# **WATARU SUMI**

Comportamento de forrageio em saúvas: um novo olhar sobre os mecanismos de recrutamento e divisão do trabalho

Foraging behavior in leaf-cutter ants: new perspectives on the mechanisms of recruitment and division of labor

> São Paulo 2017

# **WATARU SUMI**

Comportamento de forrageio em saúvas: um novo olhar sobre os mecanismos de recrutamento e divisão do trabalho

Foraging behavior in leaf-cutter ants: new perspectives on the mechanisms of recruitment and division of labor

> Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Doutor em Ciências, na Área de Fisiologia Geral.

Orientador: André Frazão Helene

São Paulo 2017

# Ficha Catalográfica

Sumi, Wataru

Comportamento de forrageio das saúvas : novos olhares sobre os mecanismos de recrutamento e divisão do trabalho / Wataru Sumi ; orientador André Frazão Helene. -- São Paulo, 2017.

98 f.

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Fisiologia.

 Auto-organização. 2. Comportamento-coletivo. 3. Atta sexdens rubropilosa. I. Helene, André Frazão, orient. II. Título.

Catalogação da Publicação Serviço de Biblioteca do Instituto de Biociências

# Comissão Julgadora:

Orientador

## Agradecimentos

Apesar de constar apenas um nome como autor da presente tese, a concretização do presente trabalho foi possível apenas com a contribuição de muitos outros personagens, seja direta ou indiretamente. Assim, agradeço: ao Frazão pela orientação; ao Instituto de Biociências e as pessoas que fazem parte dele; ao CNPq; à minha família; à Natália; aos professores das disciplinas cursadas; aos amigos do LabCog e outros amigos do meio acadêmico e do meio não-acadêmico.

# Sumário

Sumário	5
Resumo	7
Abstract	8
Introdução geral	9
Saúvas: nossas velhas conhecidas	9
Um pouco mais sobre as saúvas	11
Comportamento social das formigas	13
Importância das saúvas para o estudo do comportamento coletivo	14
Referências bibliográficas	15
Capítulo 1 - Diversidade do comportamento entre as formigas	18
Resumo	18
Introdução	19
Estratégias de Forrageio e recrutamento	21
Propriedades do recrutamento em tandem e em grupo	22
Propriedades do recrutamento em massa	23
Quando essas regras não explicam	25
Complexidade do comportamento individual	27
Tipos de feromônio e comportamento de marcação	29
Considerações finais	32
Referências bibliográficas	34
Capítulo 2 - Formigas exploradoras e forrageadoras: diferenças comportame sexdens rubropilosa em resposta a folhas presas ou soltas	
Resumo	39
Introdução	40
Materiais e métodos	44
Colônias	44
Aparato experimental	44
Condições experimentais	45

Medidas experimentais	46
Análise	46
Resultados	47
Marcação da trilha	47
Interações na entrada do ninho	48
Número de recrutamentos	50
Discussão	50
Conclusão	54
Referências bibliográficas	54
Capítulo 3 - Trilhas bifurcadas como estratégia natural de forrageio das saúvas	57
Resumo	57
Introdução	58
Materiais e métodos	62
Colônias	62
Procedimento experimental	63
Resultados	64
U-turn	65
Número de encontros	66
Discussão	67
Comportamento de U-turn	70
Conclusão	73
Referências bibliográficas	73
Capítulo 4 - Atividade de forrageio das Attas: a divisão de trabalho e relação com castas .	77
Resumo	77
Introdução	78
Organização do trabalho coletivo no forrageio	80
Atividade de forrageio nas Attas e tarefas associadas	82
Castas ou não castas	85
Proposta de um modelo explicativo	87
Referências bibliográficas	90
Discussão Geral	93
Referências bibliográficas	97

#### Resumo

O comportamento coletivo das formigas é produto de processos auto-organizados, ou seja, as unidades constituintes, cada um dos indivíduos da colônia, age de modo descentralizado, seguindo suas próprias "regras" e respondendo aos estímulos do ambiente ao seu entorno. A ação coletiva desses indivíduos produz padrões emergentes complexos e organizados, como no caso das trilhas de forrageio. No presente trabalho investigamos experimental e teoricamente as "regras" envolvidas no comportamento de forrageio das formigas e tentamos preencher lacunas teóricas relacionadas a esse comportamento. Nesse contexto o trabalho se compõe de uma revisão acerca das evidências experimentais que permitem tratar dos processos envolvidos na auto-organziação em formigas, dois experimentos que tratam da tomada de decisão das formigas em condições que permitem avaliar a flexibilidade comportamental em condições que o modelo comportamental vigente de respostas inflexíveis foi avaliado e um modelo teórico acerca da organização coletiva. Os achados experimentais permitem agregar novas evidências sobre a flexibilidade comportamental de formigas na modulação do recrutamento e formação de trilhas bifurcadas e a dinâmica de atividade envolvendo indivíduos de diferentes tamanhos.

#### **Abstract**

Ant's collective behavior is product of self-organized process. In other words, each unit of a system acts independently, following their own "rule" and responding to environment stimuli. The collective action of these individuals produces complex and organized emergent patterns, as can be observed on foraging behavior. When these units work together, they can produce extremely complex and organized patterns, like what occurs in a foraging trail. In the present work we investigate the "rules" related to foraging behavior of ants, and we try to solve some theoretical puzzles related to this behavior. The work is composed of a review about the processes involved in the self-organization in ants and the consequences of using a mosaic of evidences; two experiments that deal with the decision making that allow to evaluate the model of inflexible answers; and a theoretical model on collective organization. The experimental findings allow us to add new evidence about ant behavioral flexibility in modulating the recruitment and formation of bifurcated trails and the dynamic of activity involving workers of different sizes.

# Introdução geral

#### Saúvas: nossas velhas conhecidas

As saúvas (*Atta spp.*) dispensam apresentação. Nenhuma outra formiga é tão conhecida como elas no Brasil, e provavelmente no mundo. Enquanto outras espécies são referidas genericamente apenas como "formiga" seguida de um adjetivo conveniente, muitas vezes as saúvas têm nome e sobrenome: saúva-limão, saúva-cabeça-de-vidro, saúva-mata-pasto etc. Isso faz parte da realidade de quem tem alguma familiaridade com a vida simples do campo ou de quem se aventura pelos "clássicos":

"Do mais do povo miúdo, por enquanto, apenas o eterno cortejo das saúvas, que vão sob as folhas secas, levando bandeiras de pedacinhos de folhas verdes, e já resolveram todos os problemas do trânsito. Ligeira, escoteira, zanza também, de vez em quando, uma dessas formigas pretas caçadoras amarimbondadas, que dão ferroadas de doer três gritos. Mas aqui está outra, pior do que a preta corredora: esta formiga-onça rajada, que vem subindo pela minha polaina..." (GUIMARÃES ROSA, 2015¹ p.233)

Além do comportamento característico de carregar pedaços de folhas verdes, elas ainda formam trilhas imensas, difícil de passarem despercebidas. Sua cor avermelhada e sua morfologia característica dispensam metáforas para descrevê-las, ao contrário, ela serve de metáfora: "... duas testas paralelas, como a viseira de uma saúva" (GUIMARÃES ROSA, 2015 p. 176). Mesmo aspectos detalhados do comportamento coletivo podem ser encontrados nas obras literárias:

"... Quase todas as laranjeiras estavam negras de imensas saúvas. Havia delas às centenas, pelos troncos e pelos galhos acima e agitavam-se, moviam-se, andavam como em ruas transitadas e vigiadas a população de uma grande cidade: umas subiam, outras desciam; nada de atropelos, de confusão, de desordem. O trabalho como que era regulado a toques de corneta. Lá em cima umas cortavam as folhas pelo pecíolo; cá embaixo, outras serravam-nas em pedaços e afinal eram carregadas por terceiras, levantando-as acima da descomunal cabeça, em longas fileiras pelo trilho limpo, aberto entre a erva rasteira." (BARRETO, 1983<sup>2</sup> p. 67)

<sup>2</sup> Publicado originalmente em 1915

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Publicado originalmente em 1946

Nesse exemplo nota-se outro motivo que as tornam tão conhecidas: a sua relação com a agricultura. Por cultivar um fungo simbionte, que é alimentado com folhas frescas, elas são as primeiras "agricultoras do mundo" antecedendo os seres humanos em dezenas de milhões de anos, mas a razão da importância da saúva é a sua relação com a nossa agricultura. O impacto causado pelas saúvas foi digno de nota desde o século XVI (ver SILVA, 2010), e dificilmente teria passado despercebido por qualquer naturalista que tenha perambulado por aqui:

"Tais aterros são, por vezes, de 30 a 40 pés de comprimento, por 10 a 15 de largura; mas, ao invés de serem feitos pelos trabalhadores de uma estrada de ferro, verifica-se logo que é tudo devido à indústria de um inseto nativo: a muito temível formiga saúva. [...] Causa grandes danos às árvores tenras despojando-as das folhas, da noite para o dia. [...] Alguns quintais são tão infestados por elas, que é inútil plantar-se o que quer que seja. Não se conhecem meios para destruílas, e o seu número é imenso, como se poderá inferir da grande quantidade de terra que removem." (WALLACE, 2004<sup>3</sup> p. 73).

O impacto da saúva sobre a agricultura, que afligia os agricultores desde o Brasil colônia e provavelmente muito antes, nos cultivos dos povos que aqui habitavam, levou a inúmeras ações governamentais a partir da década de 1920, que culminou na *campanha nacional contra a saúva* promovida pelo governo federal. Nesse contexto, o estudo sistemático da saúva foi iniciado, resultando no seu controle satisfatório (SILVA, 2010), "mas ainda é necessário manter o olhar vigilante para evitar uma infestação". Ironicamente, elas estão igualmente presentes hoje, desfolhando nossos pés de acalifas, plantadas nos jardins do Instituto de Biociências, para alimentar as colônias mantidas em laboratório.

As pesquisas empreendidas aqui no Brasil não estavam isoladas, na verdade se inseriam dentro de um contexto mais amplo, que envolvia instituições espalhadas mundialmente, dedicadas tanto ao estudo da saúva como de outras inúmeras espécies. Nesse contexto muito conhecimento foi produzido sobre a ecologia, etologia, fisiologia etc. O interesse científico nas saúvas se estende para muito além da sua importância econômica. Não é de surpreender que o mesmo motivo que as tornam importantes para a agricultura às tornam importantes nos ecossistemas naturais, já que podem coletar anualmente mais de 800 kg de biomassa vegetal seco por hectare (COSTA et al., 2008). Isso as coloca em posição

.

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Publicado originalmente em 1889

de destaque dentre as dezenas de milhares de outras espécies existentes e as coloca como uma escolha óbvia para o estudo das interações ecológicas.

Outro motivo do interesse científico sobre as saúvas, e que provavelmente têm relação com seu sucesso ecológico, decorre da sua complexa estrutura social e sofisticação comportamental. O cultivo de um fungo para alimentação própria eleva consideravelmente o repertório comportamental, somado a isso elas apresentam um elevado grau de polimorfismo, que resulta em um intrigante arranjo no qual os grupos de tamanhos específicos se organizam nas diferentes atividades de acordo com princípios ergonômicos (WILSON, 1980).

Dado esse conjunto de características, as saúvas se mostram especialmente interessantes como objeto para o estudo comportamental, tanto para a compreensão de características particulares desse grupo quanto para a compreensão de características que são compartilhadas com outras espécies de formigas, principalmente sobre as bases do trabalho coletivo. Assim, o presente trabalho se insere nesse contexto, com o foco direcionado ao comportamento de forrageio.

#### Um pouco mais sobre as saúvas

As saúvas são integrantes da tribo Attini, uma linhagem constituída por formigas cultivadoras de fungo, surgida há 50 milhões de anos (SCHULTZ; BRADY, 2008). As diferentes espécies de saúvas habitam, conjuntamente, uma área que se estende do sul dos EUA até a Argentina, compreendendo a região tropical e subtropical (HÖLLDOBLER; WILSON, 2011). Elas, juntamente com as quenquéns (*Acromyrmex spp.*), são as representantes mais derivadas desse grupo. Esses dois gêneros formam um grupo conhecido popularmente como cortadeiras. Esse nome se deve ao comportamento de cortar e coletar folhas frescas das plantas (HÖLLDOBLER; WILSON, 2011).

Em uma comparação direta, as saúvas se destacam das quenquéns pelo tamanho da colônia, enquanto as primeiras formam colônias de milhões de indivíduos, as quenquéns não passam de algumas dezenas de milhares (HÖLLDOBLER; WILSON, 2011). Como consequência

direta, há diferenças no tamanho do ninho, sendo formada por centenas ou até milhares de câmaras subterrâneas no primeiro caso, comparado com uma câmara única das segundas. Outra diferença importante se refere ao grau de polimorfismo expresso pelas operárias, sendo nas saúvas muito mais evidente. Apesar das semelhanças entre esses dois grupos, inclusive em relação ao comportamento, o presente trabalho será focado nas formigas do gênero Atta (HÖLLDOBLER; WILSON, 2011).

Essas se alimentam principalmente do fungo simbionte (*Leucoagaricus gongylophorus*) (MUELLER et al., 2001), sendo o material coletado empregado principalmente na alimentação do fungo e não para alimentação própria. O material coletado para o cultivo do fungo consiste de uma variedade de espécies de plantas, podendo compreender folhas, frutos, flores e sementes (AUTUORI, 2010). No presente trabalho, no entanto, o termo *alimento* será empregado para designar as folhas etc. usados para o cultivo do fungo, para tornar mais simples o discurso.

A formação de uma colônia de saúvas é iniciada por uma única rainha. Após sair em revoada da colônia mãe, ela acasala com vários machos em pleno voo. O esperma acumulado nesse momento será usado ao longo de toda a vida da rainha, que pode chagar a 20 anos. Para a fundação de uma nova colônia a rainha escava um ninho no solo, composto de uma câmara de 4 cm de diâmetro a aproximadamente 15 cm de profundidade. Após o término da construção dessa estrutura ela fecha a entrada e se mantém no subsolo pelo resto da vida (AUTUORI, 2010).

O cultivo de fungo se inicia logo em seguida. A rainha regurgita hifas trazidas da colônia mãe e as nutre com óvulos não fertilizados. Ao longo dos três meses seguintes ela dependerá exclusivamente das reservas energéticas internas para sobreviver, para nutrir o fungo e as jovens operárias em formação. Uma vez que as primeiras operárias se tornam adultas elas passam a atuar no cuidado das larvas e do fungo, isso inclui a exploração do ambiente externo em busca de alimento. À medida que a colônia cresce o ninho é ampliado e operárias maiores vão sendo formadas. A colônia, como sendo um organismo único, atinge a maturidade após três anos, quando passa a produzir formas aladas, ou seja, novas rainhas que reiniciarão o ciclo. A colônia morrerá quando a rainha morrer (AUTUORI, 2010).

## Comportamento social das formigas

Poucas palavras definem tão bem as formigas quanto socialidade. Essa é uma característica compartilhada por todas as espécies conhecidas (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Elas trabalham cooperativamente e de forma altamente coordenada nas diferentes atividades para manutenção da colônia e em especial no forrageio. A isso é atribuído, em grande medida, o sucesso ecológico desse grupo de organismos (WILSON; HÖLLDOBLER, 2005), por exemplo, é estimado que, no ambiente amazônico, as formigas são responsáveis por 17% da biomassa de animais terrestres, sendo duas vezes maior que a biomassa dos vertebrados, incluindo mamíferos, aves, répteis e anfíbios (FITTKAU; KLINGE, 1973).

Existem muitas formas das formigas estruturarem suas colônias, há, porém, características básicas compartilhadas por todas elas, sendo a característica central a eussocialidade (HÖLLDOBLER et al., 1990; WILSON; HÖLLDOBLER, 2005). Esse tipo de estrutura social, também presente em outros grupos animais, se caracteriza pela divisão da atividade reprodutiva, sobreposição de gerações e cuidado cooperativo da prole (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Em outras palavras, os integrantes da colônia são divididos entre rainhas (formas reprodutivas) e operárias (não reprodutivas), há indivíduos de diferentes gerações coexistindo, primariamente a rainha e suas filhas operárias, mas também inúmeras gerações de operárias possibilitando que as operárias adultas cuidem das formas juvenis.

A definição de eussocialidade, entretanto, é pouco para caracterizar a surpreendente complexidade no arranjo social que as formigas podem alcançar, principalmente devido às especializações de tarefas e coordenação do trabalho. As operárias podem se ocupar de diferentes atividades para a manutenção da colônia, indo muito além do cuidado direto aos indivíduos imaturos (BESHERS; FEWELL, 2001; PAGE; MITCHELL, 1998).

A divisão de tarefa mais fácil de observar ocorre entre as cuidadoras e as forrageadoras, as primeiras ocupando-se das atividades dentro do ninho enquanto as segundas aventurando-se para fora do ninho em busca de alimento. Uma observação mais cuidadosa, porém, pode revelar inúmeras outras especializações referentes à construção do ninho, defesa, saneamento etc. (WILSON, 1980). A divisão do trabalho é uma característica

que deixa evidente a grande interdependência entre os indivíduos de uma colônia, que atuam como um único organismo. Essa unicidade é alcançada, curiosamente, de forma totalmente descentralizada; baseadas em decisões e ações individuais de cada integrante da colônia.

A auto-organização é o mecanismo chave que permite a colônia trabalhar coordenadamente como uma unidade, o que torna o trabalho das formigas mais eficientes e explica, em grande medida, o sucesso ecológico alcançado por elas. Cada indivíduo age respondendo aos estímulos locais, sem a necessidade de ter acesso a informação sobre a condição geral da colônia. Mais do que isso, do comportamento individual relativamente simples, podem surgir padrões comportamentais coletivos consideravelmente mais complexos do que o comportamento individual (BONABEAU et al., 1997; GORDON, 1996).

#### Importância das saúvas para o estudo do comportamento coletivo

Por causa, principalmente, da quantidade de trabalhos diferentes realizados pelas operária e grau de polimorfismo, as saúvas podem ser consideradas as representantes máximas da complexidade social dentre as formigas. Isso as torna um grupo extremamente importante quando se pretende entender os mecanismos subjacentes ao comportamento coletivo. É importante não apenas entender como se dá o comportamento delas, mas também colocá-lo em perspectiva em relação a espécies que apresentam comportamento aparentemente mais simples, a fim de lidar com questões mais amplas como os princípios da auto-organização (ver capítulo 1).

Na presente tese são abordados, de forma teórica e experimental, diferentes aspectos do comportamento de forrageio das saúvas. Cada capítulo é focado em um tema independente, que abarca importantes questões desse grupo dadas as suas particularidades ecológicas e morfológicas. E mostram como o estudo da saúva pode contribuir para a expansão do conhecimento sobre o comportamento das formigas de modo geral.

O capítulo 1 é dedicado à problematização dos limites das extrapolações do conhecimento sobre uma espécie para as demais. Muito do conhecimento a respeito do

comportamento da saúva advém do estudo de outras espécies de formigas, ou mesmo de outros himenópteros como as abelhas e vespas, animais que compartilham, além de um ancestral comum, muitas características importantes, especialmente relacionados ao comportamento coletivo.

Os dois capítulos seguintes são dedicados a trabalhos experimentais. No capítulo 2 é investigada a resposta comportamental individual sobre alimentos com características físicas diferentes e a consequente reposta de recrutamento gerada. No capítulo 3 é investigada a formação de trilhas bifurcadas, um fenômeno que contraria os modelos vigentes sobre formação de trilhas por meio de feromônio. Finalmente, no capítulo 4 é discutido um aspecto muito particular do comportamento coletivo das saúvas: a complexidade comportamental derivada de aspectos morfológicos, sobre a qual é formulada uma hipótese para tratar do conjunto de atividades observadas na tarefa de forrageio.

Conjuntamente, os pontos abordados nos capítulos mostram como as saúvas são um grupo chave para a compreensão e avanço no conhecimento sobre os princípios do trabalho coletivo. Essa contribuição ocorre tanto quando o padrão comportamental encontrado se assemelha ao de outras espécies, como será visto no capítulo 2, quanto quando é diferente, como será mostrado no capítulo 3. No capítulo 4 veremos ainda que a presença de operárias de vários tamanhos, por meio de processos auto-organizados, permite o surgimento de padrões comportamentais especialmente sofisticados.

## Referências bibliográficas

AUTUORI, M. Investigações sobre a biologia da saúva. **Ciência e Cultura**, v. 62, n. 1, p. 4–12, 2010.

BARRETO, L. Triste Fim de Policarpo Quaresma. 17. ed. São Paulo: Ática, 1983.

BESHERS, S. N.; FEWELL, J. H. Models of division of labor in social insects. **Annual Review of Entomology**, v. 46, p. 413–440, 2001.

BONABEAU, E. et al. Self-organization in social insects. Trends in ecology & evolution, v. 12,

n. 5, p. 188-93, maio 1997.

COSTA et al. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants. **Journal of Vegetation Science**, v. 193170, n. 10, p. 849–854, 2008.

FITTKAU, E. J.; KLINGE, H. On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. **Biotropica**, v. 5, n. 1, p. 2, abr. 1973.

GORDON, D. M. The organization of work in social insect colonies. **Nature**, v. 380, n. 6570, p. 121–124, 14 mar. 1996.

GUIMARÃES ROSA, J. Sagarana. Rio de Janeiro: Nova Fronteira, 2015.

HÖLLDOBLER, B. et al. The Ants. [s.l.] Belknap Press of Harvard University Press, 1990. v. N1

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. [s.l.] Belknap Press of Harvard University Press, 1990. v. N1

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The leafcutter ants: civilization by instinct**. [s.l.] Norton, 2011.

MUELLER, U. G. et al. The Origin of the Attine Ant-Fungus Mutualism. **The Quarterly Review of Biology**, v. 76, n. 2, p. 169–197, jun. 2001.

PAGE, R. E.; MITCHELL, S. D. Self-organization and the evolution of division of labor. **Apidologie**, v. 29, n. 1–2, p. 171–190, 1998.

SCHULTZ, T. R.; BRADY, S. G. Major evolutionary transitions in ant agriculture. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 14, p. 5435–40, 8 abr. 2008.

SILVA, V. M. DA. O Brasil contra a saúva: considerações sobre a Campanha Nacional de 1935. **Cadernos de Pesquisa do CDHIS**, v. 23, n. 2, p. 563–580, 2010.

WALLACE, A. R. Viagens pelo Amazonas e rio Negro. Brasilia: Senado Federal, 2004.

WILSON, E. O. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 7, n. 2, p. 143–156, jul. 1980.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 102, n. 38, p. 13367–71, 20 set. 2005.

