Universidade de São Paulo

Instituto de Biociências

Daniele Victoratti do Carmo

Descrição da Atividade de Forrageamento em *Atta sexdens rubropilosa*: Compartilhamento de Informação e Seleção de Tarefas

Description of Foraging Activity in *Atta sexdens rubropilosa*: Information Sharing and Task Selection

São Paulo

Outubro 2014

Daniele Victoratti do Carmo

Descrição da atividade de forrageamento em *Atta sexdens rubropilosa*: transferência de informação e seleção de tarefas

Description of Foraging Activity in *Atta sexdens rubropilosa*: Information Sharing and Task Selection

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para a obtenção do título de Mestre em Ciências, na área de Fisiologia Geral.

Orientador: André Frazão Helene

Ficha Catalográfica

Carmo, Daniele Victoratti do
Descrição da atividade de forrageamento em *Atta sexdens rubropillosa*: compartilhamento de informação e seleção de tarefas /
Daniele Victoratti do Carmo ; orientador André Frazão Helene. – São
Paulo, 2014.
70f

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de
São Paulo. Departamento de Fisiologia Geral.

1. Compartilhamento de informação. 2.Forrageamento. 3. Exploração. 4. Seleção de tarefas. 5. Formigas saúvas. I. Universidade
de São Paulo.Instituto de Biociências. Departamento de Fisiologia Geral.
II. Título.

Comissão Julgadora:

_____ _____

Profa. Dra Ema Otta. Prof. Dr. Odair Correa Bueno

_____

Prof. Dr.(a) André Frazão Helene
Orientador

Dedico com todo amor e carinho aos meus pais e minha irmã Renata por todo o apoio.

Se pensarmos pequeno, coisas pequenas teremos... Mas se desejarmos fortemente o melhor e principalmente lutarmos pelo melhor, o melhor vai se instalar em nossa vida. Porque sou do tamanho daquilo que vejo, e não do tamanho da minha altura."

(Carlos Drummond de Andrade)

Agradecimentos

Ao meu orientador Prof. Dr. Frazão, por acreditar e confiar no meu trabalho. Obrigada por estar sempre presente, e por não medir esforços em me ajudar. Por me fazer perceber que eu sou capaz de realizar coisas que eu jamais imaginei. Pela oportunidade em aprender a elaborar projetos de extensão, os quais me trouxeram imenso amadurecimento e crescimento pessoal.

Ao Pedro Leite Ribeiro por ter me recebido no Depto. de Fisiologia e ter me proporcionado a oportunidade de trabalhar com as formigas, participar de trabalhos de campo juntamente com o Toninho. Como co-orientador, me ajudou e contribuiu de forma

Ao Prof. Dr. Carlos Navas do Laboratório de Ecofisiologia, que inicialmente me proporcionou a oportunidade de trabalhar e conhecer as formigas, antes de ingressar no mestrado.

Ao Prof. Dr. José Maurício S. Bento do Lab. Ecologia Química e Comportamento de Insetos- ESALQ, que me recebeu gentilmente em seu laboratório e fez sugestões para melhorar o meu aparato experimental.

Ao Doutorando Marcelo Arruda Fiuza de Toledo colega de laboratório que sempre esteve presente e nunca hesitou em me ajudar, seja para discutir idéias e delinear experimentos, tudo isso desde a minha preparação para ingressar no mestrado.

Aos colegas do laboratório de Ciências da Cognição que neste período de realização do trabalho proporcionaram um grande aprendizado com ricas discussões em um ambiente de trabalho extremamente agradável: Ana Marina, Pedro Lopes, Pedro Ribeiro, Pedro Brisola, Marina Faveri, Priscilla, Vitor Paiola, Andréia, Ruch Becker e o Toninho.

À Dra. Fabiana Pioker, Profa. Dra. Daniela Scarpa, Profa. Dra. Celi Dominguez que me proporcionaram a oportunidade de desenvolver, através de ricas discussões a Exposição "*Vendo de Perto a Cidade das Formigas".*

Ao Departamento de Fisiologia Geral que me deu todo o respaldo para realizar os meus trabalhos. E proporcionou a oportunidade de participar do Curso de Inverno de como aluna de graduação (em 2010) em que pude aprimorar o meu conhecimento. E como palestrante (em 2013 e 2014 me proporcionando aprendizado e amadurecimento.

