uma das 3 datas de observação.

Quando houve o transporte de carga, o fragmento vegetal foi coletado e individualmente armazenado em *ependorfs* etiquetados com as informações sobre o código individual de cores da operária, o número da viagem correspondente, colônia e dia de observação.

Os fragmentos vegetais coletados foram pesados em balança analítica para registro da massa fresca e posteriormente foram desidratados em estufa a 70°C e pesados

novamente para registro da massa seca, a qual foi utilizada para analisar o efeito da atividade individual da forrageira na carga transportada.

Análise dos dados

Para verificar se a carga transportada variou em função do número de viagens realizadas pela operária, os dados de cada data de observação (T0; T7 e T15) foram analisados separadamente através da ANOVA de medidas repetidas, considerando cada operária como medida repetida.

Para verificar se o transporte de fragmento vegetal na primeira viagem ocorre em maior frequência ou de forma aleatória, foi determinada a proporção de forrageiras que transportou carga vegetal na primeira viagem em cada data de observação (T0, T7 e T15). Os dados foram submetidos ao teste qui-quadrado, seguido da análise de resíduos padronizados em tabelas de contingência, o qual permite verificar se a frequência de transporte de carga ocorre aleatoriamente ou abaixo e acima do esperado, quando os resíduos padronizados são, respectivamente, menores que -1.96 ou maiores que 1.96.

Todas as análises foram realizadas no software R (R Development Core Team, 2014) ao nível de significância de 5%. Quando necessário os dados foram transformados em log10 para normalização da distribuição dos mesmos.

Resultados

A massa do fragmento vegetal transportado não variou em função do número de viagens realizadas tanto em um mesmo evento de forrageamento ($F= 0.36$; GL: 1; $p= 0.54$) (figura 1A), bem como para a data 7 ($F= 1.93$; GL: 5; $P= 0.09$) (figura 1B) e 15 de observação ($F= 0.83$; GL= 5; $p= 0.53$) (figura 1C).