# Capítulo 1 - Diversidade do comportamento entre as formigas

#### Resumo

No presente artigo são apresentados diferentes aspectos do comportamento de forrageio das formigas, tanto na perspectiva individual quanto coletiva. Junto dessas descrições são feitas reflexões sobre a real representatividade desse conhecimento frente à diversidade das formigas. Não apenas porque as milhares de espécies existentes são representadas por apenas algumas dezenas nos ensaios científicos, mas também porque, geralmente, muitos detalhes do comportamento foram estudas em uma ou algumas espécies. Assim, se temos ideias gerais dos processos envolvidos no comportamento das formigas, essa é constituída de fragmentos de muitas espécies e, muitas vezes, acompanhada de considerações sobre as especificidades ecológicas, mesmo que não tenham sido apropriadamente investigadas.

## Introdução

As formigas formam um grande grupo, com mais de 13 mil espécies descritas, agrupadas em 333 gêneros (BOLTON, 2017). Todas as formigas possuem características comuns como a formação de sociedades, viver em ninhos, explorar o ambiente para coletar alimento (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Porém, em outros aspectos, elas podem apresentar grandes diferenças, como na composição da colônia ou nos padrões comportamentais. Se, à primeira vista, a magnitude dessa variação é restrita, uma observação mais cuidadosa mostra que os elementos subjacentes aos padrões gerais contém uma infinidade de formas.

A composição da colônia pode variar bastante entre as diferentes espécies de formigas: colônias com dezenas ou milhões de indivíduos (BECKERS et al., 1989); uma ou várias rainhas; contribuição genética de um ou vários machos (HUGHES; RATNIEKS; OLDROYD, 2008); indivíduos monomórficos ou polimórficos (WILSON, 1953). Isso por si já torna difícil definir um padrão geral de organização social das formigas, além disso, é uma incógnita até que ponto as espécies que compartilham determinada característica são efetivamente semelhantes.

Dentre as inúmeras espécies conhecidas, a variedade de estratégias de forrageio é relativamente limitada (BECKERS et al., 1989). Como se trata do aspecto mais explícito do comportamento das formigas, esses padrões comportamentais são fáceis de serem reconhecidos, consequentemente os dados existentes são bem representativos (ver LANAN, 2014). Basicamente, elas podem atuar solitariamente ou em grupo; sendo em grupo, elas podem empregar três tipos de recrutamento: recrutamento em tandem, recrutamento em grupo ou recrutamento em massa (ver adiante).

A variedade de estruturas e formas de vida, que é grande, pode ser caraterizada de maneira resumida. No entanto essa simplicidade esquemática pode esconder uma realidade que de fato é complexa. Por trás de cada estratégia de forrageio ou recrutamento esquematicamente organizada há muitas diferenças. Não é raro encontrar padrões comportamentais distintos em uma comparação direta entre duas ou mais espécies, mesmo que de maneira geral estas espécies apresentem um mesmo padrão esquemático de organização. Um bom exemplo pode ser visto nas diferenças entre o recrutamento, ambos

em massa, da *Solenopisis saevissima* e *Atta cephalotes*, na qual a primeira envolveria aspectos "democráticos" e a segunda "autocráticos", baseados no poder de cada indivíduo para desencadear o recrutamento (JAFFE et al., 1985; JAFFE; HOWSE, 1979; WILSON, 1962). Do ponto de vista das regras que garantem a viabilidade de cada esquema as sutilezas esquemáticas escondem uma biologia muito diversa de aspectos locais.

Adicionalmente ao desafio imposto pela necessária simplicidade (ou simplificação) dos esquemas, outro importante aspecto se mostra relevante na interpretação mais geral sobre o entendimento das regras que determinam os processos coletivos em formigas. No cenário atual temos uma quantidade bastante elevada de informações sobre o comportamento das formigas que é proveniente de poucas espécies. Isso é bastante compreensível, geralmente têm relação com a adequação do organismo ao estudo do comportamento em questão, ou mesmo a disponibilidade do organismo para o grupo de pesquisa. Por exemplo, o estudo do comportamento de navegação é mais fácil quando as formigas forrageiam solitariamente, pois não há vieses decorrentes da interação social, se vivem em ambiente desértico melhor ainda, pois um ambiente livre de grandes obstáculos simplifica a coleta e análise dos dados (WEHNER, 2003).

O conjunto de conhecimentos sobre o comportamento das formigas é como um mosaico, um modelo único e aparentemente coerente que, no entanto, é formado por inúmeros componentes independentes, baseados em espécies diferentes. Assim, não é possível, por enquanto, saber o quanto uma determinada espécie se aproxima desses modelos integrados, ou o quanto as espécies podem diferir uma das outras.

No presente artigo serão apresentados alguns aspectos do comportamento de forrageio, que exemplificam a magnitude da diversidade de padrões comportamentais encontrada nesses animais. Em cada aspecto: organização social, comportamento individual e comportamento coletivo, é possível perceber alguns padrões, geralmente relacionados com características mais superficiais. No entanto, também será possível questionar até que ponto podemos construir modelos gerais baseados em informações pontuais oriundas das muitas espécies que formam o mosaico.

## Estratégias de Forrageio e recrutamento

As diferentes espécies de formigas podem forragear de muitas formas diferentes, sendo a categorização mais simples: solitária ou coletiva. Se atuarem coletivamente, elas invariavelmente formam pelo menos dois grupos de operárias: o primeiro, as exploradoras, saem espontaneamente do ninho e vasculham o ambiente em busca de alimento; o segundo grupo sai apenas em reposta ao estímulo recebido por outras formigas que tenham encontrado alimento (BECKERS et al., 1989).

A vantagem mais óbvia dessa organização é a economia de energia, por manter a maioria das forrageiras inativas no ninho, além de outras menos óbvias, por reduzir os riscos de serem predadas ou parasitadas e maximizar o encontro de fontes alimentares novas. O processo de informar a descoberta de uma fonte de alimento é chamado de recrutamento e o indivíduo que transmite a informação é a recrutadora. O papel de recrutadora geralmente é atribuído às formigas do primeiro grupo (as exploradoras), mas as formigas do segundo grupo também podem passar a ser recrutadoras depois que elas próprias verificarem a existência de alimento (WILSON, 1962). De modo sintético é possível observar que, como colocado antes, tais estratégias, de exploração do ambiente, parecem caracterizar a biologia das formigas de maneira apenas genérica.

De fato, mesmo as espécies com hábito de forrageio solitário se beneficiam do trabalho em grupo. As Pogonomyrmex barbatus coletam sementes que estão dispersas no ambiente de modo que cada indivíduo deve encontrá-las por conta própria, mesmo assim a atividade de forrageio aumenta ou diminui baseadas em informações associadas à taxa de retorno de outras formigas. A alta taxa de retorno encoraja outras formigas a sair do ninho e informa indiretamente a riqueza de alimento no ambiente além do baixo risco de serem predadas (GORDON, 1986). Assim, é possível observar que a caracterização acerca da estratégia de forrageio parece, ao mesmo tempo, descrever de maneira importante o comportamento de formigas, mas sua presença parece ser mais uma característica geral que específica. No entanto, o refinamento da caracterização do recrutamento é tido como uma forma de fortalecer este comportamento como caractere de identificação específica.

As diferentes formas de recrutamento são usualmente classificadas em recrutamento em tandem, recrutamento em grupo e recrutamento em massa (BECKERS et al., 1989).

#### Propriedades do recrutamento em tandem e em grupo

O recrutamento em tandem e o recrutamento em grupo se caracterizam pela existência de uma líder, que recruta conduzindo suas companheiras até o alimento lado a lado. Para isso elas podem se comunicar usando diferentes modalidades sensoriais como olfativa e tátil (MORGAN, 2009; RAZIN; ECKMANN; FEINERMAN, 2013; ROCES; TAUTZ; HÖLLDOBLER, 1993). Em princípio a principal diferença entre essas duas estratégias de recrutamento é a quantidade de formigas recrutadas em cada viagem. Enquanto no recrutamento em tandem a líder conduz apenas uma formiga por viagem, no recrutamento em grupo são conduzidas até trinta formigas em grupos coesos. No recrutamento em massa não há o papel de líder, a recrutadora apenas deposita uma trilha de feromônio entre o alimento e o ninho o que permite outras formigas recém-saídas do ninho encontrarem o alimento (FRANKLIN, 2014).

A atividade de forrageio sob cada uma dessas estratégias de recrutamento é tida como relativamente simples. A formiga que encontra alimento retorna ao ninho e se encarrega de conduzir suas companheiras até aquele local. No caso do recrutamento em tandem e recrutamento em grupo a recrutadora conduz presencialmente, sendo esse processo contínuo até que o alimento se esgote. No caso do recrutamento em massa, entretanto, o recrutamento se dá por meio da marcação química manifestada por uma trilha que liga o ninho ao alimento (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). A comunicação mediada inteiramente por feromônio não é limitada pela quantidade de recrutadoras atuantes, porém, em princípio, essa vantagem pode se tornar uma desvantagem se forem recrutadas mais operárias do que o necessário, uma vez que o feromônio pode permanecer no ambiente por mais tempo que o necessário para recolher o alimento.

Na prática esse problema parece não existir, pois esse tipo de recrutamento possui certas propriedades que permitem o controle fino da modulação do recrutamento. O comportamento individual pode ser bastante simples, consistindo em responder a poucos

estímulos imediatamente ao seu redor, basicamente o feromônio depositado na trilha (DENEUBOURG; GOSS, 1989; WILSON, 1962). Assim, como descrito nas *Solenopsis saevissima*, a dinâmica de recrutamento ocorreria da seguinte maneira: a recrutadora, após encontrar alimento, retorna ao ninho marcando a trilha com feromônio; as formigas do ninho, por sua vez, respondem seguindo a trilha. As formigas que alcançavam o alimento passam a ser recrutadoras que depositam mais feromônio e que resulta em mais recrutamento. Esse processo de retroalimentação positiva aumenta o número de formigas mobilizadas para o forrageio. O esgotamento do alimento ou a simples restrição do acesso ao mesmo causado pelo apinhamento de formigas levaria as formigas a retornar sem depositar feromônio estabilizando o recrutamento e posteriormente encerrando a atividade de forrageio (WILSON, 1962).

## Propriedades do recrutamento em massa

Além das duas regras previamente descritas, pode-se adicionar mais uma, bastante intuitiva: confrontada entre duas trilhas de feromônio de intensidades diferentes a formiga seguirá pela trilha mais marcada, como observado nas *Lasius fuliginosus* (HANGARTNER, 1969 *apud* CZACZKES; GRÜTER; RATNIEKS, 2015). Esse mecanismo simples permite que a colônia seja capaz de escolher o menor percurso até a fonte de alimento sem a necessidade de que cada indivíduo tenha conhecimento das opções.

Em um experimento envolvendo *Linepinema humilis*, é possível observar a consequência desse mecanismo de seleção de trilhas (GOSS et al., 1989). Nesse experimento (figura 1), as formigas tinham acesso ao alimento por meio de uma ponte que tinha o formato de diamante, ou seja, ela se dividia em uma bifurcação e voltava a se encontrar novamente antes de chegar ao alimento e, consequentemente, as formigas tinham duas opções de percurso. Sendo um dos percursos mais longo que o outro a colônia escolhia o caminho mais curto até o alimento (GOSS et al., 1989).

No início do experimento, as formigas usam as duas trilhas indiscriminadamente, porém, o percurso mais curto permite que as formigas realizem mais viagens e consequentemente a trilha de feromônio fica mais forte. As formigas que são

gradativamente recrutadas passam a escolher a opção de trilha mais marcada e assim a colônia encontra a melhor solução para explorar o alimento (GOSS et al., 1989). Mesmo que as duas trilhas tenham o mesmo comprimento a colônia acabará escolhendo apenas uma delas. Isso é resultado de pequenas diferenças na intensidade da marcação no início do processo de recrutamento (DENEUBOURG et al., 1990). Dessa forma, o recrutamento em massa se mostra um mecanismo eficiente na seleção de trilhas mais curtas.

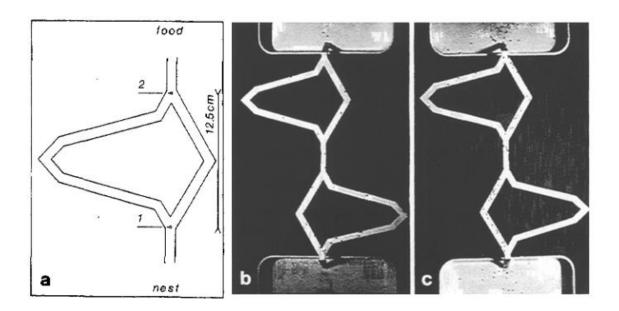


Figura 1: Trilhas em formato de diamante. a) Existem dois caminhos possíveis, de diferentes distâncias. b) e c) 4 e 8 min após a colocação da ponte; é possível notar a presença de mais formigas no percurso mais curto. (GOSS et al., 1989)

Uma característica adicional do comportamento de recrutamento em massa mediado por feromônio é a possibilidade de modulação da deposição de feromônio em função da qualidade do alimento, como descrito em *Monomorium pharaonis* e *Solenopsis geminata* (HANGARTNER, 1969; JACKSON; CHÂLINE, 2007), o que possibilita o surgimento de outra propriedade do comportamento coletivo: a escolha da melhor fonte alimentar. Marcando mais intensamente em resposta ao alimento de maior qualidade elas induzirão mais formigas a escolher essa opção. Assim, a colônia pode escolher a melhor opção de alimento sem que cada formiga tenha que, individualmente, comparar os alimentos disponíveis (BECKERS et al., 1990; BECKERS; DENEUBOURG; GOSS, 1993).

Estão descritos, inclusive, pontos negativos desse mecanismo de recrutamento, mas que ainda assim atestam sua presença e força - neste caso podendo levar a colônia a realizar escolhas menos favoráveis. Se o alimento de menor qualidade for encontrado antes, e uma trilha relativamente forte de feromônio for constituída, um alimento de melhor qualidade encontrado posteriormente pode não ser explorado pelas *Lasius niger* porque a nova trilha não será capaz de se sobrepor à trilha previamente formada, impedindo que a colônia explore um recurso mais rico (BECKERS et al., 1990; SUMPTER; BEEKMAN, 2003).

Esse conjunto de trabalhos mostra, de forma bastante clara e simples, os mecanismos por trás do recrutamento em massa e as propriedades do trabalho coletivo mediado pela comunicação química. Poder-se-ia, assim, esperar que esses fenômenos estivessem presentes universalmente nas espécies que empregam o recrutamento em massa. Porém, essa ideia não têm se mostrado verdadeira.

#### Quando essas regras não explicam

Nem todas as espécies testadas sob as condições anteriormente descritas comportam-se da mesma maneira. Algumas espécies como a *Tetramorium caespitum* e *Myrmica sabuleti* não ficam presas às armadilhas causadas pela trilha de fermônio. Elas são capazes de realizar rápidas trocas entre diferentes fontes de alimento quando melhores alternativas são encontradas (BECKERS et al., 1990; DE BISEAU; DENEUBOURG; PASTEELS, 1991), a despeito da quantidade de marcação presente nas trilhas. Acredita-se que as formigas que empregam o recrutamento em grupo não são suscetíveis a esse problema (BECKERS et al., 1990), no entanto, não está claro por que isso não ocorre em *Myrmica sabuleti*, que utiliza o recrutamento em massa.

De certo modo a abordagem adotada para lidar com essas diferenças é assumir que se trata de características particulares de diferentes espécies (CZACZKES; GRÜTER; RATNIEKS, 2015). Enquanto os novos fenômenos descritos se encaixavam em um único modelo eles são imediatamente agregadas ao modelo, por outro lado, quando os fenômenos não corroboram com os modelos, geralmente são interpretados como particularidades da espécie. No entanto, ainda não há informações suficientes para afirmar o

que seria uma particularidade de uma espécie e o que seria o padrão mais universal (isso se existir de fato um padrão geral).

Na verdade, para além dessa simples dicotomia, as formigas têm se mostrado muito mais complexas do que simples autômatos de seguir feromônio. Assim, a explicação para as aparentes incongruências registradas pode estar na complexidade comportamental maior do que o imaginado. O estudo do comportamento individual subjacente ao comportamento coletivo tem revelado múltiplos componentes relacionados ao comportamento individual, que provavelmente reflete nos padrões coletivos. De fato existem exemplos de padrões coletivos que não podem ser explicados assumindo-se aquela simplicidade do comportamento individual.

Em um experimento interessante, foi demonstrado que as *Attas sexdens rubropilosa* são capazes formar trilhas de forrageio com sucesso mesmo que não pudessem contar com as marcações de feromônio (RIBEIRO et al., 2009). O arranjo experimental consistia de duas áreas separadas, uma contendo a colônia e a outra contendo o alimento. Essas duas áreas eram conectadas por pontes que permitiam apenas o tráfego unidirecional, ou seja, elas deveriam usar uma das pontes para chegar ao alimento e a outra para retornar ao ninho, impossibilitando, assim, que a trilha de feromônio fosse usada para recrutar outras formigas. Além disso, as pontes estavam dispostas uma em cada extremidade da bandeja de modo que elas deveriam sair da bandeja seguindo pela extremidade oposta à que entraram. Os autores assumem que esta seria, inclusive, uma evidência de que este comportamento de ignorar as trilhas marcadas de ida e volta faz parte do escopo comportamental das formigas (RIBEIRO et al., 2009).

Para as formigas ignorarem as marcações químicas não são necessárias situações tão restritivas. Isso pode ocorrer quando as formigas, individualmente, possuem experiência prévia num determinado local de forrageio e o seu respectivo percurso. Isso foi observado em indivíduos de *Lasius niger* que, habituados a percorrer um determinado braço de uma trilha em formato de 'Y', escolhiam o mesmo braço na bifurcação (100% após três viagens prévias), sem marcação química, mesmo havendo marcação no outro braço (GRÜTER; CZACZKES; RATNIEKS, 2011).

Outros exemplos têm relativizando o papel do feromônio na atividade coletiva das formigas. Observações feitas em *Atta sexdens sexdens*, submetidas a uma possibilidade de escolha entre uma trilha mais e outra menos marcada, ela escolhiam a trilha mais intensamente marcada em proporções que variavam entre 70% e 90% dependendo da combinação de concentrações testadas (MORGAN et al., 2006). Em *Lasius niger*, a escolha entre uma trilha marcada e outra não marcada varia de 62% a 70% das formigas quando testadas com trilhas marcadas por uma ou 20 formigas respectivamente (GRÜTER; CZACZKES; RATNIEKS, 2011).

Isso pode ser indicativo de certas limitações na capacidade de perceberem esses diferentes estímulos e consequentemente realizar as escolhas tidas como "corretas" (GRÜTER; CZACZKES; RATNIEKS, 2011; MORGAN et al., 2006), porém, há indícios de que as formigas que saem do ninho podem ter mais de uma função, que seriam a coletora e a exploradora. Em um arranjo no qual são conectadas duas bandejas linearmente, sendo a primeira abastecida com alimento e a segunda sempre vazia, mostrou que alguns indivíduos de *Attas sexdens rubropilosa* exploram consistentemente a área vazia, negligenciando o alimento disponibilizado (CONSTANTINO; RIBEIRO; HELENE, 2016).

#### Complexidade do comportamento individual

À primeira vista, os desafios enfrentados por forrageadoras solitárias são diferentes dos desafios de forrageadoras coletivas. Enquanto o trabalho coletivo permite a troca de informações, uma forrageira solitária precisaria lidar sozinha com todos os desafios. Parece natural, portanto, que os estudos sobre o comportamento individual, principalmente a navegação, concentre-se nas espécies que forrageiam solitariamente (e.g. BUEHLMANN et al., 2015).

No entanto, a exploração solitária do ambiente é uma etapa integrante também do forrageio coletivo. Mesmo que uma espécie possa tirar proveito da informação social, a origem dessa informação é a experiência de um indivíduo que explorou solitariamente o ambiente, como visto anteriormente. Assim, independente da estratégia de forrageio, as

diferentes espécies têm desafios semelhantes: procurar alimento, evitar perigos e especialmente retornar em segurança para o ninho.

A exploração do ambiente em busca de alimento geralmente é tortuosa, elas mudam constantemente de direção de modo que a varredura do ambiente torna-se mais eficiente (HÖLLDOBLER et al., 1990). Se a busca por alimento é melhor quando se realiza um percurso não linear, o mesmo não pode ser dito para a volta para casa. Naturalmente, o percurso direto é a melhor solução nesse caso e é exatamente o que as formigas fazem. Uma vez encontrado o alimento as formigas retornam ao ninho pelo menor percurso possível (WEHNER, 2003).

Muitos estudos têm sido realizados sobre o comportamento da *Cataglyphis forti* e *Cataglyphis bicolor* (WEHNER, 2003). Esses estudos têm revelado a capacidade desses organismos de integrar as distâncias percorridas nas diferentes direções de modo que elas saibam, a cada instante, a sua localização em relação ao ninho. A navegação exige informações sobre duas variáveis básicas: a direção e a distância.

Para isso elas usam referências do ambiente como bússola, que podem ser a posição do sol, a luz polarizada ou marcos visuais (WEHNER, 2003). Assim, elas são capazes de saber para qual direção estão seguindo a cada trecho do percurso. Sabe-se que as distâncias podem ser medidas, pelo menos, pela contagem dos passos (WITTLINGER; DIGER WEHNER; WOLF, 2006) ou por meio do fluxo ótico, i.e., a percepção visual relacionado à passagem de objetos ao longo do trajeto (RONACHER; WEHNER, 1995). Sabendo a direção e a distância percorrida elas podem finalmente integrá-las, saber sua posição em relação ao ninho e consequentemente traçar um caminho direto para casa.

O estudo de espécies de outros grupos têm revelado outros mecanismos empregados pelas formigas para determinar a direção na qual estão seguindo. Ainda dentro da categoria visual temos a *Paltothyreus tarsatus* que é capaz de reconhecer o padrão de cobertura da copa das árvores (HÖLLDOBLER, 1980). Além da visão, outra modalidade possível é a percepção magnética, como as formigas da espécie *Atta colombica*, que se mostraram capazes de utilizar o campo magnético terrestre para se orientar (BANKS; SRYGLEY, 2003).

