Pedro Leite Ribeiro

Trilhas de saúvas (*Atta sexdens rubropilosa*):
um método que impede a formação de fluxo
bidirecional e mostra que as forrageadoras
resolvem o problema

São Paulo

2009

Pedro Leite Ribeiro

Trilhas de saúvas (*Atta sexdens rubropilosa*):
um método que impede a formação de fluxo
bidirecional e mostra que as forrageadoras
resolvem o problema

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(a): Carlos Navas

Ribeiro, Pedro

Trilhas de saúvas (*Atta sexdens rubropilosa*): um método que impede a formação de fluxo bidirecional e mostra que as forrageadoras resolvem o problema

Número de páginas

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

1. Comportamento 2. Saúvas 3. Trilhas.

Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Fisiologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a) Dr(a)

Prof(a) Dr(a)

Prof(a) Dr(a)

Prof(a) Dr(a)

Prof Dr

Orientador

AGRADECIMENTOS

- Ao Dr. Carlos A. Navas pela orientação, apoio e coragem em me aceitar como seu orientando.
- Ao Dr. André Frazão pela importante participação que teve em parte desse trabalho.
- Ao Dr. Gilberto Xavier pelas valiosas conversas e sugestões relacionadas ao tema de estudos de minha tese.
- Ao Dr. José Guilherme Chauí pelas valiosas conversas e sugestões relacionadas ao tema de estudos de minha tese.
- Ao Dr. Odair Bueno pelas valiosas conversas e as inúmeras colônias de *Atta* doadas.
- Ao Dr. César Ades pela oportunidade de conversar sobre os assuntos teóricos de meu trabalho e sobre etologia de maneira geral.
- Ao CNPq pela bolsa que foi a mim concedida.
- Ao Antônio Da-silva, Marcelo Arruda e Joana Fava Alves, companheiros nas pesquisas sobre formigas no laboratório.
- Ao Rodrigo Pavão pela amizade e apoio durante meu doutoramento.
- À Elisabeth pela companhia e apoio no final dessa jornada.
- À minha família, Fernando, Verenice, João e Mário pelo apoio permanente.
- Ao Departamento de Fisiologia do IB-USP, por ter me acolhido durante meu doutoramento.

Índice:

Capítulo 1: Introdução Geral.....	06
Capítulo 2: Formigas aprendem a usar trilhas unidirecionais.....	75
Capítulo 2.1: Formigas aprendem a usar trilhas unidirecionais (experimento básico).....	78
Capítulo 2.2: A hipótese do achado de rota por acaso.....	100
Capítulo 2.3: Experimento no campo.....	112
Capítulo 2.4: Aumento gradual de eficácia.....	117
Capítulo 2.5: O experimento no escuro.....	130
Capítulo 2.6: Reversão de 180° na fonte de luz.....	138
 Capítulo 3: Discriminação entre objetos familiares e não familiares por formigas saúvas (<i>Atta sexdens rubropilosa</i>).....	146
 Capítulo 4: Discussão final.....	165
 Referencias:	202
 Anexo 1: (Artigo referente ao capítulo 2 PloS ONE 2009 no prelo):.....	214

Capítulo 1

Introdução Geral:

“É a curiosidade do Homem em relação ao funcionamento da Natureza que inspira a Ciência. Sua razão de ser é essa e somente essa: a satisfação do intelecto humano...”

(José Guilherme Chauí)

Talvez a construção do conhecimento, motivada pela curiosidade, como nos sugere José Guilherme, possa seguir dois caminhos distintos e complementares. Nela coexistiriam dois âmbitos, um empírico e outro teórico. O primeiro, almejando investigar questões específicas através de experimentos e observações planejados para este fim, produz um resultado que, usado pelo domínio teórico, possibilita a busca por um entendimento mais geral, capaz de ultrapassar o próprio resultado de um dado experimental, permitindo-nos, enfim, a busca por princípios a serem aplicados a diversas coisas.

Na Grécia Antiga, algumas dessas idéias já estavam postas textualmente, como podemos apreciar neste pequeno excerto, escrito por Platão, ao fazer uso da construção do conhecimento geométrico como exemplificação dessa imbricação entre o inteligível e o concreto:

*“Vocês conhecem, é claro, a maneira como os estudiosos de assuntos como geometria e aritmética começam por postular os números ímpares e pares, ou as várias figuras e os três tipos de ângulos, e outros dados em cada assunto. Esses dados eles tomam como sabidos; e tendo-os adotado como suposições, eles não sentem necessidade de dar nenhuma prova deles para si mesmos ou para os outros, mas os tratam como evidentes por si mesmos. Então, partindo dessas suposições, eles prosseguem até chegar, por uma série de passos consistentes, a todas as conclusões que se puseram a investigar. Vocês também sabem como eles fazem uso de figuras visíveis e discursam sobre elas, embora o que realmente tenham em mente sejam os originais dos quais essas figuras são imagens: eles não estão pensando, por exemplo, neste quadrado em particular nem na diagonal que traçaram, mas sobre o **quadrado** e a **diagonal**; e assim é em todos os casos. Os diagramas que desenharam e os modelos que fazem são coisas concretas, que podem ter suas sombras ou imagens na água, mas agora servem como imagens, enquanto o estudioso procura contemplar aquelas realidades que apenas o pensamento pode apreender. Essa é, então, a classe das coisas que eu chamei de inteligíveis, mas com duas qualificações: primeiro, que a mente, ao estudá-las, é compelida a usar suposições, e porque não pode subir acima delas, não viaja em direção a um primeiro princípio; e, segundo, que a mente usa como imagens aquelas coisas concretas que têm, por sua vez, suas próprias imagens na seção abaixo delas e que, em comparação com essas sombras e reflexos, são consideradas mais palpáveis e valorizadas por isso.”*

(A república VI – Platão; Tradução do inglês para o português de Pedro Ribeiro)¹

É claro que a busca por princípios gerais em Biologia é algo, provavelmente, mais difícil, ou, no mínimo, mais arriscado do que em

¹ Tradução do Grego para o Inglês de Benjamin Jowett, Professor de Grego de Oxford: “You are aware that students of geometry, arithmetic, and the kindred sciences assume the odd and the even and the figures and three kinds of angles and the like in their several branches of science; these are their hypotheses, which they and everybody are supposed to know, and therefore they do not deign to give any account of them either to themselves or others; but they begin with them, and go on until they arrive at last, and in a consistent manner, at their conclusion?”

Yes, he said, I know.

And do you not know also that although they make use of the visible forms and reason about them, they are thinking not of these, but of the ideals which they resemble; not of the figures which they draw, but of the absolute square and the absolute diameter, and so on-- the forms which they draw or make, and which have shadows and reflections in water of their own, are converted by them into images, but they are really seeking to behold the things themselves, which can only be seen with the eye of the mind? That is true.

And of this kind I spoke as the intelligible, although in the search after it the soul is compelled to use hypotheses; not ascending to a first principle, because she is unable to rise above the region of hypothesis, but employing the objects of which the shadows below are resemblances in their turn as images, they having in relation to the shadows and reflections of them a greater distinctness, and therefore a higher value.”

outras áreas do conhecimento, como, por exemplo, a geometria e a matemática. No imenso espectro de variabilidades da biologia, o *status quo* do conhecimento biológico convida-nos a acreditar na existência de inúmeras particularidades.

Darwin, por exemplo, ao propor a teoria da evolução (Darwin, 1859), fez uso de observações a respeito do comportamento e morfologia de diversas espécies animais. E, ao integrá-los ao conhecimento que adquiriu sobre as características dos ambientes onde viviam, propôs uma teoria que explicasse o surgimento das diferenças e similaridades entre os animais. Essa teoria culminou em uma das mais gerais da Biologia, cuja pretensão foi a explicação do surgimento de todas as espécies animais e vegetais.

Nesse contexto, teorias gerais que englobem todas as particularidades da biologia são raras, e, comumente, acompanhadas de muitas controvérsias. Darwin, ao propor a teoria da Seleção Natural, em seu livro *Origem das Espécies*, questiona a abrangência de sua teoria quando, por exemplo, menciona os insetos sociais: “há que se admitir a existência de casos que apresentam especial dificuldade com relação à teoria da seleção natural. Um dos mais curiosos é o da existência de duas ou três castas definidas de formigas-operárias ou fêmeas estéreis na mesma comunidade de insetos” (Darwin, 1859). Ou seja, a idéia de que a seleção natural agiria exclusivamente sobre o indivíduo traz uma dificuldade para a explicação de como teriam sido selecionadas as relações altruísticas das

castas inférteis de uma colônia de formigas. Afinal, nesse caso, como a esterilidade de um indivíduo pode ter sido selecionada? Se um indivíduo é estéril, jamais poderá deixar descendentes e não terá qualquer aptidão, algo que, pensando sob o olhar clássico da evolução, torna-se impossível e paradoxal.

É nos animais eusociais que esse aparente paradoxo na teoria da evolução evidencia-se, já que eles têm uma divisão de tarefas reprodutivas, de forma que alguns indivíduos nunca deixam descendentes diretos. Wilson, em 1971, estipula três critérios, que têm a pretensão de classificar todas as espécies animais com relação aos níveis de socialidade, a saber: 1) que indivíduos da mesma espécie ajudam de forma cooperativa na criação dos jovens; 2) que há uma divisão de tarefas reprodutivas, uma sociedade em que um grupo de indivíduos é infértil e colabora com a criação dos filhos dos indivíduos férteis da colônia; e 3) a existência de uma sobreposição de pelo menos duas gerações, de forma que os filhos possam ajudar seus pais. Sob a perspectiva de Wilson, os animais ditos eusociais são apenas aqueles que exibem os três critérios por ele estipulados (Wilson, 1971). Portanto, é importante notar que existem também vários estágios considerados intermediários, como, por exemplo, os seres humanos, que são capazes de comportamentos solidários com a prole alheia, sem, no entanto, abdicarem de sua própria capacidade reprodutiva.

A proposta de Wilson esteve, provavelmente, conectada aos estudos de Hamilton que, em 1964, publicou dois trabalhos que procuravam explicar, sob a luz da seleção natural (Hamilton, 1964a; 1964b), o comportamento eusocial nas diferentes espécies animais. Sob essa perspectiva, ambas as pesquisas introduziram uma nova e importante idéia no contexto da evolução, a idéia da *seleção de parentesco*. Para entendermos a concepção desta idéia, temos, antes de tudo, que explanar outro conceito fundamental, a saber, o conceito de aptidão abrangente (fitness inclusivo, ou fitness total), que é a base da teoria de Hamilton ao definir aptidão (fitness) como a capacidade de um indivíduo transmitir seus genes para as gerações futuras.

Aptidão abrangente é o resultado da soma da aptidão direta com a aptidão indireta. A aptidão direta é oriunda da capacidade reprodutiva do indivíduo em questão, enquanto que a aptidão indireta é dada pela capacidade reprodutiva dos outros membros da comunidade em que o animal vive, e que guardam algum tipo de parentesco com o indivíduo de referência. Como o cálculo da aptidão indireta leva em conta, necessariamente, a consideração do grau de parentesco dos outros membros da comunidade com o indivíduo em questão, quanto maior o grau de parentesco com os parentes reprodutivamente ativos, maior seria, então, a aptidão indireta desse indivíduo. Assim, a capacidade reprodutiva de membros geneticamente relacionados (parentes) de um determinado

indivíduo tem uma importante participação na aptidão abrangente (total) do indivíduo. Dessa forma, temos a aptidão abrangente de um indivíduo parcialmente desvinculada da capacidade do indivíduo de gerar filhos, pois os seus genes podem ser transmitidos para as gerações futuras, por exemplo, pelos seus irmãos, através dos sobrinhos, consistindo, nisso, o principal argumento sobre o qual Hamilton teceu a sua teoria. Portanto, do ponto de vista de Hamilton, comportamentos altruísticos poderiam ser justificados pelo aumento da aptidão indireta, desde que este aumento seja maior do que o prejuízo na aptidão direta que o comportamento altruístico possa provocar no indivíduo que faz a generosidade. Ou seja, trata-se, nesse caso, de um aumento na aptidão total. Assim, em situações particulares em que exista um alto grau de parentesco entre os membros de uma comunidade, pode ser mais vantajoso, do ponto de vista da transmissão de genes para gerações futuras, abdicar da aptidão direta em prol da aptidão indireta. É em sociedades partenogênicas que este raciocínio ganha força, afinal, as irmãs compartilham, em média, 75% dos genes umas com as outras, enquanto que mães e filhas compartilham apenas 50% dos genes, o que torna a aptidão indireta potencializada. Quanto à transmissão gênica, pode tornar-se mais interessante que se tenha maior cuidado com as irmãs do que com os próprios filhos. Estas idéias parecem, portanto, acalmar as críticas com relação à espetacular contradição de que a seleção natural teria levado ao surgimento de

indivíduos que não têm qualquer capacidade de transmitir os seus genes diretamente, algo que, à primeira vista, pode parecer impossível de ser selecionado. Afinal, a teoria da seleção natural versa: os indivíduos que são selecionados são aqueles que têm maior capacidade de deixar descendentes.

Desse modo, uma vez que temos uma explicação lógica e coerente sobre o *status quo* dos sistemas biológicos que nos propusemos a estudar, por que não tentarmos explicar o surgimento dos sistemas biológicos eusociais? Podemos, com isso, nos perguntar: quais eram – ou deveriam ser – as condições ecológicas dos ancestrais desses animais eusociais que hoje conhecemos? Ora, sabemos que o comportamento eusocial surgiu ao menos onze vezes no grupo dos insetos, comportamento este que pode ser observado, por exemplo, em *isoptera*, *thysanoptera*, *hemíptera*, *coleóptera* e *himenóptera*, que são grupos de insetos filogeneticamente distantes.

Dessa forma, a descoberta de características comuns aos ancestrais destes grupos pode ser de grande valor para o entendimento de quais são as condições necessárias ou pelo menos favoráveis ao surgimento de animais eusociais. Infelizmente, o estudo de fósseis é pouco revelador com relação ao comportamento e às condições ecológicas de um determinado momento da história evolutiva. Como há poucas informações extraídas das estruturas morfológicas que podem evidenciar algum tipo de comportamento, torna-se necessário recorrer-se aos estudos sobre a fossilização de grupos de insetos,

que, formada num único evento, pôde eternizar um momento da vida social de uma determinada espécie. As fossilizações de formigas aladas e de outras ápteras podem revelar a existência de indivíduos tanto férteis como estéreis, o que seria um indicativo de eusocialidade. Infelizmente, as condições ecológicas em que estes animais vivem são de difícil ou praticamente impossível fossilização, e os estudiosos do assunto devem construir inferências teóricas para demonstrar como deveriam ser as condições ecológicas dos ancestrais dos animais eusociais que conhecemos hoje. Tais inferências, por sua vez, podem estar apoiadas nas poucas evidências fósseis, como também nas características comportamentais e ecológicas dos animais que hoje se encontram em estágios intermediários de socialidade, ou, ainda, no próprio estudo dos animais eusociais da atualidade.

De maneira geral, acredita-se que algumas condições devam ser satisfeitas para que exista a possibilidade do surgimento da eusocialidade. Em primeiro lugar, é preciso que exista uma situação ecológica tal que grupo de indivíduos da mesma espécie sejam obrigados a viver juntos. E isso se deve tanto porque vivem em ninhos, ou pela necessidade de manutenção de um território que, dificilmente, possa ser mantido por um único indivíduo. Em segundo lugar, devido às necessidades alimentares restritas, a procura por alimento torne-se, demasiado, intensa, que acabe por inviabilizar o cumprimento das outras tarefas que este indivíduo precisa

fazer, como, por exemplo, o seu cuidado com a prole (Wilson, 2008). Portanto, através de todos esses fatores, parece existir uma situação em que as condições ecológicas adversas obriguem o trabalho coletivo através da imposição de dificuldades à vida solitária.

Como visto, uma teoria, ao pretender explicar a eusocialidade, deve, também, dar conta das explicações acerca de suas origens. A idéia de seleção de parentesco pode parecer, às vezes, insuficiente, isto quando consideramos as condições pré-eusociais, principalmente quando se leva em consideração o surgimento da eusocialidade em cupins (diplobiontes), como também em formigas, cujas fêmeas foram fecundadas por vários machos. Afinal, nesses casos a relação de parentesco entre os irmãos deixa de ser de 75% e pode passar para menos de 30%. Nesse contexto a aptidão indireta nunca será maior que a aptidão direta – pois cuidar da própria prole será sempre mais vantajoso do que abdicar dos próprios filhos em favor dos filhos de seus pais. Surge, então, uma idéia alternativa ou, pelo menos, complementar às idéias de Hamilton (seleção de parentesco). Esta idéia – inicialmente apresentada por Richard Alexander, em 1974, e que ganha apoio mais de 20 anos depois (Foster, Ratnieks *et al.*, 2000; Foster, Wenseleers *et al.*, 2001; Ratnieks, Monnin *et al.*, 2001; Wenseleers, Ratnieks *et al.*, 2003) – introduz um novo conceito dentro do contexto da evolução da eusocialidade: *o altruísmo forçado*.

Idéias e concepções como essas ganham suporte em recentes estudos com diferentes espécies de insetos sociais que, em diversos trabalhos, descrevem uma série de comportamentos agressivos dentro da sociedade de insetos (Ratnieks e Nolan, 1988; Ferracane e Ratnieks, 1989; Ratnieks e Visscher, 1989; Oldroyd e Ratnieks, 2000; Anderson, Franks *et al.*, 2001; Franks, Sendova-Franks *et al.*, 2001; Oldroyd, Halling *et al.*, 2001; Oldroyd, Wossler *et al.*, 2001; Oldroyd, Ratnieks *et al.*, 2002; Ratnieks e Wenseleers, 2005; Camargo, Lopes *et al.*, 2006; Ratnieks, 2006; Ratnieks, Foster *et al.*, 2006; Ratnieks e Wenseleers, 2008), que podem ser resumidos em três tipos: 1) Coerção – comportamento social agressivo, que pune e policia o comportamento individual egoísta. 2) Manipulação parental – comportamento exibido pelos pais, que visa à persuasão dos filhos para que cuidem dos irmãos. 3) Policiamento – comportamento de inibição da atividade de reprodução de determinada operária, que pode acontecer pela destruição dos ovos postos ou agressão física a ela (Ratnieks e Wenseleers, 2008). É a descrição de tais comportamentos que levou os estudiosos do assunto a acreditarem que os comportamentos tidos como altruístas poderiam não ser voluntários como a idéia de Hamilton supunha. Há, a partir desse posicionamento, uma sutil e importante diferença na compreensão de como se deu o surgimento do comportamento eusocial, já que a questão permissiva e causal do surgimento de castas inférteis não mais estaria pautada somente nas relações genéticas entre os indivíduos que

vivem conjuntamente; mas, preponderantemente, esse surgimento consistiria no comportamento agressivo de membros dominantes dentro do grupo, o que levaria à esterilidade de alguns indivíduos que a ele pertencem. É claro que essas descobertas não necessariamente são contrárias as idéias de seleção de parentesco, elas podem inclusive servir de substrato para uma nova classe de argumentação a que suporte as idéias de Hamilton.

É evidente que as idéias de Hamilton não podem ser desconsideradas ou totalmente substituídas, afinal, a razão pela qual se deu a origem do comportamento eusocial é um assunto que ainda não está totalmente elucidado. Poderíamos argumentar do ponto de vista evolutivo que, por exemplo, a manutenção das relações altruísticas pacíficas em animais eusociais pode ter como explicação parcial – ou até mesmo total – as idéias de seleção de parentesco. De qualquer modo, a idéia que nos parece ser mais sólida até o momento, com relação ao comportamento social das diferentes espécies animais, é a de que, dentro do grupo, o comportamento altruísta parece ser prejudicial para o indivíduo que pratica a generosidade, enquanto que, quando há uma comparação entre grupos, parece-nos que o grupo que exhibe comportamento altruísta entre os seus membros angaria alguma vantagem (Wilson, 2008).

Assim, o estudo a ser apresentado pretende – através de investigações empíricas de aspectos sociais e individuais das formigas

saúvas, quanto à organização de suas trilhas – estabelecer algumas inferências teóricas a respeito da organização social das saúvas e de suas capacidades individuais. Vale ressaltar que a compreensão da organização social das saúvas pode transcender esta espécie em particular e também incluir, de alguma forma, sistemas biológicos diversos, como, por exemplo, o de outros insetos sociais.

O assunto estudado:

Insetos sociais despertam a curiosidade de pesquisadores pelos mais variados aspectos, que se estendem desde as questões taxonômicas até assuntos relacionados à sociobiologia. As misteriosas relações de altruísmo ou *seleção de parentesco*, e sua imediata aproximação com questões evolutivas sofisticadas, são, em nossa opinião, apenas uma das muitas coisas ainda não respondidas completamente sobre esses insetos. No entanto, o que esse trabalho procura investigar é o assunto específico da formação e manutenção de trilhas de forrageamento de formigas saúvas, com implicações a respeito do conhecimento de suas capacidades individuais e coletivas.

Em 1973, Karl von Frisch, por conta de seus trabalhos com abelhas, dividiu o prêmio Nobel de fisiologia e medicina com Lorenz e Tinbergen. A partir de então, estudos em comportamento animal ganharam atenção do mundo acadêmico. Von Frisch foi premiado principalmente pelos trabalhos que demonstraram os mecanismos comportamentais, que permitem o forrageamento em colônias de abelhas (Frisch, 1967). Ele mostrou que uma operária de abelha pode informar suas companheiras tanto sobre a localização como sobre a qualidade de uma fonte de alimento. Essas observações encontraram comprovação empírica a respeito do aumento de eficácia de forrageamento em estudos feitos mais de 30 anos depois das observações iniciais de Frisch. Testes experimentais mostraram que a

dança das abelhas tem uma grande importância no aumento de eficácia do forrageamento (Sherman e Visscher, 2002). Da mesma forma que as abelhas, as formigas são insetos sociais que têm de localizar fontes de alimento distantes de seus ninhos. Esta interessante habilidade destes insetos, baseada em mecanismos ainda não conhecidos completamente, despertou – e desperta – a curiosidade de cientistas das mais variadas áreas do conhecimento, como, por exemplo, Feynman, prêmio Nobel de física, que formulou algumas das perguntas mais fundamentais a respeito desta questão: I - Como as formigas acham as coisas? II - Como elas sabem aonde ir? III - Elas podem informar umas às outras onde a comida está da mesma forma que as abelhas? IV - Elas têm algum senso de geometria? (Feynman citado em (Ratnieks, 2005)).

Até o momento, são conhecidos vários mecanismos envolvidos na formação e manutenção de trilhas de formigas capazes de nos ajudar na formulação de respostas às perguntas de Feynman. Sem dúvida, o mais conhecido e, talvez, o mais importante deles seja o sistema de marcação de trilhas por feromônios (Carthy, 1950; , 1951; Wilson, 1959; Wilson, Edward O., 1962; Wilson, E. O., 1962; Littledyke e Cherrett, 1978; Holldobler e Wilson, 1990). Além disso, existem vários outros mecanismos que, certamente, têm, também, grande importância, tais como: **1) Orientação por “dicas” visuais** (Vilela, Jaffe *et al.*, 1987; Aron, Deneubourg *et al.*, 1988; Wehner, 2000; , 2001; Sommer e Wehner, 2005;

Wehner, Boyer *et al.*, 2006; Wehner e Muller, 2006); **2) Integração espacial** (Knaden e Wehner, 2006; Merkle, Rost *et al.*, 2006; Ronacher, Westwig *et al.*, 2006; Collett, Graham *et al.*, 2007; Narendra, 2007b; 2007a; Narendra, Cheng *et al.*, 2007; Norgaard, Henschel *et al.*, 2007; Hironaka, Inadomi *et al.*, 2008; Jing, Hu *et al.*, 2008; Merkle e Wehner, 2008; Riveros e Srygley, 2008; Seidl e Wehner, 2008; Wolf, 2008); **3) Noções de geometria e polaridade** (Jackson, Holcombe *et al.*, 2004); **4) Mecanismos que permitem à formiga saber a distância percorrida** (Ribeiro, 1972; Wohlgemuth, Ronacher *et al.*, 2002; Wittlinger, Wehner *et al.*, 2006; , 2007); **5) Orientação por “dicas” magnéticas** (Jander e Jander, 1998; Esquivel, Acosta-Avalos *et al.*, 1999; Acosta-Avalos, Esquivel *et al.*, 2001; Camlitepe, Aksoy *et al.*, 2005; Wajnberg, Alves *et al.*, 2005; Riveros e Srygley, 2008). Se aceitarmos a idéia de que se tratam de vários mecanismos em questão – e não somente de um, que tenha uma única regra que permite às formigas encontrarem fontes de alimento e voltarem para casa –, seremos levados a acreditar que, de alguma forma, cada formiga pode ser capaz de integrar as diferentes informações, com significados distintos, antes da tomada de decisão para qual caminho devem seguir. Portanto, a presente área de estudo vislumbra, como desafio central, o entendimento dos mecanismos que permitem aos insetos sociais apresentarem os comportamentos que observamos, sem que se deixe de entender as unidades que compõem esse tipo de sistema biológico.

Nesta introdução, pretendemos apresentar uma breve discussão a respeito da organização social dos insetos sociais, para tanto será apresentada a idéia da auto-organização, bem como os prováveis limites dessa idéia. A dicotomia *complexidade individual x complexidade social* será apresentada como um ponto chave na discussão sobre os insetos sociais, e para isto, alguns exemplos serão apresentados e explicados ao longo deste texto.

A teoria da auto-organização:

No livro *Self-Organization in Biological Systems*, contamos com uma breve definição do que os autores concebem como um sistema auto-organizado (Self-Organization): “*Self-organization is a process in which pattern at the global level of a system emerges solely from numerous interactions among the lower-level components of the system. Moreover, the rules specifying interaction among the system's components are executed using only local information, without reference to the global pattern*” (Camazine, Deneubourg *et al.*, 2003). Por exemplo, em nossa opinião, a incrível habilidade de insetos sociais construírem ninhos, cuja complexidade e sofisticação parecem ultrapassar qualquer possibilidade de compreensão por parte de cada formiga, é o ponto de partida de teorias como *Self-Organization*. O fato dos insetos sociais apresentarem desempenhos – como na construção de ninhos – em que o tempo para construção é muitas vezes maior do que o tempo de vida de cada operária é, sem dúvida, uma evidência destacável para os defensores de uma teoria nesses moldes (Sumpter, 2006).

A óbvia impossibilidade de execução das tarefas feitas por cada indivíduo de toda a colônia de insetos sociais faz com que acreditemos que regras de interação sociais são as responsáveis para que o sistema se auto-organize e que tornem possíveis os fatos observados. Uma vez que a

execução da tarefa completa por cada indivíduo é impossível, a necessidade de **compreensão** do processo global, por parte de cada operária, pode não ser necessária. Assim, a formiga, ao seguir por um caminho, pode ter apenas o conhecimento da concentração *local* de feromônios sem o conhecimento *total* da trilha. Isso nos leva a concluir que, quanto mais sofisticadas as organizações sociais (colônias grandes, polimorfismo de operárias, comportamento especializado), menor a necessidade de complexidade individual, pois o sistema auto-organizado “daria conta” de fazer o que precisa ser executado, sem que exista necessidade de que haja operárias “espertas”. O oposto a essa relação também pode se verificar quando ninhos pequenos, com poucas regras sociais de interação, fazem com que cada indivíduo seja responsável pela execução total, ou quase total, de tarefas complexas, sem que haja, para isto, o “apoio” da colônia, como no caso de tarefas desenvolvidas por cada operária individualmente” (Anderson e Mcshea, 2001; Gautrais, Theraulaz *et al.*, 2002).

Uma consequência que acreditamos poder existir em sistemas auto-organizados consiste no fato de que o resultado da auto-organização pode trazer elementos surpreendentes, difíceis de serem previstos com a análise simples de seus componentes. Partindo-se dessa visibilidade de conjunto, poderiam emergir sistemas cujo resultado fosse maior do que a soma das partes que compõem esse mesmo sistema.

Mais do que a soma de suas partes:

“A concrete example of a mathematical prediction that spans all systems subject to positive feedback is that these systems are **more than the sum of their parts**” (Aristotle, *Metaphysica*, 10f–1045). Através desse ponto de partida, isto significa que, para um sistema, quando temos uma “saída” – que deve ser fruto dos componentes que nele estão postos – o resultado não é o de uma linha reta, de forma que não temos apenas a soma das partes inicialmente colocadas nesse sistema. A título de ilustração, podemos demonstrar esse fato por meio de dois exemplos com trilhas de formigas, sendo que, no primeiro, não temos um sistema de retro-alimentação positiva e, portanto, não se trata de um sistema em que temos mais do que a soma de suas partes. E já, no segundo, temos uma trilha de formigas que se mantém com o uso de feromônios e, portanto, tem-se mais do que a soma de suas partes. Passemos às duas exemplificações:

1) Imaginemos uma colônia de formigas com poucos membros e uma fonte de alimento distante. A quantidade reduzida de formigas e a distância da fonte de alimento podem fazer com que o tempo que cada formiga gaste para percorrer toda a trilha, bem como recrutar uma nova formiga, seja maior do que o tempo necessário para que o feromônio depositado por ela evapore. Dessa forma, cada formiga que coletar um

pouco de alimento terá que descobrir novamente o caminho, e não terá os feromônios como guia, levando, desse modo, mais tempo para cumprir sua tarefa. 2) Agora especulemos uma colônia grande, com formigas suficientes para que o caminho entre o ninho e a fonte de alimento mantenha-se marcado por feromônios, pois existem formigas suficientes envolvidas nesta tarefa para que o tempo de trânsito até que o recrutamento aconteça seja menor do que o tempo para que o feromônio depositado evapore. Nesta situação, as formigas recrutadas não terão que descobrir novamente o caminho até a fonte de alimento, bastando seguir a trilha de feromônios. Assim, o tempo gasto por cada formiga para pegar uma porção de alimento será menor. Temos, portanto, como diferença fundamental entre os dois exemplos, no segundo, a existência de um sistema de retro-alimentação positiva – mais formigas, mais feromônios – o que torna o processo de coleta mais eficaz. Então, se compararmos, neste caso, a eficácia medida em termos de quantidade de alimento coletado por formiga/por tempo, na relação entre as formigas do exemplo 1 e do exemplo 2, chegaremos à conclusão de que as formigas do segundo exemplo são mais eficazes, e todo o sistema, por consequência, também o é. Concluiremos, a partir desses dois exemplos, que a existência de um sistema positivo de retro-alimentação faz com que tenhamos, no segundo exemplo, mais do que a soma de suas partes (Beekman, Sumpter *et al.*, 2001).

Como observamos nos exemplos anteriores, temos situações em que podemos considerar o funcionamento do sistema de forma que o resultado final seja mais do que a simples soma de suas partes e situações em que o sistema funciona como se tivéssemos apenas a soma de suas partes. De maneira geral, podemos considerar que, nas situações em que cada uma das partes funciona de maneira independente – sem se deixar influenciar pelas marcações químicas ou pela presença de outros indivíduos –, o resultado obtido é apenas a simples somatória de suas partes. No entanto, quando, de alguma forma, houver mecanismos de retro-alimentação positiva no sistema o resultado final será maior do que a soma de suas partes.

Alternativas à auto-organização:

Os mesmos autores que propuseram a teoria da auto-organização no livro *Self-organization in biological systems* advogam que não são todos os comportamentos de animais sociais – e eventualmente até o de animais não sociais – que podem ser explicados segundo o princípio da teoria proposta. Eles nos fornecem quatro exemplos de sistemas que não são auto-organizados: I) Líder: informações advindas de um membro do grupo melhor informado, ditando as regras e determinando, no sistema, os padrões de comportamento. Podemos lembrar, ainda, que sistemas auto-organizados podem ser parcialmente influenciados por um líder. Exemplo:

um barco a remo com um membro, que, através do uso de um tambor, é capaz, hipoteticamente, de sincronizar as remadas dos remadores. II) “*Blueprint*”: informação completa presente em cada membro do grupo sobre **o que** deve ser feito. Exemplo: uma orquestra, na qual cada músico recebe a música completa e não só o que ele deve fazer especificamente. Neste caso, a presença do maestro, que dita o ritmo da música, também exerce uma influência, que poderia ser classificada como a presença de um líder. III) Seguindo uma receita: informação completa ou parcial presente em cada membro do grupo sobre **como** algo deve ser feito. Exemplo: um cozinheiro que prepara um bolo. IV) Molde: características físico-morfológicas servem de guia completo do que deve ser feito. Exemplo: uma formiga que, ao cortar um pedaço de folha, toma como parâmetro o seu próprio corpo como molde do tamanho do fragmento a ser cortado (Camazine, Deneubourg *et al.*, 2003).

No entanto, há vários outros comportamentos que se pretende explicar à luz da teoria da auto-organização. A seguir apresentamos um exemplo de um comportamento amplamente observado em formigas (como as formigas encontram o caminho mais curto). Ele é tido como um exemplo de ouro de como um comportamento de insetos sociais pode ser explicado através da teoria da auto-organização. Aqui ele é apresentado sob a ótica da

teoria, bem como os prováveis limites do entendimento do comportamento sob essa ótica.

Complexidade individual *versus* complexidade social:

Talvez o gargalo teórico mais importante nas teorias de auto-organização – e nas modelagens matemáticas propostas sobre o funcionamento de sistemas biológicos – seja a compreensão de quais seriam os limites para que as partes que compõem o sistema coletivo estejam em unidades que seguem algumas poucas regras de forma sempre igual, e sem qualquer modulação individual. Quanto maior a complexidade de cada um dos membros do sistema, e, portanto, de sua capacidade de modulação, maior será a distância entre o modelo de auto-organização proposto e o entendimento completo de como o sistema funciona. A complexidade individual de cada membro da comunidade social é, certamente, menos visível do que as regras de interação, o que, por si só, torna a sua compreensão mais difícil. No entanto, apesar de muitas vezes estar escondida, ela pode ter um papel relevante no funcionamento do sistema.

A teoria sobre sistemas biológicos auto-organizados pode ser definida da seguinte forma: auto-organização é um processo em que o padrão do nível global do sistema emerge, exclusivamente, das numerosas interações entre os componentes básicos que compõem o sistema. Por consequência, as regras que especificam as interações entre os componentes do sistema são executadas com base exclusiva nas

informações locais, sem uma referência ao padrão global (Camazine, Deneubourg *et al.*, 2003).