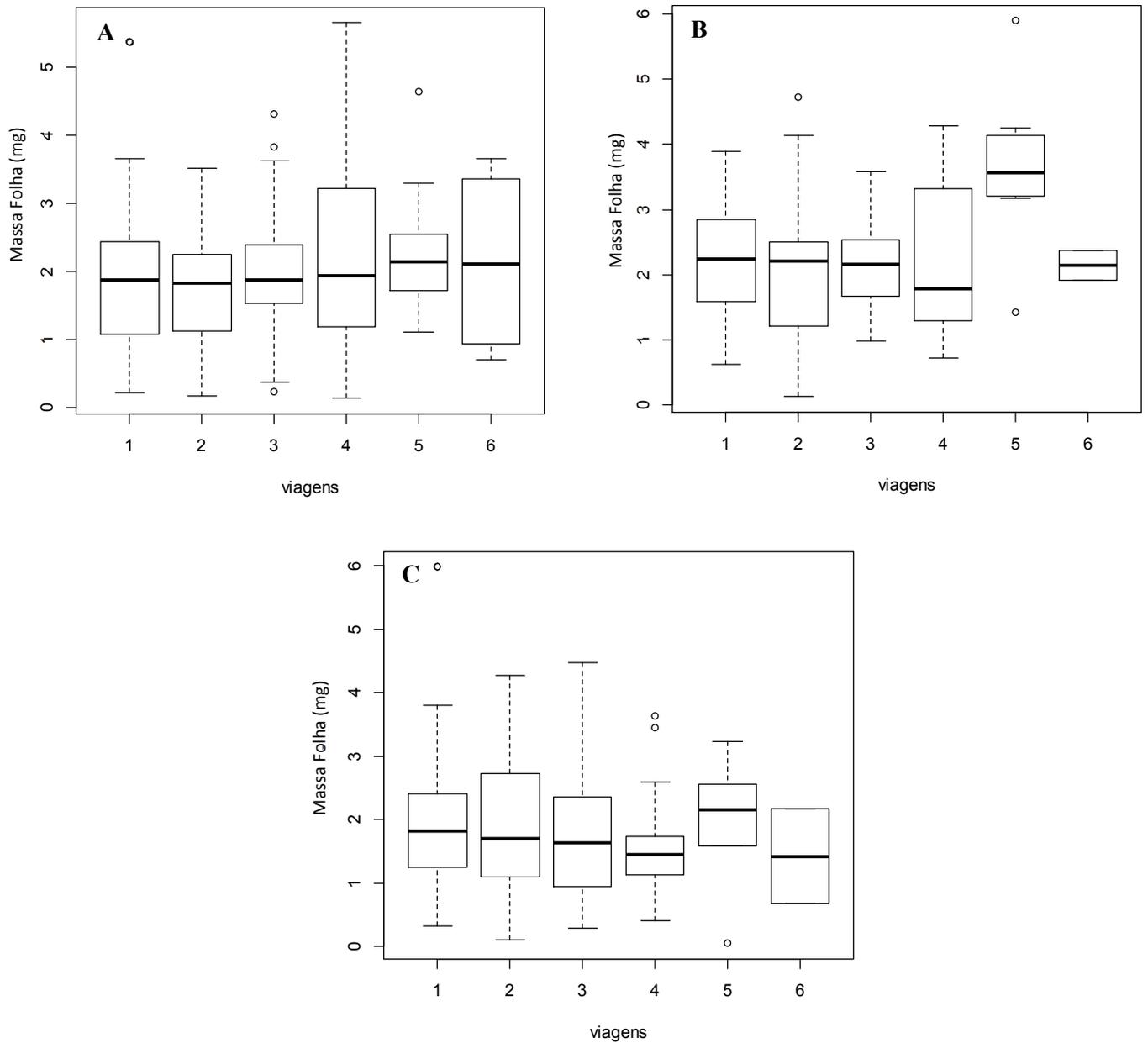


Figura 1: Fragmento vegetal transportado (mg) pela forrageira durante sua atividade individual, no decorrer de seis viagens de forrageamento, **A)** período inicial das observações (T0); **B)** na data 7 (T7) e **C)** na 15 após o início do teste experimental (T15).

Com relação a atividade de transporte de fragmento vegetal, foi verificado que 80% das operárias realizou apenas 3 viagens, nos três momentos de avaliação (T0, T7 e T15), enquanto 20% dos indivíduos realizou de quatro a seis viagens (figura 2).

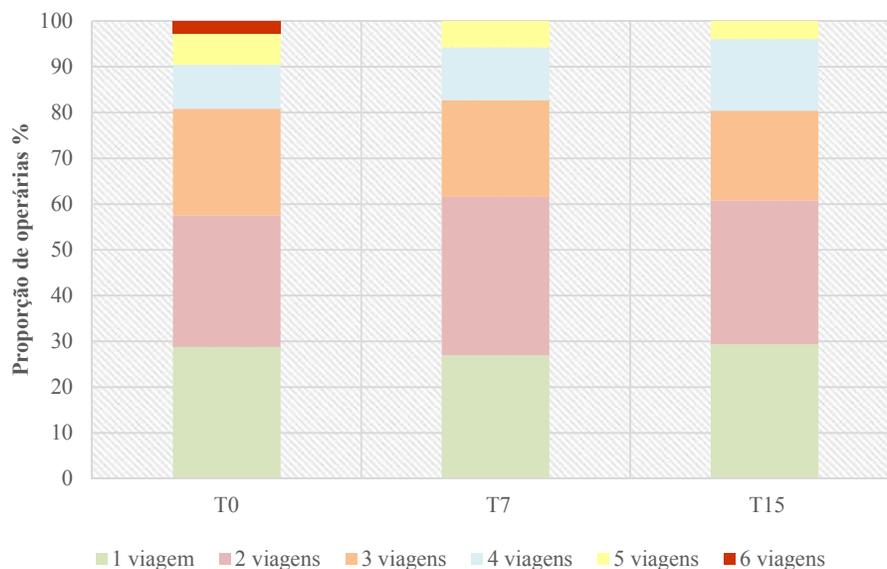


Figura 2: Proporção de forrageiras e respectivo número de viagens realizadas com transporte de fragmento vegetal, no período inicial das observações (T0), na data 7 (T7) e na 15 do tempo decorrido após o início do teste experimental (T15), ao longo de seis viagens durante 60 min. de forrageamento.

Com relação ao transporte de carga na primeira viagem, verificou-se que este ocorreu dentro do esperado, com exceção da data 7 de observação quando o número de viagens sem carga foi maior do que o esperado (Tabela 1).