Como apontado anteriormente, os desafios de explorar solitariamente é comum às formigas independente da estratégia de forrageio, assim, é certo que todas as espécies são capazes de sair e retornar para o ninho sem dificuldade, mas ainda estamos longe de saber se as capacidades já descritas são compartilhadas pela maioria das espécies. É provável que existam diferenças marcantes entre as formigas, uma vez que se podem constatar facilmente diferenças relevantes, como olhos mais ou menos desenvolvidos, hábito diurno ou noturno etc. (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

Além disso, algo ainda mais difícil de determinar seria o papel que tais atributos desempenham durante o trabalho coletivo, principalmente na presença de trilhas de feromônio. Como mostrado anteriormente, as *Lasius niger* podem privilegiar sua experiência individual e optar por uma trilha previamente visitada ao invés de uma trilha marcada com feromônio (GRÜTER; CZACZKES; RATNIEKS, 2011). Isso pode nos levar a acreditar que a capacidade de memorizar rotas seja muito bem desenvolvida nessas formigas, no entanto, foi mostrado também que quando a trilha é um pouco mais complexa, com duas bifurcações consecutivas, elas são praticamente incapazes de refazer o percurso quando devem realizar escolhas alternadas, i.e., direita-esquerda ou esquerda-direita (CZACZKES et al., 2012).

A habilidade de navegação de uma formiga é, naturalmente, constituída por múltiplas estratégias de orientação. Isso aumenta drasticamente as possíveis diferenças entre as espécies de formigas. Além das combinações de estratégias, podemos considerar o peso de cada uma delas na tomadas de decisão. Não é difícil imaginar situações nas quais possa haver conflitos entre as diversas fontes de informação, o que poderia resultar em respostas comportamentais totalmente diferentes entre as diferentes espécies, no entanto, em situações normais pode-se considerar que esses elementos trabalhem de modo sinérgico, conferindo uma flexibilidade ao comportamento que é pouco esperada se tratarmos do modelo autômato.

#### Tipos de feromônio e comportamento de marcação

Uma das formas de caracterizar diferenças comportamentais entre as formigas é produto das características físico-químicas do feromônio específico. A composição do

ferômonio é umas das características das formigas que pode ser mais facilmente acessada, de modo que hoje há dados suficientes para comparações entre as diferentes espécies. Análises comparativas dos aspectos mais gerais do comportamento, tamanho das colônias, tipos de alimento explorados e tipos de feromônios de recrutamento têm mostrado relações interessantes entre essas características (JAFFE; ISSA; SAINZ-BORGO, 2012).

As diferentes estratégias de recrutamento apresentam forte correlação com o tamanho da colônia (BECKERS et al., 1989), mas não com a filogenia (LANAN, 2014). O padrão de distribuição filogenético revela que elas transitaram entre essas estratégias diversas vezes, com diferentes estratégias de forrageio presente em vários grupos. Um vestígio dessas inúmeras transições é a variedade de glândulas produtoras de feromônio das diferentes espécies (JACKSON; MORGAN, 1993). Naturalmente isso reflete na grande variedade de substâncias que atuam como feromônio (JAFFE; ISSA; SAINZ-BORGO, 2012).

As diferenças químicas entre os feromônios, em princípio, seria irrelevante, pois o aspecto mais importante é o papel que desempenha na comunicação. Porém, detalhes do comportamento e ecologia das formigas é um fator que pode determinar certas características dessas substâncias como, por exemplo, o grau de volatilidade ou a variedade de compostos presentes. Assim, as propriedades e a quantidade de substâncias que compõe o feromônio podem ter relação com os hábitos de forrageio e revelam, de certo modo, diferenças nos mecanismos de recrutamento, por exemplo, espécies que exploram fontes efêmeras possuem feromônio mais volátil, enquanto espécies que exploram fontes perenes possuem feromônio menos volátil (JAFFE; ISSA; SAINZ-BORGO, 2012).

A eficiência no recrutamento está relacionada não apenas à velocidade de recrutamento, mas ao ajuste correto entre fatores como o tamanho da colônia e características do alimento. O tipo de alimento e sua distribuição no ambiente são determinantes mais prováveis da estratégia de forrageio de cada espécie (BECKERS et al., 1989; FRANKLIN, 2014; LANAN, 2014), que determinaria o tipo de feromônio e suas características como volatilidade, por exemplo. De fato, essa relação é, por vezes, bastante clara e há relação simples entre o tipo de feromônio e as pressões específicas determinadas pelo tipo de forrageio. As *Pogonomyrmex barbatus*, por exemplo, coletam sementes levadas pelo vento ou pela água nas épocas chuvosas, de modo que estão espalhadas pelo

ambiente. No entanto, por outras vezes, o direcionamento de todo o esforço de coleta de uma única semente resultaria no esgotamento daquele substrato e consequentemente o recrutamento de outras formigas para esse local seria contraproducente, o que explica o hábito de forrageio solitário nessa espécie (GORDON, 1991, 1993), impondo um mecanismo cuja relação entre hábito e características do feromônio não é tão simples.

Um caso em que o esforço não impõe uma variedade de fontes, mas sim um esforço concentrado em uma única fonte que deve ser explorada intensamente é encontrado em diversas formigas. Em espécies que exploram alimentos que costuma estar bastante concentrado e requer o esforço de muitos indivíduos para a coleta é mais vantajoso que as formigas compartilhem dessa informação ao invés de esperar que cada indivíduo a encontre independentemente. Cada espécie explora um tipo particular de alimento, assim, o tempo para depleção do mesmo pode variar consideravelmente. Como exemplo, um pequeno inseto morto pode ser coletado pelas Solenopsis em questão de minutos, ou no máximo poucas horas (JAFFE; DENEUBOURG, 1992). Por outro lado, as formigas cortadeiras dos gêneros Atta e Acromyrmex, que coletam folhas frescas das árvores, podem demorar dias ou semanas para esgotar o alimento (FOWLER; ROBINSON, 1979; JAFFE; DENEUBOURG, 1992).

A análise desses exemplos permite contrastar o papel do feromônio e, por consequência, a expectativa sobre sua composição e característica. No caso das Solenopsis o feromônio deve ser suficientemente resistente para permanecer no ambiente na forma de uma trilha, mas não tanto a ponto de perdurar por muito mais tempo que o necessário para o esgotamento do alimento. Já, no caso das Attas, o feromônio possui mais de um componente, uma das quais têm longa duração para manter a conexão permanente com a fonte de alimento e outra mais volátil para o recrutamento propriamente (JAFFE; ISSA; SAINZ-BORGO, 2012).

Exemplo de como a modulação pode ser fator importante pode ser visto no interessante caso de *Monomorium pharaonis*. Há indícios de que haja outro tipo de feromônio que tem a propriedade de inibir a passagem das formigas, isso interromperia o fluxo de formigas, permitindo o rápido abandono de um local esgotado (ROBINSON et al., 2005, 2008). Isso, em princípio, não seria necessário, como preconizado por teorias que explicam os mecanismos do recrutamento em massa (WILSON, 1962), mas a possibilidade de

haver um feromônio com essa função pode aumentar consideravelmente as capacidades de uma colônia organizar o trabalho coletivo.

De certa forma, as formigas podem contornar certas restrições dada as propriedades físico-químicas do feromônio, ou seja, o comportamento das formigas pode se sobrepor a essas propriedades. Por exemplo, as Attas, durante a fase inicial de exploração, alguns indivíduos percorrem parte da trilha, mas dão meia-volta antes de chegar ao ninho, refazendo o percurso para reforçar a marcação da trilha, esse comportamento aparentemente têm relação com o impulso inicial do recrutamento, aumentando a quantidade de feromônio na trilha, auxiliando na rápida mobilização da colônia (EVISON; HART; JACKSON, 2008; REID; LATTY; BEEKMAN, 2012). Complementarmente, as formigas podem modular a deposição de feromônio em função da atividade nas trilhas de forrageio, ou seja, se houver muitas formigas na trilha a recrutadora reduz a deposição de feromônio, como feito pelas *Lasius niger* (CZACZKES; GRÜTER; RATNIEKS, 2013), ou ainda de acordo com a qualidade do alimento, como observado em *Monomorium pharaonis* e *Solenopsis geminata* (HANGARTNER, 1969; JACKSON; CHÂLINE, 2007).

Assim, seja pela composição do feromônio, seja pelo comportamento de marcação da trilha, as formigas podem criar novos padrões comportamentais coletivos. É importante ressaltar que essa abordagem do estudo do comportamento ainda se encontra em estágio muito incipiente. Ao mesmo tempo em que é um campo extremamente interessante, também parece muito difícil de abordá-lo experimentalmente, uma vez que, provavelmente, há uma relação muito exclusiva entre o feromônio e a espécie que a produz.

## **Considerações finais**

Como se pôde notar, o comportamento das formigas pode ser abordado em duas dimensões: o individual e o coletivo. Para cada uma dessas perspectivas temos ideias gerais de como as formigas lidam com os desafios cotidianos de suprir a colônia com alimento, mas ainda há muitas questões a serem resolvidas. Do ponto de vista do comportamento coletivo, já se tem apontado o problema dos experimentos serem executados em ambiente demasiadamente artificiais (CZACZKES; GRÜTER; RATNIEKS, 2015).

Em relação ao comportamento individual, as informações podem ser mais confiáveis, principalmente se se referem a funções básicas, independentemente de serem feitas em laboratório ou no ambiente natural. Muito das investigações sobre o comportamento individual são bastante assertivas como, por exemplo, o padrão de marcação em resposta ao alimento, uso de referências ambientais para orientação etc., que se pode presumir que não sejam afetadas estando em condições artificiais.

No entanto, por mais sólidas que sejam essas informações, elas não podem ser generalizadas para todas as espécies de forma indiscriminada. Por terem sido observadas em poucas espécies, estamos longe de poder afirmar se as características descritas em uma espécie representam o padrão comum às formigas ou apenas idiossincrasias da espécie estudada. Se pretendermos reunir as informações sobre os diferentes aspectos do comportamento das formigas, teremos uma quimera formada por elementos oriundos de muitas espécies.

Como enfatizado anteriormente, a diversidade de formigas é bastante grande, assim, o preenchimento dessas lacunas teóricas depende de outros muitos trabalhos. Porém, é importante sempre considerar esses fatores para a interpretação adequada dos dados experimentais assim como para a elaboração de hipóteses e experimentos. Além disso, torna-se evidente a importância de se reproduzir os mesmos experimentos em diversas espécies para fins comparativos.

Conhecer as possíveis diferenças comportamentais é especialmente interessante para o estudo dos comportamentos coletivos, principalmente a relação entre o comportamento individual e coletivo. Seja para o entendimento dos processos que promovem diferentes padrões coletivos, quanto à possibilidade dos mesmos padrões comportamentais coletivos sendo produzidos por diferentes comportamentos individuais. Assim, para além das questões mais práticas, o estudo da diversidade é parte central da elaboração teórica sobre os aspectos auto-organizados do comportamento das formigas.

## Referências bibliográficas

BANKS, A. N.; SRYGLEY, R. B. Orientation by magnetic field in leaf-cutter ants, Atta colombica (Hymenoptera: Formicidae). **Ethology**, v. 109, n. 10, p. 835–846, out. 2003.

BECKERS, R. et al. Colony size, communication, and ant foraging strategy. **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 96, n. 3–4, p. 239–256, 1989.

BECKERS, R. et al. Collective decision making through food recruitment. **Insectes Sociaux**, v. 37, n. 3, p. 258–267, 1990.

BECKERS, R.; DENEUBOURG, J. L.; GOSS, S. 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**, v. 6, n. 6, 1993.

BOLTON, B. **An Online Catalog of the Ants of the World by Barry Bolton**. Disponível em: <a href="http://www.antcat.org/">http://www.antcat.org/</a>. Acesso em: 6 set. 2017.

BUEHLMANN, C. et al. Desert ants use olfactory scenes for navigation. **Animal Behaviour**, v. 106, p. 99–105, 2015.

CONSTANTINO, P. B.; RIBEIRO, P. L.; HELENE, A. F. Fidelidade de formigas cortadeiras de mesma casta às tarefas de corte e exploração. Anais do Encontro Anual de Etologia 2016.

Anais...Jaboticabal: 2016

CZACZKES, T. J. et al. Ant foraging on complex trails: route learning and the role of trail pheromones in Lasius niger. **Journal of Experimental Biology**, v. 216, n. 2, 2012.

CZACZKES, T. J.; GRÜTER, C.; RATNIEKS, F. L. W. Negative feedback in ants: crowding results in less trail pheromone deposition. **Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society**, v. 10, n. 81, p. 20121009, 30 jan. 2013.

CZACZKES, T. J.; GRÜTER, C.; RATNIEKS, F. L. W. Trail Pheromones: An Integrative View of Their Role in Social Insect Colony Organization. **Annual Review of Entomology**, v. 60, n. 1, p. 581–599, 7 jan. 2015.

DE BISEAU, J. C.; DENEUBOURG, J. L.; PASTEELS, J. M. Collective Flexibility During Mass Recruitment in the Ant Myrmica Sabuleti (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 98, n. 4, p. 323–336, 1991.

DENEUBOURG, J.-L. L. et al. The self-organizing exploratory pattern of the argentine ant. **Journal of Insect Behavior**, v. 3, n. 2, p. 159–168, mar. 1990.

DENEUBOURG, J. L.; GOSS, S. Collective patterns and decision-making. **Ethology Ecology & Evolution**, v. 1, n. 4, p. 295–311, dez. 1989.

EVISON, S. E. F.; HART, A. G.; JACKSON, D. E. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. **Animal Behaviour**, v. 75, n. 3, p. 963–969, 2008.

FOWLER, H. G.; ROBINSON, S. W. Foraging by Atta sexdens (Fonnicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. **Ecological Entomology**, v. 4, n. 3, p. 239–247, ago. 1979.

FRANKLIN, E. L. The journey of tandem running: the twists, turns and what we have learned. **Insectes Sociaux**, v. 61, n. 1, p. 1–8, 21 fev. 2014.

GORDON, D. M. The dynamics of the daily round of the harvester ant colony (Pogonomyrmex barbatus). **Animal Behaviour**, v. 34, n. 5, p. 1402–1419, 1986.

GORDON, D. M. Behavioral Flexibility and the Foraging Ecology of Seed-Eating Ants. **The American Naturalist**, v. 138, n. 2, p. 379–411, ago. 1991.

GORDON, D. M. The spatial scale of seed collection by harvester ants. **Oecologia**, v. 95, n. 4, p. 479–487, out. 1993.

GOSS, S. et al. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. **Naturwissenschaften**, v. 76, n. 12, p. 579–581, dez. 1989.

GRÜTER, C.; CZACZKES, T. J.; RATNIEKS, F. L. W. Decision making in ant foragers (Lasius niger) facing conflicting private and social information. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 65, n. 2, p. 141–148, 20 fev. 2011.

HANGARTNER, W. Structure and variability of the individual odor trail in Solenopsis geminata Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). **Zeitschrift fr Vergleichende Physiologie**, v. 62, n. 1, p.

111-120, 1969.

HÖLLDOBLER, B. Canopy Orientation: A New Kind of Orientation in Ants. **Science**, v. 210, n. 4465, 1980.

HÖLLDOBLER, B. et al. The Ants. [s.l.] Belknap Press of Harvard University Press, 1990. v. N1

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants.** [s.l.] Belknap Press of Harvard University Press, 1990. v. N1

HUGHES, W. O. H.; RATNIEKS, F. L. W.; OLDROYD, B. P. Multiple paternity or multiple queens: two routes to greater intracolonial genetic diversity in the eusocial Hymenoptera. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 21, n. 4, p. 1090–1095, jul. 2008.

JACKSON, B. D.; MORGAN, E. D. Insect chemical communication: Pheromones and exocrine glands of ants. **Chemoecology**, v. 4, n. 3–4, p. 125–144, set. 1993.

JACKSON, D. E.; CHÂLINE, N. Modulation of pheromone trail strength with food quality in Pharaoh's ant, Monomorium pharaonis. **Animal Behaviour**, v. 74, n. 3, p. 463–470, 2007.

JAFFE, K. et al. Two different decision-making systems in recruitment to food in ant societies. **Behaviour**, 1985.

JAFFE, K.; DENEUBOURG, J. L. On foraging, recruitment systems and optimum number of scouts in eusocial colonies. **Insectes Sociaux**, v. 39, n. 2, p. 201–213, 1992.

JAFFE, K.; HOWSE, P. E. E. The mass recruitment system of the leaf cutting ant, Atta cephalotes (L.). **Animal Behaviour**, v. 27, n. PART 3, p. 930–939, 1979.

JAFFE, K.; ISSA, S.; SAINZ-BORGO, C. Chemical recruitment for foraging in ants (Formicidae) and termites (Isoptera): A revealing comparisonPsyche, 2012.

LANAN, M. Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 20, n. September, p. 53–70, 2014.

MORGAN, D. E. Trail pheromones of antsPhysiological Entomology, 2009.

MORGAN, E. D. et al. Preferences and differences in the trail pheromone of the leaf-cutting ant Atta sexdens sexdens (Hymenoptera: Formicidae). **European journal of entomology**, v.

103, n. 3, p. 553-558, 2006.

RAZIN, N.; ECKMANN, J.-P.; FEINERMAN, O. Desert ants achieve reliable recruitment across noisy interactions. **Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society**, v. 10, n. 82, p. 20130079, 2013.

REID, C. R.; LATTY, T.; BEEKMAN, M. Making a trail: Informed Argentine ants lead colony to the best food by U-turning coupled with enhanced pheromone laying. **Animal Behaviour**, v. 84, n. 6, p. 1579–1587, 2012.

RIBEIRO, P. L. et al. Ants Can Learn to Forage on One-Way Trails. **PLoS ONE**, v. 4, n. 4, p. e5024, 1 abr. 2009.

ROBINSON, E. J. H. et al. Insect communication: "No entry" signal in ant foraging. **Nature**, v. 438, n. 7067, p. 442–442, 24 nov. 2005.

ROBINSON, E. J. H. et al. Decay rates of attractive and repellent pheromones in an ant foraging trail network. **Insectes Sociaux**, v. 55, n. 3, p. 246–251, 24 set. 2008.

ROCES, F.; TAUTZ, J.; HÖLLDOBLER, B. Stridulation in leaf-cutting ants - Short-range recruitment through plant-borne vibrations. **Naturwissenschaften**, v. 80, n. 11, p. 521–524, 1993.

RONACHER, B.; WEHNER, R. Desert ants Cataglyphis fortis use self-induced optic flow to measure distances travelled. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 177, n. 1, p. 21–27, jul. 1995.

SUMPTER, D. J. T.; BEEKMAN, M. From nonlinearity to optimality: pheromone trail foraging by ants. **Animal Behaviour**, v. 66, p. 273–280, 2003.

WEHNER, R. Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. **Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology**, v. 189, n. 8, p. 579–588, 1 ago. 2003.

WILSON, E. O. The Origin and Evolution of Polymorphism in Ants. **The Quarterly Review of Biology**, v. 28, n. 2, p. 136–156, jun. 1953.

WILSON, E. O. Chemical communication among workers of the fire ant Solenopsis saevissima

(Fr. Smith) 1. The Organization of Mass-Foraging. **Animal Behaviour**, v. 10, n. 1, p. 134–147, jan. 1962.

WITTLINGER, M.; DIGER WEHNER, R.; WOLF, H. The Ant Odometer: Stepping on Stilts and Stumps. **Science**, v. 312, n. 5782, p. 1965–1967, 2006.

# Capítulo 2 - Formigas exploradoras e forrageadoras: diferenças comportamentais de *Atta sexdens rubropilosa* em resposta a folhas presas ou soltas

#### Resumo

No recrutamento em massa a forma de comunicação predominante é por meio de feromônios. A coordenação do trabalho coletivo pode envolver uma complexa relação de ajuste na deposição de feromônio e também na resposta à quantidade de feromônio depositado na trilha. Alguns comportamentos, no entanto, são atribuídos apenas a espécies que apresentam certas peculiaridades ecológicas como, por exemplo, a variação da quantidade de marcação realizada pelas formigas que estão transportando o alimento e formigas que não estão transportando. No presente trabalho investigamos se esse mesmo padrão comportamental é manifestado pela Atta sexdens rubropilosa, uma espécie que apresenta características ecológicas que não justificaria a existência desse comportamento. Adicionalmente, avaliamos o padrão de marcação de trilha, o número de interações no ninho e finalmente o efeito que pode ocorrer no recrutamento. Mostramos que as Atta sexdens rubropilosa apresentam padrões de comportamento individual e coletivos distintos quando o alimento disponibilizado pode ser diretamente transportado ou não, relacionados à marcação de trilha e quantidade de interações no ninho, tendo como resultado o número de formigas recrutadas. Propomos então novos modelos explicativos: primeiro, que a variação da marcação, no caso da formiga que encontra alimento, corresponde a dois comportamentos distintos: recrutamento e transporte; segundo, que a modulação do recrutamento não ocorre como resposta à concentração de feromônio, mas ao número de recrutadoras que retornam ao ninho.

# Introdução

Umas das características mais marcantes das formigas é o trabalho coletivo na realização das atividades de manutenção da colônia, o que está diretamente relacionado ao seu grande sucesso ecológico (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Por sua vez, a eficiência do trabalho cooperativo parece ser produto da capacidade de comunicação entre os indivíduos, como se pode observar no forrageio. Uma vez que a comunicação permite a mobilização da colônia e consequentemente a exploração cooperativa do recurso, a entrega de informação no ninho é, muitas vezes, entendida como tão importante quanto à entrega do próprio alimento (BOLLAZZI et al., 2011).

O processo pelo qual uma formiga informa as demais sobre uma nova fonte de alimento para engajamento em sua exploração é conhecido como recrutamento. Existem diferentes estratégias de recrutamento nas quais modalidades diferentes de comunicação têm relevância diferente. De fato, no recrutamento em tandem predomina o papel da comunicação tátil (FRANKLIN, 2014) enquanto no recrutamento em massa a forma de comunicação principal é química, sendo a informação sobre uma fonte de alimento compartilhada por meio de uma trilha de feromônio (DUSSUTOUR et al., 2009; MORGAN, 2009). Apesar de não haver a necessidade que esta relação entre as estratégias de comunicação e organização seja exclusiva, o estudo das interações físicas entre operárias é extensamente explorado nas espécies que recrutam em tandem, porém, menos frequente nas espécies que empregam recrutamento em massa (FRANKLIN, 2014). A preponderância da comunicação química no recrutamento em massa provavelmente influenciou essas escolhas, direcionando as análises do comportamento para aqueles que envolvem a deposição de feromônio e as propriedades decorrentes na atividade coletiva (ver capítulo 1). Dessa forma, a relação quase exclusiva entre recrutamento em massa e marcação parece mais o produto de aspectos variados que influenciaram a bibliografia do que característica intrínseca dessa modalidade de forrageio.