Àos amigos Paty, Sté, Kátia, Georgia, Alessandra, Janine, Eliana, Carol, Sergio e Charles. Cada um a sua maneira, me apoiou e ajudou durante esta jornada.

Ao Jahn Pierre que incondicionalmente sempre esteve presente, dando apoio emocional.

Aos Meus Pais que nunca mediram esforços e fizeram muitos sacrifícios para que eu e minha irmã conseguíssemos ter oportunidade de estudar e aprimorar o nosso conhecimento. Agradeço de todo o coração por todo o carinho e apoio.

E por fim, à CAPES pelo apoio financeiro.

Resumo

As colônias de saúvas e o ambiente em que vivem são sistemas de dinâmica própria, variável e, ainda assim, interativos. Para que tal interação possa se manter, a transmissão de informação na colônia, seja para forragear ou explorar novas áreas, deve ocorrer de maneira contínua. Dentro deste contexto, o trabalho investigou em formigas da espécie *Atta sexdens rubropilosa,* o comportamento em um labirinto em Y com vistas aos mecanismos de comunicação em tarefas de forrageamento e exploração. Foi observado um conjunto de comportamentos em duas condições experimentais em que a marcação prévia por feromônio no trecho inicial do labirinto, anterior à bifurcação em Y, poderia estar presente (CP) ou ausente (CA). Em ambos os casos um dos braços após a bifurcação em Y sempre estava previamente marcado por feromônio e levava para a bandeja com folhas e outro não estava marcado e levava para uma bandeja sem folhas. Foi medido, por 38 minutos, o fluxo e o número de encontros de cabeça entre as formigas em cada um dos braços, o número de formigas que permaneciam nas bandejas, e o momento em que houve o primeiro transporte de folha. Observou-se uma diminuição no fluxo de formigas em ambos os braços na condição CA em comparação com CP, mas sem variação no padrão de escolha do braço com e sem feromônio. Observou-se um forte efeito determinado pelo primeiro transporte de folhas, tanto para a permanência dos indivíduos nas bandejas, fluxo nos braços e número de encontros de cabeça entre os indivíduos. Isso evidencia que apesar de haver um efeito de retenção do fluxo na condição CA isto não alterou os padrões de seleção de trilhas marcadas ou não na bifurcação, reforçando que não houve um efeito de filtragem das formigas engajadas no comportamento exploratório do trecho inicial, como se poderia esperar considerando que estas poderiam ter limiares de engajamento particulares. Também é evidente que o transporte da primeira folha atuou como um sinalizador da atividade que deveria ser priorizada naquele momento e a partir dele, havendo um maior fluxo, permanência e engajamento na atividade de forrageamento. Isso parece reforçar a concepção que a existência de tarefas simultâneas tenha um efeito concorrente no engajamento da colônia e que mecanismos diferentes de comunicação mediam tais efeitos de engajamento. Resta avaliar qual a extensão destes mecanismos de mediação em condições mais abrangentes.

Abstract

Colonies of leaf cutter ants, and the environment in which they live, have a particular, variable and interactive dynamic. Such interaction depends on a continuous transmission of information in the colony, involving foraging, new areas exploration etc. In this sense, the present work investigated some communication mechanisms on *Atta sexdens rubropilosa* exposed to a Y-maze while performing tasks of foraging and exploration. A set of behaviors was observed in two experimental conditions in which the appointment by pheromone in the initial section of the maze, before the bifurcation into Y, could be present (CP) or absent (CA). In both cases one of the arms after bifurcation was previously marked by pheromone and led to the tray with leaves, the opposite arm was unmarked and led for a empty tray. During 38 minutes was measured, in each arm, the number of ants passing through and the number of head encounters, the number of ants that remained in the trays, and the moment that occurs the first leaf cut transport. There was a decrease in the flow of ants in both arms in CA condition compared with CP, but without variation in the pattern of choosing the arm with and without pheromone. There was a strong effect determined by the first leaf transport, both for the permanence of the individuals in the trays, ants flow in arms and number of head encounters. The observed results show (i) that despite a decreased of ants flow in the CA condition, that did not alter the patterns of selection of marked trails at the Y, stressing that there was no filtering effect of ants engaged in exploratory behavior, as might be expect considering that they could have a private engagement thresholds. It was also evident (ii) that the transport of the first leaf cut served as a signal of which activity that should be prioritized, with a greater flow, permanence and engagement in foraging activity. This seems to reinforce the concept that the existence of concurrent tasks have a competing effect on the engagement of the colony and that different communication mechanisms mediate effects of such engagement. It remains to evaluate the extension of these mediation mechanisms in broader terms.