Claramente, tem-se a impossibilidade de execução completa das tarefas feitas, por exemplo, por cada indivíduo da colônia de insetos sociais, levando-nos a acreditar que as regras sociais de interação sejam as responsáveis para que o sistema se auto-organize, e aquilo que podemos observar possa ser feito. Assim, a formiga, ao seguir por uma trilha, pode ter apenas o conhecimento da concentração local de feromônios, sem que, para tanto, possua o conhecimento total da trilha. Porém, não é difícil extrapolarmos o alcance dessas idéias a outros sistemas biológicos, inclusive humanos. Se, por exemplo, observarmos o trânsito de qualquer cidade do mundo, não teremos dificuldade em criar uma explicação a respeito de seu funcionamento elaborado a partir de idéias de auto-organização. Afinal, os carros fluem pelas ruas e avenidas, seguindo algumas poucas regras – o que denominamos as leis de trânsito – de forma que cada motorista deve seguir aquelas poucas regras para que o trânsito flua, sem que, em momento algum, exista a necessidade do entendimento completo por parte de cada motorista: de como funciona todo o sistema de tráfego, o seu complexo de ruas e particularidades, etc. Uma vez que o modelo teórico é construído, este poderá, inclusive, possibilitar a previsão sobre o que deve acontecer com o sistema, caso modificações sejam feitas,

como, por exemplo, o aumento do número de carros, a mudança nos tempos dos sinais de trânsito, ou ainda a mudança na velocidade máxima permitida, entre outras. Este modelo será, portanto, capaz de nos ajudar a entender o funcionamento do tráfego de uma cidade, porém, pouca informação nos dará sobre os seus indivíduos (os motoristas) e suas particularidades, capacidades e pensamentos (Sumpter, 2006).

Uma consequência que se acredita poder existir em sistemas auto-organizados é que o resultado da auto-organização traga situações e feitos surpreendentes, difíceis de serem previstas com a análise simples de seus componentes. O fato de trilhas de formigas serem, na maioria das vezes, o caminho mais curto – ou algo próximo do caminho mais curto – entre o ninho e a fonte de alimento é considerado um interessante exemplo de soluções para problemas sofisticados (encontrar o caminho mais curto), que podem ser encontrados através de algumas poucas regras (Beckers, Deneubourg *et al.*, 1992a). Acredita-se que formigas depositem feromônios quando se movimentam tanto na direção entre o ninho e a fonte de alimento, como vice-versa (Carthy, 1950; 1951; Wilson, E. O., 1962; Wilson, 1971). Sabe-se também que os feromônios são voláteis e que, sob condições ambientais similares (vento e temperatura), têm taxas de evaporação parecidas. Logo, o caminho que tiver uma quantidade maior de formigas por unidade de tempo e espaço terá uma concentração maior de

feromônios (Holldobler e Wilson, 1990). E como concentrações de feromônios maiores exercem um poder de atração de formigas maior do que concentrações menores, numa determinada situação em que existam dois caminhos, um longo e outro curto, o caminho curto tenderá a apresentar uma concentração maior de feromônios, o que, conseqüentemente, tornar-se-á o caminho escolhido pela maioria das formigas. Afinal, se, no início (antes que as trilhas sejam marcadas), cada formiga tiver a mesma chance de seguir pelo caminho curto ou pelo caminho longo, e como o caminho curto estará melhor marcado simplesmente pelo fato de ser mais curto – pois, supondo que as formigas andem sempre na mesma velocidade, as que escolheram o caminho curto vão percorrer e marcar o caminho inteiro num intervalo de tempo menor do que aquelas que escolheram o caminho longo – isto acarretará numa concentração maior de feromônios no caminho curto (Beckers, Deneubourg *et al.*, 1993).

Uma vez que formigas sempre depositam feromônios quando caminhando nas trilhas, e estas substâncias as atraem para as trilhas, temos um clássico exemplo de retro-alimentação positiva. Vale ressaltar, contudo, que pelo menos cinco premissas são necessárias para que esse processo funcione conforme o proposto: 1- Formigas depositam feromônios quando viajam nos dois sentidos; do ninho para a fonte de alimento e no sentido oposto. 2- As formigas comportam-se exatamente da mesma maneira em

caminhos curtos ou longos e não teriam, portanto, o conhecimento da distância percorrida. 3- A escolha sobre o caminho a seguir é baseada, exclusivamente, na concentração de feromônios nas trilhas, de forma que as formigas não têm nenhum tipo de memória a respeito do caminho feito. 4- Uma vez que uma formiga escolhe um caminho, ela o percorre por completo e escolhe o mesmo caminho para voltar ao ninho. 5- A taxa de evaporação do feromônio é constante quando mantidas as condições ambientais (Camazine, Deneubourg *et al.*, 2003).

A necessidade dessas cinco premissas certamente é um ponto a ser considerado antes de se aceitar a teoria proposta, afinal, as formigas, não necessariamente, comportam-se exatamente da forma sugerida. Por sua vez, testes experimentais, nos quais dois caminhos de diferentes distâncias são oferecidos para as formigas como únicas opções de trânsito entre o ninho e a fonte de alimento, mostraram que as formigas quase que invariavelmente escolhem o caminho mais curto (Beckers, Deneubourg *et al.*, 1992b). Alguém poderia, então, argumentar que a teoria estaria comprovada de forma definitiva.

Porém, a distância entre a situação experimental proposta e a situação real de forrageamento, à qual as formigas estão submetidas, deve ser um fator a ser considerado (Sumpter, 2006). Afinal, formigas encontram o caminho mais curto em situações mais sofisticadas do que a

apresentada no teste empírico. Por exemplo, num ambiente natural, as formigas lidam com maior possibilidade de caminhos do que apenas os dois percursos presentes na montagem experimental. Nesta situação, em que não há uma “sugestão” do caminho a ser seguido, como na montagem experimental, estas formigas precisam construir a solução de forrageamento a partir do zero. Conseqüentemente, este fato leva-nos a questionar se o comportamento das formigas, previsto pelos padrões sugeridos no modelo teórico, serviria para uma situação natural com maior complexidade de opções de forrageamento.

Se voltarmos ao exemplo da otimização da distância de forrageamento por formigas, não será difícil encontrar exemplos em que a formiga teórica pode ser incapaz de desempenhar a tarefa feita pela formiga real. Para tanto, basta imaginarmos uma situação em que a trilha curta seja oferecida para a colônia apenas depois que a atividade de forrageamento já esteja estabelecida na trilha longa. Nesta situação, a colônia, composta por formigas teóricas, não estabeleceria a trilha curta como preferencial, pois a concentração de feromônios na trilha longa seria sempre maior. O fluxo de formigas, previamente estabelecido na trilha longa, seria responsável pela manutenção de altas concentrações de feromônios nela e, assim, se, nesta situação, as colônias de formigas reais estabelecerem como trilha preferencial a trilha curta, o modelo teórico teria de ser abandonado, revisto ou mesmo incorporar novas regras de interação.

As trilhas químicas de forrageamento de várias espécies de formigas constituem o exemplo predileto dos teóricos da auto-organização. A intensidade do controle exercido pelos feromônios sobre o comportamento das obreiras forrageadoras foi a inspiração da idéia de simplicidade individual, transferindo para as regras de interação a capacidade da ação coletiva para se conseguir resultados funcionais (Wehner, 2003; Jackson, Holcombe *et al.*, 2004; Ratnieks, 2005; Robinson, Jackson *et al.*, 2005; Dussutour, Nicolis *et al.*, 2006; Jackson e Ratnieks, 2006). No entanto, são poucos os estudos em que as formigas tenham tido de enfrentar situações que imponham obstáculos ao funcionamento normal das trilhas, embora tais situações sejam a melhor maneira de se examinar o alcance e os limites dos modelos que têm o mérito da parcimônia, porém, a simplificação excessiva pode distanciar a formiga teórica da formiga real.

“As coisas devem ser feitas o mais simples possível, mas não qualquer simples” (Albert Einstein).

O exemplo das formigas *Temnothorax*:

As formigas *Temnothorax* têm sido muito estudadas no contexto da investigação dos aspectos sociais e individuais da organização de suas colônias (Moglich, 1978; Mallon, Pratt *et al.*, 2001; Pratt, Mallon *et al.*, 2002; Pratt, 2005b; 2005a; Pratt, Sumpter *et al.*, 2005). Essas formigas vivem em colônias pequenas de 50 a 500 indivíduos e têm, como uma característica marcante, o fato de que não constroem os seus ninhos. Escolhem cavidades naturais, em rochas, por exemplo, e vivem nestes locais. Eventualmente, quando os ninhos são destruídos, elas, rapidamente (em poucas horas), escolhem outro local para estabelecê-los. O fato interessante é que, na existência de mais de um local disponível para a mudança, elas sempre escolhem a melhor opção, considerando fatores como luminosidade, tamanho, altura e tamanho da entrada (Pratt e Pierce, 2001; Franks, Dornhaus *et al.*, 2003; Franks, Mallon *et al.*, 2003). O processo de escolha, assim, dá-se em quatro distintas fases:

- 1) Cada formiga, individualmente, explora as opções de locais para a mudança.
- 2) Depois de encontrar uma opção de mudança, ela fica no local por determinado tempo. Esse tempo é inversamente proporcional à qualidade do local visitado.

3) Nesta fase, ela volta para o local do ninho original e recruta uma nova formiga que irá visitar o mesmo local. A formiga recrutada irá repetir as etapas 2 e 3.

4) Num determinado momento, quando a quantidade de formigas no novo ambiente atingir um determinado número, aparentemente, uma decisão será tomada. A partir de então, iniciar-se-á um frenético trabalho de transporte de todos os membros do grupo (Mallon, Pratt *et al.*, 2001).

O fato de que cada formiga estabelece-se em seu novo ambiente por um tempo, que é inversamente proporcional à qualidade do local escolhido, faz com que pensemos num sistema auto-organizado através de uma regra simples. Afinal, como cada formiga, depois de passar algum tempo no local encontrado, recruta uma nova formiga para aquele mesmo local, quanto menos tempo ela ficar no local escolhido, maior será a quantidade de formigas recrutadas para lá. Dado que o tempo de permanência no local candidato é inversamente proporcional à qualidade do mesmo, o local com maior número de formigas será aquele que, para elas, terá maior qualidade.

Portanto, aparentemente, a escolha de um novo local para o estabelecimento do ninho dá-se através de um processo de auto-organização. No entanto, cada formiga, durante a etapa 2, deverá formar, individualmente, uma “opinião” a respeito da qualidade do local, pois, a partir desta “opinião”, o tempo de permanência nesse local será determinado. Além disso, na etapa 4, quando uma decisão coletiva é

tomada, não se tornam claros quais são os processos que as conduzem a essa resolução, se de modo auto-organizado ou não. Se considerarmos que o número de formigas necessário na etapa 4, bem como o tempo que essa decisão leva para ser tomada, variam de acordo com a urgência para efetuar a mudança, seremos levados a acreditar que, no caso desta situação em particular, existem outros fatores além dos descritos no modelo de sistema auto-organizado que devem influenciar no comportamento destas formigas (Sumpter, 2006).

O Comportamento individual:

Todas as colônias de saúvas são formadas a partir de uma única formiga: a Formiga-Rainha – Içá. Uma vez por ano, entre setembro e dezembro, num dia de sol e com pouco vento, seguido, de um dia de chuva, pode acontecer a revoada das saúvas. Neste dia, as Iças saem de suas colônias-mãe carregando um pedaço de fungo no papo, sobem num pequeno graveto, que deverá ser um ponto apropriado de decolagem, aquecem os músculos de suas asas e lançam vôo (Figura 1):

Figura 1: Içá de *Atta laevigata* preparando-se (aquecendo os músculos do tórax) para lançar-se ao vôo nupcial. (Foto de Joana Fava Alves e Pedro Ribeiro, tirada em Itirapina, São Paulo).

Durante o vôo, feito em direção ao sol, elas encontram ou são encontradas por machos, os Bitus, acasalam com quatro ou cinco deles e, então, pousam em local que seja apropriado para a escavação da câmara inicial (não há certeza de que haja algum comportamento que indique que elas têm a capacidade de discriminar e escolher entre um local bom ou ruim). Após o pouso, as Içás arrancam as próprias asas e iniciam a escavação da câmara inicial, que se dá em pelo menos três etapas distintas: 1) escavação do canal 2) escavação da câmara 3) fechamento do canal. A Içá, ao iniciar a escavação, sai de ré e deposita o torrão de terra escavado em um monte organizado próximo à entrada do canal, mas de forma que eles não rolem para dentro do canal novamente (Figuras 2 A e B).

A

Figura 2A: Sequência de fotos que mostra uma Içá retirando um torrão de terra durante a escavação de sua câmara inicial. (Fotos de Joana Fava Alves e Pedro Ribeiro tiradas em Itirapina, São Paulo).

B

Figura 2B: Foto da esquerda mostra uma Içá de *Atta laevigata* em estágio inicial de escavação do canal de sua câmara inicial. Neste estágio, a formiga sai do canal de “marcha ré”. Já, a foto da direita mostra outra Içá, também de *Atta laevigata*, num estágio mais avançado de escavação, no qual, como ela já pode se movimentar e virar 360° debaixo da terra; ela o faz e sai de frente. (Fotos de Joana Fava Alves e Pedro Ribeiro tiradas em Itirapina, São Paulo).

Depois que um canal de, aproximadamente, 15 cm é escavado, inicia-se, então, a escavação da câmara inicial. A tarefa, agora, torna-se outra, pois a orientação angular média das “mordidas” na terra muda, e a Içá deverá cavar em todas as direções para que a câmara seja construída. Depois que a câmara atinge um determinado tamanho, a Içá passa a sair de frente, pois já se torna possível que ela vire 360 graus dentro da câmara. No momento certo, a Rainha inicia o fechamento do canal; a terra escavada na construção da câmara não é mais depositada nos montes fora do ninho e passa a ser usada no fechamento do canal. Uma vez que a câmara é finalizada, a Içá regurgita a porção de fungo trazida do formigueiro-mãe e passa a cuidar desse alimento. Para alimentar o fungo, usa ovos não fertilizados e fezes, levando-o a crescer substancialmente, aumentando em várias vezes o seu tamanho. A partir disso, os ovos fertilizados são depositados nesta pequena esponja de fungo, e, quando as larvas nascem, a Içá protege-as até que se transformem em pupas, para, finalmente, tornarem-se as primeiras operárias da colônia (Autuori, 1942; , 1941). Todo esse processo pode levar até 90 dias e é feito somente pela Içá. Não existe, portanto, a possibilidade de que a construção da câmara inicial de formigas saúvas possa ser explicada através de um processo auto-organizado.

Testes em laboratório mostraram que as Iças são capazes de medir o comprimento do canal escavado, de se orientar tanto visualmente como por egocentrismo, além de ter outras modulações comportamentais (Ribeiro,

1972). Portanto, a similaridade genética das Iças com as operárias de sua colônia é, no mínimo, um fator a ser considerado nas teorias que pressupõem a incapacidade das operárias em executar tarefas completas. Afinal, a construção integral de um ninho é – do começo ao fim – desenvolvida por uma única formiga: a Iça. Tomando esse dado, podemos questionar: por que operárias de formigas saúvas teriam perdido a capacidade de executar tarefas completas e de ter as modulações comportamentais, presentes em suas mães?

As trilhas:

Se imaginarmos as trilhas de formigas saúvas como estradas fisicamente construídas no solo, recheadas de sinalizações químicas que ligam o ninho diretamente à fonte de alimento, certamente teremos uma imagem demasiado simplificada do real sobre o problema que as formigas têm de resolver, tanto para pegar, como para trazer alimento aos seus ninhos. A existência de tais trilhas é verdadeira e elas podem ser facilmente observadas nas proximidades de uma colônia de saúvas bem estabelecida (Figura 3). Vale ressaltar, porém, que são raros os momentos – se é que eles existem – nos quais a única tarefa que a formiga tem a fazer é, simplesmente, seguir às cegas uma trilha bem marcada de feromônios até uma árvore, para, a partir dela, cortar um pedaço de folha e seguir novamente pela única trilha disponível, até que chegue de volta ao ninho. Afinal, nem sempre as trilhas estão lá, já construídas, e novas fontes de alimento têm de ser encontradas.

As formigas necessitam engendrar caminhos nunca antes explorados, e, uma vez que uma fonte é achada, a trilha tem de ser estabelecida a partir do zero. Além disso, não existe apenas uma única trilha que leva a apenas uma fonte de alimento, e sim várias trilhas, de tamanhos diferentes, que conduzem a lugares distintos. Estas trilhas comunicam-se, cruzando-se e podem, ainda, compor verdadeiros labirintos. Existem também as trilhas antigas, que devem perder os seus usos, já que a fonte de alimento ali se

esgotou. No entanto, alguém poderia contestar que, apesar de todas essas sofisticacões, um olhar cuidadoso pode revelar que apenas uma ou duas regras simples seriam capazes de resolver todos os problemas com que as formigas poderiam se deparar (Camazine, Deneubourg *et al.*, 2003).

Existem, ao menos, duas maneiras distintas de se investigar esta questão. 1) A tentativa de explicacão dos diferentes comportamentos através das regras que se acredita que existam. Se uma explicacão razoável é encontrada para um determinado comportamento, então as regras estabelecidas continuam a ser aceitas, sem que haja a necessidade de serem modificadas ou de que novas regras sejam pensadas e atribuídas. 2) A identificacão direta – e não por inferência, como no primeiro caso – da existência de novas regras ou a ampliacão daquelas já estabelecidas.

Em 1962, Eduard Wilson publica o artigo “*Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). The organization of mass-foraging*” (Wilson, Edward O., 1962). A partir de então, o estudo do comportamento social das formigas, em particular a formacão de trilhas, não só em *Solenopsis saevissima*, como também num grande número de espécies de formigas, levaria em consideracão a existência, ou, pelo menos, a possibilidade da existência dos feromônios. Nesse artigo, Wilson descreve quatro importantes comportamentos no contexto da formacão e manutencão das trilhas, nos quais os feromônios

teriam importante participação. 1) Recrutamento mediado por feromônios – nessa descrição, Wilson afirma que os feromônios são os únicos estímulos necessários para se provocar um crescimento exponencial no número de formigas que passam a compor as trilhas. O tamanho restrito do alimento forrageado serviria como mecanismo de retro-alimentação negativa, pois as formigas, incapazes de entrar em contato com o alimento (por conta do grande número de formigas já presentes ao redor do alimento), não marcariam as trilhas com feromônios, de forma a estabilizar a quantidade destes já depositados e a quantidade de formigas nas trilhas. 2) Informações sobre a qualidade da fonte de alimento poderiam, também, ser transmitidas indiretamente – através da quantidade de feromônios presentes nas trilhas, as formigas tomariam a decisão de depositar ou não feromônios, isto, claro, dependendo da qualidade do alimento. Note-se que a informação sobre essa quantidade seria transmitida através do comportamento descrito acima no qual as formigas sem acesso direto ao alimento não marcam as trilhas com feromônios. 3) Que os feromônios são espécie específicos. 4) Há, também, uma questão sobre um comportamento que ele não consegue explicar totalmente, que é o de explorar áreas novas. As formigas formam trilhas e marcam com feromônios essas áreas descobertas perto dos ninhos, mesmo que estas não tenham alimento ou nenhum outro estímulo aparente. O comportamento de se recrutar através do uso de feromônios também está presente nesta situação, o que chama atenção de Wilson, pois o único

estímulo ou “recompensa” para as formigas parece, à primeira vista, ser desconhecido (Wilson, Edward O., 1962).

Desde então, vários outros estudos foram feitos na busca da compreensão das trilhas de formigas e acabaram por incorporar as idéias advindas da descoberta dos feromônios, mas, nem sempre, considerando-os como exclusivos ou como sendo uma explicação completa e definitiva para o entendimento de todas as particularidades das trilhas de formigas (Holldobler e Wilson, 1990; Wehner, 2003).

Além do auxílio químico, tanto na orientação das formigas na tarefa de conseguir alimento quanto para voltarem ao ninho, na página 404 do livro *The Ants* de Holldobler e Wilson (Holldobler e Wilson, 1990), está descrito também que algumas espécies de formigas – as *Atta* inclusas – usualmente constroem estradas no solo. Estas estradas são caminhos limpos de vegetação, seja ela viva ou morta, pelos quais as formigas viajam e cuja construção pode durar meses, resistindo às chuvas, além de também poderem receber marcações químicas (Figura 3).

Figura 3: Foto de uma trilha construída por formigas *Atta sexdens rubropilosa*. Foto tirada na Universidade de São Paulo, campus Butantã. (Foto Pedro Ribeiro)

Porém, não tardou para ficar clara a insuficiência dos feromônios como única ferramenta usada pelas formigas para a formação e manutenção de suas trilhas. Os estudos, de como formigas caçadoras, que não têm uma rota fixa, fazem para achar suas presas e voltar ao ninho, serviram de inspiração para que os estudiosos desses assuntos percebessem que as formigas, sejam elas formadoras de trilhas ou não, fazem uso de outros recursos que não apenas a marcação e a detecção dos feromônios (Franks e Fletcher, 1983). Hoje, sabe-se que as formigas são capazes de usar dicas

visuais, integração espacial e orientação magnética, além dos feromônios. Não só está claro que as formigas usam outras ferramentas de orientação, como também que são capazes de aprender a memorizar rotas, medir a distância percorrida, conhecer o sentido da marcha que fazem e informar suas companheiras sobre qualidade e quantidade de alimento (Jander e Jander, 1998; Esquivel, Acosta-Avalos et al., 1999; Acosta-Avalos, Esquivel et al., 2001; Camlitepe, Aksoy et al., 2005; Wajnberg, Alves et al., 2005; Riveros e Srygley, 2008)(Vilela, Jaffe et al., 1987; Aron, Deneubourg et al., 1988; Wehner, 2000; , 2001; Sommer e Wehner, 2005; Wehner, Boyer et al., 2006; Wehner e Muller, 2006)(Ribeiro, 1972; Wohlgemuth, Ronacher et al., 2002; Wittlinger, Wehner et al., 2006; , 2007) (Jackson, Holcombe et al., 2004) (Knaden e Wehner, 2006; Merkle, Rost et al., 2006; Ronacher, Westwig et al., 2006; Collett, Graham et al., 2007; Narendra, 2007b; 2007a; Narendra, Cheng et al., 2007; Norgaard, Henschel et al., 2007; Hironaka, Inadomi et al., 2008; Jing, Hu et al., 2008; Merkle e Wehner, 2008; Riveros e Srygley, 2008; Seidl e Wehner, 2008; Wolf, 2008) (Roces, 1990; Roces e Nunez, 1993; Roces, 1994b; 1994a; Roces e Holldobler, 1994). Os detalhes de como todas estas capacidades interagem e funcionam são, ainda, um conhecimento obscuro, ou seja, sabemos pouco além da existência destas capacidades, através de uma coleção de alguns exemplos descritos em diferentes espécies de formigas.

A maneira como as formigas usam dicas visuais é, normalmente, associada à capacidade de integração espacial que algumas formigas têm, principalmente as espécies de deserto (Wehner, 2003). Estas formigas, ao caminharem em direção à fonte de alimento, constroem, com ajuda de alguns pontos de referência, um mapa de vetores. Assim, se, por exemplo, um caminho tortuoso é feito até determinado ponto da trajetória, a formiga integra o caminho percorrido de forma a ser capaz de elaborar um vetor em linha reta até um determinado ponto de retorno. Este ponto pode ser o próprio ninho ou, ainda, uma referência visual no meio do caminho. No segundo caso, a formiga constrói outro vetor do ponto de referência visual para outro ponto ou para o ninho. Repare que a construção deste mapa de vetores (integração espacial) requer que a formiga seja capaz de memorizar os pontos de referência e o caminho percorrido (distâncias e mudanças de direção e sentido) para que possa fazer um vetor de retorno em linha reta. Vale lembrar que este processo de integração espacial é também útil para uma segunda visita à área de forrageamento pela mesma formiga. Ela traça um caminho mais curto e menos tortuoso entre o ninho e a fonte de alimento já conhecida, explicitando, mais uma vez, a necessidade de memória e aprendizado das formigas (Collett, Collett *et al.*, 1999; Mcleman, Pratt *et al.*, 2002; Wehner, Gallizzi *et al.*, 2002; Collett, Collett *et al.*, 2003; Knaden e Wehner, 2004; Grah, Wehner *et al.*, 2005; Knaden e Wehner, 2005; Merkle, Rost *et al.*, 2006).

É também descrito que formigas *Atta colombica* fazem uso de dicas magnéticas na construção do sistema de integração espacial. Experimentos com estas formigas mostraram que, quando o campo gravitacional é artificialmente girado em 180G, uma parte das formigas, que viajava de volta para o ninho, inverteu o sentido da marcha. Isto é um indicador de que, muito provavelmente, elas se utilizavam de dicas magnéticas na construção dos vetores de orientação. Porém, tal fato também sugere que a outra parte das formigas pode usar outros mecanismos de orientação, uma vez que não mudaram o sentido da marcha por conta da rotação artificial do campo magnético. Nesse mesmo trabalho, foi dado um breve e intenso pulso magnético no momento em que as formigas voltavam para o ninho. Nesta situação, boa parte das formigas passou a se comportar como se estivesse perdida (Riveros e Srygley, 2008).

Os detalhes, de como o recrutamento de formigas acontece, por parte de suas companheiras de ninho, podem revelar outros mecanismos que não apenas a deposição de feromônios como ferramenta de recrutamento. O próprio material forrageado, por exemplo, pode ser útil para informar as companheiras de ninho a respeito da qualidade da fonte de comida encontrada (Roces, 1993). Além disso, mecanismos análogos ao descrito por Von Frisch para as abelhas podem estar presentes também nas formigas, capacitando-as para informar suas companheiras sobre a qualidade e distância da fonte de alimento. É descrito, ainda, que formigas

cortadeiras são capazes de modular a atividade de forrageamento conforme a qualidade e distância da fonte de alimento. Por exemplo, em formigas *Acromyrmex*, foi observado que, conforme a qualidade dos alimentos a serem transportados, há uma modulação na velocidade das formigas ao percorrerem as trilhas, sendo maior nas situações em que estes alimentos são de melhor qualidade. Para a espécie *Atta*, parece haver outras modulações – estas um pouco mais sofisticadas. Quando uma fonte nova de alimento, cuja qualidade é considerada boa e já conhecida pelas formigas, é encontrada, a velocidade com que a formiga que a encontrou volta para o ninho é alta, negligenciando, nesse retorno, inclusive o material a ser forrageado, pegando apenas um pequeno pedaço para poder voltar mais rapidamente ao ninho e recrutar novas formigas. No entanto, se a fonte de alimento é antiga, ou se sua qualidade é desconhecida ou ruim, a formiga que a encontra não se apressa em voltar ao ninho para recrutar novas formigas (Roces, 1993; Roces e Holldobler, 1994; Roschard e Roces, 2003).

A forma como as formigas sabem se, ao caminharem por uma trilha, o fazem no sentido do ninho para a área de forrageamento, ou no sentido oposto, é também um enigma parcialmente descrito para algumas espécies, mas totalmente obscuro para outras. Por exemplo, as formigas *cataglyphes* conseguem, através da geometria da trilha, saber o sentido que estão

percorrendo, se em direção ao ninho ou área de forrageamento (Jackson, Holcombe *et al.*, 2004).

Em outros experimentos sobre o assunto, Jackson e colaboradores (2004) mostram que os feromônios podem ter outras funções na formação e manutenção de trilhas, como, por exemplo, o de servir como sinal negativo para exploração. Neste experimento, Jackson fez uma montagem onde as formigas *Pharaoh* podiam forragear numa trilha em que havia uma bifurcação. Nesta situação, apenas um dos braços da bifurcação levava ao alimento, e os caminhos que as formigas percorriam eram cobertos com papel, de forma que poderiam ser removidos junto com possíveis marcações químicas. Então, na segunda etapa do experimento, o papel era retirado da bifurcação (após ser marcado pelas formigas) e posto numa nova bifurcação, na qual os dois caminhos levavam a fontes de alimento. Já nesta situação, o lado da bifurcação, na qual o papel usado na primeira etapa levava a local sem alimento, foi explorado três vezes menos que o lado que, na etapa 1, levava a fonte de alimento. Isso nos sugere que marcações químicas podem ter inibido a exploração do caminho que não levava ao alimento na etapa 1 (Robinson, Jackson *et al.*, 2005). Em experimentos feitos com *Monimorium pharaonis*, mostra-se a existência de diferentes feromônios (com funções diferentes) nas trilhas de formigas, que são depositados por formigas diferentes (Jackson, Martin *et al.*, 2007).

Já Wittlinger (2006) mostra que as formigas *Cataglyphes* medem a distância percorrida através da contagem do número de passos dados. Neste experimento, Wittlinger coloca pequenas pernas de pau nas formigas logo após elas chegarem à fonte de alimento. Nesta situação, as formigas, ao voltarem para o ninho, acabam ultrapassando a entrada, indo mais longe do que deveriam. Num segundo teste, Wittlinger corta uma parte das pernas das formigas no momento que elas chegam à fonte de alimento. Nesta situação, quando retornam ao ninho, as formigas param antes de chegar à entrada, andando, portanto, uma distância menor do que deveriam, mas, provavelmente, mantendo o número de passos. Ambos os resultados, em conjunto, sugerem que as formigas contam o número de passos como forma de calcular a distância percorrida e a distância que terá de sê-lo (Wittlinger, Wehner *et al.*, 2006).

Por fim, Dussutour e colaboradores mostraram que informações sobre o trânsito também são incorporadas pelas formigas, de modo que, em determinadas condições, as formigas parecem ser capazes de decidir qual caminho devem seguir, levando em consideração a quantidade de formigas presentes na trilha. Assim, em situações de muito congestionamento, as formigas podem optar pelo caminho de menor intensidade de tráfego. Dussutour não se limita à descrição do experimento e discussão de seus resultados, e, seguindo a tradição de sua escola em Bruxelas, apresenta uma explicação, através de modelagem matemática, de que a integração de mais

esta informação pode ser feita pelas formigas, sem que haja a necessidade de se atribuir a elas capacidades individuais sofisticadas. Trata-se, apenas, de mais uma regra que deve ser considerada no sistema (Dussutour, Fourcassie *et al.*, 2004; Dussutour, Nicolis *et al.*, 2006).

O estado psicológico da formiga:

Walter Cunha, em seu livro *Explorações no Mundo Psicológico das Formigas*, publicado em 1972, propôs uma série de experimentos que tinham como objetivo investigar as alterações comportamentais das formigas *Nylanderia fulva* provocadas por um distúrbio em suas trilhas. Com base em testes empíricos, o autor sugere-nos que o estudo do comportamento das formigas deve levar em conta os fenômenos psicológicos de intenção e interpretação e admitir que elas não se comportam como uma máquina de reação automática a estímulos do ambiente (Cunha, 1972).

A aceitação de uma complexidade individual de cada formiga pode ampliar o leque de possibilidades comportamentais. Afinal, o mesmo estímulo químico, por exemplo, pode despertar respostas comportamentais distintas, isto, claro, dependendo da situação (estado psicológico, como diria Walter Cunha) em que a formiga se encontra. Uma formiga pode reagir de uma forma diferente a uma ameaça, de acordo com suas experiências passadas. Num sentido mais restrito, sem se considerarem os aspectos temporais, poderíamos dizer que existe uma importância do contexto na resposta comportamental de cada formiga aos estímulos externos. Assim, uma formiga poderia reagir de maneira diferente a uma ameaça, se próxima ou distante de seu ninho (Cunha, 1972). Essa modulação comportamental teria uma função ecológica óbvia, afinal, uma

ameaça próxima ao ninho tem uma importância diferente dessa mesma numa distância maior. Parece também existir uma modulação comportamental, com respostas distintas aos mesmos estímulos ambientais, que é dependente da tarefa que a operária executa. Por exemplo, uma formiga saúva, ao transportar um pedaço de fungo de um local para outro é estimulada a procurar lugares úmidos para depositá-lo (Roces e Kleineidam, 2000). No entanto, quando o transporte é de um pouco de lixo, a formiga procura um lugar seco para colocá-lo (Ribeiro e Navas, 2007). Assim, parece existir uma dependência da tarefa em execução com relação às respostas ao estímulo ambiental.

As evidências que demonstram tal *estado psicológico* podem não ser definitivas, mas, certamente, a aceitação do mesmo fará com que as explicações para os comportamentos observados incorporem uma nova classe de argumentos, e, também, que a necessidade da compreensão da complexidade individual para o entendimento do comportamento coletivo torne-se, de forma definitiva, um ponto que não pode ser ignorado. Portanto, parecem existir duas fronteiras distintas no que diz respeito à compreensão da organização social destes insetos. 1) a descoberta e o entendimento de novas regras de interação, e a incorporação das mesmas dentro do mesmo princípio geral: auto-organização. 2. O uso de resultados empíricos novos ou observações de comportamentos podem, de maneira

direta ou indireta, sugerir uma insuficiência do princípio geral, o que nos deve levar a uma discussão sobre a possível reformulação desse princípio.

O animal estudado:

Quando nos referimos às saúvas, é válido rememorarmos duas famosas citações que atribuem uma breve homenagem a estes insetos. A primeira delas está na famosa obra *Macunaíma*, de Mário de Andrade: “*pouca saúde e muita saúva os males do Brasil são*”, referência que se conecta a outra citação, presente no livro Policarpo Quaresma de Lima Barreto: “*ou o Brasil acaba com a Saúva ou a Saúva acaba com o Brasil*”. Para além de seus valores literários, ambas as frases denotam, sobretudo, uma identidade brasileira com esta espécie. Por exemplo, o fato de ter se tornado uma praga muito conhecida de plantações atribuiu-lhe um reconhecimento social que atingiu grande difusão cultural no país. Além disso, como a espécie *Atta sexdens rubropilosa* tem ocorrência em grande parte de América Tropical, destacando-se pela presença em todos os biomas brasileiros, torna-se evidente a importância ecológica desta espécie. E justamente devido à importância desta espécie, passamos a explorar, aqui, a compreensão dos mecanismos – ainda que isto se dê de modo parcial – que permitem a formação e manutenção de trilhas de forrageamento. Ou seja, nosso foco está voltado para as questões relacionadas à sofisticada organização social e à aparente simplicidade individual destes insetos, que motivaram os experimentos a serem apresentados na presente pesquisa.