Desde os primeiros modelos explicativos do recrutamento em massa a modulação do recrutamento tem sido atribuída à quantidade de feromônio na trilha, como a resultante do balanço entre marcação feita pelas formigas e pela taxa de evaporação (JAFFE; HOWSE, 1979; WILSON, 1962). A quantidade de feromônio depositado não é produto apenas do

número de formigas que passa marcando, mas também de outros fatores que induzem cada indivíduo a depositar mais ou menos feromônio. A qualidade do alimento (BECKERS; DENEUBOURG; GOSS, 1993; JACKSON; CHÂLINE, 2007; MAILLEUX; DENEUBOURG; DETRAIN, 2000; ROCES, 1993), a quantidade de formigas presentes na trilha (CZACZKES; GRÜTER; RATNIEKS, 2013) ou mesmo se estão retornando com ou sem alimento (CAMMAERTS; CAMMAERTS, 1980; DETRAIN; DENEUBOURG, 1997), são fatores que influenciam no comportamento de marcação da trilha. Esses comportamentos têm sido interpretados como importante mecanismo de regulação do recrutamento, uma vez que permite a mobilização rápida quando necessário e atraem menos formigas quando há excesso de formigas no alimento ou a informação se há incertezas sobre a qualidade ou mesmo a presença de alimento.

A reposta à qualidade do alimento permite que a colônia realize a melhor escolha entre duas fontes de alimentos diferentes. Como a trilha para o alimento de maior qualidade será mais intensa, mais formigas serão atraídas para esse local. Com esse mecanismo, cada formiga não precisa testar cada uma das fontes alimentares, a informação baseada na intensidade da marcação é o suficiente para que todas as formigas façam a melhor escolha (CZACZKES et al., 2015). Se houver muitas formigas na trilha, o recrutamento de mais formigas pode ser pouco vantajoso, uma vez que depois de certa densidade a velocidade de deslocamento das formigas é reduzida podendo tornar o recrutamento de mais formigas contraproducente (BURD et al., 2002). Pode ainda ser completamente desnecessário se já houver mais formigas do que alimento para ser coletado (WILSON, 1962).

Finalmente, há a possibilidade da intensidade de marcação ser influenciada pelo fato da formiga estar ou não transportando alimento, e esse comportamento teria relação direta com as características do alimento explorado, que consiste, no caso da *Pheidole pallidula*, *Myrmica sabuleti* e *Myrmica ruginogdis*, de pequenos invertebrados mortos. Nessas espécies, a hipótese explicativa para esse fenômeno seria de que o retorno da recrutadora sem alimento significa que o alimento foi deixado para trás, ou seja, ainda há material a ser coletado (e.g. uma barata). Portanto, a deposição de maior quantidade de feromônio seria funcionalmente importante. Por outro lado, se a formiga já está carregando o alimento (e.g. drosófila), é provável que não haja mais alimento no local visitado por essa formiga,

justificando a menor deposição de feromônio (CAMMAERTS; CAMMAERTS, 1980; DETRAIN; DENEUBOURG, 1997).

Essa hipótese, em princípio, é interessante apenas para espécies que exploram recursos pouco concentrados e dispersos no ambiente e parece pouco adequada ao tipo de desafio encontrado por formigas cortadeiras, como as formigas do gênero Atta. No caso particular das Attas, a fonte alimentar usualmente explorada são folhas frescas. Isso significa que geralmente se encontram em abundância e concentradas (FOWLER; ROBINSON, 1979). Assim, as hipóteses sobre a função dessa resposta comportamental não se aplica tão bem nesse contexto, pois nesse caso não há motivos claros para restringir a capacidade de recrutamento para a fonte de alimento. Porém, mesmo para formigas que exploram recursos pouco concentrados e dispersos no ambiente, essa hipótese não explica muito bem o motivo de a formiga marcar uma trilha para um local (potencialmente) sem alimento, mesmo que de modo menos intenso. Se houvesse motivos para o recrutamento nessa situação seria esperado que a formiga marcasse de forma igualmente intensa em qualquer situação, pois a marcação de uma trilha química de baixa intensidade pode aumentar a dificuldade de outras formigas em segui-la, podendo fazer com que a colônia perca uma importante fonte de alimento. Esse problema pode ainda ser agravado devido à volatilidade dessas substâncias (DUSSUTOUR et al., 2009; JEANSON; RATNIEKS; DENEUBOURG, 2003; MORGAN, 2009).

A diferença comportamental da formiga que carrega alimento e outra que não carrega pode ter outras explicações. Por exemplo, os papéis que cada indivíduo desempenha no forrageio, e.g. recrutadora ou transportadora, poderia ser a causa desses comportamentos. Nesse caso, ao invés de ser uma adaptação em relação às características do alimento, poderia ter uma explicação similar ao comportamento observado em resposta às trilhas apinhadas (CZACZKES; GRÜTER; RATNIEKS, 2013). Ou seja, as formigas que transportam não depositariam maximamente para evitar excesso de marcação, o que reduziria a capacidade de modular o recrutamento.

As *Atta* são particularmente interessantes por apresentarem, talvez, as mais complexas organizações sociais entre as formigas. Elas apresentam elevado grau de polimorfismo e uma infinidade de especializações (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). No

forrageio, pode-se distinguir: as exploradoras, que saem espontaneamente do ninho à procura de alimento; as cortadeiras, que picam as folhas; as transportadoras, que carregam as folhas picadas para o ninho; as marcadoras, que percorrem a trilha depositando feromônio etc. (EVISON; HART; JACKSON, 2008; FOWLER; ROBINSON, 1979; HÖLLDOBLER; WILSON, 2011; JAFFE et al., 1985).

Como a existência de um grupo específico responsável pela marcação implica que as formigas que retornam carregadas marcam menos do que as formigas que retornam sem carga, temos nas *Atta* uma resposta comportamental semelhante ao observado em *Myrmica* e *Pheidolle*. Entretanto, no caso da *Pheidolle* e *Myrmica* um mesmo indivíduo pode apresentar as duas respostas, enquanto na *Atta*, supõe-se que sejam características de grupos distintos.

As interações físicas, imprescindíveis no recrutamento em tandem, também tem papel importante no recrutamento em massa (BOUCHEBTI et al., 2015), porém, esses estudos têm se focado nas interações entre as formigas nas trilhas, entre os indivíduos que seguem em direções opostas. Curiosamente, o papel mais ativo nesses encontros pode ser atribuído às formigas que estão saindo do ninho, sendo que elas interagem preferencialmente com as formigas carregadas (BURD; ARANWELA, 2003). O número de interações na *Myrmica*, em função de estarem carregadas ou não, também são diferentes. As formigas que retornam carregadas realizam mais interações no ninho e essas interações são qualitativamente diferentes, sendo essas mais intensas, sugerindo ser um comportamento mais direcionado para o recrutamento (CAMMAERTS; CAMMAERTS, 1980). Esse trabalho mostra que mesmo no recrutamento em massa a comunicação tátil pode ter um papel tão importante para estimular a saída de outras formigas do ninho quanto o que seria no recrutamento em tandem.

Tomando estas questões em conjunto, é possível perceber que assumir que a quantidade de feromônio na trilha é o modulador do recrutamento, e consequentemente focar apenas no que ocorre na trilha, pode esconder parte importante do processo, permanecendo uma lacuna sobre o que ocorre, especialmente, dentro no ninho. Um problema hipotético causado pela comunicação exclusivamente química é que no ambiente apertado do ninho, o feromônio não seria facilmente dissipado, como ocorreria em

ambiente aberto. Assim, a presença constante do feromônio perderia sua função comunicacional. Uma solução para isso seria justamente empregar a comunicação tátil nesse ambiente. Se o comportamento observado em *Myrmica*, interpretados em uma perspectiva ecológica particular, também for observado em *Atta*, se pode esperar implicações importantes no modo como entendemos o recrutamento em massa.

Dessa forma, o objetivo do presente trabalho é avaliar até que ponto o comportamento das *Attas* são similares ao de *Myrmica*. Primeiramente se elas respondem diferentemente a um alimento preso ou solto, o que seria equivalente a um alimento grande ou pequeno. Adicionalmente, será avaliado o comportamento em função de estar carregando ou não alimento; esses comportamentos seriam a intensidade de marcação da trilha e o número de interações no ninho, além do efeito disso no recrutamento.

# Materiais e métodos

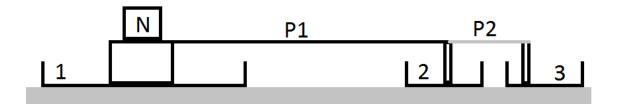
#### Colônias

Para a realização dos experimentos foram utilizadas três colônias de *Atta sexdens rubropilosa* com rainha, mantidas em ambiente artificial. As colônias ocupavam ninhos de plástico de 1,5 litros, que eram então acondicionados em bandejas plásticas (40 x 60 x 10 cm) com bordas cobertas por uma película de talco para evitar fugas. Elas foram alimentadas principalmente com folhas frescas de acalifa (*Acalypha wilkesiana*).

# Aparato experimental

O aparato experimental consistia em um conjunto de três bandejas dispostas linearmente e conectadas por pontes (figura 1). O ninho (N), disposto na bandeja 1 (30x40 cm), estava ligado, por meio de uma ponte à bandeja 3 (20x30 cm), onde era oferecido alimento. A ponte tinha o comprimento total de 95 cm, sendo dividida em dois segmentos, um de 75 cm (P1) e outro de 20 cm (P2). A ponte P2 podia ser removida, permitindo isolar a

área de forrageio do ninho, impedindo que mais de uma formiga retornasse após ter contato com o alimento. Esse procedimento podia ser realizado sem que a formiga focal fosse perturbada.



**Figura 1**: Disposição dos componentes do arranjo experimental. N - ninho; P1 - ponte principal; P2 - ponte removível; 1, 2 e 3 - bandejas do ninho, de suporte e de alimentação respectivamente.

Uma câmera de vídeo foi posicionada *verticalmente* próxima à entrada do ninho para registrar toda a atividade das formigas na área de entrada do ninho, entre o ninho e o trecho inicial da ponte. Para registrar a marcação da trilha posicionamos uma câmera de vídeo *perpendicular e horizontalmente* à ponte de modo que as formigas pudessem ser observadas de perfil.

As formigas tinham livre acesso ao arranjo cerca de 48 horas antes do início dos experimentos e nos intervalos entre cada teste. Isso tornava toda a área do arranjo experimental familiar para as formigas durante a condução do experimento, evitando possíveis interferências nos dados causadas por comportamentos exploratórios em um ambiente novo.

# Condições experimentais

Para induzir o retorno das formigas com ou sem carga foram oferecidos fragmentos de folha de acalifa de aproximadamente 7x7 mm. Esse tamanho permitia que elas carregassem o pedaço de folha sem dificuldade. Para obrigar que elas retornassem sem carga, o fragmento de folha era grampeado sobre um pedaço de papel sulfite (5x5 cm) de modo a impedir o transporte imediato da mesma.

As duas condições eram testadas no mesmo dia com intervalo de aproximadamente duas horas entre cada teste, permitindo que houvesse o restabelecimento do estado de atividade basal da colônia. A ordem de aplicação dos testes foi alternada ao longo dos dias de teste. Cada colônia foi avaliada por oito vezes, quatro em cada condição, para a obtenção das medidas experimentais.

#### **Medidas experimentais**

Foram avaliadas a intensidade de marcação da trilha, o número de interações no ninho e o recrutamento resultante do retorno de uma formiga retornando com ou sem carga. O experimento foi realizado duas vezes, primeiro para avaliar a interação e o recrutamento e posteriormente para avaliar a marcação da trilha.

A intensidade de marcação da trilha foi estimada pela percentagem de quadros do vídeo (10 quadros por segundo) em que a formiga toca o gáster (parte posterior do abdômen) no substrato ao longo de um percurso de 10 cm. O número de interações foi contabilizado quando houvesse qualquer contato físico entre a formiga focal e suas companheiras que estivessem próximas à entrada do ninho. Para avaliar o número de recrutamento foram consideradas as formigas que saiam das proximidades do ninho e seguiam pela ponte em direção à bandeja de alimentação.

#### Análise

Os dados foram representados como média <u>+</u> erro padrão. Para comparar a intensidade de marcação da trilha e o número de interações das formigas, nas condições folha solta e folha presa, aplicamos o teste t de Student. Os dados referentes ao recrutamento foram organizados como número de saídas por minuto. Para fins de análise utilizamos a ANOVA para medidas repetidas em função dos fatores condição (folha presa e folha solta) e tempo.

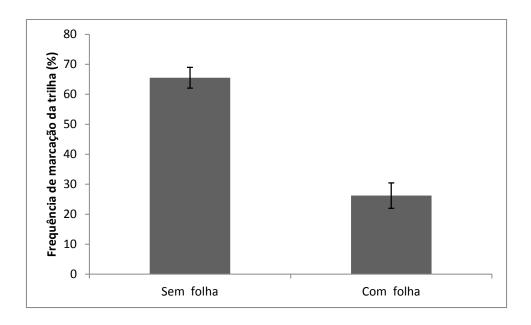
#### Resultados

A resposta à folha solta ou presa foi extremamente consistente, ou seja, quando a folha estava presa a formiga sempre retornava sem carga e quando a folha estava solta ela sempre a transportava imediatamente para o ninho. Para conseguir esses resultados era necessário que a folha não fosse muito grande para que a formiga conseguisse carregar sem dificuldade. Por outro lado, para que ela retornasse rapidamente ao ninho sem o pedaço de folha era necessário que a folha estive bem presa, sem nenhuma parte que pudesse ser movida, caso contrário, a formiga poderia insistir no transporte e eventualmente iniciar o corte da mesma.

A atividade da colônia, em relação às saídas para a área de forrageio, costuma ser baixa na ausência de alimento, mas raramente é nula. Isso faz com que sempre haja alguns indivíduos explorando o ambiente, assim, a resposta ao oferecimento de alimento é relativamente rápida, não demorando mais que poucos minutos até o início do recrutamento.

# Marcação da trilha

Nesse experimento foram testadas 54 formigas, 27 para cada condição. A intensidade de marcação da trilha com feromônio, avaliada por meio da percentagem de quadros dos vídeos em que a formiga toca o gáster no substrato, foi maior quando a formiga retornava sem folha, comparada à condição em que a formiga retornava com carga (figura 2). Essa diferença mostrou-se significativa de acordo com o teste-t (duas amostras presumindo variâncias diferentes): t(52)=7,186; p<0,01.



**Figura 2**: Comparação entre o tratamento folha presa e folha solta dada pela percentagem (+/- erro padrão) de quadros em que uma formiga toca o gáster no chão em um percurso de 10 cm.

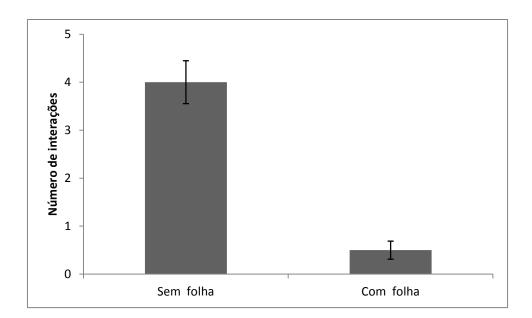
# Interações na entrada do ninho

Sem alimento disponível, as formigas permanecem agrupadas do lado de fora, logo na entrada do ninho (figura 3). Como consequência, na maioria das vezes, as interações da formiga focal ocorriam totalmente fora do ninho, permitindo contabilizar o número de interações antes de elas retornarem para a bandeja de alimentação. As diferenças comportamentais entre cada condição eram marcantes, diferenças que poderia se dizer qualitativas, com movimentos e interações mais vigorosas quando retornavam sem folha.

No entanto, apenas a contagem do número de interações é uma medida suficiente dessa diferença, além de ser mais objetiva. Foram observadas 12 formigas em cada condição. Dessas amostras, foram descartadas duas na condição folha presa e quatro na condição folha solta. Como resultado (figura 4) temos que o número médio de interações entre a formiga que retorna do alimento e suas companheiras de ninho foi maior quando a recrutadora retorna sem alimento (teste-t: duas amostras presumindo variâncias diferentes: t(12)=7,278; p<0,01).



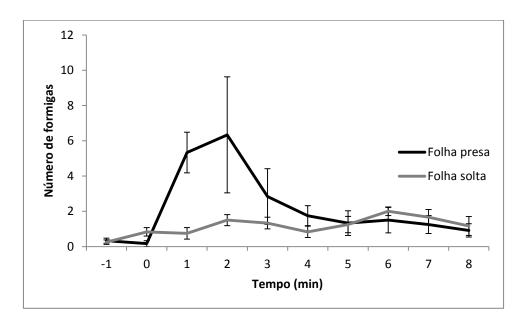
**Figura 3**: Na ausência de estímulo para o forrageio as formigas concentram-se na entrada do ninho. A direita está o recipiente do ninho e os pontos pretos são as formigas, no centro está o início da ponte que leva à bandeja de alimentação.



**Figura 4**: Número médio (+/- erro padrão) de interações entre a formiga que retorna da bandeja de alimentação e suas companheiras de ninho quando a formiga retorna sem folha (folha presa) e quando a formiga retorna carregada (folha solta).

#### Número de recrutamentos

Esse teste foi repetido 24 vezes, sendo 12 na condição folha solta e outras 12 na condição folha presa. O número de saídas de formigas recrutadas após o retorno ao ninho de uma única formiga da fonte de alimento é apresentado na figura 5. De modo geral houve mais saídas quando a formiga retornava sem carga [ANOVA: F(1,16)= 5,849, p=0,016], houve também efeito de interação entre tratamento e "tempo" [ANOVA: F(9,16)= 2,3936, p=0,013]. O teste post hoc de Tukey indicou diferenças entre as duas condições nos dois primeiros minutos após o retorno da recrutadora (p=0,01).



**Figura 5**: Número de saídas (+/- desvio padrão) agrupadas em intervalos de 1min. Os dois pontos iniciais representam momento anterior ao retorno da formiga. Em preto, condição com folha presa; em cinza, condição com a folha solta. Tempo igual a zero representa o momento em que a recrutadora chega ao ninho.

# Discussão

Observamos que o comportamento de uma mesma formiga em potencial, a primeira que encontra alimento pode ser diferente em vários aspectos, podendo ser caracterizado como recrutadora ou transportadora dependendo se ela encontra folhas já cortadas ou não. Os comportamentos derivados do fato da folha estar inteira são: retornar sem alimento,

depositar mais feromônio e interagir mais vezes com as companheiras no ninho; isso comparado com a condição em que a folha já estivesse picada.

As formigas do gênero Atta são conhecidas pela grande sofisticação na atividade de forrageio, principalmente devido à divisão de tarefas (WILSON, 1980). As formigas tendem a se ocupar de funções específicas durante o forrageio. O corte, transporte e a marcação da trilha, são predominantemente realizados por grupos com tamanhos distintos, sugerindo, inclusive, a existência de castas especializadas (EVISON; HART; JACKSON, 2008; FOWLER; ROBINSON, 1979; WILSON, 1980). No entanto, ao menos no contexto do presente experimento, as formigas que estão explorando o ambiente podem responder de maneiras diferentes em função da forma como o alimento está disponibilizado: solto ou preso.

Ao carregar a folha solta, ela se comporta como uma carregadora, e quando ela retorna sem a folha ela estaria agindo como uma recrutadora. Essa distinção entre esses dois papéis faz bastante sentido para a Atta, uma vez que esse é um gênero bem estudado e essas funções estão bem estabelecidas dentro da perspectiva da divisão ou partição do trabalho (EVISON; HART; JACKSON, 2008; FOWLER; ROBINSON, 1979). Essa distinção, entretanto, não é igualmente feita para qualquer grupo de formiga, como no caso de Pheidole e Myrmica (CAMMAERTS; CAMMAERTS, 1980; DETRAIN; DENEUBOURG, 1997). Para esses dois gêneros, se uma formiga encontra alimento, essa formiga informa suas companheiras e, portanto, ela é uma recrutadora.

Para explicar os fenômenos observados em Pheidole e Myrmica, interpretou-se que se trata de respostas de recrutamento adaptadas ao tipo de alimento explorado por elas, que costuma estar dispersos pelo ambiente (CAMMAERTS; CAMMAERTS, 1980; DETRAIN; DENEUBOURG, 1997). Assim, a chegada do alimento implica no esgotamento da fonte de alimento, enquanto o retorno sem carga implicaria na presença de alimento e a necessidade de auxílio para o transporte (CAMMAERTS; CAMMAERTS, 1980). Porém, no caso específico das saúvas, as folhas frescas exploradas por essas formigas não se esgotam tão facilmente (FOWLER; ROBINSON, 1979), desse modo, haveria poucas situações em que a limitação do recrutamento pudesse ser vantajosa.

A semelhança comportamental entre Atta e essas outras espécies, observada no presente trabalho, vai além da resposta inicial de carregar ou não alimento de acordo com a

mobilidade do alimento. Os dados mostram que a formiga que carrega a folha deposita menos feromônio que a formiga que retorna sem carga (figura 2) e realiza menos interações quando chega ao ninho (figura 4). Não é de surpreender, portanto, que o recrutamento é menos intenso nesse caso quando comparado com a condição na qual a formiga retorna sem folha (figura 5). Dessa forma, é razoável especular que esse padrão comportamental é essencialmente o mesmo em todas essas espécies.

Não há dúvidas de que, quando retornam sem alimento, estão atuando como recrutadoras. Porém, quando retornam carregando alimento, mesmo sendo a primeira formiga a encontrar alimento, essa distinção não é tão óbvia. Evidentemente, em ambos os casos, carregada ou descarregada, elas têm propriedades de recrutamento, no entanto, isso não significa, necessariamente, que seja um ajuste às necessidades para a coleta do alimento, produto de uma adaptação às características ecológicas particulares dessas espécies. Focar apenas no início do forrageio para interpretação desse comportamento limita a capacidade explicativa em função apenas das características do alimento. Nas Attas, a observação de múltiplas tarefas no forrageio foi realizada mais tardiamente, quando a atividade de coleta está estável. Isso permitiu, por exemplo, constatar que o transporte e o recrutamento ocorrem simultaneamente, por indivíduos diferentes. comportamento da formiga que carrega alimento e outra que não carrega pode ter outra explicação, que contemple todas as espécies.