SUMÁRIO

I. INTRODUÇÃO 1

1. O FASCINANTE COMPORTAMENTO COLETIVO DAS FORMIGAS 1

2. ASPECTOS GERAIS DOS INSETOS EUSOCIAIS 4

2.1 Formigas Cortadeiras 5

2.2 Atividade de Forrageamento 7

2.3 Formação de trilhas 7

2.4 Recrutamento em Trilhas de Forrageamento 8

2.5 O debate acerca do papel do feromônio 10

3. COMUNICAÇÃO E INTEGRAÇÃO 12

3.1 Turmeda e o O Beijo das Formigas (Head-on encounters) 13

3.2 Exploração de Novas Áreas e a Transmissão de Informação 15

3.3. Transmissão da informação na Tomada de Decisão Coletiva 16

4. O DESAFIO DA COLÔNIA: MANUTENÇÃO DA HOMEOSTASE E AS TAREFAS CONCORRENTES 18

5. NECESSIDADE DO ESTUDO 19

II. OBJETIVO 20

III. MATERIAIS E MÉTODOS 22

1. APARATO EXPERIMENTAL: 22

1.1 Protocolo de limpeza do material: 23

2. PROTOCOLO EXPERIMENTAL 23

2.1 Etapa 1 – Estabelecimento da Trilha de Forrageamento: 24

2.2 Etapa 2 – Realização da coleta de dados: 25

2.3 Arranjos experimentais: 26

3. COLETA DOS DADOS 28

3.1 Comportamentos registrados nas filmagens 28

4. ANÁLISE DE DADOS 30

IV. RESULTADOS 31

1. ANÁLISE DOS COMPORTAMENTOS AGRUPADOS NA CATEGORIA FLUXO DE INDIVÍDUOS. 31

1.1 Tomada de Decisão no Labirinto - contagens em direção à bandeja 31

1.2 Volta dos Indivíduos Para o Ninho *32*
1.3 Transporte de folha *33*
1.4 Permanência de Indivíduos no Labirinto *34*
2. ANÁLISE DOS RESULTADOS DOS ENCONTROS DE CABEÇA ENTRE AS FORMIGAS. ..35
2.1 Encontro de Cabeça Entre as Formigas (Head-on Encounter) *35*
V. DISCUSSÃO 37
1. ASPECTOS GERAIS 37
2. DISCUSSÃO DOS RESULTADOS DA CATEGORIA 1- FLUXO DE FORMIGAS 38
2.1 - Ida e Volta de Indivíduos no Labirinto *38*
2.2 Permanência de Indivíduos nas bandejas *40*
2.3 Influência da Chegada da Primeira Folha À Colônia *42*
3. DISCUSSÃO DOS RESULTADOS DA CATEGORIA 2- ENCONTROS DE CABEÇA ENTRE AS FORMIGAS 43
3.1 Tarefas Concorrentes *44*
2-POSSÍVEL SIGNIFICADO DOS ENCONTROS DE CABEÇA: 45
4. O DESAFIO DA COLÔNIA: MANUTENÇÃO DA HOMEOSTASE E AS TAREFAS CONCORRENTES 47
VI. CONCLUSÃO 48
CONSIDERAÇÕES FINAIS 49
VII BIBLIOGRAFIA 50