Como todo animal eusocial, as saúvas apresentam, entre outras características, uma casta fértil e reprodutiva, e outra infértil, no caso, as formigas operárias. No que diz respeito a estas últimas, apresentam-se em diferentes tamanhos (Figura 4), cada qual responsável por uma função (trabalho) dentro ou fora do ninho – embora haja, em determinados momentos, uma flexibilidade na troca de funções –, que pode ser subdividido em tarefas (Holldobler e Wilson, 1990; Hart, Anderson *et al.*, 2002).

Figura 4: Foto de operárias de diferentes tamanhos de *Atta sexdens rubropilosa*, com a indicação de algumas de suas funções (jardineira, lixeira, cortadeira e soldado) (Foto Pedro Ribeiro)

Cada operária, portanto, cumpre uma parte do que precisa ser feito (Figura 5), e a colônia sobrevive graças a uma harmônica interação do trabalho feito por cada um de seus membros. É, portanto, uma sociedade onde os seus membros - de forma, pelo menos aparentemente, altruística – desempenham suas funções tendo, como resultado, o bem coletivo – a sobrevivência e reprodução da colônia:

Figura 5: Quatro exemplos de comportamentos feitos pelas formigas: operárias transportando um pedaço de folha (A); jardineiras cuidando do fungo (B); babá cuidando de uma larva (C); e lixeiras transportando fungo (D). (Fotos Joana Fava Alves e Pedro Ribeiro).

A abordagem experimental:

As trilhas entre o ninho e a área de forrageamento, feitas por várias espécies de formigas, são vias de mão dupla sem uma linha de separação; formigas que vão e voltam da área de forrageamento, encontrando-se umas com as outras ao longo de toda trilha (Burd, Archer *et al.*, 2002; Burd e Aranwela, 2003). Essas trilhas são uma solução refinada de orientação, cuja complexidade do sistema de recrutamento de operárias, bem como do sistema de marcação química, ainda estão por ser revelados (Jackson e Ratnieks, 2006).

Com o objetivo de investigar os mecanismos e as capacidades comportamentais que permitem às formigas saúvas construírem suas trilhas, usamos, como principal forma de investigação, uma montagem experimental criada por nós (Figura 6), na qual as formigas foram obrigadas a forragear em um sistema de direção de mão simples. A busca por uma situação experimental, que fosse diferente de qualquer situação natural, foi intencional. A justificativa para isso baseia-se no fato de que acreditamos que, ao promover uma situação **não** natural, teríamos uma ferramenta capaz de descobrir comportamentos e capacidades normalmente não visíveis numa situação natural. A capacidade de improvisação de qualquer animal é mais visível numa situação em que algo novo tem de ser criado. Se tudo o que se tem a fazer é seguir um comportamento padrão – talvez até inato –, pouco ou nada resta para um exercício de criatividade,

uma vez que a solução já está dada. É evidente que, ao falarmos de formigas, não podemos tratar do processo de criatividade como se fálássemos de primatas – seres-humanos inclusos. No entanto, algum tipo de improvisação, apropriação de capacidades raramente usadas ou aprendizado podem, eventualmente, ser atribuídos às formigas. Desta forma, justifica-se uma montagem experimental que tenha a pretensão de impor um problema para as formigas cuja solução é o único modo de garantir a própria sobrevivência, o que pode obrigá-las a explicitar comportamentos ou capacidades normalmente escondidas.

Figura 6: O aparato experimental consiste em duas pontes paralelas que conectam o ninho com a área de forrageamento. Cada ponte é feita de três peças de madeira, duas pernas verticais de diferentes tamanhos e uma horizontal perpendicular. A parte final (a perna maior) da ponte de ida não encosta no chão da área de forrageamento (existe uma falha de 4,5cm), portanto, as formigas só podem completar a viagem de ida se, ao chegarem ao final da ponte, pularem ou se deixarem cair numa queda não voluntária. A perna longa da ponte de ida é diretamente conectada com o chão da área de forrageamento, no entanto, a perna curta não fica em contato com o chão da área do ninho: deixa também uma falha de 4,5cm. Logo, as formigas, para retornarem ao ninho, têm, novamente, de pular ou se deixarem cair.

Grande parte dos experimentos fez uso desta montagem, e eles podem ser caracterizados em três grupos distintos 1) Experimentos em que colônias de formigas eram colocadas nessa montagem e obrigadas a forragear usando, assim, um sistema de mão simples de direção. Neste grupo de experimentos, algumas manipulações foram feitas, como, por exemplo, substituição de pontes usadas por novas no meio do experimento, além de pequenas alterações nas montagens experimentais. Os testes buscavam resultados qualitativos e, sempre que necessário e possível,

quantitativos também. 2) Teste em campo. Neste grupo de experimentos, a montagem experimental foi adaptada com o objetivo de testar, de forma qualitativa, a viabilidade do sistema de mão simples no campo. Repare que, aqui, existe pelo menos uma diferença importante com relação aos testes feitos no laboratório, visto que as formigas, neste caso, não eram obrigadas a forragear usando o sistema, pois existiam outras fontes de alimento disponíveis. 3) Testes no escuro total. Neste grupo de experimentos, há testes semelhantes aos feitos no primeiro grupo, importando ressaltar que, desta vez, ocorreram totalmente no escuro. As questões específicas dos métodos serão descritas nos capítulos seguintes, de forma a detalhá-los de acordo com o assunto específico em questão.

Assim, dentro do contexto apresentado nesta introdução, todas essas abordagens experimentais associadas permitem investigações específicas em aspectos relacionados às trilhas de formigas. A investigação, por exemplo, de como uma colônia de formigas saúvas consegue se reorganizar no sistema não natural proposto e o provável processo de aprendizado envolvido na resolução deste problema trazem, potencialmente, informações valiosas a respeito da organização social e das capacidades individuais destes insetos.

São inúmeras as perguntas e investigações que podem ser feitas com o sistema proposto, destacando-se, primordialmente, as seguintes: apenas o comportamento inato é suficiente para que o problema seja resolvido? De

que forma cada formiga reorienta-se na arena de forrageamento e como ela o faz no escuro total? Qual o efeito do tempo de exposição ao sistema na eficácia de resolução do problema por parte das formigas? As formigas, ao chegarem ao final da ponte, pulam ou se soltam? As formigas “sabem” o que vão encontrar após o pulo e, se o sabem, como o podem saber? O número de formigas presentes na colônia influencia na eficácia da resolução do problema? São todas as formigas que “aprendem” a resolver o problema ou apenas uma parte da colônia? Qual o papel dos feromônios na resolução do problema proposto? Enfim, como é que as informações necessárias para que a formação de uma trilha de formigas aconteça são transmitidas no sistema proposto?

Partindo-se destas questões, o presente trabalho atinge, em suma, dois objetivos distintos. O primeiro diz respeito à criação e comprovação da viabilidade de um novo método de estudos, que tem potencial para responder às perguntas acima e, eventualmente, as demais que surgirem no âmbito desta pesquisa. Uma vez que tais perguntas sejam respondidas, uma compreensão mais completa dos insetos sociais certamente será feita. É possível prever-se que as conclusões e inferências teóricas, embasadas em estudos feitos por meio dessa montagem experimental, devem incluir e também ultrapassar o entendimento específico da questão estudada. O segundo objetivo diz respeito ao uso empírico do método apresentado para o estudo de algumas das questões apresentadas, com as respectivas

discussões específicas dos resultados bem como algumas inferências teóricas mais gerais.

Pequena digressão sobre o estudo do comportamento

Causa e Função

A função do ovário e de todo o conjunto de órgãos e processos que resultam na produção dos ovos complementam-se com o comportamento reprodutivo. A função de um órgão só se completa com o comportamento que o usa. O estudo funcional do comportamento é a busca de suas conseqüências para a sobrevivência e para a reprodução. É no exame do contexto adaptativo e dos efeitos do comportamento que podemos descobrir suas funções. Entendido o organismo como um sistema que está configurado para manter-se e reproduzir-se, com a manutenção subordinada à reprodução, é no entendimento do papel de cada comportamento que se dá o estudo funcional. É comum que os estudantes de Psicologia e Biologia sintam um certo mal-estar com o conceito de função, devido à sua proximidade com as idéias de meta, fim, finalidade, propósito e objetivo. Trata-se de um desconforto filosófico, em face do justo receio de adotar uma visão teleológica da evolução, como se o futuro pudesse determinar o passado.

Tal inquietude, no entanto, decorre de um exame superficial do conceito de função. É claro que é uma tolice rematada conceber a evolução como um desígnio divino, algo como a realização de um projeto ou o desdobramento de um plano de alguma forma presente desde sempre. Uma das muitas notáveis propriedades da mente humana é a sua

habilidade de decifrar as intenções por trás do comportamento alheio. Essa faculdade, tão adaptativa nas relações sociais, facilmente transborda de seu uso funcional, levando-nos à ilusão de perceber intencionalidade e consciência onde elas não existem. Programando engenhosamente a movimentação de alguns pequenos círculos numa tela de computador, o leitor poderá demonstrar a um observador sua tendência a interpretar a movimentação como se houvesse um enredo de fugas e perseguições. Ora, ao aprender que o estudo científico não pode deixar-se contaminar ingenuamente pela subjetividade, o estudante pode hesitar quando se depara com o conceito de função. Contudo, é preciso entender que a Ciência pode adotar termos de uso corrente sem trazer suas conotações e implicações. A descoberta de que o canto do tico-tico tem a função de proteger seu território e seduzir as fêmeas não significa que o animal tenha de seu comportamento a mesma consciência que tem um ser humano em situações análogas. Assim como não há erro conceitual em descrever as peças de um automóvel, dizendo qual é o objetivo de cada uma delas, ou dizer que um robô procura e usa a tomada para se recarregar, ou com o objetivo de recarregar sua bateria, assim também não há teleologia em reconhecer que a evolução criou organismos dotados de recursos, que dão conta de sua manutenção e reprodução, agindo como se estivessem sendo controlados pelas conseqüências de suas ações.

O controle de suas ações, no entanto, aquilo que os leva a fazer o que fazem a cada momento, constitui um outro tipo de fenômeno, que devemos chamar de causas do comportamento. O que leva a Içá a fazer cada um de seus movimentos são os estímulos do ambiente e de seu próprio corpo, seus hormônios e as programações de seu sistema nervoso. Portanto, a pergunta “por que a içá alimenta as larvas?” tem duas respostas, uma funcional e outra causal. A observação de que as larvas de formigas são inertes, incapazes de se alimentarem sozinhas, terá valor no plano funcional. Já a indagação “será que as larvas dão algum sinal de suas necessidades, ou a produção de ovos de alimentação obedece a um programa que independe do estado das larvas?” cabe no plano causal. Investigar se a quantidade de testosterona afeta a frequência ou a intensidade do canto do tico-tico é um estudo causal. Já, o efeito do canto sobre a preservação do território é uma questão funcional. Note-se que esse mesmo canto deve também ser entendido como estímulo que atinge os ouvidos dos machos rivais. Examinado desta forma, em busca de como ele controla as ações dos rivais, por exemplo, fazendo-os mais ou menos agressivos, o canto está dentro de um estudo causal.

Niko Tinbergen, prêmio Nobel de 1973, organizou os tipos de estudo do comportamento como quatro tipos de resposta à pergunta “por quê”: a resposta causal, a funcional e mais duas que não serão aqui examinadas. Filogênese: por que esta espécie tem este comportamento? Como evoluiu?

Como se comportavam seus ancestrais? Quais foram as pressões seletivas que moldaram seu comportamento? Ontogênese: o repertório comportamental de uma espécie não surge todo no recém-nascido. Como se dá seu desenvolvimento? Por que tal comportamento aparece em tal idade? Qual é o papel do aprendizado (Tinbergen, 1963)?

O entendimento da diferença entre causa e função serve bem para evitar confusões conceituais. O esclarecimento da função de um comportamento não resolve o problema funcional, mas é útil para gerar hipóteses sobre os fatores que atuam sobre ele. Existem mariposas que, subitamente, em pleno vôo, deixam-se cair como se tivessem sido mortalmente feridas. Alguns segundos depois, antes de atingirem o solo, elas recobram seu vôo normal. A descoberta de que a função desse comportamento é protegê-la do ataque de morcegos leva-nos a buscar algum órgão receptor do ultra-som usado pelos morcegos em seu sistema de ecolocação.

Em condições normais, no ambiente natural, os fatores causais e as funções têm um entrosamento admirável. A receptividade sexual acontece quando o organismo está pronto para a reprodução, apetites específicos, quando ocorrem carências específicas, a sede, quando falta água, e assim por diante. Sim, esse entrosamento torna-se admirável quando se apreende bem a noção de que uma função não produz, por si só, o comportamento correspondente. Não é óbvio que a falta de água leve o animal a beber.

Entre a falta de água nos tecidos e as atividades de procurá-la e ingeri-la, é necessária a ação de fatores causais adequados, a começar pelo reconhecimento correto do objeto, ou seja, o animal deve engolir água e não areia ou flores. E deve tomá-la e não atacá-la com mordidas. A compreensão da diferença entre causa e função tem a virtude de problematizar o comportamento.

Em condições anormais, seja no ambiente natural, seja no laboratório, causas e funções podem desencontrar-se, revelando de forma dramática como é notável o entrosamento normal. Lesões do hipotálamo lateral tornam os ratos inapetentes, a ponto de morrerem de inanição com comida abundante ao seu alcance. As vítimas humanas de anorexia entendem bem a diferença entre precisar de comida e ter fome. Drosófilas mutantes sem asas movem as patas traseiras como se as estivessem limpando. Alguns cães domésticos dão uma volta em torno do lugar onde estão prestes a se deitarem para dormir. Há pelo menos um caso bem documentado de cópula entre um chimpanzé e uma fêmea babuína. E temos também que estar preparados para encontrar comportamentos cuja função principal (ou original) não é sua única função, como a sexualidade dos bonobos que, em condições normais no ambiente natural, inclui rotineiramente relações entre machos, entre fêmeas e entre adultos e jovens impúberes. Há alguns casos documentados de adoção interespecífica. No comportamento lúdico, tão comum em mamíferos, mas

presente também em aves, os jovens fazem coisas de adultos, tanto fora do contexto funcional como do causal.

Assim como nossa capacidade empática pode induzir-nos ao erro de antropomorfizar o comportamento animal, os animais também têm seus transbordamentos motivacionais. Tais exceções não devem ofuscar o extraordinário ajuste entre causas e funções sem o qual não haveria manutenção nem reprodução.

***" O homem que disputa o osso a um cão tem sobre este a grande vantagem de saber
que tem fome; e é isso que torna grandiosa a luta"***

(Quincas Borba; Machado de Assis)

Dessa forma, apesar de as discussões a serem apresentadas neste trabalho concentrarem-se nas razões causais dos comportamentos observados, as questões funcionais não devem ser esquecidas. Até porque o entendimento da função de determinado comportamento é requisito fundamental para a compreensão dos processos evolutivos que levaram ao seu surgimento. Se considerarmos que os comportamentos aqui observados e descritos dizem respeito a situações particulares, nas quais sofisticadas capacidades individuais (por exemplo, aprendizado) das formigas se fazem necessárias para que os comportamentos aconteçam, a compreensão da função pode ser levada para outro nível. Afinal, não é apenas o entendimento da função do comportamento *per se* que se faz necessário, mas é fundamental também que se compreenda a função das **capacidades permissivas**, aquelas que possibilitam que o comportamento aconteça, por exemplo, como a capacidade de detectar a presença de feromônios, permitindo às formigas seguirem uma trilha química tal como no comportamento observado.

Capítulo 2:

Formigas aprendem a usar trilhas unidirecionais

Resumo:

Muitas trilhas de formigas entre o ninho e a área de forrageamento são, obrigatoriamente, consideradas estradas de mão dupla, devido ao caminho marcado por feromônios. Nesses caminhos pelos quais fazem a sua viagem, a única maneira de uma formiga voltar ao ninho, depois de pegar um pouco de comida, é seguir a rota quimicamente marcada. Essas trilhas são um paradigma biológico na teoria da auto-organização quanto aos feitos coletivos dos animais. Uma maneira de testar a suficiência dos modelos atuais é perturbar os arranjos naturais em que as regras de interação deram origem aos padrões auto-organizados.

Nós desenvolvemos um método que impede as formigas de forragearem em trilhas de mão-dupla. A única maneira de forragear dá-se através de duas rotas separadas, de forma que elas não podem voltar pelo mesmo caminho que fizeram para chegar à comida ou ao ninho. De maneira contrária ao que a teoria atual poderia antecipar, operárias de formigas cortadeiras *Atta sexdens rubropilosa* podem resolver esse problema. Nós sugerimos que essa habilidade é uma consequência evolutiva da necessidade de lidar com irregularidades ambientais que não

poderiam ser resolvidas através de comportamentos excessivamente estereotipados, e que isso é um exemplo de um fenômeno abrangente. Nós também indicamos que esse método pode ser usado para estudo com outros animais invertebrados e vertebrados para estudos de orientação, memória, percepção, aprendizado e comunicação.

Abstract:

Many ant trails between nest and foraging ground are considered compulsory two-way roads because of the pheromone-marked path on which the workers travel. The only way to get back home, after grasping a food load, is to take the chemically marked route. As such trails are the biological paragon of Self-organization Theory regarding the collective achievements of animals, a way to test the sufficiency of current models is to disrupt the natural arrangements in which the rules of interaction give origin to the self-organized pattern. We have developed a method to stop foraging ants from shuttling on two-way trails. The only way to forage is to take two separate roads, as they cannot go back on their steps after arriving at the food or at the nest. Contrary to what present theory would anticipate, workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* can solve the problem. We suggest that their ability is an evolutionary consequence of the need to deal with environmental irregularities that cannot be negotiated by means of excessively stereotyped behavior, and that it is but an example of a widespread phenomenon. We also suggest that our method can be adapted to other species, invertebrate and vertebrate, in the study of orientation, memory, perception, learning and communication.

Capítulo 2.1:

Formigas aprendem a usar trilhas unidirecionais (experimento básico)

Introdução:

Grande parte das trilhas de formigas entre o ninho e o alimento são vias de mão dupla. Formigas que estão no trajeto de ida encontram e tocam as suas companheiras, que retornam ao longo de toda a trilha em caminhos marcados por feromônios (Carthy, 1950; , 1951; Wilson, 1971; Burd e Aranwela, 2003). Estas trilhas são consideradas um interessante exemplo de como algo complexo pode ser fruto da interação de algumas poucas regras, configurando-se, assim, um exemplo *par excellence* das idéias a respeito de sistemas auto-organizados (Beckers, Deneubourg *et al.*, 1990; Camazine, Deneubourg *et al.*, 2003; Wehner, 2003; Jackson, Holcombe *et al.*, 2004; Ratnieks, 2005; Robinson, Jackson *et al.*, 2005; Dussutour, Nicolis *et al.*, 2006; Jackson e Ratnieks, 2006; Sumpter, 2006; Vandermeer, Perfecto *et al.*, 2008). No entanto, em situações em que as formigas tenham de lidar com um sistema não natural, surge a indagação de como o sistema dito auto-organizado pode ser suficientemente flexível para dar conta dos desafios impostos pela situação não natural.

Um questionamento desse tipo carrega um aspecto empírico e um aspecto teórico. O primeiro diz respeito à dúvida sobre o modo como as formigas, expostas a esta situação não natural, vão exhibir um

comportamento flexível, capaz de superar o desafio imposto. O segundo deriva da resposta positiva ao primeiro e que, ao ser confirmada, acaba por nos remeter à pergunta sobre a abrangência do modelo teórico com relação ao seu potencial para explicar o comportamento das formigas. Em suma: será que o comportamento das formigas realmente pode ser entendido como um sistema auto-organizado, sendo ele funcional na ausência de flexibilidade de comportamento individual?

Objetivos:

A primeira parte deste trabalho tem dois objetivos distintos e dependentes, cada qual com duas respostas qualitativas possíveis. 1) verificar se existe uma dependência do caminho de ida no retorno das formigas para o ninho. Para este objetivo, temos duas respostas possíveis: **sim** ou **não**. Caso a resposta seja **não**, uma segunda investigação faz-se automaticamente necessária: 2) verificar a existência ou não de funcionalidade nas trilhas unidirecionais formadas. Quanto a esta investigação, também temos duas respostas possíveis: **sim** ou **não**. Faz-se necessário ressaltar que definimos aqui como trilhas funcionais aquelas onde existe corte e transporte de folhas, sendo que o simples fluxo de formigas por um determinado caminho não implica a funcionalidade da trilha.

Métodos:

Foram formadas, para o experimento, vinte e cinco sub-colônias² de *Atta sexdens rubropilosa*, provenientes de cinco colônias matrizes distintas, cujas rainhas foram coletadas em Águas de São Pedro – pequena cidade situada no interior de São Paulo na região de Piracicaba. Estas sub-colônias

² Sub-colônias são definidas nesta tese como colônias de formigas sem rainhas, formadas a partir de colônias com rainha (colônias matrizes). Para tanto, basta que uma parte da colônia matriz seja retirada e isolada. Nelas, as operárias de sub-colônias apresentam os mesmos comportamentos das operárias das colônias matrizes. Sub-colônias podem sobreviver perfeitamente por até 12 meses.

eram compostas por uma única panela de fungo³ de, aproximadamente, 4L de volume. Elas foram mantidas em bandejas plásticas de 50cm x 40cm (figura 7) por dez dias, para que pudessem se ajustar ao novo ambiente após a separação das colônias matrizes.

Figura 7: Colônia posta na bandeja onde permanecia para se ajustar antes de iniciar o experimento (Foto Pedro Ribeiro)

³ Sauveiros naturais constroem câmaras subterrâneas nas quais um fungo simbiote é cultivado – o verdadeiro alimento das formigas. Estas câmaras são chamadas de panelas (Mariconi, Autuori). Em formigueiros criados em laboratório, potes plásticos simulam estas panelas, de forma que as formigas cultivam o fungo simbiote nestes potes. Nesta tese, estes potes são chamados de panelas de fungo.

Às sub-colônias foram oferecidas folhas *ad libitum* de *Acalipha*. O corte intenso, seguido de implantação na esponja de fungo, foram os critérios usados para verificar se as colônias se ajustaram bem ao novo ambiente. Nas situações em que existisse alguma dúvida com relação ao total ajuste das colônias ao novo ambiente, estas eram descartadas ou reincorporadas às colônias matrizes. Como resultado, 25 sub-colônias saudáveis foram colocadas na montagem experimental descrita na Figura 6.

Figura 6: O aparato experimental consiste em duas pontes paralelas, que conectam o ninho com a área de forrageamento. Cada ponte é feita de três peças de madeira, duas pernas verticais de diferentes tamanhos e uma horizontal perpendicular. A parte final (a perna maior) da ponte de ida não encosta no chão da área de forrageamento, pois existe uma falha de 4,5cm. Com isso, as formigas só podem completar a viagem de ida se, ao chegarem ao final da ponte, pularem ou se deixarem cair numa queda não voluntária. A perna longa da ponte de ida é diretamente conectada com o chão da área de forrageamento. No entanto, a perna curta não fica em contato com o chão da área do ninho, deixando também uma falha de 4,5cm. Portanto, as formigas, para retornarem ao ninho, têm, novamente, de pular ou se deixar cair. (obs: esta figura já foi apresentada no capítulo anterior, mas está sendo repetida aqui para facilitar a leitura).

Nestas colônias, diariamente, eram oferecidas quantidades de folhas *ad libitum* de *Acalipha* **exclusivamente** no centro da bandeja, o que tornou possível a atividade de forrageio somente com a formação de trilhas funcionais de mão simples. Métodos alternativos para imposição de formação de trilhas de mão simples em formigas já foram usados, até onde sabemos, outras três vezes (Rosengren, 1971; Nonacs, 1990; Lamb e Ollason, 1994). No entanto, em todos os casos as montagens experimentais ou objetivos e as espécies de formigas estudados eram diferentes dos

nossos. As folhas que não fossem transportadas pelas formigas em 24h eram retiradas e ofereciam-se, então, novas folhas. Esta situação foi observada em quatorze colônias e durou 20 dias. Outras oito foram observadas por três meses (três colônias não formaram trilhas de mão simples e as observações foram interrompidas no sexto dia, após a colocação das colônias no sistema de pontes descrito na figura 6).

Um modo alternativo de se fazer com que trilhas de mão simples possam ser formadas consiste no aumento gradual da distância dos vãos entre as pontes e a área de forrageamento, e entre a ponte e a área do ninho. Nesta manipulação, o tamanho dos vãos começa em 1 cm e é aumentado diariamente em 0,5 cm, o que leva as formigas a fazerem viagens funcionais num sistema de mão dupla, até que os vãos tenham pelo menos 3,0 cm de tamanho. Com três centímetros, raros retornos pela ponte de ida poderiam acontecer e isso ocorreu devido ao fato de que as formigas podem ficar dependuradas pelas patas traseiras ao final da ponte – que dá acesso à área de forrageamento – ao mesmo tempo em que outras formigas poderiam estar logo abaixo, carregando pedaços de folhas. Nesta situação, formigas e folhas puderam ser “pescadas” pela formiga que se dependurava pelas patas traseiras na ponte. De qualquer forma, estes eventos são raros e não acontecem quando o vão tem mais de 3 cm.

Resultados:

Vinte e duas das 25 colônias expostas à montagem experimental formaram trilhas funcionais de forrageamento, mas três colônias não foram capazes de cortar e transportar folhas em quantidade suficiente para manutenção da esponja de fungo. Estas colônias foram expostas durante 6 dias ao aparato e à diminuição acentuada do volume do jardim de fungo, e, por conta desta diminuição, fomos obrigados a encerrar o experimento. Das 22 colônias que formaram trilhas funcionais, 14 foram mantidas no sistema por 20 dias, e oito por 90 dias. Em nenhuma delas, foram observadas quedas acentuadas e comprometedoras no volume da esponja de fungo (pequenas variações no volume de fungo são naturais, e o critério de classificação para se determinar se eram acentuadas e comprometedoras ou não, foram subjetivos e baseados na experiência do pesquisador). Todas as trilhas funcionais formaram-se apenas depois de 30 horas de exposição ao aparato, e, em nenhum caso, após 60 horas.

A partir desse robusto resultado do experimento básico, foram feitas algumas pequenas alterações metodológicas (de caráter apenas exploratório), com o objetivo de possibilitar a formulação de hipóteses a respeito dos mecanismos causais existentes nas colônias ou nas formigas, que permitiram a observação do comportamento descrito. Vale lembrar que, nesta fase do trabalho, os testes visavam apenas ao objetivo de prover

resultados que pudessem servir de **indução** para a formulação de hipóteses, e não eram, portanto, experimentos desenhados com o rigor necessário para se **testarem** hipóteses.

Manipulações experimentais e observações de caráter exploratório:

Todos os testes descritos nesta sessão fizeram uso de outras colônias que não aquelas usadas no experimento básico. Nesta sessão, a manipulação experimental está descrita e o resultado qualitativo é apresentado em seguida.

- 1) – ***manipulação*** – Três sub-colônias foram submetidas ao mesmo protocolo experimental descrito no experimento básico. No quinto dia de experimento, momento em que as trilhas de mão simples já haviam se formado, as pontes foram invertidas de posição. A ponte de ida, que estava situada à esquerda da colônia, foi colocada à direita, e vive-versa.
– ***resultados*** – Após a inversão de posição das pontes, trilhas funcionais de mão simples se formaram nas três colônias em até 10h.
- 2) – ***manipulação*** – Cinco sub-colônias foram submetidas ao mesmo protocolo experimental descrito no experimento básico. No quinto dia de experimento, momento em que as trilhas de mão simples já haviam se formado, as pontes de ida – com a colocação de uma pequena madeira no vão – foram transformadas em pontes potencialmente de mão dupla (Figura 8).

Figura 8: Esquema da montagem experimental do controle. A pequena barra vermelha ao final da ponte de ida simboliza a madeira colocada de forma a tornar a ponte de mão dupla.

Todas as cinco colônias foram mantidas neste sistema (com pontes de ida sem vão) por três dias (folhas de *Acalipha* foram oferecidas no centro da bandeja, seguindo o mesmo protocolo do experimento básico). Findo o terceiro dia nesta situação, foi retirada a pequena madeira, que possibilitava ser de mão dupla a trilha de ida, de forma a implicar que, formando-se trilhas funcionais, obrigatoriamente, estas seriam de mão simples.

- **resultados** – Todas as cinco colônias formaram trilhas funcionais de mão **dupla** de direção em até 10 minutos após a transformação da ponte de ida em uma ponte sem vão – o trânsito de mão simples foi, aparentemente, abandonado quase que imediatamente pelas formigas. Depois que a madeira (que completava o vão) foi retirada da ponte de ida (oitavo dia de experimento), **apenas duas** das cinco colônias formaram trilhas funcionais em até 6 dias de experimento.

3) – *manipulação* – Cinco sub-colônias foram submetidas ao mesmo protocolo experimental descrito no experimento básico. No quinto dia de experimento, momento em que as trilhas de mão simples de direção já haviam se formado, as pontes de ida foram transformadas em pontes com a possibilidade de ser de mão dupla com a colocação de uma pequena madeira no vão (Figura 8). Todas as cinco colônias foram mantidas neste sistema (com pontes de volta sem vão) por três dias (folhas de *Acalipha* foram oferecidas no centro da bandeja, seguindo o mesmo protocolo do experimento básico). Findo o terceiro dia nesta situação, retirou-se a pequena madeira que possibilitava à trilha de volta ser de mão dupla, vindo a se formarem trilhas funcionais, que, obrigatoriamente, seriam de mão simples.

- *resultados* – Todas as cinco colônias formaram trilhas funcionais de mão dupla em até 10 min após a transformação da ponte de volta em uma ponte sem vão – o trânsito em mão simples de direção foi aparentemente abandonado quase imediatamente pelas formigas. Depois que a madeira (que completava o vão) foi retirada da ponte de volta (oitavo dia de experimento), **apenas 3** das cinco colônias formaram trilhas funcionais em até 6 dias de experimento.

4) – *manipulação* – Esta montagem experimental teve uma sutil e importante diferença em relação ao experimento básico. A área de

forrageamento era composta por três bandejas distintas e conectadas em seqüência (Figura 9).

Figura 9: Esquema da montagem experimental na qual há três bandejas de forrageamento, duas de trânsito e uma central, onde eram oferecidas as folhas.

A ponte de ida tinha o seu final próximo da bandeja de forrageamento, localizada à esquerda; as folhas eram oferecidas na bandeja central e a ponte de volta era posta na bandeja da direita. Desse modo, as formigas que chegavam da ponte de ida não tinham contato direto com as folhas, e deveriam ir até a bandeja central para cortá-las. Uma vez que tivessem cortado, deveriam, em seguida, seguir para a bandeja da direita para que pudessem localizar a ponte de retorno. Uma quantidade *ad libitum* de folhas de *Acalipha* foi diariamente oferecida exclusivamente na bandeja central de forrageamento, e, diariamente, também eram retiradas todas as

folhas que não tinham sido transportadas de volta para a colônia, o que incluía os pedaços de folhas eventualmente transportados para as outras bandejas de forrageamento. No total, cinco sub-colônias foram submetidas a essa montagem experimental.

– **resultados** – Nenhuma das cinco sub-colônias submetidas a essa montagem experimental formou trilhas de forrageamento funcionais. Foram, então, devolvidas para as respectivas colônias matrizes após seis dias de experimento.

5) – manipulação – Esta montagem experimental também guarda uma sutil e importante diferença com relação ao experimento básico. Embora ambas as áreas de forrageamento sejam idênticas, há diferenças importantes quanto à região do ninho. Neste aspecto, a sub-colônia foi posta numa bandeja de plástico e, a esta bandeja, foram conectadas outras duas, uma de cada lado (Figura 10). A ponte de ida foi, então, colocada na bandeja, localizada à esquerda da colônia, enquanto a ponte de volta foi colocada na bandeja da direita.

Figura 10: Esquema da montagem experimental na qual há três bandejas na região do ninho, uma central, onde era colocado o ninho e duas de trânsito, colocadas nas laterais do ninho.

Folhas em quantidade *ad libitum* foram oferecidas diariamente apenas na bandeja de forrageamento, sendo as folhas não transportadas retiradas todos os dias. Cinco colônias foram submetidas a essa montagem experimental.

– **resultados** – Todas as cinco colônias formaram trilhas funcionais de forrageamento e foram mantidas na montagem experimental por 15 dias, sem que diminuições significativas na esponja de fungo fossem observadas para nenhuma das colônias.

Conclusões:

Formigas *Atta sexdens rubropilosa* podem formar trilhas funcionais de mão simples. Esta é a conclusão que pode ser tirada dos experimentos acima descritos. Ela deriva do resultado do experimento básico em que 22, das 25 colônias submetidas à montagem experimental básica (Figura 6), formaram, por, pelo menos, vinte dias, trilhas funcionais num sistema de mão simples. As oito colônias mantidas por noventa dias no sistema de mão simples, sem que se mostrassem diminuições importantes do volume da esponja de fungo, permitem-nos afirmar que a quantidade de material forrageado no sistema de mão simples é suficiente para a manutenção do formigueiro.

As derivações do experimento básico (manipulações experimentais e observações de caráter exploratório) não trazem conclusões novas. No entanto, seus resultados são de grande valia para que se possa começar a construir uma compreensão mais ampla do assunto estudado, que são discutidos no próximo item.

Discussão:

O fato de que as formigas *Atta sexdens rubropilosa* são capazes de formar trilhas de mão simples funcionais traz conseqüências teóricas, que serão discutidas no capítulo final, conjuntamente aos demais resultados a

serem apresentados. Neste momento, a discussão restringe-se ao entendimento do resultado em si e de suas consequências imediatas.