Considerando que esses comportamentos não se restringem ao início do forrageio é natural interpretá-los como comportamentos distintos, ao invés de variações de intensidade do comportamento de recrutamento. O transporte geralmente ocorre em uma fase tardia do processo de forrageio, depois de ter ocorrido o recrutamento e o corte de folhas. Nesse momento, a trilha já apresenta grande fluxo de formigas e certamente está muito marcada. Assim, não haveria necessidade de marcação adicional da trilha a não ser com função de manutenção da mesma, dado à propriedade volátil do feromônio (JEANSON; RATNIEKS; DENEUBOURG, 2003; WILSON, 1962).

A exclusividade do papel de recrutadora, para as formigas que retornam sem alimento, pode ter uma função importante na regulação do processo de forrageio. A recrutadora deve transmitir informações importantes para o ninho como a presença de

alimento e ausência de ameaças. A entrega do alimento, por si só, não contém essas informações e a resposta imediata de carregar o alimento disponível restringe as informações que ela pode obter do ambiente.

Na descrição dos mecanismos de regulação da atividade coletiva na *Solenopsis saevissima*, o processo de recrutamento podia ser cessado muito antes do esgotamento do alimento. O apinhamento de formigas no alimento impedia que todas elas tivessem acesso ao mesmo, isso fazia com que as formigas impedidas de ter acesso ao alimento retornassem ao ninho sem marcar a trilha, ou seja, sem recrutar novas operárias (WILSON, 1962). Isso mostra como a separação da função de recrutamento e transporte pode ser importante.

O conjunto das observações realizadas no presente trabalho permite também outro olhar sobre os mecanismos de regulação do recrutamento. Tradicionalmente, a modulação é atribuída à quantidade de feromônio depositado na trilha (CZACZKES et al., 2015; JAFFE; HOWSE, 1979; WILSON, 1962). Porém, apesar da trilha ser um importante componente para o recrutamento, por permitir que as formigas cheguem ao alimento, isso não é necessariamente o que ocorre no ninho, onde as formigas são efetivamente mobilizadas para a atividade de forrageio.

Um problema hipotético que o mecanismo de regulação baseado na concentração de feromônio poderia ter é o acúmulo de feromônio no ninho. O ambiente apertado e provavelmente pouco ventilado não dissiparia o feromônio tão facilmente, podendo acarretar a mobilização excessiva de formiga. Além disso, ao perdurar por muito tempo ela deixaria de ter função informativa.

A observação de que as formigas dão meia-volta logo na entrada do ninho, onde encontram as suas companheiras de ninho, mostra que a trilha de feromônio não avança ninho adentro. À medida que as formigas mais externas vão sendo recrutadas, as recrutadoras seguintes avançarão um pouco mais para dentro do ninho, assim, no ponto crítico, onde as formigas são mobilizadas, a quantidade de feromônio não irá se acumular, diferente do que ocorreria na trilha.

Uma evidência adicional para isso é o padrão de distribuição temporal das saídas, em resposta a uma recrutadora (figura 5). Ao invés de haver saídas contínuas ao longo do tempo elas estão concentradas nos dois minutos seguintes ao retorno da recrutadora. Caso o recrutamento fosse mediado apenas pelo feromônio depositado na trilha poderíamos esperar que a saída de formigas fosse contínua ao longo do tempo, de acordo com o tempo estimado de evaporação do feromônio, que pode perdurar por dezenas de minutos.

Assim, o número de formigas recrutadas é dependente da aproximação das recrutadoras. Como o número de interações é limitado, antes de sair novamente, o número de formigas recrutadas por cada recrutadora será sempre restrito, a modulação do recrutamento não tem relação com o acúmulo de feromônio na trilha, mas sim com o número de recrutadoras que retornam ao ninho.

# Conclusão

No presente trabalho mostramos que as *Atta sexdens rubropilosa* apresentam padrões de comportamento individual e coletivos distintos quando o alimento disponibilizado pode ser diretamente transportado ou não, relacionados à marcação de trilha e quantidade de interações no ninho, tendo como resultado o número de formigas recrutadas. Dado as características ecológicas particulares dessa espécie, i.e. a exploração de fontes alimentares abundantes e concentradas, as teorias dominantes não são capazes de explicar adequadamente o padrão observado. Propomos então novos modelos explicativos: primeiro, que a variação da marcação, no caso da formiga que transporta alimento, são dois comportamentos distintos: recrutamento e transporte; segundo, que a modulação do recrutamento não ocorre como resposta à concentração de feromônio, mas como resposta ao comportamento das formigas que retornam ao ninho com e sem alimento.

# Referências bibliográficas

(Hymenoptera: Formicidae) and Its Role in the Collective Selection of a Food Source. **Journal** of Insect Behavior, v. 6, n. 6, 1993.

BOLLAZZI, M. et al. Information Needs at the Beginning of Foraging: Grass-Cutting Ants Trade

Off Load Size for a Faster Return to the Nest. **PLoS ONE**, v. 6, n. 3, p. e17667, 9 mar. 2011.

BOUCHEBTI, S. et al. Contact rate modulates foraging efficiency in leaf cutting ants. **Scientific reports**, v. 5, p. 18650, 21 dez. 2015.

BURD, M. et al. Traffic Dynamics of the Leaf-Cutting Ant, Atta cephalotes. **the american naturalist march**, v. 159, n. 3, 2002.

BURD, M.; ARANWELA, N. Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leafcutting ant traffic. **Insectes Sociaux**, 2003.

CAMMAERTS, M.-C.; CAMMAERTS, R. Food recruitment strategies of the ants Myrmica sabuleti and Myrmica ruginodis. **Behavioural Processes**, v. 5, n. 3, p. 251–270, 1980.

CZACZKES, T. J.; GRÜTER, C.; RATNIEKS, F. L. W. Negative feedback in ants: crowding results in less trail pheromone deposition. **Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society**, v. 10, n. 81, p. 20121009, 30 jan. 2013.

CZACZKES, T. J. T. J. et al. Trail Pheromones, An integrative view of their role in social insect colony organization. **Annual Review of Entomology**, v. 60, n. 1, p. 581–599, 7 jan. 2015.

DETRAIN, C.; DENEUBOURG, J.-L. Scavenging by Pheidole pallidula: a key for understanding decision-making systems in ants. **Animal Behaviour**, v. 53, p. 537–547, 1997.

of Experimental Biology, v. 212, n. Pt 15, p. 2337–2348, 2009.

EVISON, S. E. F.; HART, A. G.; JACKSON, D. E. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. **Animal Behaviour**, v. 75, n. 3, p. 963–969, 2008.

FOWLER, H. G.; ROBINSON, S. W. Foraging by Atta sexdens (Fonnicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. **Ecological Entomology**, v. 4, p. 239–247, 1979.

FRANKLIN, E. L. The journey of tandem running: the twists, turns and what we have learned. **Insectes Sociaux**, v. 61, n. 1, p. 1–8, 21 fev. 2014.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. The Ants. [s.l: s.n.]. v. N1

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The leafcutter ants: civilization by instinct**. [s.l.] Norton, 2011.

JACKSON, D. E.; CHÂLINE, N. Modulation of pheromone trail strength with food quality in Pharaoh's ant, Monomorium pharaonis. **Animal Behaviour**, v. 74, n. 3, p. 463–470, 2007.

JAFFE, K. et al. Two different decision-making systems in recruitment to food in ant societies. **Behaviour**, 1985.

JAFFE, K.; HOWSE, P. E. E. The mass recruitment system of the leaf cutting ant, Atta cephalotes (L.). **Animal Behaviour**, v. 27, n. PART 3, p. 930–939, 1979.

JEANSON, R.; RATNIEKS, F. L. W.; DENEUBOURG, J.-L. Pheromone trail decay rates on different substrates in the Pharaoh's ant, Monomorium pharaonis. **Physiological Entomology**, v. 28, n. 3, p. 192–198, set. 2003.

MAILLEUX, A.; DENEUBOURG, J.; DETRAIN, C. How do ants assess food volume? **Animal behaviour**, v. 59, n. 5, p. 1061–1069, 2000.

MORGAN, D. E. Trail pheromones of antsPhysiological Entomology, 2009.

ROCES, F. Both evaluation of resource quality and speed of recruited leaf-cutting ants (Acromyrmex lundi) depend on their motivational state. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 33, n. 3, p. 183–189, set. 1993.

WILSON, E. O. Chemical communication among workers of the fire ant Solenopsis saevissima (Fr. Smith) 1. The Organization of Mass-Foraging. **Animal Behaviour**, v. 10, n. 1, p. 134–147, jan. 1962.

WILSON, E. O. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 7, n. 2, p. 143–156, jul. 1980.

# Capítulo 3 - Trilhas bifurcadas como estratégia natural de forrageio das saúvas

#### Resumo

A formação de trilhas bifurcadas é um fenômeno relativamente comum no processo de forrageio das saúvas, entretanto, poucos estudos foram destinados a isso. Os principais modelos destinados a explicar a organização da atividade coletiva das formigas não são capazes de explicar esse fenômeno. Ao contrário, muitas vezes esses modelos predizem que tal fenômeno não deveria ocorrer. Frente a essa contradição entre a observação em campo e as teorias envolvendo formação de trilhas, o presente trabalho pretende investigar alguns aspectos da formação das trilhas bifurcadas. Utilizamos 5 colônias de Atta sexdens rubropilosa e as colocamos em arranjo ligando o ninho a duas bandejas de alimentação. A conexão entre esses componentes foi feita por meio de uma ponte com bifurcação. Inicialmente era colocado alimento em uma das bandejas, até que se formava uma trilha de forrageio e, posteriormente, era colocado alimento na segunda bandeja. Avaliamos o fluxo de formigas em cada um dos ramos da bifurcação, o comportamento da recrutadora em relação à realização de U-turn na trilha ou no ninho, o número de interações que as recrutadoras realizavam em cada e a fidelidade dessas recrutadoras em relação à bandeja de origem. Os resultados mostraram que essas formigas formam uma trilha derivada de uma preexistente, contrastando com os modelos existentes. Adicionalmente, constatamos que o comportamento de U-turn antes de chegar ao ninho é mais frequente quando elas retornam da trilha alternativa, fenômeno que pode ser essencial à formação da trilha bifurcada.

# Introdução

Um dos aspectos mais notáveis do comportamento das formigas é a formação das trilhas de forrageio. De modo geral, nas espécies que apresentam essas características, a trilha é iniciada por uma formiga que explora o ambiente solitariamente e, uma vez encontrado o alimento, retorna ao ninho depositando feromônio ao longo do percurso. As formigas recrutadas que chegam ao alimento repetem esse mesmo processo, aumentando exponencialmente a mobilização da colônia (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

A maioria dos padrões de atividade coletiva das formigas é promovida por meio de processos auto-organizados. Ao invés de um processo centralmente controlado, as interações entre indivíduos que seguem regras simples faz emergir padrões coletivos complexos, como as trilhas de forrageio (BONABEAU et al., 1997). As trilhas de forrageio podem ser bifurcadas (ELIZALDE; FARJI-BRENER, 2012; FARJI-BRENER et al., 2012; FLANAGAN et al., 2013), mas geralmente os modelos descritos limitam-se a explicar a formação de trilhas simples.

A mais básica dessas regras seria a escolha da direção na qual a quantidade de feromônio é maior. Nesse caso, em uma trilha bifurcada com braços de diferentes comprimentos as formigas são capazes de, coletivamente, escolher o percurso mais curto até o alimento, sem que as formigas, individualmente, tenham testado as duas opções. Isso ocorreria por que a trilha mais curta pode ser percorrida em menor tempo e, portanto, mais vezes, aumentando assimetricamente a quantidade de feromônio nesse lado. As formigas que atingem a bifurcação escolhem o lado mais marcado e finalmente toda a colônia utiliza a trilha mais curta (GOSS et al., 1989). Mesmo que as duas trilhas apresentem o mesmo comprimento, ao invés da colônia utilizar simultaneamente as duas trilhas, apenas uma delas será utilizada. A quebra de simetria, diferentemente do que ocorre com trilhas de comprimentos diferentes, ocorre devido às diferenças da intensidade de marcação já no início da formação da trilha, como resultado de processos aleatórios e pela presença de um feromônio parcialmente volátil. A trilha que estiver, por acaso, mais marcada atrairá mais formigas que passarão a marcar ainda mais, resultando no uso exclusivo de apenas uma das trilhas (DENEUBOURG et al., 1990).

Complementarmente, as formigas podem modular a intensidade de marcação da trilha, por exemplo, em função da qualidade do alimento. As formigas que retornam do alimento de melhor qualidade podem depositar mais feromônio (BECKERS; DENEUBOURG; GOSS, 1993; JACKSON; CHÂLINE, 2007; REID; LATTY; BEEKMAN, 2012; ROCES, 1993). Como as formigas tendem a seguir a trilha mais forte, a marcação é intensificada, resultando em uma coluna única de formigas seguindo para o alimento de melhor qualidade. É importante ressaltar que, assim como ocorre na marcação de trilhas de comprimentos diferentes, esse processo ocorre mesmo que as formigas individualmente não tenham testado cada uma das opções (BECKERS; DENEUBOURG; GOSS, 1993; CZACZKES; GRÜTER; RATNIEKS, 2015). A consequência extrema de tal comportamento é as formigas ficarem "presas" a uma fonte de baixa qualidade mesmo que tenham a opção de alimento de qualidade maior, como observado em Lasius niger. Se a fonte de qualidade inferior for encontrada primeiro e a colônia estabelecer uma trilha de forrageio, outras fontes de alimento posteriormente encontradas, mesmo que de qualidade superior, não serão exploradas uma vez que a marcação da formiga que encontrou uma nova fonte não é suficiente para superar a marcação da trilha já em uso (BECKERS; DENEUBOURG; GOSS, 1993).

Além disso, outras características comportamentais apresentadas pelas formigas parecem ser contrárias ao uso de trilhas bifurcadas: a tendência de seguir pelo mesmo percurso ou para o mesmo local anteriormente visitado e recompensado (ELIZALDE; FARJI-BRENER, 2012; GRÜTER; CZACZKES; RATNIEKS, 2011); a tendência de escolher o percurso menos divergente do trajeto percorrido (FORSTER et al., 2014); e a tendência de escolher a trilha com a presença de outras formigas (CZACZKES et al., 2015). Considerando todos esses aspectos é natural questionar como o uso simultâneo de dois caminhos poderia ser possível.

No entanto, a observação em campo de sistemas de trilhas em diversas espécies diferentes parece apontar na direção da existência de sistemas naturais de uso de trilhas bifurcadas, com arranjos de exploração e forrageio concomitantes. Tal observação coloca a questão sobre como tais dinâmicas poderiam emergir. De fato, o efeito descrito por Beckers e col. (1993) não foi observado em outras espécies. *Myrmica sabuleti* e *Pheidole megacephala* são capazes de rápidas trocas de trilhas de forrageio, quando uma fonte alimentar de maior qualidade é encontrado (DE BISEAU; DENEUBOURG; PASTEELS, 1991; DUSSUTOUR et al., 2009a). Essa diferença é atribuída a algumas diferenças no

comportamento de recrutamento, no qual as formigas podem empregar o recrutamento em grupo. A capacidade de explorar simultaneamente duas fontes de alimento parece variar de acordo com a espécie. No caso da *Lasius niger*, aparentemente, isso ocorre apenas em condições excepcionais como na tratada por Beckers e col. (1993). Experimentalmente isso foi observado quando a passagem era tão estreita que causava apinhamento, induzindo assim a formação de duas colunas de formigas (DUSSUTOUR et al., 2004).

Frente às evidências de que haja formação de trilhas bifurcadas, ao mesmo tempo em que parece haver mecanismos que restringiriam sua existência, foi hipotetizado que a formação de trilhas bifurcadas seria causada pela tendência natural das formigas errarem o caminho, possibilitando assim que as formigas encontrem outra fonte de alimento (DUSSUTOUR et al., 2009b). Essa hipótese está de acordo com a ideia de que a coluna sem ramificações é a condição mais estável e, portanto, assume-se que os erros de percurso e formação de uma trilha bifurcada seja uma etapa intermediária que resulta na troca de sítios de alimentação (DUSSUTOUR et al., 2009b).

Nesse sentido, a acuidade com que as formigas seguem uma trilha química pode dar pistas. *Atta sexdens*, submetidas a uma possibilidade de escolha entre uma trilha mais e outra menos marcada escolhem a trilha mais intensamente marcada em proporções que variavam de 70% a 90% dependendo da combinação de concentrações testadas (MORGAN et al., 2006). Em *Lasius niger*, a escolha entre uma trilha marcada e outra não marcada variou de 62% a 70% das formigas quando testadas com trilhas marcadas pela passagem de uma ou 20 formigas respectivamente (GRÜTER; CZACZKES; RATNIEKS, 2011) e em *Monomorium pharaonis* apenas 80% das formigas preferiam seguir a marcação após a passagem de 1200 formigas (JEANSON; RATNIEKS; DENEUBOURG, 2003).

A proposição de que os erros sejam o possível mecanismo de formação de trilhas bifurcadas parece pouco para explicar os fenômenos observados, ainda mais que ela seria aplicada apenas na explicação das transições em duas áreas de exploração (DUSSUTOUR et al., 2009b). Outros fatores, no entanto, podem estar envolvidos na escolha das formigas por trilhas não marcadas.

Por exemplo, os encontros entre formigas na trilha parecem ter importância na eficiência do transporte de alimento. Foi observado que mesmo sem que houvesse variação

do fluxo total de formigas, o número de encontros de cabeça estava diretamente relacionado com a maior eficiência de forrageio na trilha (BOUCHEBTI et al., 2015). Em trabalho prévio realizado em nosso laboratório (CARMO, 2014) foi observado que, na presença de duas trilhas possíveis, uma com folhas e outra que levava a um espaço vazio, o transporte do primeiro fragmento de folha levou a uma variação enorme do número de encontros de cabeça e de fluxo, o que parece estar em acordo com as alterações de fluxo esperadas para variação da eficiência na trilha que levava às folhas.

Tem se mostrado também que a memória individual tem papel bastante importante para a tomada de decisão nas formigas. O conhecimento de um local com alimento faz as formigas persistirem a visitar o mesmo local mesmo que haja conflito com outro local marcado por feromônio (CZACZKES; GRÜTER; RATNIEKS, 2015; GRÜTER; CZACZKES; RATNIEKS, 2011). As formigas mostraram-se capazes de formar trilhas funcionais de forrageio mesmo que não possam empregar o feromônio apropriadamente. As formigas deveriam explorar uma fonte de recursos utilizando uma trilha para ida até o alimento e outra para a volta ao ninho, dessa forma não seria possível o estabelecimento de uma trilha química que as formigas pudessem utilizar para seguir ao alimento. Nesse arranjo, as formigas eram altamente dependentes da orientação visual para forragear de forma eficiente, uma vez que isso ocorria apenas quando o ambiente estava iluminado (RIBEIRO et al., 2009).

Nada disso, porém, explica a formação e uso de trilhas bifurcadas. Se por um lado essas novas descobertas tiram do feromônio o papel central na organização do trabalho coletivo na atividade de forrageio, isso ainda não seria o suficiente para entendermos como é possível o uso simultâneo de dois braços de uma trilha bifurcada. Assim, fica evidente que há uma significativa lacuna no conhecimento sobre o comportamento de forrageio das formigas. Nesse contexto, a investigação dos processos de formação e manutenção das trilhas bifurcada mostra-se importante tanto para a compreensão desse fenômeno em si, ainda pouco estudado, como também para a compreensão dos processos de recrutamento como um todo, dado que a formação e utilização concomitante de duas trilhas formadas por uma bifurcação é, em princípio, contrário aos principais modelos explicativos sobre o comportamento coletivo baseado em comunicação química.

# Materiais e métodos

#### Colônias

Foram utilizadas cinco colônias de *Atta sexdens rubropilosa* mantidas em ninhos artificiais. Os ninhos, recipientes plásticos de 5 litros, eram acondicionados em bandejas plásticas (40 x 60 x 10 cm) com bordas cobertas por uma película de talco para evitar fugas. Elas foram alimentadas principalmente com folhas frescas de acalifa (*Acalypha wilkesiana*).

#### Arranjo experimental

O arranjo experimental (figura 1) consiste de uma ponte de 3 m (trilha 1) ligando diretamente a bandeja do ninho com a bandeja de forrageio principal. A 1,5 metros (trilha 2) da bandeja do ninho há uma plataforma de 20 x 30 cm. Dessa plataforma está ligada uma ponte de 1,5 m até a bandeja de forrageio secundário.

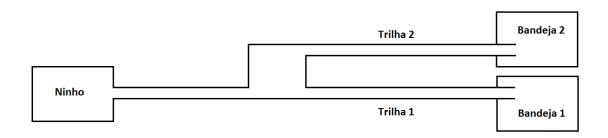


Figura 1: Desenho esquemático representado a disposição dos elementos do aparato experimental.

Esse arranjo assimétrico, diferentemente das trilhas tradicionais em formato de "T" ou "Y", tem o propósito de facilitar o percurso entre o ninho e a área de forrageio principal, assim, se a formiga seguir para a bandeja secundária poderá ser interpretada como um comportamento ativo reduzindo a probabilidade da escolha pela bandeja secundária ser causada por erros na escolha do trajeto. Tal desvio deverá seguir uma alteração de rota de cerca de 30 graus.

# **Procedimento experimental**

As formigas tinham acesso livre a todo o arranjo experimental mesmo antes do início do experimento. Isso significa que esse espaço era familiar a elas tanto do ponto de vista da experiência constituída por visitas prévias como por prováveis marcações químicas resultantes do comportamento exploratório e também pelo comportamento de recrutamento. A colônia era mantida por pelo menos 20hs sem alimento antes de cada teste.

O experimento era iniciado com o oferecimento de folhas frescas de *Acalypha wilkesiana* na bandeja 1. Posteriormente, após 40 min, folhas frescas eram oferecidas na bandeja 2. Nesse momento, ambas as bandejas de alimentação continham folhas e permaneceriam dessa forma até o término do teste.

Fluxo de formigas: A fim de averiguar a possível exploração simultânea nas duas bandejas registramos o fluxo de formigas na trilha 1 e trilha 2 em três momentos por 5 min cada. A primeira contagem foi feita após 40 min do início do experimento, ou seja, quando havia alimento apenas na bandeja 1. Outras duas contagens foram realizadas com intervalo de 1hr após a introdução de alimento na bandeja 2. A variação no fluxo de formigas na trilha 2 foi comparada com o teste ANOVA.