Tabela 1: Frequências observadas e esperadas de operárias que transportaram ou não carga vegetal na primeira viagem e resíduos padronizados (teste qui-quadrado).

Datas de observação	Observado		Esperado		Resíduo Padronizado	
	S/Carga	C/Carga	S/Carga	C/Carga	S/Carga	C/Carga
0	27	64	36.77	54.22	-1.57	1.07
7	46	38	33.95	50.05	1.98*	-1.34
15	24	41	26.27	38.72	-0.04	0.27

* Valor >1.96 do resíduo padronizado, indica que a frequência observada ocorreu em excesso.

Discussão

A carga vegetal transportada não variou em função do número de viagens realizadas por operárias de *A. subterraneus*, isto é, a mesma operária ao realizar repetidas viagens transportou fragmentos de massa similar. De fato, a maior proporção de operárias realizou três viagens com fragmento vegetal ao longo do forrageamento, não havendo transporte preferencial de folhas na 1ª viagem. Tais resultados sugerem que o esforço repetitivo e/ou o consumo energético da viagem não são fatores que influenciam na modulação do corte do vegetal.

O transporte de fragmentos vegetais com mesma massa no decorrer das viagens de uma mesma operária pode estar relacionado com o fato que a maioria delas realizou apenas três viagens com carga vegetal. As demais, que se mostraram mais ativas nesta atividade, realizaram de 4 a 6 de viagens em um mesmo evento de forrageamento. Tal resultado sugere a presença de operárias denominadas como forrageiras elite, as quais são reconhecidas como indivíduos com maior atividade e persistentes em uma mesma tarefa (Rocha *et al.*, 2014). Uma operária elite repetidamente realiza uma mesma tarefa, aumentando a eficiência de seu trabalho (Jeanne, 1986) e têm efeito estimulante nas companheiras de ninho, enquanto que as operárias ‘seguidoras’ são mais lentas e possuem um efeito retardante (Holldobler & Wilson, 1990). Deve-se considerar ainda que 42% das viagens consistiram de retorno de forrageiras à colônia sem transporte de fragmento vegetal. Logo, como o maior número de operárias provavelmente não é elite e, portanto, realiza poucas viagens, a determinação da carga transportada está relacionada com o tamanho do corpo da operária e não associada com o custo energético do deslocamento entre colônia e fonte de recurso.

O transporte de fragmentos vegetais na primeira viagem não foi preferencial, isto porque a 1ª viagem pode ser de cunho apenas exploratório, na qual há o recolhimento de informações sobre o ambiente, o recurso alimentar e o forrageamento propriamente dito, incluindo o número de indivíduos empenhados na realização das tarefas que compõem este evento (Robinson *et al.*, 2008). Assim, sugere-se que a 1ª viagem sendo exploratória, confere à operária um volume de informações, que embora relacionadas com as condições momentâneas do forrageamento (Jaffé & Howse, 1979; Li *et al.*, 2014) refletem na variação da carga transportada em viagens consecutivas. Com as sucessivas viagens em diferentes datas de forrageamento, a memória de longo prazo continua a ser formada, e proporciona à operária um nível sofisticado de conhecimento sobre o ambiente (Li *et al.*, 2014). No presente estudo, as condições às quais as operárias eram expostas durante as

viagens consecutivas ao longo do mesmo dia e em datas posteriores eram sempre as mesmas: mesmo comprimento e largura de trilha e mesmo volume de alimento oferecido. Se considerarmos que houve aprendizado entre esses eventos de forrageamento, pode-se sugerir que a carga não alterou entre as viagens visto que as operárias foram hábeis em reconhecer essas condições.

Visto que a massa foliar não se alterou em função das viagens consecutivas, sugere-se que a carga se altera não porque o mesmo indivíduo modula sua carga ao longo das viagens, mas porque há uma modulação dos indivíduos alocados durante o processo de forrageamento. Sendo diferentes as operárias que trabalham no início e restante do processo o que resultaria em cargas diferentes. Além disso, demonstra o empenho conjunto dos indivíduos da colônia em garantir o sucesso do forrageamento, independente especialização ou não