Lista de Ilustrações

FIGURA 1: "FORMIGAS COLETANDO GRÃOS DE TRIGO" 2
FIGURA 2: ARRANJO EXPERIMENTAL.. 23
FIGURA 3: ETAPA 1. 25
FIGURA 4: . ETAPA 2. 26
FIGURA 5 : ETAPA 2.. 27

GRÁFICO 1: CONTAGENS DE INDIVÍDUOS CONDIÇÃO CONTROLE E EXPERIMENTAL 31
GRÁFICO 2: FLUXO DE INDIVÍDUOS NO LABIRINTO AO LONGO 32
GRÁFICO 3. TRANSPORTE DE FOLHA..... 33
GRÁFICO 4. PERMENÊNCIA.. 34
GRÁFICO 5. VALORES ABSOLUTOS DO NÚMERO DE ENCONTROS 35
GRÁFICO 6. PROPORÇÃO DE ENCONTROS POR FORMIGAS. 36

I. INTRODUÇÃO

1. O fascinante comportamento coletivo das formigas

Para um observador atento, a atividade de forrageamento coletivo das formigas é um evento descorcertantemente belo. Parece natural que desperte a curiosidade do homem a forma como muitos milhares de indivíduos, ou mesmo alguns milhões como ocorre em *Atta sexdens*, são capazes de articular um processo coletivo estruturado, desenhando uma engenharia fantástica da qual sua sobrevivência parece depender intrinsecamente. Exatamente por isso, não soa estranho que ao longo da história sejam encontradas diversas descrições do trabalho coletivo realizado pelas formigas. Na obra "Disputa do Asno" do Frei Anselmo de Turmeda[1], de 1417 (tradução nossa), é possível observar tal fascínio em um conjunto bastante interessante de descrições sobre o comportamento de forragemento de formigas colhedoras de semente.

> Sábia e discretamente constroem suas casas e quartos de baixo da terra de diversas maneiras: umas largas, e outras amplas; umas para habitar e permanecer; outras como depósitos e armazéns para guardar o alimento do inverno; enchem-nas de trigo, cevada, lentilhas, feijão, ervilhas e outros alimento. E se seus alimentos estragam pela chuva ou umidade, quando vêem que faz um belo dia de sol, os colocam para fora para enxugar-los e secar-los, e quando estão secos, os devolvem para depósito e armazéns. Contudo, por temer que os seus alimentos germinem por cauda do calor e da umidade, que são as causas da germinação, no verão partem o grão de trigo em dois pedaços, e tiram a pele dos grãos de cevada, feijão e lentilhas, porque sabem que desta maneira não podem germinar.

[1]Estas informações estão disponíveis no site que pode ser acessado através do endereço: . http://www.mirmiberica.org/BHME/BHME_main.htm

Tal fascínio extrapola a descrição sistemática e está, também, representado em pinturas[1], Figura 1.

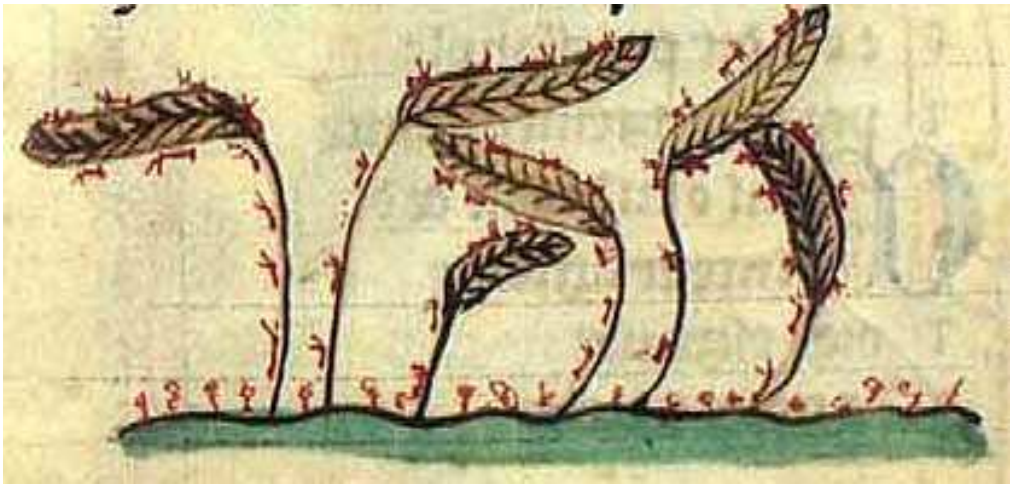

Figura 1: "Formigas Coletando Grãos de Trigo"
(Bestiario de Philippe de Thaon, 1300)