Comportamento das recrutadoras: O critério de definição de recrutadora foi a expressão de comportamento de marcar a trilha, ou seja, andar com gáster tocando no substrato. Geralmente esse comportamento é facilmente identificado. Em um intervalo de 20 minutos, acompanhamos o destino das recrutadoras oriundas da bandeja 1 e bandeja 2: se iam até o ninho ou se realizavam meia-volta ainda na trilha (U-turn) e retornavam em direção às bandejas de alimento. O U-turn é um comportamento fácil de ser observado e consistente, ou seja, uma vez que a formiga realiza o U-turn ela segue nesse novo sentido até o final da trilha. A proporção de cada reposta dos dois grupos foi comparado com o teste Qui-quadrado.

Ao mesmo tempo, foi contabilizado o número de interações dessas formigas com outras que elas encontravam na trilha. Esses encontros consistem de breves contatos físicos entre as formigas que seguem em direções opostas. O número de interações foram organizados de acordo com a origem (bandeja 1 ou bandeja 2) e com o destino (ninho ou Uturn). Esses dados foram submetidos ao teste ANOVA. Adicionalmente, para as formigas que retornavam da bandeja 2, no caso de realizar U-turn, anotávamos o sentido escolhido (trilha 1 ou 2). A observação do comportamento das formigas de cada grupo foi realizada a partir da introdução do alimento.

# Resultados

O fluxo de formigas em cada trilha pode ser observado na figura 2. Pode-se notar que a presença de alimento apenas na bandeja 1 promoveu o direcionamento exclusivamente para a trilha 1(por 40 minutos). Nas duas horas seguintes ao oferecimento simultâneo de alimento nas duas bandejas pode-se observar o aumento gradual do fluxo de formigas na trilha 2. O uso de cada rota passa de 98/2% para 60/40% após duas horas.

O acréscimo no fluxo da trilha 2 (F 2, 57= 10,74303, p= 0,00011) não está associado ao aumento geral na atividade de forrageio da colônia, mas aparentemente há divisão no contingente de operárias nas duas trilhas, podendo indicar que a mobilização da colônia é total logo no início da atividade de forrageio, aos 40 min após a introdução de alimento.

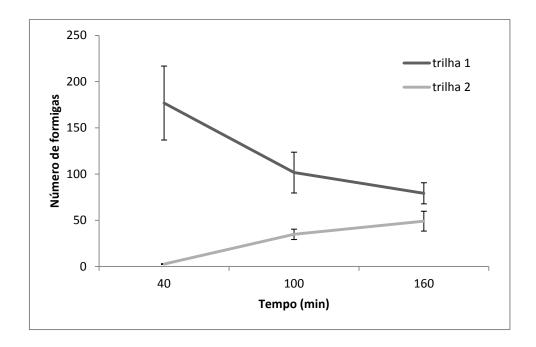


Figura 2: Número médios de formigas seguindo em direção à bandeja de forrageio (trilha 1 e 2).

# **U-turn**

De modo geral, a realização de U-turn pelas recrutadoras ocorre com bastante frequência (figura 3). Porém, no caso das formigas que retornam da bandeja 2 e encontram a trilha principal, onde encontram outras formigas a taxa de U-turn é significativamente maior (X² = 22.918, df = 1, p = 1.69e-06). A proporção observada nesse grupo é o dobro em relação às formigas que retornam da bandeja 1, no qual não há nenhum entroncamento. As formigas que retornam da bandeja 2 e realizam U-turn podem seguir pela trilha 1 ou trilha 2. Das formigas observadas (n=88) 37% seguem pela trilha 1 enquanto as demais formigas (63%) seguem pela trilha 2 ou seja pelo mesmo caminho que elas vieram.

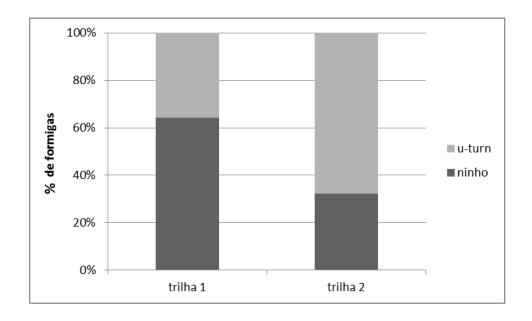


Figura 3: Porcentagens de U-turn na trilha ou viagens até o ninho nas condições de trilha simples (trilha 1) e trilha bifurcada (trilha 2).

#### Número de encontros

Na figura 4 estão representados o número de encontros das formigas que realizam Uturn e das formigas que vão até o ninho oriundas da bandeja 1 e bandeja 2. As formigas que realizam Uturn apresentam menor número de encontros (F 1, 9288 =193.510, p=2e-16) e as formigas que retornam da bandeja 2 apresentam menor número de encontros em relação às formigas que retornam da bandeja 1 (F 1, 2834=59.046, p=3.79e-13). Há também efeito de interação entre essas duas variáveis (F 1,322= 6.716, p= 0.0101).

O teste Tukey *pos hoc* mostrou diferença significativa entre todas as combinações (p<0,001) exceto para o número de encontros das formigas oriundas da bandeja 1 que realizaram U-turn e das formigas oriundas da bandeja 2 que vão até o ninho (p=0,14).

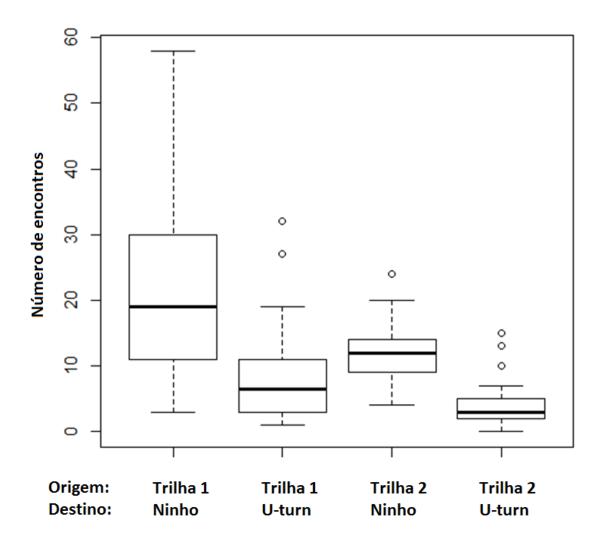


Figura 4: Número de encontros agrupados pela origem da formiga: bandeja 1 e bandeja 2 ; e pelo comportamento de U-turn ou ida até o ninho.

# Discussão

Os resultados observados no presente trabalho são claros em mostrar que a formação de trilhas bifurcadas é um fenômeno comum na *Atta sexdens rubropilosa*. Além disso, foi mostrado que a recrutadora realiza menos U-turn quando retorna em uma trilha simples até o ninho do que quando retorna de uma trilha que encontra uma intersecção antes de chegar ao ninho. Finalmente, é evidente o papel da experiência individual na formação da trilha bifurcada, dado a preferência das formigas que retornam da trilha 2 por seguir novamente pelo mesmo percurso. Essas diferenças podem indicar respostas comportamentais específicas para formação de trilhas bifurcadas.

Os resultados apresentados na figura 2 mostram que as saúvas formam colunas de forrageio bifurcadas a partir de uma trilha simples já bem estabelecida. O arranjo experimental adotado no presente trabalho foi planejado de modo que a escolha em seguir uma trilha alternativa pelas formigas fosse um comportamento ativo, evitando a possibilidade de que os dados fossem interpretados como produto do acaso, da limitação das formigas de realizar a escolha "certa".

Primeiramente, temos a diferença na intensidade de marcação das trilhas decorrente da defasagem de 40 min na disponibilização de alimentos entre as duas bandejas que, apesar da marcação não ter sido medido diretamente, pode ser inferido pela passagem das formigas. Dessa forma, o uso intenso da trilha 1 nos 40 min iniciais (figura 2) promove uma grande diferença na intensidade de marcação entre as duas trilhas. Assim, as formigas tenderiam por seguir exclusivamente pela trilha 1, mais marcada. Condição que é reconhecidamente importante no processo de tomada de decisão das formigas (CZACZKES; GRÜTER; RATNIEKS, 2015).

Outra consequência dessa defasagem de 40 min é a experiência individual gerada pela exploração da bandeja 1 durante esse intervalo de tempo. A experiência é um fator que pode, inclusive, ser mais importante que a trilha química, levando as formigas a escolherem uma trilha menos marcada (CZACZKES et al., 2016; GRÜTER; CZACZKES; RATNIEKS, 2011), ou seja, um indivíduo que tenha tido experiência bem sucedida em determinado local persiste na mesma escolha. Uma vez que é bastante evidente a intensa atividade nas trilhas nos 40min iniciais do experimento (figura 2), é provável que praticamente todas as formigas engajadas no forrageio tenham essa experiência. Assim sendo, esperar-se-ia que as formigas persistissem na preferência por seguir para a bandeja 1. Finalmente, outro padrão comportamental que favorece a formação e manutenção de uma trilha única é a de seguir pelo percurso menos divergente possível (FORSTER et al., 2014; GARNIER et al., 2009). No caso do arranjo empregado no presente experimento o trajeto entre o ninho e a bandeja 1 segue em linha reta enquanto que para seguir para a bandeja 2 a formiga deve realizar um desvio de cerca de 30 graus. A consequência desses atributos pode ser notada na latência de formação da trilha paralela. O aumento do fluxo de formigas na trilha 2 é muito mais lento do que o observado na trilha 1 (figura 2).

Além disso, é evidente a importância da memória individual na formação da coluna alternativa manifestada pela fidelidade das recrutadoras pela trilha previamente visitada. Após realizarem U-turn, 60% das formigas que retornavam da bandeja 2 seguiram novamente para o local de origem. Em termos absolutos isso pode parecer pouco, mas se comparado com os 2% de formigas que seguem por essa direção espontaneamente essa proporção ganha outro significado. Ainda mais que esses indivíduos devem relevar a acentuada diferença na marcação química entre as duas trilhas, além de serem capazes de identificar apropriadamente o local de derivação da trilha principal para secundária.

Essa fidelidade aumenta o potencial de recrutamento de cada individuo e provavelmente tem grande importância na formação de uma coluna paralela, uma vez que cada indivíduo marca a mesma passagem mais de uma vez. Caso não houvesse essa preferência pelo local previamente visitado o tempo necessário para formação da segunda coluna poderia ser ainda maior ou talvez nem fosse possível sua formação.

Quanto às formigas que são recrutadas para a nova fonte de alimento, não foi realizado nenhum experimento específico para se averiguar o que as levam a seguir pela trilha 2 mas, durante a observação das recrutadoras, nada indicava que houvesse algum mecanismo especial de recrutamento como, por exemplo, seguir de perto a recrutadora como no recrutamento em grupo (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Esse processo poderia ser consequência de erros de orientação das formigas que seguem em direção ao alimento, pois se acredita que essa limitação seja importante para a plasticidade comportamental das colônias de formigas, melhorando assim a capacidade de explorar o ambiente (DENEUBOURG; PASTEELS; VERHAEGHE, 1983; DUSSUTOUR et al., 2009b). No entanto, essa explicação não parece suficiente para explicar os dados observados.

De alguma forma as formigas optam por se desviar de um percurso já conhecido, linear e com marcação de feromônio bastante forte para um local novo. Isso contraria muitas das predições dos modelos explicativos do recrutamento em massa (WILSON, 1962), modelos aos quais as saúvas estariam submetidas.

# Comportamento de U-turn

A função de uma recrutadora, independente do contexto, deve ser a mesma: uma vez que tenha encontrado alimento ela deve retornar ao ninho e recrutar outras operárias para o local. É interessante observar, no entanto, que elas apresentem padrões comportamentais diferentes quando seguem por uma trilha simples até o ninho ou quando se deparam com uma trilha mais ativa no meio do percurso.

A realização de U-turn na trilha, ou seja, antes que a formiga tenha chegado ao ninho, não parece, em princípio, útil para o recrutamento. Como discutido no capítulo 2, as formigas dentro do ninho não serão mobilizadas se as recrutadoras não forem até elas. Dessa forma, haveria uma quebra na linha de comunicação entre a informação das recrutadoras e as receptadoras dessa informação. Nota-se, porém, que esse comportamento é bastante comum no processo de forrageio (figura 3).

O trabalho de Flanagan et al. (2013) mostrou que as formigas que atuam na formação de uma trilha anexa realizam U-turn na trilha principal, que no caso conectava dois ninhos de um arranjo polidômico. Os nossos dados mostram padrões similares, acrescido do fato de que nessa circunstância a taxa de U-turn é maior do que na formação de uma trilha simples (figura 3). De qualquer forma, essa observação corrobora com a hipótese de que esse comportamento está relacionado com a formação de trilhas derivadas de uma preexistente.

Esse comportamento teria como vantagem a mobilização mais rápida das forrageiras para uma nova fonte de alimento, além de ser potencialmente mais econômico para a colônia uma vez que as recrutadoras podem evitar as longas viagens até o ninho (FLANAGAN et al., 2013). Podemos acrescentar que quanto mais a recrutadora se afastar do ponto de intersecção mais dificuldade ela terá para encontrar o local de saída para a nova trilha, ainda mais se considerarmos que essa distância pode ser de dezenas de metros. Assim, o U-turn pode ser considerado um comportamento imprescindível à formação das trilhas bifurcadas.

Porém, a ocorrência nada desprezível de U-turn na formação de trilha simples, apesar de ser menor, ocorre em 30% das viagens. Isso, em princípio, contraria a lógica da

eficiência uma vez que, a recrutadora não indo até o ninho, não recrutará novas forrageiras, limitando-se a reforçar a marcação de um trecho da trilha (ver capitulo 2). Assim, dependendo da situação, isso pode ser interpretado como um comportamento com função específica na organização da atividade de forrageio, ou uma resposta inadequada.

O número de encontros entre as recrutadoras e as formigas que estão saindo do ninho não sugere ter relação com o comportamento de U-turn (figura 4). Parece razoável supor que o aumento no número de encontros aumentasse as chances de ocorrência de U-turn, porém, essa relação não foi observada. A diferença observada entre as formigas que faz U-turn e as que seguem até o ninho se deve, provavelmente, à distância total percorrida e consequentemente ao número de formigas com as quais essas formigas cruzaram ao longo do percurso.

As diferenças no número de encontros observadas entre as formigas que retornam da bandeja 1 e 2 podem ser explicadas pelo fluxo de formigas em cada uma das trilha (figura 2). Apesar da distância até a bandeja 1 e 2 serem as mesmas, as duas trilhas apresentam padrões de fluxos diferentes. O fluxo de formigas aumenta rapidamente na trilha 1 no início do experimento, enquanto a posterior colocação de folhas na bandeja 2 não desencadeia uma resposta igualmente rápida. Assim, as formigas que retornavam da bandeja 1 realizava encontros ao longo de todo o percurso enquanto a formiga que retornava da bandeja 2 realizava encontros principalmente na trecho comum da trilha, onde encontrava formigas que estavam seguindo para a bandeja 1.

Apesar de, quantitativamente, os encontros não terem relação com o comportamento de U-turn, isso não significa que os encontros não tenham nenhum papel nesse comportamento. Como discutido no capítulo 2, as formigas não realizam U-turn antes de encontrar ao menos uma formiga no ninho. Como nesse trabalho foram avaliadas apenas a primeira recrutadora a voltar ao ninho, praticamente não havia encontros na trilha, apenas na entrada ou dentro do ninho.

Como discutido no capítulo 2, a realização de U-turn logo após o encontro com as primeiras companheiras é um mecanismo que permite o recrutamento ordenado da força de trabalho, restringindo a mobilização promovida por uma recrutadora a algumas operárias, em contraposição ao potencial de recrutar toda a colônia, caso a recrutadora

liberasse feromônio indiscriminadamente dentro do ninho. Assim, a presença de companheiras, juntamente com o estímulo do ninho seria imprescindível naquele contexto.

O ponto onde a recrutadora realiza U-turn deve ter alguma característica que permita a regulação do processo de recrutamento. Em princípio poderia ser algum estímulo associado ao ninho, porém, como observado no presente trabalho esse comportamento pode ocorrer em qualquer ponto entre o alimento e o ninho. Nesse sentido, a elevada frequência de U-turn das formigas que retornam da bandeja 2 sugere que o estímulo seja a variação na intensidade da marcação química e não algo intrínseco ao ninho.

Assim, uma regra simples como "realizar U-turn se encontrar algumas companheiras onde há aumento na marcação química", pode explicar os fenômenos apresentados no presente trabalho. Baseado nessa hipótese, as formigas que retornam da bandeja 2 realizam U-turn porque se deparam com o aumento repentino no estímulo químico ao chegar no entroncamento das trilhas. Mesmo na trilha 1, é esperado que haja variações na intensidade da marcação química, porém, como a variação na marcação ao longo da trilha 1 é menor, menos formigas perceberiam eventuais variações e portanto ocorreria menos U-turn, e nesse caso a percepção de variação na trilha seria um falso positivo.

Não é claro se esses padrões observados podem ser estendidos para todas as formigas que empregam o recrutamento em massa, pois as saúvas apresentam certas peculiaridades na atividade de forrageio que as diferenciam dos outros grupos de formigas. Mais especificamente a partição de tarefas, na qual uma tarefa que poderia ser executada por um único individuo é realizada por dois ou mais indivíduos. A mais óbvia dessa partição de tarefas é o corte e o transporte, ou seja, um grupo de forrageadoras sobe nas árvores e cortam as folhas enquanto outro grupo recolhe os pedaços de folhas caídas no chão (HUBBELL et al., 1980; YACKULIC; LEWIS, 2007). Nesse contexto, as forrageadoras devem necessariamente se dividir em dois grupos e, portanto, formar trilhas bifurcadas.

## Conclusão

Concluímos que a *Atta sexdens rubropilosa* forma trilhas bifurcadas para o forrageio. Esse fenômeno contradiz os modelos explicativos do comportamento coletivo das formigas, além disso, esse comportamento foi observado sob circunstâncias especialmente adversas, ou seja, a trilha paralela foi formada em detrimento da forte marcação da trilha concorrente, da experiência prévia das operárias e o desvio necessário para acessar a nova rota. Adicionalmente, observamos como a quantidade do comportamento de U-turn é diferente quando as formigas retornam de uma trilha simples (não bifurcada) de uma trilha paralela, o que nos leva a supor que seja um comportamento importante para a formação das trilhas bifurcadas.

# Referências bibliográficas

BECKERS, R.; DENEUBOURG, J. L.; GOSS, S. 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**, v. 6, n. 6, 1993.

BONABEAU, E. et al. Self-organization in social insects. **Trends in ecology & evolution**, v. 12, n. 5, p. 188–93, maio 1997.

BOUCHEBTI, S. et al. Contact rate modulates foraging efficiency in leaf cutting ants. **Scientific reports**, v. 5, p. 18650, 21 dez. 2015.

CZACZKES, T. J. et al. Perception of collective path use affects path selection in ants. **Animal Behaviour**, v. 99, p. 15–24, 2015.

CZACZKES, T. J. et al. Private information alone can trigger trapping of ant colonies in local

feeding optima. The Journal of Experimental Biology, v. 219, n. Pt 5, p. 744–51, 2016.

CZACZKES, T. J.; GRÜTER, C.; RATNIEKS, F. L. W. Trail Pheromones, An integrative view of their role in social insect colony organization. **Annual Review of Entomology**, v. 60, n. 1, p. 581–599, 7 jan. 2015.

DE BISEAU, J. C.; DENEUBOURG, J. L.; PASTEELS, J. M. Collective Flexibility During Mass Recruitment in the Ant Myrmica Sabuleti (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 98, n. 4, p. 323–336, 1991.

DENEUBOURG, J.-L. L. et al. The self-organizing exploratory pattern of the argentine ant. **Journal of Insect Behavior**, v. 3, n. 2, p. 159–168, mar. 1990.

DENEUBOURG, J. L.; PASTEELS, J. M.; VERHAEGHE, J. C. Probabilistic behaviour in ants: A strategy of errors? **Journal of Theoretical Biology**, v. 105, n. 2, p. 259–271, 1983.

DUSSUTOUR, A. et al. Optimal traffic organization in ants under crowded conditions. **Nature**, v. 428, n. 6978, p. 70–73, 4 mar. 2004.

DUSSUTOUR, A. et al. The role of multiple pheromones in food recruitment by ants. **Journal of Experimental Biology**, v. 212, n. Pt 15, p. 2337–2348, 2009a.

DUSSUTOUR, A. et al. Noise improves collective decision-making by ants in dynamic environments. **Proceedings. Biological sciences / The Royal Society**, v. 276, n. 1677, p. 4353–4361, 2009b.

ELIZALDE, L.; FARJI-BRENER, A. To be or not to be faithful: Flexible fidelity to foraging trails in the leaf-cutting ant Acromyrmex lobicornis. **Ecological Entomology**, v. 37, n. 5, p. 370–376, out. 2012.

FARJI-BRENER, A. G. et al. Leaf-cutting ants as road engineers: the width of trails at branching points in Atta cephalotes. **Insectes Sociaux**, v. 59, n. 3, p. 389–394, 23 ago. 2012.

FLANAGAN, T. P. et al. Fast and Flexible: Argentine Ants Recruit from Nearby Trails. **PLoS**ONE, v. 8, n. 8, p. e70888, 14 ago. 2013.

FORSTER, A. et al. Effect of trail bifurcation asymmetry and pheromone presence or absence

on trail choice by Lasius niger ants. Ethology, v. 120, n. 8, p. 768–775, 2014.

GARNIER, S. et al. Path selection and foraging efficiency in Argentine ant transport networks. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 63, n. 8, p. 1167–1179, 2009.

GOSS, S. et al. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. **Naturwissenschaften**, v. 76, n. 12, p. 579–581, dez. 1989.

GRÜTER, C.; CZACZKES, T. J.; RATNIEKS, F. L. W. Decision making in ant foragers (Lasius niger) facing conflicting private and social information. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 65, n. 2, p. 141–148, 20 fev. 2011.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. [s.l.] Belknap Press of Harvard University Press, 1990. v. N1

HUBBELL, S. P. et al. Foraging by Bucket-Brigade in Leaf-Cutter Ants. **Biotropica**, v. 12, n. 3, p. 210, set. 1980.

JACKSON, D. E.; CHÂLINE, N. Modulation of pheromone trail strength with food quality in Pharaoh's ant, Monomorium pharaonis. **Animal Behaviour**, v. 74, n. 3, p. 463–470, 2007.

JEANSON, R.; RATNIEKS, F. L. W.; DENEUBOURG, J.-L. Pheromone trail decay rates on different substrates in the Pharaoh's ant, Monomorium pharaonis. **Physiological Entomology**, v. 28, n. 3, p. 192–198, set. 2003.

MORGAN, E. D. et al. Preferences and differences in the trail pheromone of the leaf-cutting ant Atta sexdens sexdens (Hymenoptera: Formicidae). **European journal of entomology**, v. 103, n. 3, p. 553–558, 2006.