Da formação de trilhas de mão simples, deriva outro fato interessante: o comportamento das formigas nos vãos. As formigas, chegando ao final das pontes (tanto de ida como de volta), deparam-se com os vãos (Figura 11):

Figura 11: Conglomerado de formigas *Atta sexdens rubropilosa* ao final da ponte de ida de uma das colônias experimentais. (Foto Pedro Ribeiro)

Devemos nos lembrar de que as formigas *Atta sexdens rubropilosa* não são formigas saltadoras como, por exemplo, as *Harpegnathos saltator*, *Myrmecia nigrocincta* e *Gigantiops destructor*. Elas nunca foram vistas pulando ou formando pontes com os seus corpos como as formigas do

gênero *Eciton*, também conhecidas como as formigas de correição (Figura 12):

Figura 12: Ponte de formigas *Eciton* construída para transpor um vão.

A reação inicial das saúvas ao chegar ao vão é a de parar, explorar e voltar. No ar, elas podem estender seus corpos para baixo com apenas duas pernas no substrato, mas não irão pular. Podem fazer breves ou longos retornos e voltar para o vão, andar no limite da ponte, ficar no ar novamente, mas, claramente, evitando a queda. No momento em que mais formigas chegam ao final da ponte, são formados montes de formigas, e algumas delas podem ficar por cima dos corpos das outras. Eventualmente, algumas cairão. A queda da beirada da ponte pode ser entendida como uma consequência mecânica do comportamento de “continuar andando”, que, certamente, está em conflito com o evidente comportamento de “não se

deixar cair”, presente diante de qualquer abismo. Trabalhando com a formiga *Linepithema humile*, uma espécie conhecida por não formar pontes com os próprios corpos, Theraulaz e colaboradores. (Theraulaz, Bonabeau *et al.*, 2001) puderam observar a formação de cachos de formigas, similar com o que descrevemos acima, quando elas chegam ao final de pontes incompletas em cima de areias com comida e água.

No entanto, é válido lembrarmos-nos de que algumas formigas caem sem muito demorar na beirada da ponte: estendem seus corpos e caem, mesmo quando o local está com poucas formigas. Há uma diferença entre cair acidentalmente e deixar-se cair, como há, também, uma grande dificuldade para, através da observação, distinguir-se quantas de nossas formigas têm um ou outro comportamento. Vale lembrar que, no ambiente natural, é comum observarmos formigas cortadeiras que caem do alto das árvores, de onde elas cortam as folhas. Nesse caso, a queda parece-nos ser causa muito mais relacionada a um acidente. Esse fato só pode receber algum tipo de conclusão após um estudo detalhado. De qualquer forma, as consequências teóricas são inspiradoras em ambos os casos. Se as formigas sempre caem e nunca se deixam cair, nós temos uns dos raros exemplos em que um sistema biológico pode ser perfeitamente funcional e inteiramente baseado em acidentes. Não somente por acaso, tratam-se, ainda, de eventos contrários aos esforços feitos pelos indivíduos. Se, no entanto, as formigas

mudam de comportamento ao longo do experimento (*de cair para se deixar cair* ou *continuar andando*), temos, então, um surpreendente exemplo de aprendizado por parte destes insetos.

Os resultados da manipulação 1: trilhas funcionais formaram-se rapidamente em todas as colônias após a inversão da posição das pontes, sugerindo a não existência de marcações específicas em cada uma das pontes. Pois, se assim fosse, seria de se esperar um tempo maior para a formação das trilhas funcionais (trilhas funcionais de mão simples de direção formam-se em, no mínimo, 30 horas de exposição ao aparato). Afinal, se existisse uma marcação específica, e a formação das trilhas funcionais fosse dependente dela, as formigas teriam de parar de seguir as dicas químicas específicas, ignorando e deixando decaírem as marcações antigas das pontes, para remarcar com as corretas num tempo menor do que antes havia sido feito só para marcar. Julgamos isso improvável.

Manipulação 2: Esta manipulação apresenta dois resultados: 1) o abandono, por parte das formigas, das trilhas de mão simples em favor das tradicionais trilhas de mão dupla, e isso aconteceu quase que imediatamente após a colocação da madeira que completava o vão. A clara preferência pelo uso de mão dupla de direção, mesmo após a formação de trilhas funcionais no sistema de mão simples, sugere que o sistema de mão simples permanece um desafio para as formigas, que mantêm os comportamentos do repertório inato como primeira opção. 2) O fracasso no

restabelecimento das trilhas funcionais por três das cinco colônias, após a retirada da peça que possibilitava a formação de trilhas de mão dupla, sugere que o estabelecimento de trilhas de mão dupla no sistema pode implicar em marcações químicas que são dificilmente abandonadas pelas formigas. Esta dificuldade extra pode ser o fator causal determinante do fracasso das três colônias para formarem trilhas de mão simples. É importante ressaltarmos que a hipótese química não é a única que pode ser levantada aqui, afinal, um aprendizado individual de cada formiga (a respeito de como ela deve se orientar na área de forrageamento) pode ter acontecido durante a formação das trilhas de mão dupla e, por algum motivo, as formigas podem ter encontrado dificuldades em abandonar as regras aprendidas em favor das regras não naturais necessárias para a formação de trilhas de mão simples. A presente discussão pode ser expandida para o estudo da *manipulação 3*, que difere da *manipulação 2* apenas pelo fato de ter , no primeiro caso, a ponte de **volta** sido transformada em ponte de mão simples. Ademais, os resultados também são similares.

Manipulação 4: A dificuldade extra, imposta pelo distanciamento do local de oferta das folhas com relação à região das pontes, que agora ficavam em bandejas distintas, foi, provavelmente, o fator determinante para que as trilhas de mão simples funcionais não pudessem ser formadas. Parece existir, então, a necessidade de que as formigas, ao chegarem ao limite da

ponte de ida, sintam (pelo olfato) a presença de folhas logo abaixo. Esse estímulo, então, faria com que as formigas insistissem na exploração da ponte, e, após a queda acidental ou de se deixarem cair, a exploração da área de forrageamento dar-se-ia.

Manipulação 5: O distanciamento das pontes com relação à região do ninho não parece ser um fator complicador de muita importância para as formigas, uma vez que todas as sub-colônias submetidas a esta montagem foram capazes de formar trilhas funcionais de mão simples. Assim, a análise desse resultado, em conjunto com os da manipulação 4, ganha em importância teórica. Afinal, o distanciamento das folhas com relação às pontes (manipulação 4) parece ter uma influência maior no aumento de dificuldade do que o distanciamento das pontes ao local do ninho. Numa especulação a respeito do por quê desses resultados, poderíamos supor que o comportamento de se distanciar do ninho seja mais difícil de se dar, isto provavelmente por causa do fato de que as formigas sejam mais motivadas para voltarem para o ninho do que para se distanciarem dele na procura de uma possível fonte de alimento. Assim, a dificuldade maior que as formigas tiveram para solucionar o problema da manipulação 4 pode estar relacionada a uma motivação maior, que aqui deve ser entendida pela maior intensidade dos estímulos relacionados ao comportamento para voltar ao ninho do que para forragear.

A dificuldade, ali presente, adviria da possível constante existência do estímulo de voltar ao ninho. Para que esse estímulo aconteça, o ninho não precisa estar presente de forma a ser a razão causal do comportamento de retornar. O comportamento “voltar ao ninho” estaria sempre presente nas formigas, sem a necessidade do ninho. Já, para **sair** do ninho e forragear numa situação adversa, há a necessidade da presença de um estímulo próximo e detectável (folhas ou odores que sinalizem a presença das mesmas). Sem este estímulo, não há razão causal suficiente para que se dê o comportamento de explorar num sistema de mão simples. Vale lembrar que, numa situação de mão dupla (natural), a presença das folhas não se faz necessária para que o comportamento de forragear aconteça, bastando, para isto, que surja a necessidade destas mesmas folhas serem buscadas.

Capítulo 2.2

A hipótese do achado de rota por acaso

Introdução/objetivo:

O fato de que as formigas são capazes de formar trilhas funcionais de mão simples traz uma curiosidade quase que imediata: como elas encontram o caminho de volta após o corte das folhas? Afinal, o comportamento inato, presente nesta espécie e em muitas outras, é o de retornar ao ninho pelo mesmo caminho feito para se chegar às folhas (Holldobler e Wilson, 1990). Este comportamento, no sistema proposto, deve ser abandonado para que o retorno ao ninho seja possível. Assim, podemos questionar: as formigas estariam andando ao acaso até que, eventualmente, topassem com a ponte de retorno para, então, voltarem ao ninho? Para elaborarmos uma resposta a esta pergunta, o seguinte experimento foi feito:

Métodos:

Uma sub-colônia foi preparada e submetida a uma montagem experimental tal como foi descrito no experimento básico. Após vinte dias, em que as formigas forrageavam no sistema de trilhas de mão simples, 148 formigas que haviam acabado de cortar um pedaço de folha tiveram o seu trajeto acompanhado (Figuras 13A e B), de forma que foi desenhado o trajeto feito pela formiga num papel quadriculado em escala.

Para o cálculo da distância percorrida pelas formigas nos trajetos que foram acompanhados, o risco feito no papel (que simulava o trajeto feito pela formiga na bandeja de forrageamento) foi medido com auxílio de um curvímetro (aparelho usado para medir distância em mapas). Como a escala era conhecida, tornou-se possível o cálculo da distância real percorrida pela formiga. Para este experimento, foi montada, também, uma sub-colônia de controle. A montagem era idêntica àquela da colônia experimental, tendo, como única diferença, o fato de que apenas a ponte de ida era montada e estava completa, não havendo um vão entre o seu final e a bandeja de forrageamento. Dessa forma, a ponte de ida era também a ponte de volta, caracterizando um sistema de mão dupla.

Resultados:

Logo após o corte do fragmento de folha, a maioria das formigas (118) levou o fragmento em direção à ponte de retorno, ao invés de voltar em direção à ponte de ida. O número de formigas que iniciou a marcha no sentido funcionalmente correto indicou que as formigas **não** o fizeram (após o corte de folhas) de maneira aleatória ($p < 0,0001$, teste binomial, Figura 14). Além disso, a maioria das formigas que iniciou a marcha na direção funcionalmente correta chegou até a ponte de retorno ($p < 0,0001$, teste binomial), enquanto a maioria das operárias que iniciou a marcha na direção errada **não** chegou até a ponte de retorno com suas cargas

(largaram os seus fragmentos de folhas durante o percurso) ($p = 0,0280$, teste binomial). No ninho controle, com a ponte de mão dupla, todas as formigas iniciaram a marcha na direção funcionalmente correta e a maioria delas obteve sucesso em alcançar a ponte de mão dupla ($p < 0,0001$ teste binomial, Figura 14).

As distâncias percorridas pelas formigas (da colônia experimental) com carga, que iniciaram a marcha na direção correta e chegaram até a ponte de retorno, não foram diferentes quando comparadas com as distâncias percorridas pelas formigas que fizeram a mesma coisa na colônia-controle (Mann-Whitney teste, $p = 0.0515$). De fato, foram um pouco mais curtas. Já, as poucas viagens bem sucedidas, cuja marcha iniciou-se na direção funcionalmente errada, foram muito maiores, caracterizando estas viagens como percursos mais sinuosos. A comparação, entre a distância percorrida pelas formigas que iniciaram a marcha na direção correta e tiveram sucesso em alcançar a ponte de retorno, e aquelas que iniciaram a marcha para o lado errado e obtiveram sucesso, mostra claras diferenças entre as distâncias percorridas, sendo que as formigas que iniciaram de modo correto percorreram distâncias significativamente menores (Mann-Whitney teste, $p < 0.0001$) (Figuras 15A e B).

Uma vez que as viagens fracassadas podem terminar logo após a saída da formiga do quadrante onde ficam as folhas – pois a formiga pode largar o pedaço de folha a qualquer momento, (apenas as formigas com carga eram acompanhadas) – a distância média deste grupo de formigas pode, teoricamente, ser baixa, de forma a causar alguma confusão no entendimento das distâncias e sua correlação com o fato de a formiga estar ou não desorientada. Na prática, porém, considerando-se os números que obtivemos neste experimento, a distância média das formigas que

fracassaram e começaram a viagem na direção errada não foi suficientemente pequena para mascarar o contraste entre a distância percorrida pelas formigas que iniciaram corretamente das aquelas que iniciaram de modo errado (Mann-Whitney $p = 0.0211$).

Figura 13 A – Esquema da área de forrageamento: A Linha 1 representa um trajeto real de uma formiga que iniciou a marcha para o lado certo e obteve sucesso em retornar com um pedaço de folha. A Linha 2 representa o trajeto de uma formiga que iniciou a marcha para o lado certo e fracassou (largou a folha no meio do caminho) em retornar para a colônia com um pedaço de folha. A Linha 3 representa o trajeto de uma formiga que iniciou a marcha para o lado errado e alcançou com sucesso o retorno para a colônia com um pedaço de folha. A linha 4 representa o trajeto de uma formiga que iniciou a marcha para o lado errado e fracassou (largou a folha no meio do caminho) em retornar para a colônia com um pedaço de folha.

Figura 13 B: Foto da área de forrageamento esquematizada na figura 13^a (Foto Pedro Ribeiro).

Número
de
formigas

Figura 14: O gráfico mostra o número de formigas que iniciaram a marcha para o lado certo ou para o lado errado e obtiveram sucesso ou fracassaram em retornar com um pedaço de folha para a colônia. Estes dados são mostrados para as colônias experimentais e controles.

A

Figura 15 A: Gráfico que mostra a distribuição das distâncias percorridas pelas formigas do grupo experimental. Em laranja, temos o subgrupo experimental que iniciou a marcha e saiu para o lado errado, não conseguindo chegar até a ponte de retorno (largou o pedaço de folha). Em verde, temos o subgrupo que iniciou a marcha para o lado errado e subiu pela ponte de retorno. Em vermelho, temos o subgrupo que saiu para o lado certo e não chegou até a ponte de retorno (largou o pedaço de folha). Em azul, por fim, temos o subgrupo que iniciou a marcha para o lado correto e subiu pela ponte de retorno.

B

Figura 15 B: Gráfico que mostra a distribuição das distâncias percorridas pelas formigas do grupo-controle (experimento feito no claro). Em vermelho, temos o subgrupo que saiu para o lado certo e não chegou até a ponte de retorno (largou o pedaço de folha). E, em azul, temos o subgrupo que iniciou a marcha para o lado correto e subiu pela ponte de retorno. As formigas do experimento-controle sempre iniciaram a marcha para o lado certo.

Conclusão:

Um número substancial de formigas, quando exposto a um sistema de forrageamento de mão simples, encontra a rota correta de maneira não casual. As restantes são incapazes de achar a rota certa, ou parecem chegar nela por acaso.

Discussão:

A direção inicial da marcha, o resultado final da viagem (se a formiga obteve ou não sucesso em retornar à ponte de retorno com um pedaço de folha) e a distância percorrida são evidências de que a maioria das formigas comportou-se como se estivesse corretamente orientada, enquanto outras se comportaram como se estivessem perdidas ou equivocadamente orientadas. É preciso salientar que, durante qualquer um dos quatro tipos de viagens, as formigas não necessariamente se comportaram o tempo todo de maneira homogênea (se orientadas, erroneamente orientadas ou perdidas). Elas poderiam, por exemplo, iniciar a viagem erroneamente orientadas (em direção à ponte de retorno), perderem-se e, finalmente, se orientarem corretamente para, então, retornarem à ponte de retorno; tudo isso numa mesma viagem.

Apesar de, praticamente, todas as sub-colônias testadas conseguirem resolver o problema e forragear em abundância, foi considerável o número de formigas que iniciaram a viagem na direção errada, e que se

comportaram como se estivessem perdidas, aparentemente andando mais vagarosamente e percorrendo trajetos mais tortuosos, nos quais não parecia existir um rumo em que elas se fiassem, demonstrando que a situação experimental foi um desafio para estas formigas. O mesmo desafio permaneceu após vinte dias nos quais as formigas estavam expostas ao uso continuado das trilhas de mão simples como única maneira de se conseguir comida. Esse fato pode significar, inclusive, que elas não são capazes de resolver completamente o conflito entre o sistema de orientação inato e a solução do problema que elas foram capazes de encontrar.

Capítulo 2.3

Experimento no campo

Introdução:

Os experimentos, até agora, mostraram-nos que as formigas saúvas (*Atta sexdens rubropilosa*) são capazes de formar trilhas funcionais de mão simples e que a solução desse problema não ocorre ao acaso. Porém, todos os experimentos feitos e apresentados até aqui foram com colônias criadas em laboratório. A diferença, que acreditamos ser a mais importante no contexto dos experimentos sobre forrageamento de formigas em trilhas de mão simples, consiste no fato de, no campo, as formigas terem fontes alternativas de alimento (folhas e grãos) que não apenas as disponibilizadas pelo experimentador. Na situação de mão simples de forrageamento, feita em laboratório, as formigas tinham, como única alternativa para conseguirem alimento, o uso do sistema de mão simples, o que já não se verifica no campo.

Nele, esse sistema de mão simples é apenas mais uma opção que as formigas têm para conseguirem alimento, pois a solução do problema não é mais vital para a sobrevivência da colônia tal como se dava no experimento de laboratório. Não seria difícil listar uma série de outras diferenças entre as colônias criadas em laboratório e as colônias de campo, como os tamanhos muito maiores das colônias e das trilhas, porém, não acreditamos que essas diferenças tenham um caráter decisivo no estudo feito.

Objetivo:

Verificar se colônias, em seu ambiente natural, são capazes de resolver o problema de forrageamento de mão simples, mesmo na situação em que a busca de alimento, num sistema de forrageamento em mão simples, não se mostra como a única solução possível para se conseguir alimento.

Matérias e métodos:

A colônia usada para o experimento no campo foi um ninho natural que vivia numa área de proteção no campus da Universidade de São Paulo, próximo ao Instituto de Biociências. Tratava-se de uma colônia grande, com mais de quatro anos de vida e com pelo menos seis olheiros de forrageamento e outros (no mínimo) sete olheiros que eram usados pelas formigas para retirarem terra da colônia. A três metros de distância de um dos olheiros de forrageamento, num lugar no chão onde não havia nenhuma trilha já estabelecida, foi posta uma bandeja com 20g de quirera de milho. Além disso, também foram postas duas pontes maiores e contínuas – isto é, sem vãos –, porém com um desenho parecido com aquele usado nos experimentos em laboratório, que foram colocadas na bandeja.

As duas pontes eram a única maneira pela qual as formigas podiam ter acesso à quirera de milho, que era oferecida na bandeja, e cujas bordas

estavam protegidas com uma mistura de graxa com óleo, intransponível para as formigas. Depois que elas encontraram a bandeja e começaram a pegar a quirera de milho que era ali oferecida, as partes finas das pontes foram reduzidas de forma a deixar um vão de 2 cm. Vinte e quatro horas depois, os vãos de 2 cm foram aumentados para 6 cm. Roedores e pássaros tiveram o acesso impedido por uma grande caixa plástica translúcida, que foi colocada sobre a montagem experimental (de ponta cabeça, de forma a cobrir a bandeja e as pontes). Esta caixa protetora deixava uma pequena passagem junto à superfície, de modo que, por ali, as formigas pudessem entrar no sistema de forrageamento. Com isso, o aparato experimental ficou também protegido de chuvas.

Todos os dias, pela manhã, 20g de quirera de milho eram colocados na bandeja, e os fragmentos de quirera do dia anterior, que não haviam sido levados pelas formigas, eram contados e descartados. O experimento foi mantido por 10 dias.

Resultados:

Após duas horas em que a quirera de milho foi oferecida para as formigas na bandeja de plástico – nesse momento as pontes ainda eram contínuas, sem vãos e, portanto, era possível ser formado um sistema de mão simples de forrageamento -, as formigas formaram vigorosas (grande número de formigas indo e vindo) trilhas de forrageamento de mão dupla.

Em mais duas horas, aproximadamente metade dos 20g de quirera foi pega pelas formigas.

A partir de então, as pontes foram reduzidas, e foram formados vãos de 2 cm nas pontes, tanto no percurso de ida quanto no percurso de volta. Nesta situação, as formigas, após breve interrupção devido à manipulação experimental, continuaram a forragear. No entanto, uma análise visual e qualitativa do forrageamento revelou que, apesar dos vãos, algumas formigas continuavam a fazer o forrageamento num sistema de mão dupla. Esse resultado deveu-se ao fato de os vãos serem muito pequenos, possibilitando às formigas ultrapassarem-nos sem maiores dificuldades.

Após 24 horas, os vãos foram aumentados para 6 cm e o forrageamento interrompeu-se imediatamente por completo. Porém, 24 horas depois que os vãos foram calibrados em 6cm, as formigas voltaram a forragear, mas, agora, num sistema de mão simples. Durante os dez dias em que o sistema foi mantido, as formigas sempre levaram todos os 20 gramas de quirera oferecidos diariamente. Observações de duas horas diárias nunca revelaram viagens de mão dupla feitas pelas formigas nessa situação, ou seja, o vão de 6 cm revelou-se um obstáculo totalmente intransponível para as formigas, mesmo para uma forte colônia em ambiente natural

Conclusão:

Mesmo em ambiente natural, numa situação em que existe a possibilidade de forrageamento num sistema de mão dupla (por conta de outras fontes de alimento presentes), as operárias de *Atta sexdens rubropilosa* solucionam o problema de forrageamento num sistema de mão simples.

Discussão:

O êxito das formigas em formar trilhas funcionais de forrageamento de mão simples, em ambiente natural, revelou que elas fazem trilhas de mão simples mesmo quando não se trata da única maneira de se conseguir alimento. Esse fato mostra-nos algo interessante quando associado ao resultado encontrado nos experimentos de laboratório. Neles, mostrou-se que, quando trilhas de mão simples são apenas uma das alternativas para se conseguir alimento, as formigas não as usam, pois, havendo outras, elas forrageiam apenas num sistema tradicional de mão dupla.

Capítulo 2.4

Aumento gradual de eficácia

Introdução:

Até aqui, sabemos que as formigas são capazes de criar uma solução para o problema que lhes é exposto (forrageamento em trilhas de mão simples de direção). Conhecemos também que essa solução não se dá por tentativa e erro, e que uma nova forma de forragear é estabelecida pelas formigas. Esta solução, guardadas algumas diferenças, é encontrada tanto por formigas de colônias que vivem no campo como também por formigas de colônias criadas em laboratório.

Estudos de aprendizado com diferentes animais, humanos inclusive, revelam que o aprendizado de uma nova tarefa pode levar um tempo para acontecer. Há necessidade de um tempo de treino com relação à tarefa para que, então, o animal possa modificar o seu comportamento e solucionar o problema que lhe é exposto. Há uma diferença, portanto, nas soluções de problemas feitas por animais, que levam algum tempo para acontecer, comparado a soluções em que não há necessidade de treino ou aprendizado. Afinal, o segundo tipo de solução pode ser entendido como uma plasticidade comportamental, quando o animal pode modificar o repertório comportamental inato de forma apropriada. Por exemplo, Japyassú e colaboradores descrevem o comportamento de “pescar” em aranhas que não exibem esse comportamento em condições naturais. No entanto, numa

situação criada pelos pesquisadores em laboratório, o comportamento acontece sem a necessidade de treino ou aprendizado (Japyassu e Caires, 2008). Uma discussão importante sobre o tema pode residir numa solução que, de alguma forma, está “escondida” no repertório inato do comportamento do animal. Isso pode, inclusive, ser feito através de um estudo em que se leve em conta a investigação sobre a presença deste comportamento no repertório inato dos ancestrais do animal estudado (Japyassu e Caires, 2008).

Contudo, ancestrais das formigas saúvas não forrageavam em trilhas de mão simples, levando-nos a pensar que, para estas formigas, a solução do problema de forrageamento de mão simples não poderia ser tomada como uma plasticidade do repertório comportamental inato. Até porque, a visualização de qual seria o comportamento inato, que se mostrou plástico para que a solução do problema pudesse acontecer, não é tarefa fácil. Afinal, não se trata de um comportamento parecido com aquele normalmente executado pelas formigas. Na verdade, faz-se necessária uma completa inversão do sistema de orientação durante o forrageamento. E, se somarmos a isso o fato de que, em ambiente natural, é muito improvável que exista alguma situação onde as formigas saúvas tenham de forragear num sistema de mão simples, ganha força a idéia de que, em nosso experimento, as formigas saúvas criaram uma nova solução. Conseqüentemente, há menor probabilidade de que a solução poderia ser

fruto de uma flexibilização de algum comportamento inato já presente dentro do repertório das formigas ou de seus ancestrais.

Para se testar essa hipótese, resolvemos investigar como, ao longo do tempo, a solução do problema acontece. Assim, se esta solução aparecer de forma gradual, isto implica que ela se deu de modo criativo. Ou seja, trata-se de um fenômeno que, desse modo, deve ser contrário à hipótese de que, nas formigas, haveria uma plasticidade do repertório de comportamentos inatos.

Objetivo:

Estudar como a solução do problema acontece ao longo do tempo, para que se possa, assim, testar a hipótese da existência ou não de um processo de aprendizado na solução do problema proposto (forrageamento de mão simples).

Matérias e Métodos:

Para este experimento, foram formadas dez sub-colônias de *Atta sexdens rubropilosa* que nunca haviam sido submetidas a este mesmo procedimento. São provenientes de cinco colônias matrizes distintas, cujas rainhas foram coletadas em Águas de São Pedro – pequena cidade situada no interior de São Paulo na região de Piracicaba. Estas sub-colônias eram compostas por uma única panela de fungo de, aproximadamente, 4L de

volume, e foram mantidas em bandejas plásticas de 50cm x 40cm (figura 7) por dez dias, para que pudessem se ajustar ao novo ambiente após a separação das colônias matrizes. A elas foram oferecidas folhas *ad libitum* de *Acalipha*. O corte intenso, seguido de implantação na esponja de fungo, foram os critérios usados para verificarmos se as colônias tinham se ajustado bem ao novo ambiente. Nas situações em que existi a alguma dúvida com relação ao total ajuste das colônias ao novo ambiente, elas, então, eram descartadas ou reincorporadas às colônias matrizes. Desse modo, dez sub-colônias saudáveis foram colocadas na montagem experimental descrita na Figura 6. Desse montante, cinco foram escolhidas as acaso para serem as sub-colônias experimentais, enquanto as outras cinco foram escolhidas para serem as sub-colônias-controles.

A diferença entre as colônias-controles e as colônias-experimentais diz respeito a uma sutil e importante diferença na montagem experimental. As colônias experimentais foram colocadas numa montagem experimental idêntica à usada no experimento básico. No entanto, as colônias-controles tinham, como única diferença, o fato de apenas a ponte de ida era montada e esta era completa, não havendo, com isso, qualquer vão entre o seu final e a bandeja de forrageamento. Dessa forma, a ponte de ida era também a ponte de volta, caracterizando-se um sistema de mão dupla.

A área de forrageamento de todas as colônias foi fotografada com uma máquina digital a cada 30 minutos durante as quatro primeiras noites

de experimento (das 19hs até às 7hs do dia seguinte). As colônias eram mantidas no aparato de forma contínua. Todas as noites, 8g de folhas de *Acalipha* foram colocados uma ao lado d outra (Figuras 16 e 17) no centro da área de forrageamento, às 19hs:

Figura 16: Foto que mostra 8g de folhas de *Acalipha* dispostos na bandeja de forrageamento de uma colônia experimental no tempo zero do dia 3 do experimento sobre aumento gradual de eficácia. (Foto Pedro Ribeiro).

Figura 17: Foto que mostra folhas de *Acalipha* dispostas na bandeja de forrageamento de uma colônia experimental no tempo 420 min do dia 3 do experimento sobre aumento gradual de eficácia. (Foto Pedro Ribeiro).

Doze horas mais tarde, todas as folhas não cortadas ou parcialmente cortadas, bem como fragmentos de folhas, eram retiradas da colônia. Para a análise das fotos, fizemos uso do programa CorelDRAW12 para convertê-las em branco e preto, de forma que tudo o que fosse folha ou fragmento fosse transformado em preto e, o que não o fosse em branco (Figuras 18, 19 e 20).

Figura 18: Figura preparada no programa CorelDRAW12 de uma foto da bandeja de forrageamento de uma colônia experimental no tempo zero do dia 3 de experimento.

Figura 19: Figura preparada no programa CorelDRAW12 de uma foto da bandeja de forrageamento de uma colônia experimental no tempo 450min do dia 3 de experimento.

Figura 20: Figura preparada no programa CorelDRAW12 de uma foto da bandeja de forrageamento de uma colônia experimental no tempo 840min (fim do experimento) do dia 3 de experimento.

Através do programa MATLAB, analisamos a seqüência de fotos, comparando-se a área encoberta pelas folhas ao longo do tempo. Como nos mostra a Figura 19, há uma grande quantidade de folhas no tempo 450 min. Já na Figura 20, a foto retrata, o tempo 840 min, com uma quantidade bem menor de folhas. Como tínhamos uma foto a cada trinta minutos de experimento, isso nos permitiu ter uma boa noção da taxa de corte de folhas de cada uma das colônias em cada um dos dias de experimento. Foi possível também inferir mudanças nas taxas de cortes de folhas nos diferentes dias de experimento.

Resultados:

Um forrageamento eficaz não se inicia imediatamente após as colônias experimentais serem colocadas no aparato. Normalmente, no primeiro dia, as formigas trafegam nas pontes, caem na área de

forrageamento e retornam ao ninho pela ponte de volta. No entanto, muito pouco ou nenhum corte de folhas foi feito. Mesmo quando houve algum corte, praticamente não existiu transporte de folhas no primeiro dia. Já no segundo dia, houve um aumento de corte de folhas, mas a maioria dos fragmentos cortados não foi levada de volta para o ninho, sendo abandonados pelas formigas na área de forrageamento. Aqui, uma observação atenta revela-nos algo de curioso: grande parte dos fragmentos cortados e não transportados de volta para o ninho foi abandonada perto da ponte de ida, como se as formigas estivessem tentando voltar ao ninho pelo mesmo caminho que fizeram para chegar às folhas, de acordo com seu repertório de comportamentos inatos.

A partir do terceiro dia, o número de viagens bem sucedidas (corte e transporte de folhas até o ninho) cresceu vigorosamente e uma rotina foi caracterizada com, aproximadamente, 400 viagens por noite⁴, quando 8g de folhas foram levados para o ninho diariamente. De maneira qualitativa, pudemos notar um desenvolvimento gradual no desempenho das formigas no que diz respeito ao corte e transporte de folhas. Esse aumento de eficácia foi muito mais lento que o observado em todas as nossas colônias controles.

⁴ O número de viagens foi inferido a partir do peso médio de um fragmento de folha fresca de *Acalipha*, cortado pelas formigas. Foi medida a massa média de vinte grupos de dez fragmentos de folhas cortadas pelas formigas. 10 pedaços = 0.176g (vinte grupos de 10 pedaços cada, que foram pesados e, assim, tirada a média). Portanto, 8g de folhas corresponde, aproximadamente, a 455 fragmentos de folhas.

De maneira quantitativa, comparamos as cinco colônias experimentais (com pontes incompletas e trânsito de mão simples e, conseqüentemente, trânsito de mão simples) com as colônias-controles – pontes completas e fluxo de mão dupla permitido. Com auxílio do teste estatístico de Mann-Whintney, comparamos duas variáveis ao longo dos quatro dias. 1) quantidade de folhas cortadas e transportadas e quantidade de fragmentos cortados e deixados na bandeja de forrageamento. (Figura 21).

Figura 21: O gráfico da esquerda mostra a média da porcentagem de fragmentos transportados para as colônias experimentais e controles ao longo dos quatro dias de experimento. O gráfico da esquerda mostra o número médio de fragmentos deixados pelas colônias experimentais e controles ao longo dos quatro dias de experimento.

Os ninhos experimentais (com pontes incompletas e fluxo de forrageamento de mão única) cortaram e transportaram uma quantidade

menor de folhas que as colônias-controles nos dias 1 ($p=0,0039$) e dia 2 ($p=0,0052$). Essa diferença diminuiu no dia 3 ($p=0,0539$) e desapareceu no dia 4 ($p=0,3173$). As colônias experimentais deixaram uma quantidade maior de fragmentos na área de forrageamento (pedaços que foram cortados e não transportados para o ninho) no dia 1 ($p=0,0186$) e no dia 2 ($p=0,0053$), fato que não se verifica no dia 3 ($p=0,0539$) e no dia 4 ($p=0,3173$). O exame do curso dos ventos, dia por dia nas colônias experimentais (mão simples de direção), mostrou que, claramente, houve uma mudança de padrão, ao longo do tempo, tanto para quantidade de fragmentos transportada (teste de Friedman, $X^2_{(3)} = 14,76$ $p = 0,0020$), quanto para a quantidade de fragmentos deixada na área de forrageamento (teste de Friedman, $X^2_{(3)} = 10,15$ $p = 0,0174$).

A quantidade de fragmentos transportada nos dias 1 e 2 foi diferente uma da outra e também dos dias 3 e 4 que, por sua vez, não foi diferente um dia do outro (teste de Tukey dias 1 x 2 $p=0.1759$, dias 1 x 3 $p=0.0002$, dias 1 x 4 $p=0.0002$, dias 2 x 3 $p=0.0003$, dias 2 x 4 $p=0.0002$, dias 3 x 4 $p=0.7187$). Considerando-se o número de fragmentos cortados e não transportados, o segundo dia foi diferente de todos os outros (dia 1 x 2 $p=0.0088$, dia 1 x 3 $p=0.9679$, dia 1 x 4 $p=0.9970$, dia 2 x dia 3 $p=0.0192$, dia 2 x 4 $p=0.0063$, dia 3 x 4 $p=0.9124$) (Figura 21).

Conclusão:

Portanto, algum tempo foi necessário para que as colônias experimentais atingissem uma eficácia de forrageamento comparável à das colônias-controles, levando-nos a crer que um processo de aprendizado é necessário para que a solução do problema aconteça.

Discussão:

O fato de as colônias submetidas a um sistema de forrageamento de mão simples levarem várias horas para que uma rotina de forrageamento, comparável àquela das colônias-controles, pudesse ser atingida, sugere que o desafio imposto pelo sistema de forrageamento de mão simples é realmente um problema para as formigas. Além disso, mostra-nos também a necessidade de que haja um tempo para que as formigas possam aprender a lidar com essa situação totalmente não natural. Se somarmos a isso o fato de que todas as colônias experimentais apresentaram o mesmo padrão de comportamento ao longo tempo de exposição ao problema, esses resultados também podem nos sugerir algumas coisas sobre a organização social das formigas. Por que as formigas, num primeiro momento, andam pelas pontes e vão até as folhas e depois voltam para o ninho sem cortar folhas? Além disso, os resultados também sugerem que, num estágio intermediário de aprendizado ou de familiarização com o sistema, as formigas cortam

folhas, mas não as levam para o ninho. Se elas já são capazes de ir até a área de forrageamento e voltar para a colônia, por que não cortam e transportam folhas?