Talvez pelo caráter mítico dessa aparente engenharia fantástica da natureza as observações do comportamento coletivo de formigas tenham levado à sua aplicação como metáfora humana em inúmeros momentos da produção intelectual, extrapolando o limite das ciências naturais. O exemplo mais perene dessa aplicação caracterizada com um forte componente moral pode ser encontrado na fábula de Esopo[2], viveu na época de 650 a.C a, e ainda atualmente presente nas obras literárias contemporâneas. Segue a Fábula da Formiga e a Cigarra.

> Num belo dia de inverno as formigas estavam tendo o maior trabalho para secar suas reservas de trigo. Depois de uma chuvarada, grãos tinham ficado completamente molhados. De repente aparece uma cigarra:
> -Por favor, formiguinhas, me dêem um pouco de trigo! Estou com uma fome danada, acho que vou morrer.
> As formigas pararam de trabalhar, coisa que era contra os princípios delas, e perguntaram:
> -Mas por quê?O que você fez durante o verão? Por acaso não se lembrou de guardar comida para o inverno?

[2] Esta e outras fábulas de Esopo podem ser encontradas no livro Fábulas de Esopo, detalhes na bibliografia.

> -Para falar a verdade, não tive tempo- respondeu a cigarra.- Passei o verão cantando!
> -Bom...Se você passou o verão cantando, que tal passar o invernado dançando?- disseram as formigas, e voltaram para o trabalho dando risada.
> Moral: os preguiçosos colhem o que merecem.

No século XVIII, foi a vez dos naturalistas se impressionarem com alguns aspectos do comportamento coletivo das formigas. O naturalista Charles Darwin observou a organização de castas e Pierre Huber observou o interessantíssimo e inusitado comportamento de escravagismo presente em algumas espécies de formigas. E estes dois comportamentos foram registrados por Darwin no livro “A origem das Espécies” que teve sua primeira edição publicada em 1859.

> O mesmo se dá com as formigas; as diferentes castas de obreiras são ordinariamente muito distintas; mas em alguns casos como veremos mais tarde, estas castas estão ligadas umas as outras por variedades imperceptivelmente graduadas.

> Instinto Escravagista das Formigas:
>
> Este notável instinto foi a princípio descoberto na *Formica Polyergues rufens* por Pierre Huber. Estas formigas dependem tão absolutamente das suas escravas que, sem o seu auxílio, a espécie se extinguiria certamente no espaço de um ano. Os machos e as fêmeas fecundadas não trabalham; as obreiras ou fêmeas férteis, muito enérgicas e muito corajosas quando se trata de capturar, não fazem mais obra alguma. [...]. Quando o velho ninho se encontra insuficiente e as formigas o devem deixar, são as escravas que decidem emigrar; transportam elas mesmas as suas senhoras entre as próprias mandíbulas.

Essa breve descrição do impacto da observação das atividades de forrageamento deixa claro que (1) não é recente a observação e descrição do trabalho de forrageio coletivo das formigas e, mais ainda, (2) que este comportamento povoa as diferentes facetas da expressão humana, servindo

desde inspiração para alguns pensadores e filósofos da Idade Clássica e Média até como exemplo em fábulas e discursos[3]

É até mesmo possível especular que, pela forma como estas sociedades se organizam possuir diversas similaridades tangíveis com aspectos da organização das sociedades humanas, como se dá no escravagismo ou na forma como organizam o trabalho, acabemos fascinados de tal maneira que limitemos a possibilidade de gerar modelos distanciados sobre as regras que determinam sua estrutura mais intrincada, como se propõe no presente trabalho. Tal aspecto talvez seja maximamente encontrado na análise do comportamento não apenas de formigas, mas de todos os organismos eusociais.