REID, C. R.; LATTY, T.; BEEKMAN, M. Making a trail: Informed Argentine ants lead colony to the best food by U-turning coupled with enhanced pheromone laying. **Animal Behaviour**, v. 84, n. 6, p. 1579–1587, 2012.

RIBEIRO, P. L. et al. Ants Can Learn to Forage on One-Way Trails. **PLoS ONE**, v. 4, n. 4, p. e5024, 1 abr. 2009.

ROCES, F. Both evaluation of resource quality and speed of recruited leaf-cutting ants

(Acromyrmex lundi) depend on their motivational state. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 33, n. 3, p. 183–189, set. 1993.

WILSON, E. O. Chemical communication among workers of the fire ant Solenopsis saevissima (Fr. Smith) 1. The Organization of Mass-Foraging. **Animal Behaviour**, v. 10, n. 1, p. 134–147, jan. 1962.

YACKULIC, C. B.; LEWIS, O. T. Temporal variation in foraging activity and efficiency and the role of hitchhiking behaviour in the leaf-cutting ant, Atta?cephalotes. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 125, n. 2, p. 125–134, nov. 2007.

# Capítulo 4 - Atividade de forrageio das Attas: a divisão de trabalho e relação com castas

#### Resumo

A atividade de forrageio das saúvas apresenta uma complexidade única em formigas. A tarefa de forrageio propriamente dito é geralmente particionado em duas ou mais etapas, por exemplo, corte e transporte. Além disso, outros grupos de operárias estariam encarregados de outras tarefas como, por exemplo, as soldadas, com a função de proteção, e as caroneiras que teriam a função de proteção contra forídeos ou limpeza das folhas para evitar patógenos. Muitas dessas tarefas seriam de responsabilidade de operárias de tamanhos específicos o que indica serem atribuições de castas específicas. No entanto, em circunstâncias específicas todas elas atuam como forrageadoras, o que nos leva a concluir que todas essas supostas castas são integrantes de uma única casta. Para entender melhor toda a dinâmica envolvida no forrageio, com essas outras atividades envolvidas, elaboramos um modelo que explica como todos esses diferentes comportamentos se expressam.

# Introdução

Como o trabalho coletivo das formigas não possuí uma organização central que determine a ação de seus constituintes unitários, e o padrão emergente não pode ser previsto pela ação destes constituintes, ele pode ser entendido como um exemplo de sistema auto-organizado. Cada indivíduo responde aos estímulos locais, baseado em regras simples, e o resultado de muitos indivíduos trabalhando de acordo com esses princípios resulta em uma atividade altamente organizada emergente (BONABEAU et al., 1997). Nesse contexto a identificação das regras que determinam a ação individual e coletiva das formigas favorece o entendimento de aspectos importantes da dinâmica de forrageio assim como de muitas propriedades relacionadas a essa atividade (ver capítulo 1).

Tipicamente se aceita que duas respostas comportamentais principais sustentam a dinâmica de forrageio: primeiro, se encontrar alimento retorne ao ninho marcando uma trilha de feromônio; segundo, se perceber o feromônio de recrutamento siga a trilha (para quem está no ninho) (WILSON, 1962). Essas respostas explicam o comportamento das formigas engajadas no forrageio, que viajam entre o ninho e o alimento, no entanto, isso não é o suficiente para o entendimento de todos os casos de atividades relacionadas ao forrageio. Existem espécies que apresentam comportamentos mais complexos, nas quais os indivíduos envolvidos não são necessariamente forrageadores e as viagens não são necessariamente entre o ninho e o alimento.

Do ponto de vista da complexidade, o gênero Atta forma um grupo singular entre as formigas. Aspectos morfológicos, ecológicos e comportamentais são, cada um, marcados pela complexidade, sendo seguro afirmar que, com o conjunto dessas características, torna a composição social dessas formigas mais elaborada do que a de qualquer outro grupo de formigas. A mais óbvia das características individuais que contribuem para a complexidade total é a variabilidade morfológica. Em uma simples observação de uma trilha de forrageio é possível constatar a presença de indivíduos de vários tamanhos, com o diâmetro da cabeça variando de 0,5 a 5 mm (figura 1). Um olhar mais meticuloso, mostra ainda que indivíduos de certos tamanhos realizam determinadas tarefas com mais frequência do que indivíduos de outros tamanhos (WILSON, 1980).

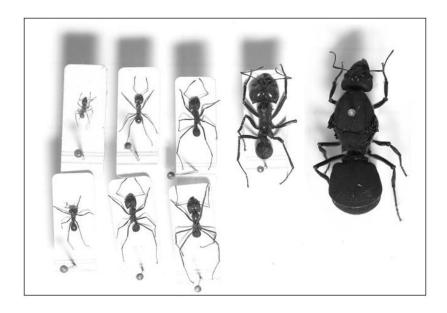


Figura 1: Operárias de diferentes tamanhos à esquerda e uma rainha à direita (WIKIMEDIA COMMONS, 2014).

Um fato com importantes consequências comportamentais envolve o fungo simbionte. O cultivo de um fungo simbionte, totalmente dependente do cuidado das formigas é um elemento que aumenta bastante o repertório comportamental dessas espécies. Ao invés de se ocuparem apenas com os cuidados às companheiras de ninho, também é necessário realizar uma série de atividades a fim de manter o fungo saudável. Isso envolve a alimentação com uma seleção especial de material vegetal, remoção e isolação de fungo morto etc. (HÖLLDOBLER; WILSON, 2011; WILSON, 1980).

Também merece ser comentado o fato de que o modelo de forrageio pode ser sofisticado. Em algumas atividades, elas manifestam a separação de uma atividade em partes, desempenhadas por indivíduos diferentes, chamada partição de tarefas. Uma tarefa que poderia ser realizada por uma única formiga é subdividida e realizada por mais de um indivíduo, como em uma linha de produção. Por exemplo, a coleta de folhas pode se iniciar com um individuo cortando a folha e outra transportando; mesmo o transporte pode ser subdividido com cada individuo transportando em um trecho do percurso até o ninho (HART; ANDERSON; RATNIEKS, 2002; HUBBELL et al., 1980; TOLEDO et al., 2016). TOLEDO e col. (2016) observaram que a partição trás benefícios ao processo. Nas condições em que as formigas que cortavam as folhas não eram aquelas que carregavam, os tamanhos de folhas eram maiores, impactando a eficiência do sistema.

No forrageio, provavelmente o aspecto do comportamento mais estudado nas Attas, toda essa complexidade está muito bem representada. Indivíduos de diferentes tamanhos realizando tarefas específicas; a partição de tarefas entre as operárias encarregadas de coletar alimento torna o entendimento dos mecanismos da dinâmica de forrageio especialmente desafiador. Não está claro, ainda, até que ponto os modelos explicativos da dinâmica de forrageio são suficientes para explicar todos esses fenômenos. Assim, esse artigo se pretende a apresentar as inúmeras características observadas nas Attas, evidenciar os desafios teóricos e propor uma explicação que englobe essas características.

#### Organização do trabalho coletivo no forrageio

O elevado grau de coordenação do trabalho coletivo das formigas é produto de processos auto-organizados. O comportamento coletivo das formigas é regido pela iniciativa de cada indivíduo em resposta aos estímulos ambientais locais, incluindo a comunicação entre os indivíduos. Com base nesse princípio elas podem coordenar grupos enormes sem a necessidade de cada indivíduo ter conhecimento das condições gerais do ambiente e também sem a necessidade de uma líder direcionando o trabalho do grupo (BONABEAU et al., 1997). No forrageio, as formigas podem se comunicar por meio de estímulos táteis, químicos ou mistos. O recrutamento mediado exclusivamente por estímulos químicos (feromônio) é o recrutamento em massa e ocorre principalmente em espécies que formam grandes colônias (BECKERS et al., 1989).

O modelo mais básico de recrutamento em massa foi delineado pela observação do comportamento da *Solenopsis saevissima*. Nesse modelo, a dinâmica de forrageio inicia-se com alguns individuos explorando o ambiente. Uma vez que uma formiga encontra alimento ela retorna ao ninho depositando uma trilha de feromônio. As formigas que estão no ninho seguem essa trilha até o alimento e posteriormente reforçam a marcação no trajeto de volta em um ciclo de retroalimentação positiva, aumentando gradativamente o número de formigas mobilizadas. Quando o alimento se esgota as formigas passam a retornar ao ninho sem reforçar a marcação de feromônio, as formigas deixam de ser recrutadas e a atividade de forrageio cessa (WILSON, 1962).

Um detalhe interessante desse modelo é que prevê situações nas quais o recrutamento é limitado pela quantidade de alimento e não pelo potencial da colônia. Isso ocorre no caso de haver saturação de formigas no alimento de modo que nem todas têm acesso a ele. Isso faz com que uma parcela desses indivíduos retornem ao ninho sem acrescentar feromônio à trilha, de modo que o recrutamento seria estabilizado (WILSON, 1962).

O comportamento de cada indivíduo envolvido nesse processo é essencialmente o mesmo e como a dinâmica coletiva é definida pela soma das respostas individuais esse sistema foi chamado democrático (WILSON, 1962). Há casos em que as formigas que participam do forrageio não se comportam todas da mesma maneira. Um modelo definido como autocrático foi proposto para a *Atta cephalotes* . Nessa espécie o recrutamento seria exercido por poucos indivíduos, ou seja, haveria duas funções distintas no processo de forrageio (JAFFE et al., 1985; JAFFE; HOWSE, 1979).

De acordo com esse modelo, o poder de recrutamento de poucos indivíduos seria suficiente para a mobilização máxima da colônia, diferente do que ocorreria nas *S. saevissima*. Sendo a função de recrutadora exercida por um grupo reduzido de indivíduos, a quantidade de feromônio depositado e consequentemente a intensidade de recrutamento não dependeria da quantidade de formigas que retornam ao ninho (JAFFE et al., 1985).

Outro modelo propõe-se a explicar o comportamento da *Pheidole palidula*. As formigas dessa espécie produzem operárias dimórficas, de tamanhos bastante diferentes. Uma forma é pequena e responsável pela maioria das tarefas da colônia, incluindo o forrageio. Outra forma, as soldadas, é muito maior e seria responsável pela defesa. Apesar das soldadas raramente se envolverem nas atividades cotidianas da colônia elas podem, eventualmente, atuar no forrageio. A condição para que isso aconteça é a oferta de grande quantidade de alimento (DETRAIN; PASTEELS, 1991).

De modo geral a dinâmica de forrageio da *P. palidula* se assemelha ao sistema democrático da *S. saevissima*, porém, nesse caso há dois grupos diferentes de operárias. A diferença entre elas, além da morfologia, seria o limiar de resposta ao feromônio de recrutamento. No início do processo de forrageio apenas as formigas pequenas, com limiares de resposta baixo, respondem ao recrutamento. Porém, se o acúmulo de feromônio

depositado ultrapassar o limiar de resposta das formigas grandes elas passarão a responder ao feromônio (DETRAIN; PASTEELS, 1991).

Esses modelos descrevem como a atividade de forrageio se inicia e termina, assim como mais de uma casta pode estar envolvida de forma coordenada. Em todos esses casos, as formigas envolvidas no forrageio estarão engajadas no recrutamento e transporte do alimento, o que em princípio é uma coisa óbvia. No entanto, as formigas do gênero Atta apresentam uma organização muito mais complexa, com tarefas que não estão estritamente relacionadas ao transporte de alimento, que aparentemente não podem ser explicadas pelos modelos até aqui apresentados.

### Atividade de forrageio nas Attas e tarefas associadas

O início da atividade de forrageio nas Attas não difere muito das outras espécies que empregam recrutamento em massa: alguns indivíduos exploram o ambiente e, uma vez que encontrem alimento, retornam ao ninho marcando uma trilha de feromônio, iniciando assim o processo de recrutamento (JAFFE; HOWSE, 1979). Porém, somado a isso, existem outros elementos na atividade de forrageio: a partição de tarefas e a ocorrência de múltiplas atividades simultâneas ao forrageio propriamente dito.

Na partição de tarefas, uma atividade é subdividida em múltiplas etapas sendo cada etapa executada por indivíduos diferentes. Esse comportamento é relativamente raro em outras espécies, mas extremamente comum nas Attas. A mais notória ocorre entre as formigas que sobem nas árvores e cortam as folhas. Essas formigas deixam as folhas caírem e outro grupo de formigas recolhe e transporta os pedaços de folhas caídos (HART; ANDERSON; RATNIEKS, 2002; HUBBELL et al., 1980).

Outra partição possível nessa atividade ocorre no transporte da folha até o ninho. Em alguns casos, forma-se acumulados de folhas picadas em algum ponto da trilha. As folhas desses montes são coletados por outros indivíduos e transportados para o ninho. Outra forma de partiocionamento do transporte ocorre quando uma formiga transfere diretamente a folha para outra formiga antes de chegar ao ninho. Nesse caso, há um padrão

no qual esse fenômeno ocorre apenas quando a formiga receptora é maior que a formiga doadora (HART; ANDERSON; RATNIEKS, 2002; HUBBELL et al., 1980).

Essas atividades que envolvem corte e transporte de folhas são realizadas, predominantemente, por uma casta específica de operárias de tamanho mediano. Casta pode ser definida tanto pelas diferenças morfológicas quanto comportamentais (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990), como nas Attas em que as operárias apresentam ampla variação de tamanho (figura 1), sem ser possível delimitar grupos de tamanhos específicos (WILSON, 1980). O que tradicionalmente se faz é criar grupos artificiais baseados em intervalos de tamanho, usualmente: pequenas, médias e grandes, que em grande medida correspondem às castas comportamentais.

Em relação às outras atividades que ocorrem simultaneamente, temos a defesa, marcação da trilha e caronas. As operárias grandes teriam, primariamente, a função de proteção (WILSON, 1980), enquanto as operárias pequenas teriam como funções principais a marcação de trilha (EVISON; HART; JACKSON, 2008) e caronas (LINKSVAYER et al., 2002; WETTERER, 1991). A carona é um comportamento peculiar na qual as operárias pequenas sobem sobre os fragmentos de folhas transportadas por outros indivíduos. Esse comportamento tem sido associado à função de defesa contra forídeos (mosca parasitoide) ou limpeza do material contra esporos de fungos patogênicos, mas há também interpretações que a tratam como comportamento acidental (LINKSVAYER et al., 2002).

A especialização das formigas pode envolver, inclusive, as formigas que se ocupam das diferentes etapas da partição de tarefas no forrageio, constatado pelas diferenças de tamanho entre as formigas atuantes em cada etapa do processo (FOWLER; ROBINSON, 1979; VASCONCELOS; CHERRETT, 1996). Nesse caso, cada grupo (i.e. cortam as folhas e transportam folhas) não se enquadra necessariamente nas categorias pequenas, médias ou grandes, mas se diferenciam em maiores ou menores. Curiosamente o tamanho médio das formigas de cada grupo não segue um padrão entre as espécies investigadas. Em algumas espécies as formigas que sobem a árvore são maiores do que as formigas que recolhem as folham e em outras espécies ocorre o inverso (FOWLER; ROBINSON, 1979; VASCONCELOS; CHERRETT, 1996).

Os modelos que descrevem a dinâmica de forrageio são claramente insuficientes para explicar a atuação das formigas na partição de tarefas e também nas atividades que não estão diretamente relacionadas ao forrageio. Ao assumir a existência de castas como a causa dessas diferenças comportamentais observadas, importantes questões teóricas parecem ser resolvidas, porém, isoladamente, isso pouco contribui ao entendimento das causas proximais desses comportamentos e como elas se relacionam com as outras atividades de modo a produzir estruturas comportamentais altamente organizadas.

Se as formigas desempenham tarefas distintas é esperado que elas respondam a estímulos diferentes ou de modo diferente aos mesmos estímulos. Nos modelos apresentados anteriormente os estímulos aos quais as formigas respondem e também as respostas a esses estímulos estão definidos de forma clara. Temos as respostas de depositar feromônio no caso de encontrar alimento, e seguir a trilha de feromôno, que permite explicar toda a dinâmica de forrageio (DETRAIN; PASTEELS, 1991; JAFFE; HOWSE, 1979; WILSON, 1962).

No caso das Attas, como exposto acima, vimos que outras categorias de trabalho estão envolvidas na atividade de forrageio. No caso das soldadas, elas aparentam estar à parte da dinâmica de recrutamento. Provavelmente elas respondem ao mesmo feromônio de recrutamento para o forrageio, porém, não está claro qual comportamento ela expressa e também não há nenhum estímulo definido que as fazem permanecer nas trilhas. Questões semelhantes podem ser feitas em relação à partição de tarefas. Mesmo que a atividade seja de forrageio, ela apresenta particularidades que não se encaixam nos modelos estabelecidos. Cada etapa desse processo apresenta estímulos específicos aos quais as formigas respondem.

Finalmente, há a questão da coordenação das múltiplas tarefas de modo que o forrageio seja minimamente eficiente. Por exemplo, não faz sentido que as formigas pequenas saiam do ninho e expressem o comportamento de marcação sem que os outros grupos de formigas estejam presentes. Ou que as formigas grandes saiam para proteger a coluna de forrageio sem a presença de forrageadoras.

Ao assumir a existência de múltiplas castas no forrageio, além de trazer questões relacionadas aos mecanismos de organização do trabalho coletivo, direciona as perguntas

para direções diferentes de compreensão dos mesmos fenômenos. A proposição da existência de várias castas é natural e intuitivo frente às observações empíricas, no entanto, isso não é necessariamente verdadeiro. Assim, é importante estabelecer primeiro se de fato elas se fazem presente nesse contexto.

#### Castas ou não castas

Em alguns casos a delimitação comportamental de uma casta é bastante clara, como no caso da rainha de muitas espécies que, além de contar com grande diferenciação morfológica, é a única responsável pela reprodução, sendo totalmente negligente em relação a outras funções da colônia (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Outra casta bem delimitada no caso das Attas é a das lixeiras, um grupo que se dedica exclusivamente a manipular os resíduos produzidos pela colônia (HART; RATNIEKS, 2002).

Essas especializações em castas podem ser constituídas durante a fase de desenvolvimento, sendo a formação de uma rainha um caso bastante óbvio. Pode ser ainda que as especializações sejam definidas mais tarde, relacionadas às demandas da colônia, ou como parte de um processo de sucessão pré-determinado de tarefas (BESHERS; FEWELL, 2001). Uma transição de tarefas bem reportada em Atta ocorre de forrageiras para lixeiras (HART; RATNIEKS, 2002).

De modo geral, explícita ou implicitamente, assume-se que muito da divisão do trabalho nas Attas é determinado no desenvolvimento. Uma vez que um indivíduo de pequenas dimensões, responsável por uma tarefa, não crescerá para ocupar-se de uma tarefa desempenhada por um individuo grande (sendo todos indivíduos adultos). Tão pouco um indivíduo grande encolherá para ocupar-se de uma tarefa realizada por um individuo pequeno. Assim, o polimorfismo nas Attas é um indício importante de que o comportamento de cada casta é determinado na ontogenia.

No entanto, têm-se observado que indivíduos de todos os tamanhos podem atuar na coleta de alimentos, ou seja, indivíduos que se espera pertencer a castas diferentes podem atuar no forrageio. Operárias grandes, que seriam as soldadas, atuando no transporte de

alimentos de grandes dimensões ou no corte de frutas (EVISON; RATNIEKS, 2007; HELANTERÄ; RATNIEKS, 2008), no outro extremo, operárias pequenas atuando no transporte de alimento de pequenas dimensões (TOLEDO; RIBEIRO; NAVAS, 2010), ou coletando água (DA-SILVA; NAVAS; RIBEIRO, 2012). Desse modo, nota-se que não há uma distinção tão clara entre as castas.

Uma interpretação recorrente para esse tipo de fenômeno é a capacidade de flexibilidade comportamental (EVISON; HART; JACKSON, 2008; EVISON; RATNIEKS, 2007; GORDON, 1991), ou seja, indivíduos primariamente responsável por uma tarefa pode realizar outra em casos especiais. A observação desse fenômeno poderia ser resultado de certa artificialidade da categorização em castas baseados no tamanho da formiga. A distribuição de tamanho de cada grupo funcional pode se estender para além dos limites convencionados, de modo que possa haver sobreposição de tamanhos para formigas que realizam tarefas diferentes (WILSON, 1980). Nesse caso, mesmo que a flexibilidade comportamental seja nula pode haver o aparecimento de padrões comportamentais que aparentem a existência de flexibilidade.

Tomando como exemplo o comportamento de cortar frutas, poderia se ter metade dos indivíduos grandes atuando exclusivamente no forrageio enquanto outra metade se dedicando exclusivamente à defesa. A divisão arbitrária das castas baseada no tamanho possibilita a constatação de que a média dos tamanhos de cada atividade seja diferente, mas não avalia se cada indivíduo apresenta flexibilidade comportamental. Em situações "normais", a média de tamanho das forrageadoras é menor por contar com operárias pequenas na tarefa. Quando a atuação dessas operárias pequenas é restringida pelo tipo de alimento, a atuação exclusiva de forrageadoras grandes emerge como um caso de flexibilidade comportamental.

Apesar dessas considerações, não é estritamente necessário o emprego do conceito de castas para entender os fenômenos observados no forrageio. Assim, outra possibilidade interpretativa, diametralmente oposta, é que não há diferentes castas atuando nas trilhas de forrageio. Nessa perspectiva, os comportamentos atribuídos a diferentes castas devem ser interpretados de outra forma, sendo o foco transferido das diferenças comportamentais intrínsecas, para fatores externos como moduladores do comportamento.

#### Proposta de um modelo explicativo

Tendo em vista as várias dificuldades teóricas apresentadas nas sessões anteriores, propomos aqui uma explicação mais simples, mas que contemple a maioria dos fenômenos descritos na atividade de forrageio das Attas. Uma vez que os indivíduos de todos os tamanhos podem, pelo menos em algumas circunstâncias, atuar no transporte de alimento (EVISON; RATNIEKS, 2007; TOLEDO; RIBEIRO; NAVAS, 2010), assumimos que não há diferenças comportamentais intrínsecas entre os indivíduos.

As diferenças de tamanho das formigas que transportam as folhas e as que cortam podem ser explicadas pelas características físicas do alimento, como a dureza das folhas. Quanto maior a formiga mais força ela tem para o corte de folhas. As diferenças de tamanho entre as formigas que sobem nas árvores para cortar as folhas e as formigas que apenas transportam as folhas não significa que pertençam a duas castas, apenas que se organizam de modo que o tamanho das cortadeiras seja mais ergonômico. Como a tarefa de transporte recai sobre os demais tamanhos, acaba-se por observar tamanhos diferentes em cada etapa do processo.