Perguntas como estas não têm uma resposta fácil e tampouco podem ser respondidas de forma definitiva no contexto desta tese. Contudo, a tentativa de se pensar em explicações para esses e outros comportamentos observados, podem levar-nos a um entendimento mais geral sobre a organização social das formigas. A discussão, em detalhes, a respeito das perguntas que nos trazem esses e outros resultados empíricos desse trabalho é desenvolvida adiante, no capítulo final.

Capítulo 2.5

O experimento no escuro

Introdução:

Na natureza, as formigas *Atta* forrageiam, preferencialmente, durante a noite. Diferente de outras espécies de formigas, que são muito mais visuais, as operárias das formigas *Atta* têm olhos pequenos e a participação da orientação visual em *Atta sexdens rubropilosa* nunca foi investigada. Em outras espécies de *Atta*, foi demonstrado que elas se beneficiam de dicas visuais como uma ferramenta suplementar de orientação (Vilela, Jaffe *et al.*, 1987), no entanto, isso não nos esclarece sobre qual seria o grau de detalhamento na formação das imagens que os pequenos olhos das *Attas* são capazes de fazer. Como especulação, o mais provável é que sejam apenas capazes de estabelecer algum discernimento com diferentes intensidades de luz e como este experimento sugere a capacidade de percepção do local da fonte de luz.

O sistema de separação das trilhas de ida e volta – cujos desdobramentos investigamos neste trabalho – implica, provavelmente, em um fator complicador para a orientação das formigas. Com isso, é possível que se revele a importância da participação da orientação visual nestes insetos que, mesmo não se dando integralmente, dar-se-á, ao menos, de modo parcial. Afinal, é numa situação em que as formigas têm de resolver um problema de orientação que pode estar no limite das capacidades destes

insetos, pois a participação de todas as habilidades ou capacidades de orientação, disponíveis no repertório comportamental delas, pode se revelar indispensável. É possível inferir, pois, que existe a participação do sistema visual na orientação das formigas numa situação limite em que elas sejam impedidas de fazer uso desta habilidade. Pois o comprometimento do desempenho das operárias pode, nesta situação, mostrar-se revelador quanto à necessidade e a existência da habilidade privada.

Objetivos:

O objetivo deste experimento é o de entender qual é a possível participação do sistema visual na orientação das formigas.

Material e métodos:

Oito colônias, nunca antes usadas em experimentos, – cinco experimentais e três colônias-controles – foram colocadas numa câmara escura e foram mantidas lá por 72 horas, com folhas de *Acalipha ad libitum*, para que pudessem se ajustar ao novo ambiente. Todas as observações, bem como o tratamento das formigas, foram feitas através do auxílio de luz de cor vermelha (Chapman, 1998). Usou-se o filtro de luz para cor vermelha, uma vez que é sabido que insetos não são capazes de ver luz com o comprimento de onda referente à cor vermelha. Essa fonte de luz foi sempre mantida no mesmo local da sala de experimento, sendo acesa

apenas durante o breve período em que havia presença humana na sala, o que correspondeu algo entre três e quatro horas por dia.

Houve também um período de 24 horas de privação de alimentos (folhas de *Acalipha*), que precedeu à colocação das formigas no aparato experimental (sistema de pontes incompletas de separação das trilhas de ida e volta). Além disso, os procedimentos de oferta de folhas foram os mesmos que os adotados no experimento de investigação “*Aumento gradual de eficácia* (capítulo 2.4)” (oferta de 8g de folhas das 19h até às 7h do dia seguinte, com a retirada de todas as folhas não transportadas todas as manhãs). Depois de seis dias no escuro total, uma luz normal (sem filtro de luz vermelho) foi acesa por três dias, e então uma nova fase de escuridão total iniciou-se por mais quatro dias.

A direção inicial de marcha, a distância total percorrida bem como o resultado final da jornada – [se se retornou ao ninho com o pedaço de folha cortado (sucesso) ou se a formiga largou a folha cortada antes de retornar ao ninho (fracasso)] – foram anotados para 133 formigas das colônias-controles. Neste experimento, estas colônias-controles também ficaram em escuridão total, da mesma maneira que as colônias experimentais; porém, tinham uma ponte completa (sem vão) que possibilitava o trânsito de mão dupla.

Resultados:

As cinco colônias-controles, com ponte completa e de mão dupla, forragearam sem problemas no escuro total, e levaram todas as folhas que lhes foram oferecidas diariamente. No entanto, todas as colônias experimentais falharam e não cortaram ou transportaram folhas para o ninho. As operárias destas colônias foram em grande número para a área de forrageamento, porém, houve muito pouco corte de folha. Viagens bem sucedidas, que são os retornos de formigas com o pedaço de folha cortada para o ninho, foram muito raras, menos que vinte por sessão, se compararmos às mais de quatrocentas por sessão das colônias-controles, o que pôde ser inferido pela quantidade de folhas deixadas na área de forrageamento (Obs: uma sessão corresponde ao intervalo entre 19hs e 7hs, já que, às 19hs, as folhas eram colocadas e, às 7hs do dia seguinte, as folhas não transportadas eram retiradas). Porém, três dias após a luz branca (lâmpada incandescente de 100w localizada no teto da sala de experimentos) ter sido acesa de forma ininterrupta (a lâmpada ficava acesa 24h por dia), as formigas das colônias experimentais passaram a usar o sistema de pontes, cortando e transportando folhas de maneira muito parecida com o que se observou nas colônias do experimento básico. A luz foi apagada e, novamente, a eficácia das formigas das colônias experimentais deteriorou-se imediatamente para os mesmos níveis

observados na primeira sessão de escuro total. Tanto os fragmentos de folhas deixados na área de forrageamento, quanto o transporte de folhas ao ninho, pararam completamente. Portanto, apesar de as formigas não precisarem de luz para forragear – como pôde ser comprovado pelas colônias-controles –, a falta de luz fez com que lhes fosse impossível resolverem o problema de forrageamento num sistema de mão simples nas condições de nossos experimentos.

A comparação entre os ninhos-controles no escuro e os ninhos-controles no claro mostra-nos que, apesar de a luz não ser necessária para que as formigas forrageiem num sistema de trilhas de mão dupla, ela pode, sim, ter um papel auxiliar importante. Afinal, as formigas das colônias-controles no escuro percorreram distâncias maiores no escuro após o corte de folhas e até chegaram à ponte de retorno, isto, claro, se comparadas às colônias-controles mantidas no claro (teste Mann-Whitney, $p < 0,0001$). Além disso, algumas formigas das colônias-controles no escuro tomaram a direção inicial errada após o corte de um pedaço de folha, fato que não foi observado nas colônias-controles mantidas no claro (Tabela I).

Tabela I

Direção e distância de viagem bem sucedidas e fracassadas sob luz e no escuro.

		Direção correta (DC)		Direção errada (DE)	
		Fracasso	Sucesso	Fracasso	Sucesso
Número de viagens	Unidirecional sob luz (n = 148)	13,5 % 54.9 cm	66,2 % 38.1 cm	13,5 % 71.0 cm	6,8 % 100.9 cm
	Birecional sob luz (n = 123)	9,8 % 25.8 cm	90,2 % 44.2 cm	0 ---	0 ---
	Bidirecional no escuro (n = 133)	6,0 % 90.7 cm	69,9 % 58.2 cm	9,8 % 86.8 cm	14,3 % 147.3 cm
Mediana da distância percorrida					

Conclusão:

As operárias de formigas saúvas fazem uso de dicas visuais para se orientarem enquanto forrageiam, entretanto o uso dessas não é indispensável para que elas forrageiem num sistema de mão dupla. Porém, num sistema artificial de mão simples, a participação do sistema visual das formigas torna-se fundamental.

Discussão:

Esse experimento traz-nos, ao menos, duas descobertas relacionadas. A primeira diz respeito à participação do sistema visual na orientação das formigas *Atta sexdens rubropilosa*; a segunda está vinculada à necessidade que elas têm de fazer uso de dicas visuais para que possam resolver o problema de forrageamento num sistema de mão simples. Talvez, a explicação mais parcimoniosa para esse resultado seja a suposição de que nossas formigas fazem uso de dicas químicas e visuais para se orientarem espacialmente. No entanto, num sistema de mão simples as dicas químicas não podem mais ser usadas da mesma forma que num sistema tradicional de mão dupla. Assim, o sistema de orientação visual passa a ter papel fundamental na orientação nessa situação não natural em que elas seriam capazes de aprender a se orientarem de uma maneira diferente, abandonando, para isto, as regras tradicionais (inatas) de orientação

química. Discussões mais detalhadas a respeito desse assunto serão feitas no último capítulo desta tese (capítulo 4).

Capítulo 2.6

Reversão de 180° na fonte de luz

Introdução:

Os resultados do experimento anterior chamaram a atenção para a importância da luz no sistema de orientação das saúvas. São várias as espécies de formigas que fazem uso do sistema visual para se orientarem (Vilela, Jaffe *et al.*, 1987; Aron, Deneubourg *et al.*, 1988; Holldobler e Wilson, 1990; Heusser e Wehner, 2002; Seidl e Wehner, 2006). Entretanto, as características da maioria dessas espécies, principalmente no que diz respeito ao sistema de forrageamento, são bem diferentes das de formigas *Atta sexdens rubropilosa*. A maioria das espécies é considerada de formigas não formadoras de trilhas, situação em que a participação dos feromônios na orientação é claramente secundária. Afinal, essas formigas não têm rotas fixas de forrageamento que podem ser marcadas quimicamente.

Em formigas formadoras de trilhas, principalmente com as características das trilhas das formigas *Atta sexdens rubropilosa* – que podem chegar a centenas de metros e serem usadas por um grande número de formigas por vários dias – o papel da marcação química sempre foi considerado como o principal ou mesmo o único na orientação. Apenas dois estudos mostraram uma possível participação da luz no sistema de orientação em *Atta* (Vilela, Jaffe *et al.*, 1987; Vick, 2004) e, mesmo assim,

não foram totalmente conclusivos com relação ao grau de importância. Recentemente, outros trabalhos mostraram que as formigas do gênero *Atta* (Riveros e Srygley, 2008) podem fazer uso de dicas magnéticas para se orientarem. De qualquer forma – talvez pelo fato de as saúvas terem olhos muito pequenos, forragearem preferencialmente à noite, e terem um sofisticado sistema de marcação química – o papel do sistema visual sempre foi negligenciado por estudiosos do assunto. Então, é nos experimentos apresentados nesta tese que a importância do sistema visual das formigas *Atta sexdens rubropilosa* na orientação parece ficar definitivamente clara. Para se ampliar o entendimento do papel do sistema visual na orientação de nossas formigas, novos experimentos foram feitos e, nestes casos, a luz não foi apagada, mas foi manipulada a posição da única fonte de luz na sala de experimentos.

Objetivo:

Verificar a influência da rotação em 180° graus da fonte de luz no comportamento de forrageamento de formigas saúvas, submetidas ao aparato que obriga o forrageamento num sistema de direção de mão única.

Matérias e métodos:

Duas colônias que nunca haviam sido usadas em experimentos foram levadas a uma sala escura, de forma a garantir que a única fonte de luz fosse uma lâmpada fluorescente de 40w de potência, localizada lateralmente a 2m do centro da área de forrageamento do aparato experimental. Além disso, o suprimento de folhas foi o mesmo já descrito para o experimento básico. Depois de cinco dias, em que as formigas estavam usando o sistema de mão simples para coletar folhas, cada uma das colônias foi observada por quatro horas, observação estas que foram divididas em duas partes de duas horas cada.

Nas primeiras duas horas, todas as formigas de cada uma das colônias foram observadas após o corte de um pedaço de folha, que estava localizado no centro da área de forrageamento. A direção tomada logo após o corte, bem como o total de corte para cada uma dessas colônias durante a observação, era anotada. Findas essas duas horas, a fonte de luz foi mudada de posição, sofrendo uma rotação de 180° e ficando, agora, do lado oposto em relação às colônias. Imediatamente após a rotação da fonte de luz, foram feitas mais duas horas de observação, nos mesmos moldes das observações das duas horas anteriores. Todas as observações começaram às 21hs, para que, com isso, se evitasse um possível efeito de fenômenos cronobiológicos, relacionados a uma mudança natural da posição da fonte

de luz (sol). É claro que os efeitos evitados, aqui, são possíveis fenômenos endógenos do relógio interno das formigas, uma vez que a sala foi mantida isolada de fontes naturais de luz.

Três dias após a rotação da fonte de luz ter sido feita, o experimento foi repetido como descrito com uma nova rotação de 180°.

Resultados:

Na primeira rodada de experimentos, o total de folhas cortadas antes da rotação da luz foi de 58 e, depois, 43 ($p=0,0555$). A direção correta, tomada como porcentagem do total de corte para antes da inversão, foi de 76% (44 cortes) e, depois, para 49% (21 cortes) (Teste de diferenças entre proporções $-Z = 2,59$, $p=0,0047$ – proporções foram comparadas numa análise de contingência com uma tabela para aproximação normal). Na segunda rodada de experimentos, o total de folhas cortadas antes da inversão da fonte de luz foi de 68 e, após a inversão, foi de 53 ($p = 0,0727$). A direção correta, tomada como porcentagem do total de corte para antes da inversão, foi de 69% (47 cortes) e, novamente após a inversão, foi de 51% (27 cortes), o que representa uma queda de mais de 40% na proporção de inícios de trajetos na direção correta, (teste de diferenças entre proporções $-Z = 1,85$, $p= 0,0324$) de forma a mostrar uma distribuição não aleatória entre a direção correta e a direção errada. Ou seja, a rotação da luz perturbou de maneira significativa a orientação das formigas nos dois

experimentos. Vale ressaltar que a similaridade entre as duas repetições, no que se refere à direção tomada antes da inversão da luz, mostra que, durante os três dias de intervalo, as formigas foram capazes de se orientar novamente em relação à nova posição da fonte de luz. Afinal, o padrão de cortes e a direção tomada, na segunda repetição do experimento, voltaram a ser os mesmos observados na primeira sessão, como mostra a comparação da direção tomada antes da inversão da luz para as duas sessões. Na primeira sessão, a direção correta antes da inversão da luz, foi de 44 cortes (76%) e, na segunda sessão, foi de 47 cortes (69%) (teste de diferença entre proporções $Z = 0,64$, $p = 0,2601$) (Figura 22).

Figura 22: Histograma que representa a porcentagem de folhas transportadas cujo início da marcha deu-se para a direção correta (barra cinza) ou para a direção errada (barra preta). Dados para antes e depois da rotação da fonte de luz em 180° para a repetição 1 e 2.

Conclusão:

Esses resultados nos permitem afirmar que a mudança em 180° da posição de uma única fonte de luz provocou uma importante perturbação na orientação de formigas submetidas a um sistema de mão simples de forrageamento.

Discussão:

Esses experimentos parecem confirmar, portanto, a importância da luz no sistema de orientação das formigas, uma vez que elas têm as suas rotas perturbadas com a mudança da posição da luz, reforçando a idéia de que o aprendizado das formigas dá-se de modo imbricado à capacidade de inversão da sua relação com a luz. Afinal, nas trilhas de mão dupla, o caminho a seguir, após o corte de folhas, deve ser oposto ao caminho antes de chegar à folha. Já no sistema de mão simples o caminho, antes e depois do corte, tem o mesmo sentido e, portanto, a mesma posição relativa à fonte de luz. Então, numa colônia onde as formigas, após o corte de folhas, já tenham aprendido a inverter a sua relação natural com a luz, e se esta luz for artificialmente invertida, elas, portanto, ao tentarem solucionar o problema de forrageamento de mão simples, irão se confundir do mesmo modo como procederam neste experimento.

Aqui, pode também surgir uma discussão a respeito de qual seria o uso que as formigas fazem da luz. Afinal, não é possível eliminar a hipótese de que as formigas possam, também num ambiente iluminado, apropriar-se de dicas visuais que não sejam simplesmente uma orientação que tome como base a direção da fonte de luz.

Capítulo 3:

Discriminação entre objetos familiares e não familiares por formigas saúvas (*Atta sexdens rubropilosa*)

Abstract:

A laboratory experiment in which new stimuli were presented to ants (*Atta sexdens rubropilosa*) near the entrance of their nests is described here. Plain wooden poles were used as stimuli. After being explored by the ants, the pole was removed for two hours and placed back together with an identical but new pole. Comparing the exploratory behavior on the two poles it is shown that the ants somehow – most probably by means of pheromones – discriminate between them, visiting the new one much more than the old one (ANOVA: Colony, $F_{5,48}=11.106$, $P<0.001$; Poles (New x Old), $F_{1,48}=38.606$, $P<0.001$; Poles*Colony, $F_{5,48}=2.656$, $P=0.034$). It is argued that the concept of familiar/unfamiliar objects is adequate to describe a functional requirement of ant behavior. A new object against a well known background may be a threat, an opportunity or nothing relevant, and the ants quickly establish its status.

Resumo:

Um experimento laboratorial, em que um estímulo novo foi apresentando para formigas (*Atta sexdens rubropilosa*) perto da entrada do ninho, é descrito aqui. Pequenos postes planos (20 cm de altura) foram usados como estímulo. Após terem sido explorados pelas formigas, o poste era removido e, duas horas depois, era posto novamente no mesmo local, junto a outro poste, idêntico ao primeiro, só que novo. A comparação do comportamento exploratório nos dois postes mostrou que as formigas, de alguma forma – provavelmente através de feromônios – conseguiram discriminá-los, pois visitaram o poste novo numa frequência muito maior do que o antigo (ANOVA: Colônia, $F_{5,48}=11.106$, $P<0.001$; Postes (Novo x Velho), $F_{1,48}=38.606$, $P<0.001$; Postes*Colônia, $F_{5,48}=2.656$, $P=0.034$). É possível inferir que o conceito de objetos familiares e não familiares deve, de alguma forma, estar presente no repertório comportamental das formigas e que, provavelmente, tem uma função. Um objeto novo, numa arena bem conhecida (área perto da entrada do ninho), pode ser uma ameaça, uma oportunidade, ou nada importante, e as formigas, rapidamente, estabelecem o seu status.

Introdução:

A forma como formigas encontram alimento, formam trilhas e voltam para o ninho são os melhores exemplos de como soluções sofisticadas, baseadas em regras simples, são encontradas (Ratnieks, 2005). Os detalhes de como os sistemas de marcação de trilhas funcionam têm se revelado ainda mais surpreendentes e desconhecidos nos últimos anos (Beckers, Deneubourg *et al.*, 1990; Jackson e Ratnieks, 2006). Por exemplo, formigas são capazes de informar suas companheiras a respeito da qualidade da fonte de alimento (Jackson e Ratnieks, 2006), de medir os ângulos formados pelas trilhas químicas e também de usar essa informação para se orientarem no sentido correto entre o ninho e o alimento e vice-versa (Jackson, Holcombe *et al.*, 2004). Formigas também integram outras informações que não são químicas na atividade de forrageamento, como a escolha do caminho menos congestionado em situação de tráfego intenso (Dussutour, Fourcassie *et al.*, 2004); também modulam a velocidade de recrutamento, mudando o tamanho da folha cortada de acordo com a distância do ninho (Roschard e Roces, 2003).

Grande número de espécies de formigas usa feromônios para marcar suas trilhas entre o ninho e a fonte de alimento (Wilson, 1971). Esta marcação é feita num sistema de retro-alimentação positiva, deflagrado pela presença do alimento, no qual, quanto mais formigas usam a trilha por unidade de tempo, maior a concentração de feromônios e, por

consequência, mais forte é o poder atrativo da trilha na orientação de formigas forrageadoras (Sumpter, 2006). Este tipo de sistema auto-organizado não apenas orienta as formigas em direção à fonte de alimento, como permite que o caminho mais curto entre o alimento e o ninho seja encontrado e usado (Beckers, Deneubourg *et al.*, 1993). Formigas cortadeiras, em ambiente natural, chegam a fazer trilhas de até algumas centenas de metros (Holldobler e Wilson, 1990), e, nesta situação, fica evidente o papel fundamental dos feromônios na orientação e recrutamento de formigas forrageadoras. No entanto, da mesma forma como essas alças de retro-alimentação positiva mostram-se extremamente eficazes no recrutamento – e, conseqüentemente, acarretam uma rápida formação de trilhas de formigas forrageadoras –, quando uma nova fonte de alimento é encontrada, parece razoável pensar-se na existência de algum mecanismo de informação capaz de avisar sobre a ausência ou o esgotamento de uma fonte de alimento (Sendova-Franks e Franks, 1999). É sabido que formigas *Monomorium pharaonis* fazem uso de sinais químicos negativos em suas trilhas e que isso melhora a eficácia do seu forrageamento (Robinson, Jackson *et al.*, 2005).

Foi Wilson, em 1962 (Wilson, E. O., 1962), o primeiro, e talvez o único até então, a descrever o comportamento exploratório de formigas de uma nova área onde não há alimento. Ele descreve esse comportamento para formigas *Solenopsis saevissima*, demonstrando, em seu trabalho, que,

quando uma nova área de forrageamento é-lhes fornecida, elas a exploram rapidamente, recrutando novas formigas e marcando com feromônios essa nova área. Esse comportamento é observado por Wilson por várias horas e ele chama-nos a atenção para a situação particular em que isso acontece. Afinal, não havia, neste caso, nenhum tipo de alimento na nova área oferecida e, mesmo assim, o comportamento de recrutamento parece acontecer de maneira semelhante, como se as formigas tivessem achado uma nova fonte de alimento. A única estimulação que ele acredita poder existir é o aspecto não familiar do novo ambiente oferecido. Ele ressalta também que, após algumas horas, o comportamento exploratório estabiliza-se e, então, é diminuído. Por último, conclui dizendo ser algo inesperado este comportamento das formigas de explorassem áreas próximas a de seus ninhos⁵. Este assunto, tal como levantado por Wilson em 1962, permaneceu quase que completamente esquecido por mais de quarenta anos e acabou por chamar-nos a atenção. Afinal, formigas parecem marcar trilhas e

⁵ (Original, em ingles, desse trecho do artigo de Wilson) When larger laboratory colonies are given sudden access to a new foraging field, such as a clean glass platform or blank piece of poster card, the workers respond in a manner which is not predictable from observation of hunting behaviour on the old foraging field. During the first several hours the workers move onto the new area in large numbers. New foragers are recruited by the laying of odour trails. The emission of the trail substance under these circumstances is remarkable, since no reward in the usual sense is available; the only stimulation that can be inferred is the unfamiliarity of the new field. Workers do not concentrate at the end of the trails, and no specific attraction points can be observed. The majority of workers entering the new field follow the odour trails to the interior, then diverge individually to perform exploratory looping movements. As a result, new fields only a few square metres or less are thoroughly explored and patrolled during the first hour or two. After the initial "land-rush", the number of workers on the field gradually declines and finally stabilizes, in most instances at less than half the peak number. This unusual behaviour seems indicative of an "exploratory" or "manipulative" drive analogous to that described in some mammals (see Thorpe, 1956 : 10)"... "The foraging and homing behaviour of individual workers is partially analysed. An unexpected response, in which workers are attracted and lay trails to unexplored areas near the nest, is described."

recrutarem umas às outras numa situação bem diferente daquela que fora tradicionalmente descrita, uma vez que não há alimento. É possível que o sistema de marcação e recrutamento vá além da formação e manutenção de trilhas de forrageamento, e que as formigas possam fazer uso de ferramentas muito parecidas para fins muito diferentes, como, por exemplo, marcação de trilhas para buscar alimento e definição do status de um ambiente próximo ao ninho. É como se as formigas tivessem a necessidade de definir o status do novo ambiente – se se trata de uma ameaça ou uma possibilidade de expansão do ninho, ou ainda de uma fonte de alimento em potencial, etc.

Objetivos:

Estudar o comportamento exploratório de novas áreas sem alimento, colocadas perto do ninho de formigas *Atta sexdens rubropilosa*. De maneira mais específica, este estudo tem o objetivo de medir a taxa de exploração de uma área nova colocada nas proximidades do ninho para se comparar com a taxa de exploração de uma área “velha”.

Materiais e métodos:

Montagem:

Seis sub-colônias (sem rainha), de aproximadamente dez mil formigas cada, foram usadas neste experimento. Cada sub-colônia é proveniente de uma colônia matriz (com rainha) diferente. Essas sub-colônias ficam dentro de potes de acrílico com 4,5 litros de capacidade cada, sendo que esses potes são postos em bandejas plásticas de 80 cm X 60 cm. Pintaram-se as bordas das bandejas com talco sem perfume, para que se evitasse a fuga de formigas; depois foram colocadas as colônias nas bandejas e alimentadas com folhas *ad libitum* de *Acalipha* sp. Posteriormente a um período de cinco dias, todas as colônias estavam cortando e implantando uma grande quantidade de folhas, o que indicou que estavam em boas condições no novo ambiente.

Experimento:

O experimento durou seis dias e todas as colônias (1, 2, 3, 4, 5 e 6) foram submetidas ao mesmo tratamento experimental. Então, elas passaram a receber quantidade *ad-libitum* de folhas de *Acalipha* que, porém, ficavam disponíveis por 9 horas todos os dias, de 1h a.m até 10h a.m do mesmo dia.

No primeiro dia de experimento (dia 1), às 22h, foi colocado, na bandeja de todas as colônias um pequeno poste de madeira de 20 cm de altura que tinha uma linha pintada a 10 cm. Estes postes também ficavam a 20 cm da entrada da colônia. Às 19h30 do dia 2 do experimento, todos os postes foram retirados de suas respectivas colônias e, duas horas depois – às 21h30, portanto –, os postes foram recolocados nas colônias na mesma posição em que se encontravam há duas horas. No mesmo instante em que estes postes foram recolocados, outro poste, idêntico ao primeiro (com 20 cm de altura e a mesma linha pintada a 10 cm), foi colocado na bandeja. Este poste novo foi posto ao lado do poste antigo, também a 20 cm da entrada da colônia. Desta forma, cada colônia ficava com dois postes: A o antigo, e B o novo, a 10 cm do antigo. A retirada do poste antigo por duas horas foi importante para que a diferença entre ele e o novo, que estavam juntos, fosse somente o fato de as formigas já o terem explorado. Eliminando-se o efeito que poderia existir entre um objeto presente e outro

introduzido, estipulou-se o tempo de duas horas para que efeitos de agitação das formigas, provocados pela manipulação, fossem minimizados.

Imediatamente após a colocação dos postes nas colônias, o número de formigas que cruzavam a linha marcada nos postes (A e B) era anotado por cinco minutos. Trinta minutos após o início da primeira contagem, uma nova contagem era feita por cinco minutos. Após o término das contagens, o poste antigo (A) foi retirado de todas as colônias e folhas frescas de *Acalipha* foram oferecidas, e o poste novo (B) permaneceu até o dia seguinte. No dia 2 do experimento, um novo poste (C) foi oferecido a todas as colônias, da mesma maneira e na mesma hora em que o poste B fora colocado na véspera. Contagens idênticas àsquelas feitas no segundo dia eram repetidas. Ao final das contagens do terceiro dia, o poste B foi retirado e o C mantido. No dia 4 do experimento, outro poste (D) foi oferecido a cada sub-colônia. Contagens idênticas àsquelas feitas nos dias anteriores foram repetidas. E, no final das contagens do dia 4, o poste C foi removido e o D mantido. No dia 5 do experimento, outro poste foi oferecido para cada colônia. Contagens foram repetidas, o poste D foi removido e o poste E mantido. Finalmente, no dia 6, o poste F foi oferecido e as contagens foram repetidas. Este procedimento totalizou 60 contagens, 10 por colônia (Figura 23).

Na primeira etapa, um poste de madeira foi colocado nas colônias por 20hs

Fig A: Montagem com a colônia colocada numa bandeja com um poste numa distância de 20cm

Na segunda etapa, o poste foi retirado por duas horas

Fig B: Colônia numa bandeja sem nenhum estímulo

Terceira etapa, na qual os dois postes foram colocados nas colônias (o velho e um poste novo). Nesta etapa, todas as formigas que cruzaram a linha marcada a 10cm

Fig C: Colônia numa bandeja com dois estímulos (poste novo e poste velho)

Figura 23: Esquema que representa as 3 etapas do experimento.

Resultados:

Os postes antigos, que já estavam na colônia por, aproximadamente, 24 horas no momento da colocação do novo poste e do início das contagens, foram menos explorados do que os postes novos, o que pode ser comprovado pelo resultado, quando o número de formigas que cruzaram a linha foi significativamente menor nos postes antigos. (Tabela II; ANOVA: Colônia, $F_{5,48}=11.106$, $P<0.001$; Poste (Novo x Velho), $F_{1,48}=38.606$, $P<0.001$; Poste*Colônia, $F_{5,48}=2.656$, $P=0.034$). Essa diferença em intensidade de exploração não se deu para as observações feitas aos 30 minutos. (Tabela III; ANOVA: Colônia, $F_{5,48}=8.496$, $P<0.001$; Poste (novo x velho), $F_{1,48}=3.035$, $P=0.88$; Poste*Colônia, $F_{5,48}=0.913$, $P=0.418$). (Figuras 24, 25, 26 e 27). São também apresentadas as tabelas II e III para que os números absolutos possam ser observados por conta da estatística paramétrica usada.

Tabela II: observação feita **imediatamente após** a colocação do poste novo:

Média, por observação, do número de formigas que cruzaram a linha de 10cm em 5min para todas as 6 observações		
Colônia	Poste	
1	novo	72,4
	velho	41,2
2	novo	93,4
	velho	52,6
3	novo	119,2
	velho	43
4	novo	25,2
	velho	13,4
5	novo	130
	velho	53
6	novo	43,6
	velho	22

Tabela III: observação realizada **30 minutos** após a colocação do poste novo

		Média, por observação, do número de formigas que cruzaram a linha de 10cm em 5min para todas as 6 observações
Colônia	Poste	
1	novo	90,2
	velho	96,4
2	novo	117
	velho	100,6
3	novo	84,4
	velho	50,2
4	novo	19,2
	velho	18
5	novo	22,4
	velho	61,2
6	novo	25,6
	velho	20,2

Figura 24: Boxplots do número de formigas que cruzaram a linha a 10 cm durante 5 minutos de observação para o teste feito imediatamente após a colocação dos postes na colônia. Os boxes verdes correspondem aos postes novos e os laranjas, aos postes velhos. Os dados estão separados por colônia (1, 2, 3, 4, 5 e 6):

Figura 25: Boxplots do número de formigas que cruzaram a linha a 10 cm durante 5 minutos de observação para o teste realizado imediatamente após a colocação dos postes na colônia. Os boxes verdes correspondem aos postes novos e os laranjas, aos postes velhos. Os dados estão agrupados para todas as colônias:

Figura 26: Boxplots do número de formigas que cruzaram a linha a 10 cm durante 5 min de observação para o teste feito 30 minutos após a colocação dos postes na colônia. Os boxes verdes correspondem aos postes novos e os laranjas, aos postes velhos. Os dados estão separados por colônia (1, 2, 3, 4, 5 e 6):

Figura 27: Boxplots do número de formigas que cruzaram a linha a dez centímetros durante 5 minutos de observação para o teste feito 30 minutos após a colocação dos postes na colônia. Os boxes verdes correspondem aos postes novos e os laranjas, aos postes velhos. Os dados estão agrupados para todas as colônias:

Discussão:

O resultado evidencia que os postes antigos foram menos explorados pelas formigas do que os postes novos, indicando-nos que os feromônios, provavelmente presentes nos postes antigos e certamente ausentes nos postes novos, exerceram um estímulo negativo de atração para formigas forrageadoras. Este resultado também demonstra, indiretamente, que a deposição de feromônios por formigas não depende da presença do alimento, uma vez que os postes não as levavam a nenhuma fonte de alimento. Uma hipótese para se explicar este resultado pode ser a de que, no início, as formigas exerçam uma intensa exploração do novo local oferecido. Durante essa exploração, há também uma marcação com feromônios no poste novo, que seria, assim, fruto do contraste entre um objeto novo (poste novo) e um objeto antigo (poste velho) colocado perto do ninho. Não obstante, a forma, como o feromônio é depositado no experimento descrito, é ainda desconhecida. Os resultados sugerem claramente que as conhecidas regras de retro-alimentação positiva dos feromônios colocados nas trilhas não se aplicam ao experimento descrito (Holldobler e Wilson, 1990). Uma vez colocado na bandeja, o poste novo contrasta com o já bem conhecido poste antigo e também não leva a lugar algum, o que implica que foi marcado de uma forma diferente do que seria um caminho que o levasse para comida. Uma vez marcado o objeto, ele

então se torna familiar e, como tal, continua a ser visitado, porém, de maneira menos intensa.

Os dois comportamentos observados sugerem-nos serem funcionais, uma vez que qualquer coisa nova, em comparação a algo familiar, pode se tornar uma oportunidade, uma ameaça ou algo não relevante. O comportamento exploratório rapidamente estabelece o status do novo estímulo e, uma vez marcado de maneira apropriada, passa a ser considerado familiar e ainda será visitado, embora com menor intensidade. Dado que o ambiente transforma-se, é possível que seja útil a visitação aos lugares tomados como familiares. Estudos futuros podem ser capazes de identificar os ferômonios que são depositados nos postes, e, quem sabe, demonstrar as diferenças entre estes e aqueles que são depositados em trilhas.

Capítulo 4:

Discussão final:

Os resultados apresentados e brevemente discutidos ao final dos capítulos anteriores são, neste capítulo, tratados sob uma perspectiva conjunta e amplificada, com o intuito de que se estabeleça uma integração entre esses mesmos resultados. A partir disso, desenvolvemos um ensaio sobre as conseqüências teóricas deste trabalho às teorias vigentes, pretensiosas a explicar e compreender os mecanismos destes insetos sociais. São também explicitadas as contribuições que acreditamos que este trabalho traz ao entendimento de como as sociedades de insetos são organizadas, bem como o apontamento de quais são as questões a serem pesquisadas, o que, eventualmente, permitirá a construção de uma teoria capaz de possibilitar a compreensão completa das razões causais e funcionais do comportamento social de insetos.

