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

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-organização 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,

¹ Publicado originalmente em 1946

levantando-as acima da descomunal cabeça, em longas fileiras pelo trilho limpo, aberto entre a erva rasteira.” (BARRETO, 1983² p. 67)

Nesse exemplo nota-se outro motivo que as tornam tão conhecidas: a sua relação com a agricultura. Por cultivar um fungo simbiote, 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 destruí-las, e o seu número é imenso, como se poderá inferir da grande quantidade de terra que removem.” (WALLACE, 2004³ 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,

² Publicado originalmente em 1915

³ Publicado originalmente em 1889

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 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 simbiote (*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 chegar 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.

BESHES, 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. 19, 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.

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

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

HÖLDOBLER, 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**. Brasília: 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.

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 estudados 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 espaço-temporal 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 as 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* (Formicidae: 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 cephalotes*. **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.