Referências Bibliográficas

- Attygalle, A. B.; Morgan, E. D. (1985). Ant trail pheromones. *Advances in Insect Physiology*, 18, 1-30. doi: 10.1016/S0065-2806(08)60038-7.
- Burd, M. (1996). Server system and queuing models of leaf harvesting by leaf-cutting ants. *American Naturalist*, 148, 613-29.
- Camargo, R. S.; Forti, L. C.; Lopes, J. F. S.; Andrade, A. P. P.; Ottati, A. L. T. (2007). Age polyethism in the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym., Formicidae). *Journal of Applied Entomology*, 131, 139–45. doi: 10.1111/j.1439-0418.2006.01129.x.
- Cherrett, J. M. (1972). Some factores involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology*, 41, 647-60.
- Conte, L.; Hefetz, A. (2008). Primer pheromones in social Hymenoptera. *Annual Review Entomology*, 53, 523–42. doi: 10.1146/annurev.ento.52.110405.091434.
- Dussutour, A.; Beshers, S.; Deneubourg, J. L.; Fourcassie, V. (2009). Priority rules govern the organization of traffic on foraging trails under crowding conditions in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Journal of Experimental Biology*, 212, 499–505. doi: 10.1242/jeb.022988.
- 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, 343-9. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.11.009.
- Farji-Brener, A. G.; Chinchilla, F. A.; Rifkin, S.; Cuervo, A. M. S.; Triana, E.; Quiroga, V.; Giraldo, P. (2011). The “truck-driver” effect in leaf-cutting ants: how individual

- load influences the walking speed of nest-mates. *Physiological Entomology*, 36, 128–34. doi: 10.1111/j.1365-3032.2010.00771.x.
- Gordon, D. M. (1996). The organization of work in social insect colonies. *Nature*, 380, 121-24. doi: 10.1038/380121a0.
- Hastenreiter, I. N.; Sales, T. A.; Camargo, R. S.; Forti, L. C.; Lopes, J. F. S. (2015). Use of seeds as fungus garden substrate changes the organization of labor among leaf-cutting ant workers. *Neotropical Entomology*, 44, 351-56. doi: 10.1007/s13744-015-0299-0.
- Hölldobler, B.; Wilson, E. (1990). *The Ants*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge. 732p.
- Jaffé, K.; Howse, P. E. (1979). The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Animal Behaviour*, 27, 930-39. doi: 10.1016/0003-3472(79)90031-9.
- Jeanne, R. L. (1986). The organization of work in *Polybia occidentalis*: costs and benefits of specialization in a social wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19, 333-41.
- Lewis, O. T.; Martin M.; Czaczkes, T. J. (2008). Effects of trail gradient on leaf tissue transport and load size selection in leaf-cutter ants. *Behaviour Ecology*, 19, 805–09. doi: 10.1093/beheco/arn032.
- Li, L.; Peng, H.; Kurths, J.; Yang, Y.; Schellnhuber, H. J. Chaos–order transition in foraging behavior of ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 8392–97, 2014. doi: 10.1073/pnas.1407083111.
- Lighton, J. R. B.; Bartholomew, G. A.; Feener, D. H. Jr. (1987). Energetics of locomotion and load carriage and a model of the energy cost of foraging in the leaf-cutting ant *Atta colombica* Guer. *Physiological Zoology*, 60, 524–37.
- Lutz, F. E. (1929). Observations on leaf-cutting ants. *American Museum Novitates*, 388, 1–21.
- Quinlan, R. J.; Cherrett, J. M. (1970). The role of substrate preparation in the symbiosis between the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Reich) and its food fungus. *Ecological Entomology*, 2, 161–170. doi:10.1111/j.1365-2311.1977.tb00877.x.
- Norton, V.; Stevens-Wood, B.; Harris W. E. (2014). Flexibility of individual load mass selection in relation to foraging trail gradient in the leaf-cutter ant *Acromyrmex octospinosu*. *Journal of Insect Behavior*, 27, 370–84. doi: 10.1007/s10905-013-9435-z.
- Núñez, J. A. (1982). Honeybee foraging strategies at a food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow. *Journal Apicultural Research*, 21, 139–50. doi: 10.1080/00218839.1982.11100531.
- R Development Core Team. (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org/>.
- 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, 250-58. doi: 10.1016/j.jtbi.2008.08.015.
- Roces, F. (1994). Cooperation or individualism: how leaf-cutting ants decide on the size of their loads. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 230. doi: 10.1016/0169-5347(94)90256-9.
- Roces, F.; Hölldobler, B. (1994). Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia*, 97, 1-8. doi: 10.1007/bf00317902.
- Roces, F.; Núñez, J. A. (1993). Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behaviour*, 45, 135-43. doi: 10.1006/anbe.1993.1012.
- Rocha, F. H.; Lachaud, J. P.; Valle-Mora, J.; Perez-Lachaud, G. (2014). Fine individual specialization and elitism among workers of the ant *Ectatomma tuberculatum* for a highly specific task: intruder removal. *Ethology*, 120, 1185-198. doi: 10.1111/eth.12291.
- Rudolph, S. G.; Loudon, C. (1986). Load size selection by foraging leaf-cutter ants *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology*, 11, 401-10. doi: 10.1111/j.1365-2311.1986.tb00319.x.
- Sendova-Franks, A. B.; Hayward, R. K.; Wulf, B.; Klimek, T.; James, R.; Planqué, R.; Britton, N. F.; Franks, N. R. 2010. Emergency networking: famine relief in ant colonies. *Animal Behaviour*, 72, 473-85. doi: 10.1016/j.anbehav.2009.11.035.
- Waddington, S. J.; Hughes, W. O. H. Waste management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex echinator*: the role of worker size, age and plasticity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 1219–28, 2010. doi: 10.1007/s00265-010-0936-x.
- Weber, N. A. (1972). *Gardening ants: the attines*. Philadelphia, PA: American Philosophical Society, 146.
- Wetterer, J. K. 1990. Load size determination in Leaf-cutting ants, *Atta cephalotes*. *Behaviour Ecology*, 1, 95- 101. doi: 10.1093/beheco/1.2.95.
- Wilson, E. O. (1980). Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera, Formicidae: *Atta*). I: The overall pattern in *A. sexdens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 143-156.