Discussão ampliada dos resultados:

1) Como as formigas orientam-se nas trilhas de mão simples no sistema de forrageamento? 2) Como o recrutamento de novas formigas é feito nesse sistema? 3) Como se dão a organização e a orientação das formigas na região do ninho, quando estão a forragear num sistema de mão simples?

O experimento básico traz, como principal conclusão, o fato de que as formigas *Atta sexdens rubropilosa* são capazes de formar trilhas de forrageamento de mão simples. Deste resultado, emergem as três perguntas acima. O presente trabalho de pesquisa concentrou-se na tentativa de responder à pergunta 1, deslocando para uma abordagem mais indireta para as questões 2 e 3. Podemos iniciar a discussão exatamente pelos pontos que não foram diretamente estudados, o que nos permitirá compreender, em primeiro lugar e de modo mais amplo, a importância do fato de que formigas fazem trilhas funcionais de mão simples.

Como o recrutamento de novas formigas é feito nesse sistema?

A prerrogativa desta pergunta é muito importante, já que, num sistema natural de forrageamento, as formigas que voltam com folhas (talvez sem folhas também) recrutam novas formigas (Holldobler e Wilson, 1990) assim que retornam à colônia. Elas o fazem de maneira a recrutar novas formigas para sigam o caminho que a recrutadora acabou de

percorrer. É aqui, portanto, que está o ponto central de nossa pergunta, pois, em nosso sistema de forrageamento de mão simples o recrutamento não pode mais acontecer nesse formato, ou, se assim ocorrer, mostrar-se-á inútil, talvez, até mesmo tornar-se-á prejudicial ao estabelecimento de trilhas funcionais. Assim, apelidamos o recrutamento na sua forma natural de *recrutamento concorrente*. O nome justifica-se pelo fato de que esse recrutamento concorre com o funcionamento do sistema. A figura 28 abaixo ilustra esse fenômeno:

Figura 28: Ilustração de uma colônia num sistema de forrageamento por mão simples de direção em que o recrutamento concorrente acontece. As formigas, simbolizadas pelos retângulos verdes, estão voltando da área de forrageamento e, ao chegarem ao ninho, recrutam novas formigas. No entanto, esse recrutamento acontece de forma que as formigas recrutadas (retângulos vermelhos) são estimuladas a seguirem o caminho feito pela formiga recrutadora para chegar ao ninho, mas elas não conseguem chegar até a área de forrageamento, afinal é impossível ir pela ponte de volta. Já, as formigas simbolizadas pelos retângulos azuis seguem a única rota possível para chegar à área de forrageamento.

O comportamento inato de recrutamento das formigas é um problema em potencial para o funcionamento do sistema de forrageamento, pois conduz as formigas recrutadas a um beco sem saída. Uma forma simples de se começar a estudar este fenômeno consiste na quantificação das formigas na bandeja, que fica junto à ponte de retorno, ao longo do tempo. Afinal, o recrutamento concorrente pode acontecer num primeiro momento e depois desaparecer. É claro que os detalhes dos experimentos necessários para se investigar esse fenômeno são de suma importância e precisam ser estabelecidos. Apesar disso, a possibilidade de estudo é real e pode ser feita de várias formas. Contudo as trilhas funcionais de forrageamento de mão simples são formadas mesmo com a iminência de um potencial recrutamento concorrente. Nossa hipótese, então, é a de que o recrutamento funcional acontece de forma simultânea ao recrutamento concorrente em nosso sistema de forrageamento. O recrutamento funcional seria feito pelas formigas que vão pela ponte de ida até o seu final, sentem (pelo olfato) a presença de folhas, não descem, e voltam pela mesma ponte. Essas formigas, ao chegarem de volta ao ninho, podem recrutar novas formigas que, potencialmente, podem forragear. A figura 29 ilustra o recrutamento funcional:

Figura 29: Ilustração de uma colônia num sistema de forrageamento de mão simples, em que o recrutamento funcional acontece. As formigas, simbolizadas pelos retângulos verdes, estão voltando após terem chegado à extremidade da ponte de ida, sem, no entanto, chegarem à área de forrageamento. Ao retornarem ao ninho, elas recrutam novas formigas (retângulos azuis).

Assim, um sistema de forrageamento funcionaria, ao menos num primeiro momento, por meio de dois mecanismos de recrutamento simultâneos, sendo que o recrutamento funcional aconteceria, de maneira indireta, dada a dificuldade imposta às formigas para que cheguem à área de forrageamento. São grandes, então, as conseqüências teóricas do entendimento dos detalhes de como o recrutamento funcional acontece e acaba por se sobrepor ao recrutamento concorrente. Afinal, a hipótese de que o recrutamento concorrente desaparece ou diminui com o tempo leva-nos à necessidade de aceitar que as formigas são capazes de aprender a recrutar de uma maneira diferente, que não seja inata. Aliás, e talvez o mais

importante, é possível que possam abdicar de um comportamento inato quando este se revela inútil.

O recrutamento concorrente pode deixar de existir porque as formigas que voltam com as folhas não mais recrutam suas companheiras em direção à ponte de retorno, ou, ainda, porque as recrutadas não mais obedecem “ao chamado” da formiga que as recruta. Avançando um pouco mais, podemos até pensar que as formigas, com o decorrer do tempo, aprendem a recrutar de maneira correta. Assim, as formigas que voltam com folhas, depois de recorrerem esta tarefa algumas vezes, podem recrutar novas formigas para o lugar correto, ou seja, na direção oposta à que fora percorrida pela formiga para retornar ao ninho.

Não há respostas conhecidas para essas perguntas. No entanto, os experimentos sugerem que respostas são possíveis de serem encontradas e que as consequências para o esclarecimento das capacidades individuais e coletivas das formigas saúvas parecem-nos promissoras.

Como se dá a organização e a orientação das formigas na região do ninho quando estão forrageando num sistema de mão simples?

Num sistema de forrageamento natural (de mão dupla), as formigas que chegam com um pedaço de folha depositam-no no ninho e, depois, seguem em direção à trilha para buscar mais um pedaço de folha. Executam essa tarefa repetidas vezes (Holldobler e Wilson, 1990). No sistema de forrageamento de mão simples, sempre que uma formiga retorna ao ninho

com um pedaço de folha, deve atravessá-lo todo para chegar à ponte de ida, o que permitirá que siga até a área de forrageamento e pegue mais um pedaço de folha. Assim, temos na região do ninho um problema de orientação bem semelhante ao que temos na área de forrageamento. A formiga, para viajar repetidas vezes até a área de forrageamento, deve abandonar suas regras de orientação inatas; some-se a isto o fato de que a formiga pode se sentir confusa com o novo sistema na região do ninho e que, provavelmente, fará com que ela seja erroneamente recrutada pelo recrutamento concorrente.

Se as formigas reorientam-se na região do ninho de uma maneira nova, nós não o sabemos, pois o sistema de forrageamento em mão simples pode ser funcional, sem que, para isto, haja necessidade dessa reorientação. As formigas podem ficar sistematicamente tentando ir para uma segunda viagem de forrageamento pela ponte de retorno, até que, em certo momento, após muita insistência, elas podem desistir e retornarem ao ninho. Uma vez no ninho, elas podem sair novamente e, por coincidência, estarem do lado onde há a ponte de ida e uma nova viagem funcional pode, então, acontecer.

A observação dos ninhos em sistema de forrageamento de mão simples não elimina essa hipótese. Contudo a ausência de um grande número de formigas na região próxima à ponte de retorno, bem como o fato de que nossas colônias experimentais foram capazes de atingir uma taxa de

forrageamento próxima à taxa das colônias controles, podem sugerir-nos que as formigas foram capazes de encontrar uma solução de orientação também para a região do ninho. Afinal, a capacidade de reorientação das formigas num sistema de mão simples foi mostrada nos experimentos na área de forrageamento. Assim, ao menos aparentemente, não há nenhum impedimento teórico que pudesse sugerir-nos a incapacidade das formigas de se reorientarem também na região do ninho. De qualquer forma, apenas novos experimentos podem revelar a existência ou não desta capacidade.

Quanto à pergunta “*como as formigas fazem para se orientarem nas trilhas de mão simples no sistema de forrageamento?*”, sua resposta e sua discussão somente são desenvolvidas no final deste capítulo. Ao estarmos munidos de todos os resultados apresentados nesta tese, ser-nos-á apropriado construir uma discussão completa a respeito das implicações desta questão. O que aqui se faz importante é apontarmos que o experimento básico revela-nos que as formigas são capazes de formar trilhas funcionais num sistema de mão simples. Esse fato explicita capacidades das formigas que, dificilmente, poderiam ser observadas num sistema natural de forrageamento, levando-nos a uma série de perguntas a respeito da organização social das formigas e de suas plasticidades.

Como as formigas acham a rota?

No capítulo referente aos experimentos sobre o teste da hipótese da rota achada por acaso, mostramos que as formigas **não** encontram a rota no sistema de forrageamento **por acaso** (capítulo 2.2). No capítulo em que descrevemos o experimento, foi discutido o fato de que elas são capazes de encontrar uma solução para o problema de forrageamento de mão simples. Falamos, também, como foi possível inferirmos que o achado **não** aconteceu por acaso, e salientamos o curioso fato de, mesmo após a exposição prolongada ao sistema de forrageamento, parecer que algumas formigas não aprendem a se orientar no sistema de mão simples. Neste capítulo, vamos, assim, especular sobre os resultados apresentados no capítulo 2.2, que não foram discutidos naquele momento por não possibilitarem conclusões sólidas.

O primeiro resultado que nos chama a atenção é o fato de que, das 40 formigas do grupo experimental que não tiveram sucesso em retornar com um pedaço de folha ao ninho (largaram a folha no meio do caminho), metade iniciou a marcha para o lado certo e a outra metade, para o lado errado. Este resultado pode nos levar a pensar que estas formigas não alteraram o comportamento por conta da montagem experimental, pois não manifestaram nenhum padrão com relação ao lado da saída. No entanto, o comportamento esperado para formigas que sejam totalmente indiferentes à montagem experimental seria de 100% de início de marcha para o lado

errado. Afinal, o comportamento inato deveria levá-las a voltarem pelo mesmo caminho que fizeram para chegar à fonte de folhas.

Como, então, explicar o resultado encontrado? No momento, talvez a explicação mais parcimoniosa a ser feita seria que essas 40 formigas estivessem perdidas (“confusas”) por conta da montagem experimental. Após o corte, o comportamento não foi orientado, e, então, elas saíram a andar para qualquer lugar, sem que houvesse uma rota definida. A observação destas formigas revela que traçavam rotas, aparentemente, mais tortuosas, andando mais vagarosamente, como se estivessem hesitantes.

Outro fato que nos chama a atenção é que, aparentemente, temos pelo menos dois grupos distintos de formigas em relação à forma como se orientam. Afinal, como foi marginalmente discutido no capítulo 2.2, uma parte das formigas (aproximadamente 80%) comportou-se como se estivesse orientada, enquanto outra (aproximadamente 20%) agia como se estivesse perdida, pois não iniciava a marcha na direção correta e/ou não chegava à ponte de retorno. Este fato, mais que sublinhar a idéia de que o aparato experimental é realmente um desafio para as formigas, revela-nos que, dentro de uma colônia de formigas, podem existir alguns destes insetos com capacidades distintas de solução de problemas. Sugeriu-nos, também, que a solução encontrada pelas formigas não é 100% coletiva, existindo, também, um componente individual importante. Afinal, se a

solução fosse apenas de amplitude coletiva, como explicar que algumas formigas seguem de uma maneira e outras não?

São várias as hipóteses que podem ser levantadas para se explicar esse resultado. Prosseguindo hipoteticamente, há uma outra idéia, um tanto especulativa, dado o estado atual do conhecimento, que especula haver, dentro de uma colônia, algumas formigas que são “programadas” para executar algo diferente da maioria. Isso poderia tornar a colônia mais plástica, pois, novidades, que dificilmente poderiam ser detectadas por formigas que se comportem estritamente dentro do padrão, poderiam ser descobertas pelas formigas “rebeldes” – aquelas que seguem regras de comportamento um pouco diferentes. Tal fato permitiria à colônia uma virtude mais flexível, isto é, menos rígida em seus procedimentos, ou seja, mais ajustável ao dinamismo do ambiente. Atribuindo um pouco mais de liberdade à nossa imaginação, poderíamos supor que as formigas que não seguem as regras gerais não o fazem sempre. Ou seja, em determinadas situações elas se comportam como todas as outras, mas, em circunstâncias novas, desafiadoras (como a de nosso aparato experimental), o comportamento rebelde pode se revelar. Afinal, é nos momentos em que algo novo precisa ser criado que o comportamento plástico pode explicitar a sua relevância.

Com a existência de uma opção de forrageamento em mão dupla, as formigas também usam mão simples?

No ambiente natural, situação onde existe a possibilidade de forrageamento num sistema de mão dupla, as operárias de *Atta sexdens rubropilosa* solucionam o problema de forrageamento num sistema de mão simples, sem que exista a necessidade, em termos de sobrevivência para a colônia, de se encontrar uma solução para o problema. Trata-se de algo curioso, pois, colônias de laboratório, quando submetidas a um sistema de forrageamento de mão simples, param de fazer uso das trilhas de mão simples logo após a oferta de alimento num local acessível através de trilhas de mão dupla.

A explicação para esse resultado pode residir no fato de que a quirera de milho possa ser uma fonte de alimento mais tentadora do que as folhas a que a colônia estudada tinha acesso. Assim, um "esforço" extra por parte das operárias da colônia em ambiente natural poderia ser feito para que o acesso ao alimento mais atraente pudesse acontecer. Uma explicação alternativa é que a enorme diferença em relação à força de trabalho disponível, numa colônia adulta que vive em ambiente natural (essas colônias têm alguns milhões de formigas (Autuori, 1940; Mariconi Fam, 1970) em comparação com apenas alguns milhares em nossas colônias criadas em laboratório), possa ser a razão causal das diferenças encontradas. Afinal, pode existir, nestas colônias grandes, uma força de

trabalho ociosa ou parcialmente ociosa, de forma que um grande número de formigas ficaria envolvido em tarefas pouco produtivas (solução do problema de forrageamento num sistema de mão simples), sem que se comprometessem os suprimentos de que a colônia precisa. É claro que a discussão pode ser ampliada, e poderíamos pensar tanto em indivíduos que seguem regras um pouco diferentes, como situações que sirvam de estímulo para comportamentos exploradores. Assim, não seria a força ociosa que faria a diferença, mas, sim, a possibilidade ampliada de estímulos diferentes, que levaria a uma plasticidade maior.

Se compararmos esses resultados – quanto ao tempo que as formigas de laboratório levam para solucionar o problema (forragear num sistema de mão simples) – notaremos que as formigas do campo foram, aparentemente, mais rápidas em formar trilhas de forrageamento (apenas uma análise qualitativa dessas diferenças pôde ser feita por conta de muitas diferenças nesses dois tipos de montagem), isso pode sugerir que o grande número de formigas de que o formigueiro natural dispõe é um fator facilitador para que elas consigam resolver o problema. Lembramos que esta idéia é apenas uma hipótese e que mais experimentos fazem-se necessários para que se possa afirmá-la com maior segurança. Esses experimentos não foram feitos no contexto desta tese de doutoramento.

Aprendizado?

As colônias submetidas a um sistema de forrageamento de mão simples levaram várias horas para que uma rotina de forrageamento comparável à dos controles pudesse ser atingida. Isso sugere que o desafio imposto pelo sistema de forrageamento de mão simples é realmente um problema para as formigas, e que um processo de aprendizado é necessário para que elas resolvam-no, reforçando-se a idéia de que a imposição de um sistema de forrageamento de mão simples é realmente um desafio para as formigas. No entanto, talvez uma das coisas mais interessantes deste resultado venha da observação de como, ao longo do tempo de exposição ao problema, as formigas comportaram-se. Afinal, *por que as formigas, num primeiro momento, andam pelas pontes, vão até as folhas e voltam ao ninho sem cortá-las?* Além disso, os resultados também sugerem que, num estágio intermediário de aprendizado ou familiarização com o sistema, as formigas cortam folhas, mas não as levam para o ninho. *Se elas já são capazes de ir à área de forrageamento e voltar à colônia, por que não as cortam e transportam-nas?* Infelizmente, a resposta definitiva para estas perguntas não pode ser dada no âmbito desta tese. Independente dessa limitação, podemos, neste momento, esboçar hipóteses a respeito dos resultados aqui obtidos, mesmo que isso implique em alguma liberdade, até certo ponto, especulativa.

Sendo assim, uma possível explicação ao fato de que formigas não cortam e/ou transportam folhas, mesmo quando já são capazes de ir à área de forrageamento e voltar ao ninho. Nossa hipótese seria a de que o comportamento de ir e voltar à área de forrageamento não implica que as formigas solucionaram o problema completamente. Elas podem ter chegado à área de forrageamento por conta de um comportamento exploratório e, talvez por acaso, acabaram por encontrar o caminho de volta ao ninho. Assim, nesta situação, as formigas ainda não têm a solução completa para o problema, de modo que, no momento em que uma operária sai da colônia para forragear, ela não dispõe de um plano completo do que irá fazer até voltar ao ninho.

Essa idéia pressupõe a necessidade de que a formiga, ao sair para forragear, tenha um “plano”, para tudo o que irá fazer até voltar à colônia, para que ela corte e transporte folhas. É como se, num primeiro momento, existissem prioridades a serem resolvidas, o que, antes de tudo, consistiria na necessidade de se estabelecer como seria a rota de forrageamento. Somente após a rota ter sido estabelecida, é que o forrageamento, com corte e transporte de folhas, pode se dar. O estabelecimento da rota pode acontecer por meio do auxílio de marcações químicas, mas, também, através de um processo individual. Cada formiga precisa, então, ter em si a rota estabelecida traçada antes de forragear.

Num sistema de forrageamento de mão simples, esse fenômeno torna-se mais visível por ser mais difícil estabelecerem-se rotas de mão simples que rotas de mão dupla. Não obstante, a hipótese levantada acima deve ser válida para uma trilha de forrageamento tradicional, de mão dupla. No entanto, as fases descritas (só trânsito, trânsito com corte e, finalmente trânsito com corte e transporte) devem acontecer de maneira muito mais rápida.

O conhecimento a respeito das rotas e da arena de forrageamento por parte das operárias é condição necessária para que o forrageamento aconteça. Então, se esta hipótese estiver correta, as formigas devem responder de maneiras distintas a estímulos semelhantes, dependendo do estado de aprendizado da mesma. Isso tem implicações, pois a formiga deixa de ser uma máquina automática, que responde de maneira previsível e repetitivamente aos estímulos a elas submetidos. O estímulo precisa ser processado e, entre ele e a resposta, o estado de aprendizado da formiga é de fundamental importância.

Por que a luz é fundamental para a solução do problema e não o é para trilhas de mão dupla?

As formigas Atta sexdens rubropilosa não resolvem o problema de forrageamento de mão simples no escuro total. Esse surpreendente fato, revelado no capítulo 2.5, é o que pretendemos discutir aqui, questão ainda mais interessante já que, nos capítulos 2.5 e 2.6, descobriu-se também que as formigas *Atta sexdens rubropilosa* são capazes de forragear no escuro total se forem submetidas a um sistema de mão dupla. Sob as mesmas condições, elas formam trilhas funcionais de maneira muito parecida com as colônias que permanecem no claro, e apenas a observação cuidadosa permite-nos, num sistema de forrageamento de mão dupla, revelar as diferenças entre o forrageamento no claro e no escuro: no escuro os percursos feitos pelas formigas são mais longos e elas erram um pouco mais.

A participação da luz na orientação destas formigas é, por si só, algo de surpreendente. Afinal, essas formigas forrageiam preferencialmente durante a noite, têm olhos minúsculos e fazem largo uso de dicas químicas para se orientarem. Apenas alguma indicação da participação da luz tinha sido sugerida em outra espécie de *Atta* (Vilela, Jaffe *et al.*, 1987), o que, mesmo assim, não clarifica a importância da intensidade da luz. Após os estudos de Vilela, ninguém mais se debruçou sobre o assunto em *Atta*. Mas, o que obtivemos sobre esta temática, é que as formigas *Atta sexdens*

rubropilosa usam dicas visuais para se orientarem. Além disso, esse experimento revelou-nos que a luz é fundamental para que as formigas resolvam o problema de forrageamento em mão simples.

Por que a luz é fundamental para a solução do problema e não o é para trilhas de mão dupla? A esta pergunta não temos uma resposta trivial, e a hipótese que aqui levantamos é a de que, no escuro, num sistema de mão dupla, as dicas químicas são suficientes para que as formigas consigam se orientar. O caminho até as folhas é marcado e, após o corte, a formiga deve fazer é voltar por aquele mesmo caminho marcado. Então, nessa situação (mão dupla), no escuro, a formiga deve ser capaz de girar em 180°, após o corte, e seguir em linha reta pelo caminho feito e marcado. Afinal, as trilhas químicas não são polarizadas (Jackson e Ratnieks, 2006), e a forma, como acreditamos, que as formigas “sabem” se estão indo ou voltando, num sistema natural (mão dupla), é a inversão feita após o corte, ou seja, uma orientação egocêntrica. Porém, esta solução não é válida para o sistema de mão simples de forrageamento, pois o caminho feito para se chegar às folhas não é o mesmo que deve ser feito para se voltar ao ninho após o corte. As dicas químicas – aquelas presentes nos caminhos até as folhas – não são mais úteis para o retorno da formiga ao ninho.

Nossa hipótese, portanto, é a de que, no sistema de forrageamento em mão simples no claro, as formigas abandonam as dicas químicas e fazem uso de dicas visuais para se orientarem. Assim, no sistema de mão

simples, surge a necessidade de dicas externas (que não ferômonios) para que a polarização seja feita, ou seja, para que, de alguma forma, as formigas tenham como ter a informação do sentido em que estão viajando na trilha. É, então, com o uso da luz que acreditamos que as formigas fazem essa polarização. Partimos, então, da suposição de que a polarização é sempre (tanto num sistema de mão simples como num sistema de mão dupla feita com o uso da luz, que só é vital num sistema de mão simples, pois, no sistema de mão dupla, o comportamento inato e a orientação egocêntrica dariam conta de fazer com que a formiga executasse o forrageamento eficazmente.

Portanto, nossa hipótese é: o repertório inato das formigas dá conta de “informar-lhe” se ela está indo ou voltando da área de forrageamento com ou sem luz. No entanto, num sistema de mão simples, no qual o comportamento inato não é mais suficiente para dar conta do forrageamento, a capacidade da formiga de saber o sentido de sua marcha é insuficiente para que ela possa, na ausência de luz, orientar-se de maneira diferente do comportamento inato. É como se o sistema de orientação, por meio de dicas químicas, fosse menos plástico do que o sistema de orientação visual. Assim, apenas o último daria conta de orientar as formigas numa situação não típica.

Essa hipótese pode ter alguma validade se fizermos uma análise mais ampla do comportamento de forrageio das formigas no campo. Como os

feromônios parecem ser muito úteis quando temos trilhas já estabelecidas, quando novas fontes de alimento têm de ser achadas, por exemplo, um sistema rígido de orientação parece-nos não ser suficiente. Então, talvez seja possível encontrarmos no comportamento natural das formigas a importância de um sistema de orientação plástico, que dê a elas a capacidade de criarem novas rotas. Possivelmente, o que detectamos com nossos experimentos foi uma plasticidade no sistema de orientação das formigas, por exemplo, no caso de descobertas de novas fontes de alimentos que estão relacionadas a um sistema plástico que faz uso de dicas visuais.

Qual é a importância da luz?

A mudança em 180° da posição de uma única fonte de luz provoca uma importante perturbação na orientação de formigas submetidas a um sistema de mão simples de forrageamento. A maioria das formigas iniciou a marcha na direção incorreta após a inversão da posição da luz, dando suporte à hipótese levantada no item anterior de que a luz tem fundamental importância na orientação das formigas. Isso permite-nos também dizer que as formigas são capazes de aprender a inverter sua orientação natural com relação à luz, após o corte de um pedaço de folha, num sistema de forrageamento de mão simples. Uma vez que a posição da luz é manipulada, o comportamento aprendido pelas formigas é perturbado, ratificando a idéia de que houve um aprendizado com relação à posição da luz.

Um resultado – que também é bastante interessante, mas não é oriundo da interpretação da significância dos testes estatísticos que mostram a referida perturbação –, é o fato de algumas formigas seguirem em linha, praticamente, reta para o lado correto, depois de cortarem um pedaço de folha logo após a inversão da posição da luz, é algo a ser destacado. Como e por que essas poucas formigas fazem isso? Talvez nos seja impossível dizer se esse comportamento é ou não mero fruto do acaso, embora consideremos isso bastante improvável. Temos, com isso, duas hipóteses alternativas.

A primeira, e de menor probabilidade em nossa opinião, é a de que as formigas que foram para o lado correto fizeram-no logo após a inversão da luz, pois, antes da inversão, iam para o lado errado. A explicação é a seguinte: supondo que as formigas orientem-se pela luz, o comportamento inato seria, que após o corte de um pedaço de folha, a formiga deveria inverter a posição da luz referente ao seu corpo. Assim, se a luz estiver na frente da formiga quando esta se dirigir à fonte de alimento, ao voltar para o ninho, ela deverá posicionar-se de tal forma que a luz fique atrás dela. No entanto, no sistema de direção de mão única, a formiga deve manter a mesma posição relativa da luz depois do corte de folhas (Figura 30B), pois ela deve seguir em frente após o corte de folhas para poder voltar ao ninho.

Portanto, se a formiga erra (no sistema de mão simples), é possível que ela não tenha aprendido que, neste sistema, ela não deve inverter a posição relativa da luz após o corte. Então, se a luz é artificialmente invertida, a formiga pode seguir o comportamento inato de acabar acertando “sem querer”. Contudo, só a repetição deste experimento com a marcação de formigas poderá atribuir mais argumentos contra ou a favor desta possibilidade.

A segunda hipótese, que, em nossa opinião, é a mais provável, toma por base o fato de que não são todas as formigas que tomam como referência a fonte de luz para se orientarem. Assim, uma parte das formigas pode ter se orientado de outra maneira, com feromônios ou, por exemplo,

de maneira egocêntrica (situação em que a formiga tem o próprio corpo como referência, estabelecendo uma integração espacial do caminho percorrido). Dessa forma, a mudança na posição da luz não influenciou estas formigas no desempenho da tarefa. De qualquer forma, tanto esta hipótese como a anterior, ou ainda alguma outra que possa ser levantada, ganhariam uma argumentação mais forte se houvessem novos experimentos com marcação de formigas, o que possibilitaria um acompanhamento individual do comportamento destes insetos. Se somarmos esses resultados com os outros já apresentados, poderemos chegar, no mínimo, às seguintes conclusões gerais a respeito deste trabalho:

Conclusões gerais:

Os resultados, como um todo, levaram-nos a propor a seguinte hipótese a respeito da orientação das formigas: nos primeiros dois ou três dias em que as formigas são expostas ao sistema de forrageamento de mão simples, elas, de maneira individual, mudam a resposta comportamental do sistema de orientação. As repostas às dicas que as levam de volta à ponte de ida vão, gradualmente, perdendo força, e elas aprendem a responder à luz de uma maneira invertida. Num sistema de forrageamento normal (de mão dupla), as formigas devem inverter a posição da referência visual que estejam usando para chegarem à fonte de alimento, isto sempre depois de cortarem um pedaço de folha e iniciarem a marcha de volta ao ninho (Figuras 30 A e 30 B?). As trilhas não são quimicamente polarizadas (Jackson e Ratnieks, 2006), mas a luz, o campo magnético, dicas visuais e, em algumas situações, o campo gravitacional, podem informar às formigas para que fim de trilha de forrageamento elas estão se dirigindo (se do ninho ou do alimento).

Nossa hipótese propõe que o sistema visual tem participação na orientação das formigas forrageadoras da espécie com que trabalhamos (*Atta sexdens rubropilosa*) e que, em seu comportamento natural, elas usam a direção da luz como referência quando estão indo e invertem sua relação com a luz quando estão voltando aos seus ninhos. Portanto, inverter a posição relativa das dicas visuais para se orientarem é parte do repertório

comportamental de nossas formigas. Em nossa montagem experimental, esta habilidade foi posta em uso de modo surpreendente, uma vez que elas deveriam aprender a ir, após o corte das folhas, em direção oposta para poderem chegar à ponte de retorno (Figura 31). Talvez elas também ajustem o sistema de marcação com feromônios para a nova situação, já que as pontes são funcionalmente de mão única, embora elas não ofereçam qualquer impedimento ao fluxo exploratório de mão dupla. As formigas podem ir e voltar o tempo todo, procedendo como em suas trilhas naturais, com a diferença, é claro, de que as viagens em sistema de mão dupla não podem ser completas, uma vez que se encerram ao final das pontes. De qualquer forma, elas podem estar marcando as pontes enquanto fazem essas viagens “inúteis”.

Operárias de *Atta sexdens* são conhecidas por marcarem bem suas trilhas (Holldobler e Wilson, 1990), o que deve implicar que as formigas são capazes de marcar as trilhas como corretas antes de chegarem ao destino final. Quando chegam ao final da ponte (junto ao vão), devem ser capazes de sentir (através do cheiro ou comportamento das outras formigas) que há comida logo abaixo, e, paradas pelo vão, devem voltar e marcar de maneira apropriada; devem ainda recrutar novas formigas, que, em seus turnos, iriam marcar ainda mais e, sentindo-se motivadas, através das marcações já encontradas e de outros estímulos (presença de folhas, por exemplo), iriam para a área de forrageamento. Vale lembrar que o mesmo

raciocínio aplica-se para a ponte de retorno ao ninho. Essa capacidade das formigas (de marcar de maneira positiva a ponte incompleta) é importante. Afinal, no capítulo 4 pudemos observar que objetos estranhos, quando colocados próximos ao ninho, são explorados de maneira intensa. No entanto, são negativamente marcados de forma a inibir a exploração daquela área e, para que esta marcação negativa não ocorra e comprometa o recrutamento de novas formigas, elas devem ser capazes de perceber as folhas.

A direção correta pode, então, de maneira gradual, sobrepor-se à direção incorreta através da quantidade de feromônios colocados. Contudo esta explicação, através dos feromônios, parece não ser suficiente para explicar nossos resultados encontrados no experimento feito no escuro, uma vez que eles implicam na participação maior do sistema de orientação visual na solução do problema, além da clara importância secundária na orientação das formigas num sistema de forrageamento natural (de mão dupla). Como, no experimento da inversão em 180° na posição da luz, (a maioria das formigas iniciou a marcha na direção incorreta após esta inversão, podemos suportar a nossa hipótese. Porém, o número menor de formigas que permaneceu indo em direção à ponte de chegada não deixa de ser importante no experimento descrito no Capítulo 2.2, o que é condizente com a idéia de que elas, através do aparato experimental que propusemos, enfrentaram um conflito de orientação.

Nossas duas classes de experimentos, tanto aquela que foi feita no campo com um aumento gradual do vão das pontes – após as formigas já fazerem uso do aparato sem os vãos –, como a feita em laboratório – em que os vãos das pontes foram feitos de forma abrupta – revelaram um comportamento surpreendentemente plástico das formigas *Atta sexdens rubropilosa*. Os vãos das pontes parecem levar as formigas para um *cul-de-sac*, tanto na área de forrageamento como na região do ninho. Não sugerimos que nossas formigas têm se deparado com problemas exatamente iguais àquele proposto por nós durante o curso da evolução. A habilidade delas para resolver o problema leva-nos a crer que essa plasticidade foi moldada durante a evolução, de forma que possibilitou às formigas, em suas rotinas de forrageamento, lidarem com problemas freqüentes e de vários tipos, além de outros desafios coletivos.

Nossa opinião aponta que, em condições simples no ambiente natural, ou em arranjos experimentais simplificados, o comportamento das formigas com eventuais habilidades escondidas vai aparecer para o experimentador somente quando estas habilidades são requeridas para que as formigas possam atingir um resultado funcional. O que nos permite inferir sobre como elas lidam com os desafios em seu ambiente natural consiste na descrição das habilidades que são necessárias para as formigas poderem resolver o problema que propusemos em uma situação artificial. Com relação aos desafios naturais, são eles: irregularidades nos substratos,

diferentes matérias, variações na quantidade de água e outros desafios naturais que podem ser responsáveis pelo desenvolvimento das habilidades que foram postas em uso nos nossos experimentos. Acreditamos que o conteúdo apresentado por nós serve como exemplo privilegiado de uma propriedade largamente presente no comportamento animal. No contexto apropriado, levando a limites, as formigas comportam-se de uma maneira que, do ponto de vista da atual teoria, recebe uma explicação como se estes insetos estivessem solucionando problemas. O estudo de situações complexas em diferentes contextos – e a exploração dos limites das habilidades de nossa espécie de formiga para lidar com eles – irá ajudar-nos a complementar a concepção dessa formiga “teórica” com as comprovações empíricas de nossa formiga “real”.

Figura 30 A: Desenho que simula uma formiga forrageando num sistema de mão dupla de direção. A – uma formiga, indo em direção às folhas, mantém a fonte de luz à sua frente. Em B, a formiga deve fazer com que a fonte de luz fique atrás para que seja possível voltar ao ninho.

Figura 30 B: Desenho que simula um sistema de forrageamento de mão simples de direção. A – a formiga deve manter a fonte de luz à sua frente enquanto vai em direção às folhas. B – ela deve manter a mesma posição relativa da luz para poder chegar à ponte de retorno.