Assim, a organização das operárias em cada tarefa não se dá por escolhas prévias das tarefas por cada indivíduo. Isso é o produto da experiência individual na qual os indivíduos que chegam até a copa das árvores "avaliam" suas próprias competências para a execução da tarefa. Como observado no experimento de coleta de água e no experimento de transporte de milho (DA-SILVA; NAVAS; RIBEIRO, 2012; TOLEDO; RIBEIRO; NAVAS, 2010), o tamanho médio das formigas engajadas variam ao longo do tempo. Assim, quando a atividade de forrageio torna-se estável, observamos a composição de grupos de tamanhos diferentes.

A habilidade de corte pode ter relação com outros fatores como a desgaste das superfícies de corte das mandíbulas. Isso produz resultados semelhantes, nas quais os indivíduos pouco aptos para a tarefa de corte passam a priorizar a tarefa de transporte (SCHOFIELD et al., 2011).

As operárias grandes são potencialmente capazes de cortar e transportar uma variedade mais ampla de alimentos, no entanto, elas não procedem dessa maneira, sendo extremamente restritas nas escolhas efetuadas. Elas cortam preferencialmente materiais mais duros e carregam objetos mais pesados (EVISON; RATNIEKS, 2007; TOLEDO; RIBEIRO; NAVAS, 2010; WALLER, 1989). Isso é evidenciado pelo comportamento de cortar frutas e pelo transporte preferencial de alimento grande em detrimento de alimento pequeno. Esse padrão comportamental permite explicar por que em algumas ocasiões as formigas que cortam as folhas são menores que as formigas que transportam (FOWLER; ROBINSON, 1979; VASCONCELOS; CHERRETT, 1996).

As operárias pequenas, por sua vez, são mais limitadas nas suas opções de corte e transporte. Elas são igualmente atraídas para realizar essa tarefa, mas as opções de alimento disponíveis geralmente limitam a participação desse grupo. A participação ativa, e aparentemente protagonista, na marcação da trilha mostra que são atuantes no forrageio (EVISON; HART; JACKSON, 2008). Como mostrado no capítulo 2, se a percepção da formiga é de que a folha precisa ser cortada, elas retornam sem carga e marcam a trilha mais intensamente.

Em relação ao comportamento de caroneira devemos considerar duas questões distintas: primeiro, a razão de esse comportamento ser restrito às operárias pequenas; segundo, a função desse comportamento. A explicação para a primeira questão parece bastante óbvia: por que elas são pequenas... O tamanho dos demais grupos de formigas torna inviável que sejam carregadas sobre os fragmentos de folhas.

Quanto à função desse comportamento existem diferentes propostas explicativas: comportamento oportunista relacionado à ingestão de seiva, limpeza do material contra possíveis patógenos, e defesa contra forídeos são algumas das principais causas propostas (LINKSVAYER et al., 2002). No entanto, ainda não está muito claro a real função ou o benefício que tal comportamento pode trazer para a colônia.

Um conjunto dessas possíveis atribuições consiste na atração das caroneiras pela folha, seja a ingestão de seiva, remoção de cerdas, ou outras formas de preparação do material. Quando uma formiga média ou grande intercepta a carregadora, ela também pode ser atraída pelo alimento, porém, ao invés de montar na folha essa é transferida, fenômeno

esse entendido como uma modalidade de partição de tarefas (HART; ANDERSON; RATNIEKS, 2002).

Outro ponto importante para o entendimento da dinâmica de forrageio nas Attas é a partição de tarefas relacionadas ao transporte de folhas. Nesse caso, devemos considerar a resposta das formigas para estímulos além do alimento, ou seja, o feromênio (WILSON, 1962). Em relação ao feromônio, além de responder seguindo a trilha até o alimento é provável que haja outras respostas possíveis, principalmente na viagem de volta ao ninho. No experimento exposto no capítulo 2, as formigas que transportavam a folha frequentemente largavam a folha na entrada do ninho, há também outro local comum de depósito temporário de folhas, os entroncamentos entre as trilhas "vicinais" e principais (ANDERSON; BOOMSMA; BARTHOLDI, 2002; HUBBELL et al., 1980).

O que os dois casos têm em comum é a diferença no gradiente de concentração de feromônio. Ou seja, quando a formiga se depara com uma intensidade maior de fermônio é um estímulo para que solte a folha, e isso pode ocorrer quando encontra uma trilha principal ou quando chega ao ninho. Isso não ocorre em locais aleatórios, mas especialmente nas junções nos quais o gradiente de feromônio é esperado (HUBBELL et al., 1980).

Na verdade, reforçando a ideia de que não há especializações comportamentais entre os indivíduos atuantes no forrageio, não importa exatamente qual o estímulo desencadeador da resposta, apenas que permita a formiga responder de forma adequada ao contexto. Isso implicaria que o comportamento da formiga que recolhe as folhas espalhadas sob a área da copa que está sendo cortada seja essencialmente o mesmo das formigas que recolhem as folhas deixadas nas trilha e as levam até o ninho.

Assim, a alocação de cada individuo em uma etapa ou outra do particionamento é dado primariamente pelas condições nas quais ela se encontra. Como mostrado no capítulo 2, as formigas podem apresentar mais de um padrão comportamental em resposta ao alimento, que podia estar solto ou preso. Desse modo, as formigas que encontram as folhas nas árvores respondem de uma maneira, enquanto as formigas que encontram as folhas já picadas respondem de outro.

Com isso, grande parte dos fenômenos observados na atividade de forrageio das Attas pode ser interpretada baseada em respostas comportamentais simples e já conhecidas, sem a necessidade de atribuir características especiais às aparentes diferentes funções observadas. Ao negar a existência de múltiplas castas, a complexidade presumida na atividade de forrageio das Attas é reduzida, no entanto, coloca a atividade de forrageio das Attas em um degrau acima na escala da complexidade coletiva fruto da auto-organização.

# Referências bibliográficas

ANDERSON, C.; BOOMSMA, J. J.; BARTHOLDI, J. J. Task partitioning in insect societies: bucket brigades. **Insectes Sociaux**, v. 49, n. 2, p. 171–180, 1 maio 2002.

BECKERS, R. et al. Colony size, communication, and ant foraging strategy. **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 96, n. 3–4, p. 239–256, 1989.

BESHERS, S. N.; FEWELL, J. H. Models of division of labor in social insects. **Annual Review of Entomology**, v. 46, p. 413–440, 2001.

BONABEAU, E. et al. Self-organization in social insects. **Trends in ecology & evolution**, v. 12, n. 5, p. 188–93, maio 1997.

DA-SILVA, A. C.; NAVAS, C. A.; RIBEIRO, P. L. Dealing with water deficit in Atta ant colonies: large ants scout for water while small ants transport it. **Biology Open**, v. 1, n. 9, p. 827, 2012.

DETRAIN, C.; PASTEELS, J. M. Caste differences in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant, Pheidole pallidula (Nyl.) (Hymenoptera: Myrmicinae). **Journal of Insect Behavior**, v. 4, n. 2, p. 157–176, 1991.

EVISON, S. E. F.; HART, A. G.; JACKSON, D. E. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. **Animal Behaviour**, v. 75, n. 3, p. 963–969, 2008.

EVISON, S. E. F.; RATNIEKS, F. L. W. New role for majors in *Atta* leafcutter ants. **Ecological Entomology**, v. 32, n. 5, p. 451–454, out. 2007.

FOWLER, H. G.; ROBINSON, S. W. Foraging by Atta sexdens (Fonnicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. **Ecological Entomology**, v. 4, n. 3, p. 239–247, ago. 1979.

GORDON, D. M. Behavioral Flexibility and the Foraging Ecology of Seed-Eating Ants. **The American Naturalist**, v. 138, n. 2, p. 379–411, ago. 1991.

HART, A.; ANDERSON, C.; RATNIEKS, F. Task partitioning in leafcutting ants. **Acta ethologica**, v. 5, n. 1, p. 1–11, 1 set. 2002.

HART, A. G.; RATNIEKS, F. L. W. Waste management in the leaf-cutting ant Atta colombica. **Behavioral Ecology**, v. 13, n. 2, p. 224–231, 1 mar. 2002.

HELANTERÄ, H.; RATNIEKS, F. L. W. Geometry explains the benefits of division of labour in a leafcutter ant. **Proceedings. Biological sciences**, v. 275, n. 1640, p. 1255–60, 7 jun. 2008.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. [s.l.] Belknap Press of Harvard University Press, 1990. v. N1

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The leafcutter ants: civilization by instinct**. [s.l.] Norton, 2011.

HUBBELL, S. P. et al. Foraging by Bucket-Brigade in Leaf-Cutter Ants. **Biotropica**, v. 12, n. 3, p. 210, set. 1980.

JAFFE, K. et al. Two different decision-making systems in recruitment to food in ant societies. **Behaviour**, 1985.

JAFFE, K.; HOWSE, P. E. E. The mass recruitment system of the leaf cutting ant, Atta cephalotes (L.). **Animal Behaviour**, v. 27, n. PART 3, p. 930–939, 1979.

LINKSVAYER, T. A. et al. The Function of Hitchhiking Behavior in the Leaf-cutting Ant Atta cephalotes1. **BIOTROPICA**, v. 34, n. 1, p. 93, 2002.

SCHOFIELD, R. M. S. et al. Leaf-cutter ants with worn mandibles cut half as fast, spend twice the energy, and tend to carry instead of cut. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 65, n. 5, p. 969–982, 4 maio 2011.

TOLEDO, M.; RIBEIRO, P.; NAVAS, C. Caracterização da formação e da dinâmica de

transporte em trilhas de forrageamento selecionadas por formigas Atta de acordo com o alimento a que cada trilha leva. [s.l: s.n.]. Disponível em: <a href="https://www.escavador.com/sobre/549768/marcelo-arruda-fiuza-de-toledo">https://www.escavador.com/sobre/549768/marcelo-arruda-fiuza-de-toledo</a>. Acesso em: 7 ago. 2017.

TOLEDO, M. A. DE et al. Two castes sizes of leafcutter ants in task partitioning in foraging activity. **Ciência Rural**, v. 46, n. 11, p. 1902–1908, 4 nov. 2016.

VASCONCELOS, H. L.; CHERRETT, J. M. The effect of wilting on the selection of leaves by the leaf-cutting ant Atta laevigata. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 78, n. 2, p. 215–220, fev. 1996.

WALLER, D. Size-Related Foraging in the Leaf-Cutting Ant Atta texana (Buckley) (Formicidae: Attini). **Functional Ecology**, v. 3, n. 4, p. 461, 1989.

WETTERER, J. K. Foraging Ecology of the Leaf-Cutting Ant Acromyrmex Octospinosus in a Costa Rican Rain Forest. **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 98, n. 4, p. 361–371, 1991.

WIKIMEDIA COMMONS. **File:Atta.cephalotes.gamut.selection.jpg**. Disponível em: <a href="https://commons.wikimedia.org/w/index.php?title=Special:CiteThisPage&page=File%3AAtta.cephalotes.gamut.selection.jpg&id=124686077">https://commons.wikimedia.org/w/index.php?title=Special:CiteThisPage&page=File%3AAtta.cephalotes.gamut.selection.jpg&id=124686077</a>. Acesso em: 17 ago. 2017.

WILSON, E. O. Chemical communication among workers of the fire ant Solenopsis saevissima (Fr. Smith) 1. The Organization of Mass-Foraging. **Animal Behaviour**, v. 10, n. 1, p. 134–147, jan. 1962.

WILSON, E. O. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 7, n. 2, p. 143–156, jul. 1980.

#### Discussão Geral

No presente trabalho foram apresentados diferentes aspectos do comportamento de forrageio das saúvas, mais precisamente no processo de recrutamento e organização do trabalho coletivo. Em cada um dos capítulos foram abordados temas relativamente independentes, possibilitando uma visão ampla do processo de forrageio. Porém, a relação entre os tópicos abordados pode ser notada devido às referências mútuas, ou seja, as conclusões derivadas de um trabalho são importantes na discussão das outras.

As discussões promovidas ao longo dos capítulos se devem, em grande parte, às particularidades das saúvas. Como discutido no capítulo 1, o conhecimento proveniente das investigações de apenas uma espécie não permite a generalização automática para as demais espécies de formigas. Como argumentado, são necessários reproduções dos experimentos em diferentes espécies para a construção de afirmações sólidas sobre os possíveis mecanismos universais do comportamento coletivo. Isso por que nosso conhecimento sobre os processos envolvidos no comportamento das formigas é constituído de fragmentos baseados no estudo de muitas espécies, sendo que muitos detalhes do comportamento foram estudos em uma ou algumas poucas espécies.

Essa tarefa pode ser facilitada pela escolha criteriosa das espécies alvo de investigação. Baseado nas características já conhecidas é possível direcionar as escolhas para grupos chaves, que apresentem diferenças básicas e que possam implicar em diferenças comportamentais. Nesse sentido, as saúvas apresentam algumas características que podem ser consideradas extremas, como a exploração de fontes alimentares perenes, elevado grau de polimorfismo e o acentuado particionamento de tarefas (e.g. ANDERSON; BOOMSMA; BARTHOLDI, 2002; FOWLER; ROBINSON, 1979; HÖLLDOBLER; WILSON, 2011; WETTERER, 1994; WILSON, 1980).

De fato, como apresentado no presente trabalho, as saúvas se mostraram extremamente relevante para a nossa compreensão dos processos comportamentais das formigas. As implicações teóricas do padrão comportamental das saúvas são importantes

quando apresentam características peculiares e também quando apresentam semelhanças com outros grupos de formigas.

No capítulo 2 mostramos que as saúvas apresentam os mesmos padrões comportamentais de espécies com diferentes características ecológicas (*Myrmica sabuleti* e *Myrmica ruginodis*), mais precisamente, que coletam alimentos dispersos pelo ambiente (CAMMAERTS; CAMMAERTS, 1980). A resposta a um alimento pequeno ou grande, materializado no experimento como folha presa ou folha solta mostrou-se essencialmente o mesmo na Myrmica spp. e na Atta ssp. Se o alimento puder ser transportado imediatamente, a formiga o carregará, no entanto, se for necessário algum processamento inicial, ela retornará sem carga para o ninho. Além disso, o padrão de marcação da trilha com feromônio também será diferente em cada condição, sendo menos intensa quando a formiga retorna carregada.

A universalidade desses padrões indica que tais comportamentos não têm relação direta com as características ecológicas de cada espécie, nesse caso, a distribuição espaçotemporal do alimento explorado (CAMMAERTS; CAMMAERTS, 1980; LANAN, 2014). Como a quantidade de alimento explorado pela Myrmica pode variar substancialmente (e.g. uma drosófila versus uma barata), foi especulado que as diferenças no comportamento de marcação teriam como causa a mobilização dos números adequados de formigas para a quantidade de alimento disponível.

A hipótese de que as características ecológicas estariam por trás do comportamento de forrageio poderia ser reforçada se as saúvas, que exploram alimento geralmente abundante e concentrado, apresentassem padrões comportamentais diferentes, o que não é verdade de acordo com nossos dados. A manifestação desse padrão nas saúvas pode ser uma reminiscência do modo de vida de seus ancestrais, que pouco afeta o trabalho de forrageio das saúvas atuais, mas também pode ter outras causas.

A interpretação que demos a esses fenômenos é que a diferença na marcação da trilha por operárias que retornam carregadas ou sem carga não se deve a mecanismos de modulação do recrutamento de uma recrutadora, mas a dois comportamentos essencialmente distintos: o recrutamento e o transporte. Isso se reflete também no tipo de interação dessas formigas com suas companheiras no ninho. Essas interações, sim, seriam o

mecanismo de modulação do recrutamento, sendo a quantidade de feromônio presente na trilha apenas um elemento modulado conjuntamente com diversos outros.

No capítulo 3 temos um exemplo no qual as saúvas apresentam diferenças comportamentais em relação às outras espécies: elas formam trilhas de forrageio bifurcadas. Esse fenômeno poderia ser visto apenas como uma curiosidade ou uma particularidade do comportamento da saúva. Como discutido nos capítulos 3 e 4, além de já ter sido mencionado na literatura(ELIZALDE; FARJI-BRENER, 2012), isso é parte inerente da partição de tarefas tão característico das saúvas: um grupo de operárias sobe nas árvores, corta e solta as folhas, enquanto outro grupo coleta as folhas caídas no chão.

Para o contexto específico das saúvas é interessante questionar o porquê desse comportamento, mas há implicações mais importantes relacionados a esse comportamento quando se aborda as causas, ou os mecanismos, que permitem a formação e manutenção de trilhas bifurcadas. De acordo com os modelos teóricos do recrutamento em massa, ou seja, mediado exclusivamente por meio de feromônio, deve haver apenas uma trilha (GOSS et al., 1989) e mesmo que haja uma bifurcação uma das vias será abandonada (CZACZKES; GRÜTER; RATNIEKS, 2015).

Em primeiro momento, as descrições apresentadas no capítulo 3 explicitam as limitações dos modelos explicativos relacionados ao recrutamento em massa, mas as saúvas podem contribuir para a nossa compreensão dos mecanismos envolvidos. Por exemplo, as comparações de respostas individuais de diferentes espécies de formigas em diferentes condições como a presença de feromônio, experiência prévia etc. pode contribuir para a elaboração dos modelos do recrutamento em massa.

No capítulo 4, duas características marcantes das saúvas são discutidas: o polimorfismo e a divisão de trabalhos (incluindo partição de trabalho). Essas duas variáveis, muitas vezes, apresentam estreita relação, sendo comum inclusive a atribuição de nomes relacionados às funções presumidas aos diferentes tamanhos: soldadas, forrageira, caroneiras etc. (LINKSVAYER et al., 2002; WILSON, 1980). Na atividade de forrageio, operárias de diferentes tamanhos e funções mostram-se presentes, mas pouco se sabe sobre a coordenação entre elas. De certa forma, elas estão à margem dos modelos que explicam a atividade coletiva das formigas.

Esse complexo arranjo social por si é um motivo para se prestar atenção às saúvas, mas na coordenação dessas atividades elas se enquadram como um grupo chave para o estudo dos processos auto-organizados. De acordo com o modelo apresentado no capítulo 4, as diferentes atividades observadas nas trilhas de forrageio, tradicionalmente atribuídas a múltiplas castas são, na realidade, produzidas por uma única casta (forrageadora), que respondem diferentemente as características dos alimentos (tamanho, dureza etc.) em função de seu próprio tamanho corporal.

Assim, no presente trabalho, ficou evidente o ganho teórico que a investigação sobre o comportamento social das saúvas pode trazer, um organismo que apresenta uma complexidade social e comportamental excepcionalmente elevada e particularidades que raramente são encontradas em outras espécies. No entanto, as investigações sobre o comportamento das formigas, naturalmente, não devem se focar exclusivamente nas saúvas, mas também em muitas outras espécies.

Como um balanço geral para o presente trabalho podemos dizer que contribui de forma concreta para a maior compreensão do comportamento das formigas, tanto pelos dados apresentados quanto pelas discussões teóricas. Porém, podemos considerar que a maior contribuição não esteja nas respostas ou soluções, mas nas perguntas deixadas. Se as considerações feitas nesse trabalho forem levadas a sério, ela poderá trazer um novo interesse para os mecanismos envolvidos no trabalho coletivo, o que não parece estar no centro das atenções atualmente.

Como exemplificação de algumas dessas questões, que não estão necessariamente explicitadas ao longo do texto: da problematização construída no capítulo 1 resultaram os dois capítulos seguintes, mas o que foi apresentado é apenas uma pequena fração do que se pode ser explorado. Como ponto de partida seria interessante reproduzir os mesmos protocolos experimentais em diversas espécies; experimentos relativamente simples como a resposta a uma trilha em formato de diamante (GOSS et al., 1989) ou a prevalência da memória individual frente a uma trilha química (CZACZKES et al., 2016).

Seguindo a mesma lógica para o capítulo 2 e 3 podemos averiguar se a resposta de marcação de uma formiga que retorna com e sem carga varia também em outras espécies; ou quantas espécies são capazes de formar trilhas bifurcadas e como isso é possível. Para

esses dois capítulos e principalmente para o capítulo 4 se fazem necessários uma infinidade de testes a fim de, se for o caso, consolidar a interpretações construídas porque, apesar de serem usados os dados disponíveis na literatura, na maioria dos casos recebem interpretações bastante diferentes.

## Referências bibliográficas

ANDERSON, C.; BOOMSMA, J. J.; BARTHOLDI, J. J. Task partitioning in insect societies: bucket brigades. **Insectes Sociaux**, v. 49, n. 2, p. 171–180, 1 maio 2002.

CAMMAERTS, M.-C.; CAMMAERTS, R. Food recruitment strategies of the ants Myrmica sabuleti and Myrmica ruginodis. **Behavioural Processes**, v. 5, n. 3, p. 251–270, 1980.

CZACZKES, T. J. et al. Private information alone can trigger trapping of ant colonies in local feeding optima. **The Journal of Experimental Biology**, v. 219, n. Pt 5, p. 744–51, 2016.

CZACZKES, T. J.; GRÜTER, C.; RATNIEKS, F. L. W. Trail Pheromones, An integrative view of their role in social insect colony organization. **Annual Review of Entomology**, v. 60, n. 1, p. 581–599, 7 jan. 2015.

ELIZALDE, L.; FARJI-BRENER, A. To be or not to be faithful: Flexible fidelity to foraging trails in the leaf-cutting ant Acromyrmex lobicornis. **Ecological Entomology**, v. 37, n. 5, p. 370–376, out. 2012.

FOWLER, H. G.; ROBINSON, S. W. Foraging by Atta sexdens (Fonnicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. **Ecological Entomology**, v. 4, n. 3, p. 239–247, ago. 1979.

GOSS, S. et al. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. **Naturwissenschaften**, v. 76, n. 12, p. 579–581, dez. 1989.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The leafcutter ants: civilization by instinct**. [s.l.] Norton, 2011.

LANAN, M. Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 20, n. September, p. 53–70, 2014.

LINKSVAYER, T. A. et al. The Function of Hitchhiking Behavior in the Leaf-cutting Ant Atta cephalotes1. **BIOTROPICA**, v. 34, n. 1, p. 93, 2002.

WETTERER, J. K. Forager polymorphism, size-matching, and load delivery in the leaf-cutting ant, Atta cephalotes. **Ecological Entomology**, v. 19, n. 1, p. 57–64, fev. 1994.

WILSON, E. O. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 7, n. 2, p. 143–156, jul. 1980.