Considerações Finais

Investigações sobre os fatores que modulam o tamanho da carga vegetal transportada pelas operárias são essenciais para compreender como a colônia garante o sucesso do forrageamento. No presente estudo foi investigado experimentalmente em laboratório se o feromônio de trilha depositado ao longo das trilhas de forrageamento, bem como se a atividade individual da forrageira são fatores que interferem na determinação da carga vegetal transportada.

Ao simular uma fase de forrageamento já em andamento não houve alteração da carga transportada constatando-se que não há influência do feromônio de trilha na determinação desta em *Acromyrmex subterraneus*. No entanto, operárias se mostraram hábeis em identificar a fase temporal do forrageamento em trilha com marcação química prévia, na qual foi observado a redução do fluxo de operárias que saíram e retornaram sem carga. Dessa forma, infere-se que tal percepção pode estar relacionada a ocorrência de contatos físicos entre operárias na trilha que transmitem informação sobre a quantidade de indivíduos na trilha. Sugere-se que o aumento dos contatos e não a concentração de feromônio está relacionado com a modulação da carga vegetal transportada à colônia. Provavelmente as interações entre os indivíduos, que neste caso compartilham informações, são essencialmente importantes para o desdobramento do processo de forrageamento e, portanto, constituem estímulos aos indivíduos, de modo a garantir o aporte de recursos à colônia.

Avaliar os atos comportamentais individuais é importante para compreender como os mesmos se refletem no processo de forrageamento em formigas cortadeiras. Assim, ao observar o desempenho individual das forrageiras nas sucessivas viagens ao recurso, se registrou que a massa do fragmento foliar foi similar independente do número de viagens realizadas por uma mesma forrageira. Além disso, na maioria das viagens realizadas o fragmento vegetal foi transportado por operárias que provavelmente não desempenham exclusivamente esta atividade, visto que realizaram poucas viagens. Estes resultados indicam um esforço conjunto do contingente de indivíduos recrutados para a arena em garantir o sucesso do forrageamento, independente das operárias alocadas serem especialistas ou não em realizar tal tarefa. Sugere-se que a determinação da carga transportada pode estar relacionada com a modulação dos indivíduos alocados no decorrer da exploração de um recurso.

Deste modo, inclui-se junto aos fatores físicos (por exemplo, a relação entre tamanho da operária e fragmento) e aos mecanismos de coleta e obtenção de recurso, as interações entre os indivíduos da colônia, que se mostram fundamentais para modulação da carga vegetal transportada pelas operárias.