Consequências teóricas dos resultados apresentados:

A teoria da auto-organização propõe que um sistema qualquer – o que, em nosso caso, são tomadas, como exemplo, as colônias de formigas – funcione sem um comando central. As partes que compõem o sistema interagem umas com as outras de modo que ele, como um todo, organize-se com base nessas interações, que seguem algumas regras (Camazine, Deneubourg *et al.*, 2003). É tentador, portanto, aceitarmos que as colônias de formigas funcionam como sistemas auto-organizados. Afinal, a ausência de um comando central é evidente e as formigas parecem seguir algumas poucas regras de interação entre si e com o ambiente. Então, o entendimento daquilo que observamos as formigas fazerem poderia ser reduzido à descrição e compreensão destas regras de interação. Essa tentação pode ser ainda maior se considerarmos formigas como as *Attas*, que têm, entre suas características, o fato de serem formigas com marcada divisão de tarefas e uma sofisticada organização social, o que nos levaria a supor uma pequena complexidade individual (Anderson, Franks *et al.*, 2001; Anderson e Mcshea, 2001; Gautrais, Theraulaz *et al.*, 2002). Quando comparadas a outras formigas mais individuais e, principalmente, àquelas que não são formadoras de trilhas como, por exemplo, formigas do gênero *Cataglyphis* e *Ocymyrmex*, cujas algumas espécies fazem um forrageamento solitário, as formigas *Atta* parecem ser mais simples. Essas forrageadoras solitárias não fazem uso de feromônios, utilizando-se, por

exemplo, de dicas visuais, além de outros sistemas de orientação (Holldobler e Wilson, 1990). A diferença com as formigas saúvas fica, portanto, evidente. Poderíamos, então, dizer que uma das formigas com menor probabilidade de se descobrir plasticidades individuais seria, justamente, a que estudamos – formigas do gênero *Atta*.

É evidente que é possível observar nas formigas, e em muitos outros processos biológicos, características auto-organizadas. No entanto, a crítica a essa teoria diz respeito à extrapolação da idéia de auto-organização, isto é, que, se uma explicação puder ser encontrada através de idéias de auto-organização, ela provavelmente refletirá a realidade do processo biológico. Entendemos que a idéia de explicar processos biológicos através de conceitos de auto-organização pode trazer uma simplificação exagerada e uma dificuldade para se enxergar o que realmente se passa. Provavelmente, ser-nos-á possível encontrar uma explicação para o resultado final do comportamento observado, mas pouco se saberá a respeito dos detalhes dos processos que levaram àquele resultado. É possível até mesmo prever o que pode acontecer com o comportamento coletivo se algumas regras de interação forem alteradas; apesar disso, o que os indivíduos que interagem fazem, permanecerá obscuro. Apenas o que emerge – a casca – o que corresponderia ao resultado do comportamento coletivo, pode ser

explicado. Entretanto, se o objetivo for a compreensão das capacidades dos indivíduos que compõem o sistema, pouco se fará.

É nesse contexto, que foi apresentado com maiores detalhes no primeiro capítulo desta tese, que os resultados apresentados neste trabalho levaram-nos a acreditar na forte crítica à teoria de auto-organização como melhor caminho para se entender os indivíduos que compõem os processos coletivos. Afinal, mostramos que as formigas são capazes de criar e aprender a solução de um problema ao qual elas foram deparadas. Se nos restringíssemos a explicar o comportamento que as possibilitou resolverem o problema, através das regras de interação do comportamento das formigas, dificilmente incluiríamos o aprendizado e a capacidade individual criativa de solução de problemas que as formigas, provavelmente, têm.

Para que uma explicação satisfatória de nossos resultados pudesse ser engendrada através da teoria da auto-organização, teríamos de incluir nas regras de interação dos indivíduos o aprendizado de uns e também o não aprendizado de outros. Teríamos de dizer que as regras de interação não são sempre as mesmas, e que variam conforme as experiências de vida de cada formiga, bem como com o contexto específico do comportamento observado. As regras deixariam a rigidez e passariam a ser plásticas, de maneira a quase perder a noção do que sejam regras. Estas deveriam ser abandonadas e criadas pelos indivíduos que as seguem. Não apostamos na

idéia de que o caminho para se entender os insetos sociais e qualquer outro sistema biológico seja a procura por essas regras. Até seria possível uma tentativa de se completar e remendar a teoria da auto-organização, mas, em nossa opinião, tratar-se-ia de um erro. A forma, através da qual, devemos pensar, para tentar compreender os insetos sociais e, talvez, outros sistemas biológicos inclusos, deve ser outra.

Talvez estejamos no momento de estudar os insetos sociais sem a imediata necessidade de se colocar, as observações feitas numa determinada teoria a respeito do comportamento dos mesmos. Uma liberdade temporária de conceitos e definições teóricas pode ser útil para uma compreensão mais ampla a respeito de como os insetos sociais comportam-se. Para que possamos olhá-los e ver o que eles podem e não podem fazer, como o fazem, etc., sem a necessidade de encaixarmos nossas descobertas numa teoria ampla ou, tampouco, a necessidade imediata de criar-se uma nova teoria.

Pensamos que esta liberdade temporária servirá de auxílio para que a comunidade científica desenhe um entendimento mais completo dos insetos sociais isenta dos vícios que as teorias, eventualmente, equivocadas poderiam provocar na leitura do comportamento social. Propor qualquer teoria é uma necessidade da construção do conhecimento, mas, também, pode se revelar uma armadilha. Afinal, explicações gerais são tentadoras e, de uma forma ou outra, sempre estamos procurando por elas. Então,

quando um rascunho de uma teoria é proposto, ele pode ser rapidamente abraçado pela comunidade científica, sedenta por explicações gerais. Mas, se o rascunho contiver erros ou não puder ser tão abrangente quanto a comunidade científica gostaria, ele pode se revelar um grande entrave ao caminhar do conhecimento. Pois os fatos, de maneira espetacularmente equivocada, podem ter um “status” menor do que a teoria quando nela não se encaixam. Parece, então, haver uma inversão na forma como acreditamos que o conhecimento deva ser construído. É a teoria, talvez equivocada, que procura pelos fatos, e, às vezes, até mesmo os constrói para se alimentar. A teoria acaba conduzindo-nos aos fatos, e não o contrário, como seria de se esperar. Enfim, entendemos que o estudo destes insetos sociais a partir da idéia de que são auto-organizados consiste exatamente num dos principais motivos da dificuldade de sua compreensão integral.

“Se tu não vês o que está a teus pés, por que indagas do que está acima de tua cabeça?”

(Ressurreição; Machado de Assis)

Visão do futuro:

Qual a regra de interação entre formigas que prevê que a própria regra possa ser abandonada? Qual é a regra que leva à criação de uma nova, oposta à primeira? Qual regra faz com que algo novo seja construído e seguido por apenas uma parte das formigas? Qual é a regra que leva à solução de um problema novo, impossível de ser resolvido pelas regras normalmente usadas e teoricamente usadas no momento de exposição ao problema? Não seria muita coincidência acreditar que regras presentes numa colônia de insetos levam à solução de um determinado problema que precisa de outras nunca usadas? Se, no futuro, for demonstrado que outros problemas também podem ser resolvidos pelas formigas saúvas, acreditar-se-á, sempre, que as regras presentes permitem o surgimento de outras, que levem à solução do problema exposto para as formigas? Qual o limite da plasticidade das regras? Quais são as regras que formam o indivíduo, que dão a ele as capacidades individuais e criativas?

Esperamos que o estudo referente ao comportamento social concentre-se, temporariamente, na investigação sobre o maior número de particularidades e capacidades possíveis. Isso, claro, deve ser feito sempre com o máximo rigor científico. No entanto, sem a necessidade clássica de se ter uma teoria por trás das perguntas levantadas. A pesquisa deve ser, de alguma forma, pura, sem que se tenha o objetivo de comprovar ou falsear uma teoria vigente, como seria de se esperar do ponto de vista clássico da

construção do conhecimento científico. Até porque, em biologia, as teorias não são falseáveis por fatos novos; as teorias, muitas vezes, são plásticas, “malandras” e, confessemos, possuem atrás de si mesmas a vaidade de quem as propôs. Um erro inevitável.

A dependência de teorias em qualquer área do conhecimento sempre irá existir, e não se trata de abandonarmos esta procura. Acreditamos que ela sempre deva acontecer e que deva também ser a motivação última de nosso trabalho empírico. Propomos, assim, apenas uma trégua, um intervalo – temporal – no qual possamos vasculhar a compreensão destes insetos sociais, sem que os fatos que venhamos a colecionar tenham de ser encaixados numa ou noutra teoria. Ampliemos, pois, a coleção de fatos, para que, a partir deles, e com a mínima influência de vieses teóricos já estabelecidos, possamos construir uma nova teoria a respeito dos insetos sociais. Em suma, acreditamos que esta nova teoria terá até mesmo o potencial de influenciar a teoria da evolução. Ela talvez retorne para as dúvidas de Darwin a respeito das misteriosas relações de altruísmo, podendo esbarrar nas explicações possivelmente incompletas de Hamilton sobre seleção de parentesco. A resposta para a pergunta: como é que esse comportamento social evoluiu? poderá fazer reviverem as idéias de seleção de grupo. Então, tenhamos essa liberdade, até certo ponto irresponsável, para que nos fechemos, no futuro, em novas teorias, provavelmente melhores do que as atuais.

Referências:

Acosta-Avalos, D., D. M. S. Esquivel, *et al.* Seasonal patterns in the orientation system of the migratory ant *Pachycondyla marginata*. Naturwissenschaften, v.88, n.8, Aug, p.343-346. 2001.

Anderson, C., N. R. Franks, *et al.* The complexity and hierarchical structure of tasks in insect societies. Animal Behaviour, v.62, n.4, Oct, p.643-651. 2001.

Anderson, C. e D. W. Mcshea. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. Biological Reviews, v.76, n.2, May, p.211-237. 2001.

Aron, S., J. L. Deneubourg, *et al.* Visual cues and trail-following idiosyncrasy in *leptothorax-unifasciatus* - An orientation process during foraging. Insectes Sociaux, v.35, n.4, p.355-366. 1988.

Autuori, M. Algumas observações sobre formigas cultivadoras de fungo Journal of Applied Entomology, v.11. 1940.

_____. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp.-Hymenoptera-Formicidae). III. Escavação de um saueiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). Arquivos do Instituto Biológico São Paulo, v.13, p.137-148. 1942.

_____. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp.). I. Evolução do saueiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). Arquivos do Instituto Biológico São Paulo, v.12, p.197-228. 1941.

Beckers, R., J. L. Deneubourg, *et al.* Trail laying behavior during food recruitment in the ant *lasius-niger* (L). Insectes Sociaux, v.39, n.1, p.59-72. 1992a.

_____. Trails and U-Turns in the selection of a path by the ant *lasius-niger*. Journal of theoretical biology, v.159, n.4, Dec 21, p.397-415. 1992b.

_____. 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, Nov, p.751-759. 1993.

_____. Collective decision-making through food recruitment. Insectes sociaux, v.37, n.3, p.258-267. 1990.

Beekman, M., D. J. T. Sumpter, *et al.* Phase transition between disordered and ordered foraging in *Pharaoh's* ants. Proceedings of the national academy of sciences of The United States of America, v.98, n.17, Aug 14, p.9703-9706. 2001.

Burd, M. e N. Aranwela. Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leaf-cutting ant traffic. Insectes Sociaux, v.50, n.1, p.3-8. 2003.

Burd, M., D. Archer, *et al.* Traffic dynamics of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. American Naturalist, v.159, n.3, Mar, p.283-293. 2002.

Camargo, R. S., J. F. S. Lopes, *et al.* Behavioural responses of workers towards worker-produced male larvae and queen-produced worker larvae in *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym., Formicidae). Journal Of Applied Entomology, v.130, n.1, Feb, p.56-60. 2006.

Camazine, S., J. L. Deneubourg, *et al.* Self-Organization in Biological Systems: Princeton University Press. 2003

Camlitepe, Y., V. Aksoy, *et al.* An experimental analysis on the magnetic field sensitivity of the black-meadow ant *Formica pratensis retzius* (Hymenoptera : Formicidae). Acta Biologica Hungarica, v.56, n.3-4, p.215-224. 2005.

Carthy, J. D. Odour Trails of *Acanthomyops-Fuliginosus*. Nature, v.166, n.4212, p.154-154. 1950.

_____. The Orientation of 2 allied species of british ant .2. odour trail laying and following in *Acanthomyops-(Lasius)-Fuliginosus*. Behaviour, v.3, n.4, p.304-318. 1951.

Chapman, R. F. The insects: struture and function: Cambridge University Press. 1998

Collett, M., T. S. Collett, *et al.* Do familiar landmarks reset the global path integration system of desert ants? Journal of Experimental Biology, v.206, n.5, Mar, p.877-882. 2003.

_____. Calibration of vector navigation in desert ants. Current Biology, v.9, n.18, Sep 23, p.1031-1034. 1999.

Collett, T. S., P. Graham, *et al.* Novel landmark-guided routes in ants. Journal of Experimental Biology, v.210, n.12, Jun, p.2025-2032. 2007.

Cunha, W. H. A. Explorações no mundo psicológico das formigas. São Paulo Brazil: Editora Ática. 1972. 391 p. (Ensaio 67)

Darwin, C. The origin of species (By Means of Natural Selection). London: John Murray. 1859

Dussutour, A., V. Fourcassie, *et al.* Optimal traffic organization in ants under crowded conditions. Nature, v.428, n.6978, Mar 4, p.70-73. 2004.

Dussutour, A., S. C. Nicolis, *et al.* Collective decisions in ants when foraging under crowded conditions. Behavioral Ecology and Sociobiology, v.61, n.1, Nov, p.17-30. 2006.

Esquivel, D. M. S., D. Acosta-Avalos, *et al.* Evidence for magnetic material in the fire ant *Solenopsis sp.* by electron paramagnetic resonance measurements. Naturwissenschaften, v.86, n.1, Jan, p.30-32. 1999.

Ferracane, M. e F. Ratnieks. Africanized bees and the good neighbor policy. American Bee Journal, v.129, n.2, Feb, p.117-121. 1989.

Foster, K. R., F. L. W. Ratnieks, *et al.* Spite in social insects. Trends In Ecology & Evolution, v.15, n.11, Nov, p.469-470. 2000.

Foster, K. R., T. Wenseleers, *et al.* Spite: Hamilton's unproven theory. Annales Zoologici Fennici, v.38, n.3-4, p.229-238. 2001.

Franks, N. R., A. Dornhaus, *et al.* Speed versus accuracy in collective decision making. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences, v.270, n.1532, Dec, p.2457-2463. 2003.

Franks, N. R. e C. R. Fletcher. Spatial patterns in army ant foraging and migration - *Eciton-Burchelli* on Barro-Colorado Island, Panama. Behavioral Ecology and Sociobiology, v.12, n.4, p.261-270. 1983.

Franks, N. R., E. B. Mallon, *et al.* Strategies for choosing between alternatives with different attributes: exemplified by house-hunting ants. Animal Behaviour, v.65, Jan, p.215-223. 2003.

Franks, N. R., A. B. Sendova-Franks, *et al.* Division of labour within teams of new world and old world army ants. Animal Behaviour, v.62, Oct, p.635-642. 2001.

Frisch, K. V. The dance language and orientation of bees. Cambridge, MA. 1967. 566 p.

Gautrais, J., G. Theraulaz, *et al.* Emergent polyethism as a consequence of increased colony size in insect societies. Journal of Theoretical Biology, v.215, n.3, Apr 7, p.363-373. 2002.

Grah, G., R. Wehner, *et al.* Path integration in a three-dimensional maze: ground distance estimation keeps desert ants *Cataglyphis fortis* on course. Journal of Experimental Biology, v.208, n.21, Nov, p.4005-4011. 2005.

Hamilton, W. D. Genetical Evolution of Social Behaviour 2. Journal of Theoretical Biology, v.7, n.1, p.17-&. 1964a.

_____. Genetical Evolution of Social Behaviour I. Journal of Theoretical Biology, v.7, n.1, p.1-&. 1964b.

Hart, A. G., C. Anderson, *et al.* Task partitioning in leafcutting ants. Acta ethologica, v.5, n.1, September, p.1-11. 2002.

Heusser, D. e R. Wehner. The visual centring response in desert ants, *Cataglyphis fortis*. Journal of Experimental Biology, v.205, n.5, Mar, p.585-590. 2002.

Hironaka, M., K. Inadomi, *et al.* Canopy compass in nocturnal homing of the subsocial shield bug, *Parastrachia japonensis* (Heteroptera : Parastrachiidae). Naturwissenschaften, v.95, n.4, Apr, p.343-346. 2008.

Holldobler, B. e E. O. Wilson. The ants. Cambridge, Mass.: The Belknap Press of Harvard University. 1990. 732 p.

Jackson, D. E., M. Holcombe, *et al.* Trail geometry gives polarity to ant foraging networks. Nature, v.432, n.7019, Dec 16, p.907-909. 2004.

Jackson, D. E., S. J. Martin, *et al.* Spatial and temporal variation in pheromone composition of ant foraging trails. Behavioral Ecology, v.18, n.2, Mar-Apr, p.444-450. 2007.

Jackson, D. E. e F. L. W. Ratnieks. Communication in ants. Current Biology, v.16, n.15, Aug 8, p.R570-R574. 2006.

Jander, R. e U. Jander. The light and magnetic compass of the weaver ant, *Oecophylla smaragdina* (Hymenoptera : Formicidae). Ethology, v.104, n.9, Sep, p.743-758. 1998.

Japyassu, H. F. e R. A. Caires. Hunting tactics in a cobweb spider (*Araneae-Theridiidae*) and the evolution of behavioral plasticity. Journal of Insect Behavior, v.21, n.4, Jul, p.258-284. 2008.

Jing, T. T., Y. Hu, *et al.* A full-scale solution to the rectilinear obstacle-avoiding steiner problem. Integration-the vlsi Journal, v.41, n.3, May, p.413-425. 2008.

Knaden, M. e R. Wehner. Path integration in desert ants controls aggressiveness. Science, v.305, n.5680, Jul 2, p.60-60. 2004.

_____. Nest mark orientation in desert ants *cataglyphis*: what does it do to the path integrator? Animal Behaviour, v.70, Dec, p.1349-1354. 2005.

_____. Ant navigation: resetting the path integrator. Journal of Experimental Biology, v.209, n.1, Jan, p.26-31. 2006.

Lamb, A. E. e J. G. Ollason. Trail-Laying and recruitment to sugary foods by foraging red wood-ants *formica-aquilonia* Yarrow (Hymenoptera, Formicidae). Behavioural Processes, v.31, n.1, Feb, p.111-124. 1994.

Littleddyke, M. e J. M. Cherrett. Olfactory responses of leaf-cutting ants *Atta-cephalotes* (L) and *Acromyrmex-octospinosus* (Reich) (Hymenoptera-Formicidae) In Laboratory. Bulletin of Entomological Research, v.68, n.2, p.273-282. 1978.

Mallon, E. B., S. C. Pratt, *et al.* Individual and collective decision-making during nest site selection by the ant *Leptothorax albipennis*. Behavioral Ecology and Sociobiology, v.50, n.4, Sep, p.352-359. 2001.

Mariconi F. AS SAÚVAS. 1970

Mcleman, M. A., S. C. Pratt, *et al.* Navigation using visual landmarks by the ant *Leptothorax albipennis*. Insectes Sociaux, v.49, n.3, p.203-208. 2002.

Merkle, T., M. Rost, *et al.* Egocentric path integration models and their application to desert arthropods. Journal of Theoretical Biology, v.240, n.3, Jun, p.385-399. 2006.

Merkle, T. e R. Wehner. Landmark cues can change the motivational state of desert ant foragers. Journal of Comparative Physiology a-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology, v.194, n.4, Apr, p.395-403. 2008.

Moglich, M. Social-Organization of Nest Emigration in *Leptothorax* (Hym Form). Insectes Sociaux, v.25, n.3, p.205-225. 1978.

Narendra, A. Homing strategies of the Australian desert ant *Melophorus bagoti* - I. Proportional path-integration takes the ant half-way home. Journal of Experimental Biology, v.210, n.10, May, p.1798-1803. 2007a.

_____. Homing strategies of the Australian desert ant *Melophorus bagoti* - II. Interaction of the path integrator with visual cue information. Journal of Experimental Biology, v.210, n.10, May, p.1804-1812. 2007b.

Narendra, A., K. Cheng, *et al.* Acquiring, retaining and integrating memories of the outbound distance in the Australian desert ant *Melophorus bagoti*. Journal of Experimental Biology, v.210, n.4, Feb, p.570-577. 2007.

Nonacs, P. Death in the Distance - Mortality risk as information for foraging ants: 23-35 p. 1990.

Norgaard, T., J. R. Henschel, *et al.* Use of local cues in the night-time navigation of the wandering desert spider *Leucorchestris arenicola* (Araneae, Sparassidae). Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology, v.193, n.2, Feb, p.217-222. 2007.

Oldroyd, B. P., L. A. Halling, *et al.* Worker policing and worker reproduction in *Apis cerana*. Behavioral Ecology and Sociobiology, v.50, n.4, Sep, p.371-377. 2001.

Oldroyd, B. P. e F. L. W. Ratnieks. Evolution of worker sterility in honey-bees (*Apis mellifera*): how anarchistic workers evade policing by laying

eggs that have low removal rates. Behavioral Ecology and Sociobiology, v.47, n.4, Mar, p.268-273. 2000.

Oldroyd, B. P., F. L. W. Ratnieks, *et al.* Egg-marking pheromones in honey-bees *Apis mellifera*. Behavioral Ecology and Sociobiology, v.51, n.6, May, p.590-591. 2002.

Oldroyd, B. P., T. C. Wossler, *et al.* Regulation of ovary activation in worker honey-bees (*Apis mellifera*): larval signal production and adult response thresholds differ between anarchistic and wild-type bees. Behavioral Ecology and Sociobiology, v.50, n.4, Sep, p.366-370. 2001.

Pratt, S. C. Behavioral mechanisms of collective nest-site choice by the ant *Temnothorax curvispinosus*. Insectes Sociaux, v.52, n.4, Nov, p.383-392. 2005a.

_____. Quorum sensing by encounter rates in the ant *Temnothorax albipennis*. Behavioral Ecology, v.16, n.2, Mar, p.488-496. 2005b.

Pratt, S. C., E. B. Mallon, *et al.* Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. Behavioral Ecology and Sociobiology, v.52, n.2, Jul, p.117-127. 2002.

Pratt, S. C. e N. E. Pierce. The cavity-dwelling ant *Leptothorax curvispinosus* uses nest geometry to discriminate between potential homes. Animal Behaviour, v.62, Aug, p.281-287. 2001.

Pratt, S. C., D. J. T. Sumpter, *et al.* An agent-based model of collective nest choice by the ant *Temnothorax albipennis*. Animal Behaviour, v.70, Nov, p.1023-1036. 2005.

Ratnieks, F. Outsmarted by ants. Nature, v.436, n.7050, Jul 28, p.465-465. 2005.

Ratnieks, F. L. W. The evolution of cooperation and altruism: the basic conditions are simple and well known. Journal of Evolutionary Biology, v.19, n.5, Sep, p.1413-1414. 2006.

Ratnieks, F. L. W., K. R. Foster, *et al.* Conflict resolution in insect societies. Annual Review of Entomology, v.51, p.581-608. 2006.

Ratnieks, F. L. W., T. Monnin, *et al.* Inclusive fitness theory: novel predictions and tests in eusocial Hymenoptera. Annales Zoologici Fennici, v.38, n.3-4, p.201-214. 2001.

Ratnieks, F. L. W. e T. A. Nolan. new-york beekeepers and their knowledge and need for information on brood diseases. American Bee Journal, v.128, n.11, Nov, p.761-764. 1988.

Ratnieks, F. L. W. e P. K. Visscher. Worker Policing in the honeybee. Nature, v.342, n.6251, Dec 14, p.796-797. 1989.

Ratnieks, F. L. W. e T. Wenseleers. Policing insect societies. Science, v.307, n.5706, Jan 7, p.54-56. 2005.

_____. Altruism in insect societies and beyond: voluntary or enforced? Trends In Ecology & Evolution, v.23, n.1, Jan, p.45-52. 2008.

Ribeiro, F., L. Um estudo sobre o comportamento da fêmea durante a fundação da colônia em *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera - Formicidae). Instituto de Psicologia, Universidade de São Paulo, 1972. 135 p.

Ribeiro, P. L. e C. A. Navas. The leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*, FOREL, 1908 prefers drier chambers for garbage disposal. Journal of Insect Behavior, v.20, n.1, Jan, p.19-24. 2007.

Riveros, A. J. e R. B. Srygley. Do leafcutter ants, *Atta colombica*, orient their path-integrated home vector with a magnetic compass? Animal Behaviour, v.75, Apr, p.1273-1281. 2008.

Robinson, E. J. H., D. E. Jackson, *et al.* Insect communication - 'No entry' signal in ant foraging. Nature, v.438, n.7067, Nov 24, p.442-442. 2005.

Roces, F. Leaf-cutting ants cut fragment sizes in relation to the distance from the nest. Animal Behaviour, v.40, Dec, p.1181-1183. 1990.

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

_____. Cooperation or Individualism - How leaf-cutting ants decide on the size of their loads. Trends in Ecology & Evolution, v.9, n.6, Jun, p.230-230. 1994a.

_____. Odor learning and decision-making during food collection in the leaf-cutting ant *Acromyrmex-lundi*. Insectes Sociaux, v.41, n.3, p.235-239. 1994b.

Roces, F. e B. Holldobler. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta-cephalotes*. Oecologia, v.97, n.1, Feb, p.1-8. 1994.

Roces, F. e C. Kleineidam. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. Insectes Sociaux, v.47, n.4, p.348-350. 2000.

Roces, F. e J. A. Nunez. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. Animal Behaviour, v.45, n.1, Jan, p.135-143. 1993.

Ronacher, B., E. Westwig, *et al.* Integrating two-dimensional paths: do desert ants process distance information in the absence of celestial compass cues? Journal of Experimental Biology, v.209, n.17, Sep 1, p.3301-3308. 2006.

Roschard, J. e F. Roces. Fragment-size determination and size-matching in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri* depend on the distance from the nest. Journal of Tropical Ecology, v.19, Nov, p.647-653. 2003.

Rosengren, R. Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). . Acta Zoológica Fennica, v.133, p. I-106. 1971.

Seidl, T. e R. Wehner. Visual and tactile learning of ground structures in desert ants. Journal of Experimental Biology, v.209, n.17, Sep 1, p.3336-3344. 2006.

_____. Walking on inclines: how do desert ants monitor slope and step length. Frontiers in Zoology, v.5, Jun. 2008.

Sendova-Franks, A. B. e N. R. Franks. Self-assembly, self-organization and division of labour. Philosophical Transactions of The Royal Society of London Series B-Biological Sciences, v.354, n.1388, Aug 29, p.1395-1405. 1999.

Sherman, G. e P. K. Visscher. Honeybee colonies achieve fitness through dancing. Nature, v.419, n.6910, Oct, p.920-922. 2002.

Sommer, S. e R. Wehner. Vector navigation in desert ants, *Cataglyphis fortis*: celestial compass cues are essential for the proper use of distance information. Naturwissenschaften, v.92, n.10, Oct, p.468-471. 2005.

Sumpter, D. J. T. The principles of collective animal behaviour. Philosophical Transactions of the royal society B-Biological Sciences, v.361, n.1465, Jan 29, p.5-22. 2006.

Theraulaz, G., E. Bonabeau, *et al.* Model of droplet dynamics in the argentine ant *Linepithema humile* (Mayr). Bulletin of Mathematical Biology, v.63, n.6, Nov, p.1079-1093. 2001.

Tinbergen, N. On aims and methods in Ethology. Zeitschrift für Tierpsychologie, v.20, p.410-433. 1963.

Vandermeer, J., I. Perfecto, *et al.* Clusters of ant colonies and robust criticality in a tropical agro ecosystem. Nature, v.451, n.7177, Jan 24, p.457-U3. 2008.

Vick, K. Orientation by the leaf cutter ant *Atta cephalotes* when removed from a pheromone trail (Hymenoptera : Formicidae). Sociobiology, v.44, n.3, p.505-509. 2004.

Vilela, E. F., K. Jaffe, *et al.* Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae, Attini). Animal Behaviour, v.35, Oct, p.1443-1453. 1987.

Wajnberg, E., O. C. Alves, *et al.* Brazilian ants diversity and the local geomagnetic field: a ferromagnetic resonance study. Biometals, v.18, n.6, Dec, p.595-602. 2005.

Wehner, R. Panting desert ants - and how they navigate. Schweizerische Medizinische Wochenschrift, v.130, n.8, Feb 26, p.258-263. 2000.

_____. Polarization vision - A uniform sensory capacity? Journal of Experimental Biology, v.204, n.14, Jul, p.2589-2596. 2001.

_____. Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. Journal Of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural And Behavioral Physiology, v.189, n.8, Aug, p.579-588. 2003.

Wehner, R., M. Boyer, *et al.* Ant navigation: One-way routes rather than maps. Current Biology, v.16, n.1, Jan 10, p.75-79. 2006.

Wehner, R., K. Gallizzi, *et al.* Calibration processes in desert ant navigation: vector courses and systematic search. Journal of comparative physiology A-Neuroethology sensory neural and behavioral physiology, v.188, n.9, Oct, p.683-693. 2002.

Wehner, R. e M. Muller. The significance of direct sunlight and polarized skylight in the ant's celestial system of navigation. Proceedings of The National Academy of Sciences of The United States of America, v.103, n.33, Aug 15, p.12575-12579. 2006.

Wenseleers, T., F. L. W. Ratnieks, *et al.* Caste fate conflict in swarm-founding social Hymenoptera: an inclusive fitness analysis. Journal of Evolutionary Biology, v.16, n.4, Jul, p.647-658. 2003.

Wilson, E. O. Pheromones in the organization of ant societies. Anatomical Record, v.134, n.3, p.653-653. 1959.

_____. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 1. The organization of mass-foraging. 2. An information analysis of the odour trail. 3. The experimental induction of social responses. Anim. Behaviour, London, v.10, p.134-147. 1962.

_____. Chemical communication among workers of the fire ant. *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). I. The organization of mass-foraging. Animal Behavior, v.10, n.(1/2), p.134-147. 1962.

_____. The insect societies. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press. 1971. 560 p.

_____. One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life. Bioscience, v.58, n.1, Jan, p.17-25. 2008.

Wittlinger, M., R. Wehner, *et al.* The ant odometer: Stepping on stilts and stumps. Science, v.312, n.5782, Jun 30, p.1965-1967. 2006.

_____. The desert ant odometer: a stride integrator that accounts for stride length and walking speed. Journal of Experimental Biology, v.210, n.2, Jan 15, p.198-207. 2007.

Wohlgemuth, S., B. Ronacher, *et al.* Distance estimation in the third dimension in desert ants. Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural And Behavioral Physiology, v.188, n.4, May, p.273-281. 2002.

Wolf, H. Desert ants adjust their approach to a foraging site according to experience. Behavioral Ecology and Sociobiology, v.62, n.3, Jan, p.415-425. 2008.

ANEXO 1:

Artigo aceito para publicação na Revista PLoS ONE 2009

Title

ANTS CAN LEARN TO FORAGE ON ONE-WAY TRAILS

Authors and Affiliations

Pedro Leite Ribeiro^{1,2}; André Frazão Helene^{1†}; Gilberto Xavier¹; Carlos Navas¹; Fernando Leite Ribeiro²

¹University of São Paulo Institute of Biosciences - Dept. of Physiology São Paulo, Brazil. ²University of São Paulo Institute of Psychology, Dept of Experimental Psychology, São Paulo, Brazil. †Present address: Centro Universitário Fundação Instituto para o Ensino de Osasco, UNIFIEO, Brazil.

Correspondence and requests for materials should be addressed to Pedro Ribeiro e-mail: pedrorib@ib.usp.br

Abstract

The trails formed by many ant species between nest and food source are two-way roads on which outgoing and returning workers meet and touch each other all along. The way to get back home, after grasping a food load, is to take the same route on which they have arrived from the nest. In many species such trails are chemically marked by pheromones providing orientation cues for the ants to find their way. Other species rely on their vision and use landmarks as cues. We have developed a method to stop foraging ants from shuttling on two-way trails. The only way to forage is to take two separate roads, as they cannot go back on their steps after arriving at the food or at the nest. The condition qualifies as a problem because all their orientation cues – chemical, visual or any other - are disrupted, as all of them cannot but lead the ants back to the route on which they arrived. We have found that workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* can solve the problem. They could not only find the alternative way, but also used the unidirectional traffic system to forage effectively. We suggest that their ability is an evolutionary consequence of the need to deal with environmental irregularities that cannot be negotiated by means of excessively stereotyped behavior, and that it is but an

33 example of a widespread phenomenon. We also suggest that our method can be adapted
34 to other species, invertebrate and vertebrate, in the study of orientation, memory,
35 perception, learning and communication.

36 37 **Introduction**

38
39 Many ant trails between nest and foraging ground are two-way roads on which
40 outgoing and returning workers meet and touch each other all along [1]. Incoming
41 individuals will recruit their nestmates to take the pheromone-marked path from where
42 they have just arrived [2-4]. The orientation ability required of recruited individuals is to
43 follow the scent of the trail, which is kept fresh by the frequent marking behavior of the
44 foragers, as tiny drops of the trail pheromone are laid on the substrate (e.g., ground, tree
45 trunks). As the pheromone is constantly evaporating, the strength of the chemical
46 stimulus in control of the behavior of foragers depends on traffic density. That is how the
47 ants deal with two competing trails of different lengths; the longer route will become less
48 and less appealing as more and more individual workers are attracted by the stronger odor
49 of the shorter path. Yet, once a trail has been well established, they seem unable to take a
50 short-cut [5-7]. Such optimization seems impossible, as it simply cannot begin, and even
51 if it began, by chance, with some workers taking the short-cut, it would not compete with
52 the well trodden path, and would be given up [8]. Not all ant trails depend on
53 pheromones. Some species, like the ants of the genus *Cataglyphis*, rely on entirely
54 different orientation systems [9,10]. The species we have used in this study,
55 however, *Atta sexdens rubropilosa*, is considered as highly dependent on chemical trails.
56 It is known as a leaf cutter and also as a fungus-growing ant, abundant in Brazil. On its
57 trails, hundreds of individuals can be seen traveling back home, with green leaf fragments

58 firmly held in their mandibles, as they pass by hundreds of other foragers on their way to
59 the tree from which their laden nestmates are returning.

60 Self-organization modeling is a parsimonious approach to complex behavior,
61 currently applied to a very diverse set of functional collective actions, whatever the
62 interacting units. Bird flocks, fish schools, termites building or repairing their nests,
63 human road traffic, neurons working together, seem to be describable by mathematical
64 models based on a few ad hoc hypotheses about individual behavior. Ant trails are
65 considered a remarkable example of a complex outcome brought about by a simple set of
66 interaction rules [11-16], and the illustration par excellence of the concept of self-
67 organized systems [8,17-19]. The purpose of our experiments was to test the hypothesis
68 that ants can solve a problem that requires them to switch off their responses to whatever
69 orientation cues they may be using and learn to forage on a unidirectional traffic system.
70 Their failure would mean that, at least in that environment, their responses to orientation
71 cues cannot be inhibited even if they fail to lead them back home or to the food source.
72 Their success would mean the opposite and could also imply the need of some new
73 interaction rules in their self-organization process, like the inclusion of individually
74 learned responses into the models.

75 For that end, we have developed a method to offer outgoing and returning workers
76 separate one-way routes. Working as a behavioral check valve, the setup renders it
77 impossible for an ant to use the same road in the opposite direction. We have found that
78 workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* could solve the problem. Not
79 only did they get back home, but they developed a functional unidirectional way of
80 foraging. They could disregard whatever cues they might be using - chemical, path

81 integration, or magnetic - and learned to rely on otherwise secondary visual stimuli in a
82 way that reverses their directional role. Therefore, as an important by-product of our
83 tests, we offer evidence of multimodal navigation in *Atta sexdens rubropilosa*. The key
84 findings however, in our view, are that they could forage on the unidirectional traffic
85 system and that they did so by *reversing* their relationship to visual stimuli, going
86 opposite to the direction where they should be led by them. We suggest that our method
87 can be adapted to other species, invertebrate and vertebrate, in the study of orientation,
88 memory, perception, learning and communication.

89 **Results**

91 **Experiment 1a. The ants can solve the problem**

92 As described in Fig 1, the way to stop foraging ants from going back on their
93 steps after getting their food loads - or delivering them at the nest - is to offer them two
94 incomplete bridges connecting nest and food.

95 In twenty-two of the twenty-five nests in the first experiment, the ants did find
96 the solution: they crossed the outgoing bridge and fell from its end; they cut leaves at the
97 foraging ground, found the return bridge and the leaf fragments to their nests. A foraging
98 routine using the unidirectional path system was developed. After variable test periods -
99 from 20 to 90 days - their fungus gardens were thriving, indicating that the amount of
100 food collected was sufficient to keep them fit. Three nests did not achieve a steady food
101 supply and were discontinued after six days.

102 **Behavior at the gaps**

103 *Atta sexdens rubropilosa* is not a jumping ant as, for example, *Harpegnathos*
104 *saltator*, *Myrmecia nigrocincta* and *Gigantiops destructor* [20]. They have never been

105 seen jumping or building living bridges with their own bodies to fill in gaps of any kind
106 between surfaces, as army ants and weaver ants do. Their initial reaction at the gap of
107 both bridges is to stop, explore and go back. They can extend their bodies down in the air
108 with only the two hind legs on the substrate, but they will not jump. They may take brief
109 or long returns, go back to the gap, walk along the edge, reach down again in the air, but
110 they clearly avoid falling. As more individuals reach the spot, lumps of ants are formed,
111 some of them on the bodies of others. Eventually some workers will fall from those
112 lumps. Preliminary tests in which we began with short gaps (1 and 2 cm) on both bridges,
113 instead of beginning with 4.5 cm, showed that some workers could take advantage of the
114 hanging lumps by climbing up on them, thus using the bridges bidirectionally. As we
115 enlarged the gaps, such opportunistic trips ceased altogether and the unidirectional traffic
116 was established. The fall from the edges can be seen as a mechanical consequence of a
117 "keep going" behavior in conflict with an evident "don't let go" command active at any
118 sharp cliff. Working with the ant *Linepithema humile*, a species that is not known to form
119 living bridges, Theraulaz et al. [21] could see hanging lumps of workers, similar to those
120 described above, as they reached the end of an incomplete bridge over an arena with food
121 and water.

122 **The random route finding hypothesis**

123 Effective homing was not a result of random behavior as shown by the return trips
124 of 148 laden workers whose nests had been foraging unidirectionally for at least 20 days
125 (Fig. 2). Right after cutting and grabbing the leaf fragment, most of them (118) left
126 toward the return bridge (RB), instead of going back toward the outgoing bridge (OB);
127 the number of ants taking the direction of the functionally correct location indicates that

128 they did not start their trips randomly ($p < 0.0001$, binomial test) (Table I). Also, most of
129 the laden workers that started their trips in the correct direction did reach RB ($p < 0.0001$,
130 binomial test), whereas most of those starting in the wrong direction failed to reach RB
131 with their loads ($p = 0.0280$, binomial test). In the control nests, with two-way bridges, all
132 trips began in the correct direction and most of them reached the two-way bridge ($p <$
133 0.0001 , binomial test) (Table I). Trip length: the trips of the laden workers that took the
134 correct direction and reached RB were not different from comparable trips of laden
135 workers in the control condition (Mann-Whitney test, $p = 0.0515$). In fact, they were
136 slightly shorter. The few successful trips begun in the wrong direction were much longer,
137 as evidence of their extended meandering courses, as shown by the comparison between
138 experimental successful laden workers that took the correct direction and those that were
139 successful after taking the wrong direction (Mann-Whitney test, $p < 0.0001$) (Table I). As
140 failed trips can finish shortly after the laden worker leaves the center of the foraging
141 ground, their median lengths could fall short of adding evidence of the contrast between
142 oriented and disoriented individuals. In practice, however, given the actual numbers, the
143 median length of failed trips begun in the wrong direction did help reveal that contrast
144 when compared with the median length of successful trips begun in the correct direction(
145 Mann-Whitney, $p = 0.0211$). (Table I). Direction taken, trip outcome and trip length are
146 evidence that most workers behaved in a correctly oriented fashion while others behaved
147 as if they were lost or wrongly oriented, without implying that any of the four trip types
148 was homogeneously made up of only one of those three behavior patterns (oriented,
149 wrongly oriented or lost) all the time. For instance, an individual laden worker may begin
150 its return trip wrongly oriented (to the outgoing bridge) and then walk sinuously about

151 FG, and finally take an oriented course to the return bridge.

152 Although nearly all our nests could solve the problem and forage successfully, the
153 considerable number of ants that took the wrong direction and behaved as if they were
154 lost shows that the condition is a challenge even after 20 days of continuous usage of the
155 system as the only way to get food. It may well be that they could not completely
156 overcome the conflict between their orientation systems and the solution they were
157 capable of finding to the problem. Although 20 days is a considerable time, it may also be
158 that the disoriented workers were newcomers with little or no experience in the system.

159 **Experiment 1b. A test in the field**

160 The overall result in the field was the same as what we learned in the laboratory.
161 Foragers found the apparatus and solved the problem. The ants steadily took all 20g of
162 corn offered daily, which meant about 1800 trips per day. Differently from the laboratory
163 nests, the field colony did not depend on our food supply, as it had its usual food sources
164 around.

165 **Experiment 2. Gradual achievement of effectiveness**

166 Effective foraging does not take place immediately after the nest is submitted to
167 the apparatus. Typically, on the first day, the ants cross the bridges, fall onto the foraging
168 ground and back onto the nest area, but there is very little leaf cutting, and even less leaf
169 transport. On the second day, there is an increase in leaf cutting, but most of the
170 fragments are not taken to the nest; they are dropped anywhere on the floor. From the
171 third day on, the number of successful trips rises steadily, and a routine is reached, with
172 about 400 trips per session, 8g of leaves being taken to the nest. Qualitatively, we could
173 see that slow development, much longer than in controls, in all our unidirectional nests.

Quantitatively, we compared five unidirectional with five control nests, by means of a Mann-Whitney test, measuring two variables during days 1 to 4: leaf transport to the nest and leaf fragments left on the foraging ground (Fig. 3). The unidirectional nests cut and transported less than controls on days 1 ($p = 0.0039$) and 2 ($p = 0.0052$). That difference decreased on day 3 ($p = 0.0539$), and disappeared on day 4 ($p = 0.3173$). They left more fragments than controls on days 1 ($p = 0.0186$) and 2 ($p = 0.0053$) but not on days 3 ($p = 0.0539$) and 4 ($p = 0.3173$). Examining the course of events, day by day, in the unidirectional nests, it is clear that both leaf transport (Friedman's test, $\chi^2(3) = 14.76$, $p = 0.0020$) and left fragments (Friedman's test, $\chi^2(3) = 10.15$, $p = 0.0174$) underwent strong changes. As to leaf transport, days 1 and 2 were different from each other and also from days 3 and 4, which in their turn did not differ from one another (Tukey honest significant difference, days 1 x 2, $p = 0.1759$, days 1 x 3, $p = 0.0002$, days 1 x 4, $p = 0.0002$, day 2 x 3, $p = 0.0003$, days 2 x 4, $p = 0.0002$, days 3 x 4, $p = 0.7187$). Considering left fragments, the second day was different from the other days: the ants cut the leaves but did not take them home (day 1 x 2, $p = 0.0088$, day 1 x 3, $p = 0.9679$, day 1 x 4, $p = 0.9970$, day 2 x 3, $p = 0.0192$, day 2 x 4, $p = 0.0063$, day 3 x 4, $p = 0.9124$).

Therefore, some time consuming process was underway in the unidirectional nests before they reached foraging effectiveness comparable to controls. Working with *Lasius pallitarsis*, Nonacs [22] found that it took foragers no more than minutes to take a different return route when stopped from going back to the outgoing route. The difference between his results and ours may well be due to differences between the two species., as *Lasius pallitarsis* is a more visual ant than *Atta sexdens*. Further investigation with these and other species will help us understand the nature of the problem faced by ants when

197 challenged out of their two-way foraging trails.

198 **Experiment 3. How they solve the problem: a test in the dark**

199 In nature, this ant forages mostly at night. Differently from other highly visual
200 species, our workers have tiny eyes whose role in orientation has not been hitherto
201 investigated; other *Atta* species have been shown to use their eyes as a supplementary
202 guidance system [23,24]. In order to investigate the possible role of visual stimuli in their
203 solution to our orientation problem, a darkness-light-darkness experiment was carried
204 out. The five control nests, with two-way bridges, foraged successfully in complete
205 darkness, taking all their leaves everyday, whereas all five experimental nests failed to
206 forage effectively. Their workers went in large numbers to the foraging ground but very
207 little leaf cutting was done. During the three 20min observation sessions, only six
208 fragments were cut. Successful trips - inferred from leftovers - were very rare, fewer than
209 20 per day, as compared to the estimated mean of 400 in control nests. On the third day
210 after the light was turned on, the experimental nests were using the system in the
211 effective way described above in the first experiment, taking all the leaves. The light was
212 then turned off and their performance immediately deteriorated back to what it had been
213 in the previous dark session: both leaf cutting and leaf transport stopped altogether.
214 Therefore, although our ants do not need visual cues when foraging as shown by the
215 control nests, the absence of light made it impossible for them to solve the one-way
216 problem in our laboratory conditions. The comparison between control nests in the dark
217 and control nests in the light shows that, although light is not necessary for the
218 development of their bidirectional trails, it seems have an auxiliary role. Control nests in
219 the dark took longer trips than controls in the light, as shown by the comparison of the

trip length of successful trips begun in the correct direction in both conditions (Mann-Whitney test, $p < 0.0001$); also, some of the control workers took the wrong direction, while all of the controls in the light took the right direction (Table I). Such results suggest that the presence of light, though not necessary, improved foraging efficiency.

Experiment 4. Light source 180° rotation

In order to help clarify the role of vision in the achievement of unidirectional foraging, we carried out an experiment in which the direction of the light source was controlled. Adding up the two nests and comparing the behavior during the two hours before and after light source rotation (BR and AR, respectively), the results were as follows. In the first trial: total leaf cutting BR, 58; AR, 43 ($p = 0.0555$). Correct direction as percentage of total leaf cutting, BR 44 (76%) and AR 21 (49%) (testing differences among proportions – $Z = 2.59$, $p = 0.0047$ - proportions were compared as an analysis of a contingency table by normal approximation) [25]. In the second trial the results were: total leaf cutting BR, 68; AR, 53 ($p = 0.0727$). Correct direction as percentage of total leaf cutting, BR 47 (69%) and AR 27 (51%) (testing differences among proportions – $Z = 1.85$, $p = 0.0324$, showing a non random distribution among correct and wrong directions). Light rotation significantly disrupted orientation in both trials. The similarity between the two trials shows that during the three-day inter-trial period the ants reoriented themselves to the new light source location. Their foraging effectiveness returned to what it was before the first trial, as shown by the comparison between the proportions of trips in the correct direction before light rotation: 76% in the first and 69% in the second trial (testing differences among proportions - $Z = 0.64$, $p = 0.2601$) (Fig. 4).

Discussion

244 We hypothesize that in the first, second and third days in the experimental setup,
245 individual ants underwent a change in their orientation responses. Their response to cues
246 leading back to the outgoing bridge was weakened and they learned to respond to light in
247 a reversed way. In their normal bidirectional foraging traffic system, ants will reverse
248 their orientation behavior to any directional cues to which they may be responding, as
249 they begin the journey back the nest. The trails are not chemically polarized [2,13], but
250 light, the magnetic field, landmarks and occasionally gravity may all inform an ant
251 toward which end of the trail it is heading. They can also gather that information from
252 other ants on the trail, as laden ants will be marching towards the nest. Trails of termites
253 [26,27] and army ants, *Eciton burcheli* [28] and also *Formica* [29] have been shown to
254 have lane separation, which seems to be functional in that it allows for on overall higher
255 traffic speed, as it avoids head-on encounters and segregates the slower laden workers
256 from outgoing foragers [30]. Traffic on army ants trails can become unidirectional, when
257 all workers are outbound, and then bidirectional, and later unidirectional again, when all
258 the workers are returning [31]. *Lasius niger* outbound and inbound foraging workers will
259 take turns as they reach a narrow bottleneck on a bridge between nest and food [32].
260 Such alternations, as well as lane separations, are on the same road. To our knowledge,
261 pheromone-dependent ants have not been seen foraging unidirectionally in the sense of
262 using one route to the food source and a different one back to the nest, the outgoing path
263 never used, not even at its onset, by laden workers, and the return path never used,
264 equally from its onset, by workers going to the food source. Such a pattern would seem
265 impossible given our present knowledge of trail formation, recruitment and orientation, at
266 least among pheromone-dependent central foragers. Our hypothesis holds that vision may

267 have an auxiliary role in the orientation of the foraging workers of our species, and that it
268 is their natural behavior to be responsive to light direction when they go out, and to
269 reverse their orientation to it when they start back to their nests, just as they have to
270 reverse their responses to any other polarized cue they may be using. Therefore, reversing
271 orientation to visual cues would be part of their repertoire. Direction along branching
272 trails can also be provided by negative pheromones that work as no-entry signals[14].
273 Moreover, trail geometry in itself can give an ant information on which end of the trail
274 lies ahead, as bifurcation angles can help a stranded worker orient itself when it finds the
275 trail [13]. In our setup, the ability to reverse orientation to light was put to use in a
276 surprising way, as they had to learn to move to the opposite side of the foraging ground in
277 order to take the return bridge. In a way, such reversal implies canceling the homing
278 reversal. The fact that light can overcome pheromone attraction in an *Atta* species is in
279 itself quite surprising. Multimodal orientation has been found in several species such as
280 *Formica* spp, [33,34] and *Camponotus pennsylvanicus*, [35]. The redundancy provided
281 by the usage of more than one modality of cues may serve a number of functions. For
282 instance, one modality can be more precise but the other can allow for higher speed; one
283 can fill in gaps of the other along the trail and they can help an accidentally displaced ant
284 find its way back to the trail. (Harrison et al. 1988), working with *Paraponera clavata*,
285 found that vision and pheromone olfaction, both well developed in that species, can
286 prevail over one another, and that the hierarchical relationship between them depends on
287 previous experience of the ant on the trail. In our experiments, in addition to responding
288 to light direction, the workers may also have adapted their pheromone marking behavior
289 to the new condition. The bridges are functionally unidirectional, but their width offers no

290 constraint to bidirectional traffic, and many workers travel back and forth on them all the
291 time, as they also do on natural trails: they might be marking them as if they were two-
292 way roads. Unloaded *Atta sexdens* workers have been found to reinforce well trodden
293 trails [36]. Such explanation, however, would imply that an individual worker can mark a
294 direction without reaching the destination, so that, when arriving at the edge of the
295 outgoing bridge, it would sense (olfactorily or from the behavior of other workers) that
296 there is food just below, and, stopped by the gap, it would return, mark the way
297 accordingly and recruit other workers, which, in their turn, would be motivated to reach
298 down beyond the gap. Symmetrically, the way home would be marked by ants shuttling
299 on the return bridge, without reaching the nest area. Therefore, on the foraging ground,
300 and on the nest area, the correct direction would gradually overrun the wrong direction in
301 the amount of pheromone in it. Such a pheromone model, however, does not seem to
302 account for the results in the dark, which imply a major role of vision in the solution to
303 the problem, in spite of its clearly secondary role when olfactory orientation is available.
304 The pheromone marking described above is purely conjectural. If it did happen, it is
305 curious that the ants could not go on relying on it when the light was turned off, behaving
306 as though the two modalities could not be integrated. The controls in the dark, however,
307 which were successful but gave clear evidence of being handicapped, suggests that such
308 integration can take place. Further investigation should clear this point.

309 In Experiment 4, the fact that most trips started in the wrong direction as a
310 consequence of light source rotation supports our hypothesis, and the smaller but
311 considerable number of laden workers that went to the outgoing bridge is consistent with
312 the idea that there is an orientation conflict in the experimental setup.

313 Our experiments, both with the abrupt procedure of having gaps at the beginning
314 and with the gradual procedure we used in the field by producing the gaps after the ants
315 had begun to get food in the apparatus, reveal a surprisingly flexible behavior. The gaps
316 would seem to entrap the ants in a cul-de-sac, both at the nest area and at the foraging
317 ground. (see Robinson et al. [37] for a discussion on avoidance of being trapped in
318 inferior food sources) We do not suggest that our ants have been facing, in their
319 evolution, the exact problems they solved in these experiments. Their ability to solve
320 them leads us to believe that their plasticity has been shaped in evolution to deal with
321 frequent problems of various kinds in their foraging routine and other collective
322 endeavors. It is our view that, in simple conditions in the natural environment or in
323 simplified laboratory arrangements, their behavior will display to the observer only what
324 is required in order to achieve functional results. The overall schematic description of
325 what they collectively accomplish in such situations may fall short of accounting for the
326 challenges they have to negotiate in actual performances in the natural environment.
327 Substrate irregularities, different materials, weather variations and other constraints may
328 well be responsible for the development of the ability that was put to use in these
329 experiments. We believe that what we have shown is one instance of a widespread
330 property of behavior. In the proper context and within limits, animals behave in ways
331 that, from the point of view of present theory, meet the criteria of problem solving. The
332 study of complex situations in different contexts, and the exploration of the limits of a
333 species in its ability to cope with them, will help develop models with stronger predictive
334 power.

335 **Materials and Methods** 336

337 **The nests**

338 They were queenless fragments from five adult *Atta sexdens rubropilosa* laboratory
339 colonies, all of them founded by fertilized females captured on nuptial flight days and
340 taken to the laboratory where they were placed on glass or Plexiglas jars filled with soil.
341 As the colonies grew to maturity, new, empty, 5l jars were offered, so that, by the time of
342 the experiments, each colony had at least ten jars connected by tubes, all of them with
343 access to the same foraging area, where *Acalypha* leaves were the main food offer. In our
344 experiments, a nest was any one of the jars - except the one where the queen happened to
345 be at the time - taken from the colony, and put on a plastic tray (53cm x 33cm x 8cm)
346 where the workers had access to a foraging area by simply leaving the jar and walking on
347 the tray. Each nest had several thousand ants. After an adaptation period to the new
348 condition, most nests were strong enough for the experiment.

349 **Experiment 1**

350 Twenty-five healthy nests, five from each of the five mother colonies, were used. The
351 experiments began by a 24h food deprivation period, after which the apparatus was put in
352 place with 4.5cm gaps. For different purposes, in different setups other ant species have
353 been successfully compelled to forage unidirectionally before different authors [22][38-
354 40]. The apparatus used in our experiments (Fig. 1) is made of three wooden pieces
355 painted white. One leg of each bridge is embedded in a supporting plastic box filled with
356 plaster. A daily ad lib supply of *Acalypha* leaves was put on the foraging ground and
357 leftovers were taken out. Observations were discontinued after at least 20 days, over two
358 months in eight cases. Control nests had two-way bridges.

359 An alternative way of using this method is to take a stepwise approach to gap

360 enlargement similar to what was done in the field test. The apparatus can be put in place
361 without gaps, the ants shuttling across both bridges, and then the two gaps are
362 simultaneously and gradually enlarged until a totally unidirectional traffic is achieved.

363 **Field test**

364 The field colony was a natural nest in a protected area of the University campus. It had at
365 least 6 "eyes", openings through which the workers come up to the surface to forage.
366 Three meters from one "eye", on a place on the ground where there was no trail, we put a
367 plastic box with 20g of fragmented corn grains. Two continuous bridges - no gaps -
368 longer than but similar in design to those used in our laboratory experiments, were the
369 only way an ant could get into the box as it had an oily wax barrier all along its borders.
370 After the ants found the box and began foraging in it, the end sections of the bridges were
371 pulled up, leaving 2cm gaps, which were enlarged to 6cm, 24 hours later. Rodents and
372 birds were denied access to the box by an overall rigid, translucent cover (an upside down
373 large plastic box) that left a thin passage underneath for the ants and also protected the
374 apparatus against rain. A 20g grain supply was added every morning. Corn fragments
375 were manually counted, so that the number of successful trips could be inferred. The test
376 was discontinued after 10 foraging days.

377 **Experiment 2**

378 Ten additional naïve nests – five experimental and five controls - had their foraging
379 grounds digitally photographed every 30min, during the first four nights with the
380 apparatus. Every night, 8g of *Acalypha* leaves were laid side by side on the center of the
381 foraging ground at 7pm; 12 hours later, all uncut or partially cut leaves and leaf
382 fragments were taken out. The apparatus remained in place continuously. Using

383 CorelDRAW12, we turned the photos into black and white: leaves and leaf fragments
384 became white and the floor black. Programming MATLAB, we measured how much of
385 the initial white area was missing. The last photo of each session provided the data shown
386 on Table I.

387 **Experiment 3**

388 Eight additional naive nests – five experimental and three controls - were taken to a dark
389 chamber and remained there with ad lib *Acalypha* supply for 72 hours, as a pre-
390 experiment adaptation. Any action by the observers was done under red light which was
391 on only during brief human presence. A 24h deprivation period preceded the placement
392 of the apparatus. Supply procedure was the same as described above for the photographic
393 follow up. After six days in the dark, normal lighting was turned on for three days, and
394 then a new dark period began for four more days. Three 20min observation sessions of
395 experimental nests were carried out under red light on the fourth day, at a time in the
396 evening when controls were actively foraging. Direction, outcome and length of 133
397 trips of the control nests were registered.

398 **Experiment 4**

399 Two naive nests were taken to a dark chamber to ensure that the only light source was a
400 40W fluorescent lamp, 2m away from the center of the foraging ground, sideways to the
401 apparatus. Supply procedure was the same as described above for the photographic
402 follow-up. On the fifth day of unidirectional foraging, two 4-hour observation trials were
403 held, one for each nest, each trial divided into two parts: two hours before and two hours
404 after light source 180° rotation. The lamp was then kept in its new location for three days
405 after which a second 180° rotation was made, preceded and followed by two new 4-hour

406 observation trials. During the three day inter-trial interval, the ants foraged in the
407 apparatus. Both trials began at 9:00 p.m.
408

409

410 **Acknowledgments**

411 The Authors thank the two reviewers whose comments and suggestions, regarding
412 important formal aspects and the conceptual organization of the article, were major
413 contributions to the final version. They also thank Wataru Sumi for his invaluable help
414 with data collection.

415

416
417
418
419
420
421
422
423
424
425
426
427
428
429
430
431
432
433
434
435
436
437
438
439
440
441
442
443
444
445
446
447
448
449
450
451
452
453
454
455
456
457
458
459
460

References

1. Burd M, Aranwela N (2003) Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leaf-cutting ant traffic. *Insectes Sociaux* 50: 3-8.
2. Carthy JD (1950) Odour trails of *Acanthomyops-fuliginosus*. *Nature* 166: 154-154.
3. Wilson EO (1971) The insect societies. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University Press. 560 p.
4. Carthy JD (1951) The Orientation of 2 allied species of British ant .2. Odour trail laying and following in *Acanthomyops-(Lasius)-Fuliginosus*. *Behaviour* 3: 304-318.
5. Beckers R, Deneubourg JL, Goss S (1992) Trail laying behavior during food recruitment in the ant *lasius-niger* (L). *Insectes Sociaux* 39: 59-72.
6. Beckers R, Deneubourg JL, Goss S (1992) Trails and u-turns in the selection of a path by the ant *lasius-niger*. *Journal of Theoretical Biology* 159: 397-415.
7. Goss S, Aron S, Deneubourg JL, Pasteels JM (1989) Self-organized shortcuts in the argentine ant. *Naturwissenschaften* 76: 579-581.
8. Camazine S, Deneubourg JL, Franks NR, Sneyd J, Theraulaz G, et al. (2003) Self-Organization in Biological Systems: Princeton University Press.
9. Sommer S, von Beerent C, Wehner R (2008) Multiroute memories in desert ants. *Proceedings of The National Academy of Sciences of The United States of America* 105: 317-322.
10. Bregy P, Sommer S, Wehner R (2008) Nest-mark orientation versus vector navigation in desert ants. *Journal of Experimental Biology* 211: 1868-1873.
11. Jackson DE, Ratnieks FLW (2006) Communication in ants. *Current Biology* 16: R570-R574.
12. Ratnieks F (2005) Outsmarted by ants. *Nature* 436: 465-465.
13. Jackson DE, Holcombe M, Ratnieks FLW (2004) Trail geometry gives polarity to ant foraging networks. *Nature* 432: 907-909.
14. Robinson EJH, Jackson DE, Holcombe M, Ratnieks FLW (2005) Insect communication - 'No entry' signal in ant foraging. *Nature* 438: 442-442.
15. Beckers R, Deneubourg JL, Goss S, Pasteels JM (1990) Collective decision-making through food recruitment. *Insectes Sociaux* 37: 258-267.
16. Wehner R (2003) Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *Journal of Comparative Physiology A-Neuroethology Sensory Neural and Behavioral Physiology* 189: 579-588.
17. Vandermeer J, Perfecto I, Philpott SM (2008) Clusters of ant colonies and robust criticality in a tropical agroeco system. *Nature* 451: 457-U453.
18. Sumpter DJT (2006) The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of The Royal Society B-Biological Sciences* 361: 5-22.
19. Dussutour A, Nicolis SC, Deneubourg JL, Fourcassie V (2006) Collective decisions in ants when foraging under crowded conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 17-30.
20. Tautz J, Holldobler B, Danker T (1994) The ants that jump - different techniques to take-off. *Zoology-Analysis of Complex Systems* 98: 1-6.

- 461 21. Theraulaz G, Bonabeau E, Sauwens C, Deneubourg JL, Lioni A, et al. (2001) Model
462 of droplet dynamics in the argentine ant *Linepithema humile* (Mayr). *Bulletin of*
463 *Mathematical Biology* 63: 1079-1093.
- 464 22. Nonacs P (1990) Death in the distance - mortality risk as information for foraging
465 ants. pp. 23-35.
- 466 23. Vilela EF, Jaffe K, Howse PE (1987) Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae,
467 Attini). *Animal Behaviour* 35: 1443-1453.
- 468 24. Vick K (2004) Orientation by the leaf cutter ant *Atta cephalotes* when removed from
469 a pheromone trail (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 44: 505-509.
- 470 25. Zar JH (1996) *Biostatistical Analysis*. Upper Saddle River, NJ.: Prentice-Hall, Inc.
- 471 26. Jander R, Daumer K (1974) Guide-line and gravity orientation of blind termites
472 foraging in open (Termitidae-Macrotermes, Hospitalitermes). *Insectes Sociaux*
473 21: 45-69.
- 474 27. Miura T, Matsumoto T (1998) Open-air litter foraging in the nasute termite
475 *Longipeditermes longipes* (Isoptera : Termitidae). *Journal of Insect Behavior* 11:
476 179-189.
- 477 28. Couzin ID, Franks NR (2003) Self-organized lane formation and optimized traffic
478 flow in army ants. *Proceedings of The Royal Society of London Series B-*
479 *Biological Sciences* 270: 139-146.
- 480 29. Holt SJ (1955) On the foraging ecology of the wood ant. *Journal of Animal Ecology*
481 24: 1-34.
- 482 30. Burd M, Archer D, Aranwela N, Stradling DJ (2002) Traffic dynamics of the leaf-
483 cutting ant, *Atta cephalotes*. *American Naturalist* 159: 283-293.
- 484 31. Gotwald WH (1982) *Social insects*: Academic Press.
- 485 32. Dussutour A, Deneubourg JL, Fourcassie V (2005) Temporal organization of bi-
486 directional traffic in the ant *Lasius niger* (L.). *Journal of Experimental Biology*
487 208: 2903-2912.
- 488 33. Rosengren R (1971) Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in
489 foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). . *Acta*
490 *Zoologica Fennica* 133: I-106.
- 491 34. Moglich M, Holldobler B (1975) Communication and orientation during foraging and
492 emigration in ant *Formica-fusca*. *Journal of Comparative Physiology* 101: 275-
493 288.
- 494 35. Traniello JFA (1977) Recruitment behavior, orientation, and the organization of
495 foraging in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus* DeGeer (Hymenoptera:
496 Formicidae). *Behavior Ecology Sociobiology* 2: 61-79.
- 497 36. Evison SEF, Hart AG, Jackson DE (2008) Minor workers have a major role in the
498 maintenance of leafcutter ant pheromone trails. *Animal Behaviour* 75: 963-969.
- 499 37. Robinson EJH, Ratnieks FLW, Holcombe M (2008) An agent-based model to
500 investigate the roles of attractive and repellent pheromones in ant decision making
501 during foraging. *Journal of Theoretical Biology* 255: 250-258.
- 502 38. Lamb AE, Ollason JG (1994) Trail-laying and recruitment to sugary foods by
503 foraging red wood-ants *Formica-aquilonia* Yarrow (Hymenoptera, Formicidae).
504 *Behavioural Processes* 31: 111-124.

- 505 39. Sundstrom L (1993) Foraging responses of *Formica-truncorum* (Hymenoptera,
506 Formicidae) - Exploiting stable vs spatially and temporally variable resources.
507 Insectes Sociaux 40: 147-161.
508 40. Rosengren R (1977) Foraging strategy of wood ants (*formica rufa* group) I. Age
509 polyethism and topographic traditions. Acta Zoologica Fennica 149: 1-30.
510
511

512

513

514 **Figure Legends**

515

516 Figure 1: **The unidirectional system.**

517 In order to forage, a worker must leave the nest, walk toward OB, climb its shorter leg,

518 travel along the crosspiece, go down the longer leg and fall onto FG. After reaching the

519 leaves on FG center, cutting a fragment and grabbing it, it has to take the opposite

520 direction, climb and cross RB, fall from its edge onto the nest area without losing its food

521 load and walk to the nest entrance. Falling is the only way to proceed at the gaps. The

522 bridges are made of wood and its edges are not slippery to ants; they can explore them all

523 along and even extend themselves in the air held by their hind legs without falling.

524

525

526 Figure 2: **Trip measurements.**

527 After cutting and grasping its leaf fragment, the worker begins a return trip; it can be
528 visually followed, and its course, hand-registered on a protocol representing FG, can be
529 measured by a curvometer. Trip outcome will be either successful, when the laden worker
530 climbs up the return bridge, or failed, when it drops its load on FG. The irregular lines on
531 FG floor are actual examples of the four trip types (combinations of direction taken and
532 outcome); trip lengths can go from very short to very long in all four combinations. Such
533 measurements were taken to test the hypothesis that the ants were walking randomly on
534 FG so that their successful trips were not a consequence of oriented behavior.

535

536 Figure 3: **Gradual achievements of effectiveness**

537 Results of the five experimental and the five control nests. Percentages express how
538 much of the total (100%) daily food supply was taken to the nests. The absolute figures
539 express the number of leaf fragments left by the workers on the foraging ground at the
540 end of each session. The two measurements correlate negatively only when all the leaves
541 are cut. If there is no cutting, both of them are zero. They evolve differently, with a peak
542 of left fragments on day 2, showing a three-phase pattern of adaptation to the
543 unidirectional system. The five control groups took all the leaves, leaving not a single
544 fragment, every day.

545

546 Figure 4: **Effect of light source direction on orientation.**

547 In both trials, before light source 180 rotation, the ants were foraging effectively in the
548 unidirectional traffic system as shown by the high proportion of trips begun in the correct
549 direction. When the lamp was moved to the opposite side of the apparatus, correct
550 direction fell sharply, as evidence that light direction was being used as a cue to go away
551 from the outgoing bridge toward the return bridge.

552

553
554
555
556
557

Tables

Table I. Direction and length of failed and successful trips in the light and in the dark

Experimental condition	Measurements	Direction taken and Trip result			
		Correct Direction		Wrong Direction	
		FAILED	SUCCESSFUL	FAILED	SUCCESSFUL
Unidirectional in the light (n = 148)	Proportion of Trips	13.5 %	66.2 %	13.5 %	6.8 %
	Median trip length (cm)	54.9 cm	38.1 cm	71.0 cm	100.9 cm
Bidirectional in the light (n = 123)	Proportion of Trips	9.8 %	90.2 %	0	0
	Median trip length (cm)	25.8 cm	44.2 cm	-	-
Bidirectional in the dark (n = 133)	Proportion of Trips	6.0 %	69.9 %	9.8 %	14.3 %
	Median trip length (cm)	90.7 cm	58.2 cm	86.8 cm	147.3 cm

558

559 The three measurements – direction taken (correct or wrong), trip length, and trip
560 outcome (failure or success) show that, in the light, most (79.8%) of the experimental
561 (unidirectional) laden workers took the correct direction. Once in the correct direction,
562 their course as far as the return bridge (successful) was as direct and straight as that of the
563 controls (bidirectional in the light). The comparison between the control group in the
564 light (experiment 1) and the control group in the dark (experiment 3) reveals that the
565 absence of light handicapped orientation, but did not stop the ants from foraging
566 effectively.