2. Aspectos Gerais dos Insetos Eusociais

O trabalho em questão trata do estudo do comportamento de formigas saúvas, insetos eussociais. Todas as espécies de formigas são consideradas eussociais (WILSON E HÖLLDOBLER, 1990). O comportamento eussocial se caracteriza por apresentar: (1) sobreposição de gerações, (2) divisão de tarefas reprodutivas e (3) cuidado cooperativo com a prole (KREBS E DAVIES, 1996; DELLA-LUCIA, 1993). Assim, nos organismos eusociais, a realização das múltiplas tarefas é possível devido à presença de castas funcionalmente diferentes, com divisão inclusive reprodutiva, e com um alto grau de colaboração entre os indivíduos, inclusive no cuidado com a prole. Para termos uma perspectiva de estratégias alternativas a essa, diametralmente oposto a este cenário de cooperação multifacetada, nos insetos solitários execução das tarefas ocorre seqüencialmente pelo mesmo indivíduo. Como se poderia esperar, variedades de estratégia entre estes dois extremos são encontradas em todos os grupos de insetos que apresentam algum agrupamento social.

Os insetos eussociais apresentam grande sucesso ecológico, surpreendem pelo impacto que possuem nos ecossistemas em que vivem, pois

compreendem 75% da biomassa de insetos de acordo com Wilson e Hölldobler (1990), isso parece especialmente importante no Brasil, como ressalta (VILELA *et al.* 2008): “O Brasil é o país detentor de uma das maiores diversidades de insetos sociais do mundo, é grande a necessidade e são muitas as oportunidades de estudo sobre esses insetos nos mais diversos campos do conhecimento.”

2.1 Formiga- Cortadeiras

As formigas-cortadeiras também conhecidas como saúvas ou quenquéns, realizam o corte de material vegetal fresco que é transportado até a colônia e incorporado ao fungo simbionte (MARICONI, 1970; DELLA LÚCIA, 1993). No Brasil ocorrem dois gêneros dessas formigas: *Atta* e *Acromyrmex* (Formicidae, Myrmicinae, Attini), reunindo cerca de 42 espécies ao todo, 10 deles em Atta (MARICONI, 1970; DELLA-LUCIA, 1993) e 32 em *Acromyrmex* (Mariconi, 1970).

As formigas-cortadeiras vivem em formigueiros subterrâneos e possuem a organização social semelhante. Segundo diferentes autores (AUTUORI, 1941; MARICONI, 1970) as cortadeiras possuem ninhos com dezenas ou centenas de câmaras subterrâneas ligadas entre si e com a superfície, sempre por meio de galerias. Na porção externa se caracterizam por apresentar um aglomerado de terra solta, que foi extraída para formar as galerias e câmaras abaixo do solo. Cada câmara é destinada para uma determinada tarefa importante para a manutenção da colônia: podem abrigar a rainha, as formas imaturas, o fungo, folhas cortadas, o lixo (MARICONI, 1970).

A divisão de tarefas reprodutivas e os trabalhos corriqueiros estão associados a uma fina organização das diferentes castas dentro da colônia. A divisão de tarefas reprodutivas em *Atta* se caracteriza pela presença de uma casta fértil, formada pela rainha e o bitu, e de uma casta de indivíduos estéreis, definidos como operárias. Mesmo sendo possível definir adicionalmente castas entre os indivíduos estéreis (WILSON e HÖLLDOBLER 1990; DELLA-LUCIA, 1993), estes últimos dedicados a executar os trabalhos de forrageamento,

cuidado à prole e manutenção da colônia de forma cooperativa e simultânea (Wilson 1990; Della-Lucia, 1993). Nas colônias, a realização dos muitos trabalhos existentes se dá de forma organizada, sinérgica e plástica, gerando um sistema dinâmico e complexo que é caracterizado por alguns pesquisadores como um “superorganismo" (WILSON 1990, 1994; GORDON,1999, GREENE 2007).

Apesar desta inerente flexibilidade, as operárias das formigas-cortadeiras, especialmente no gênero *Atta*, possuem um acentuado polietismo, que é muitas vezes utilizado para categorizar esquematicamente as formigas em quatro castas, descritas de forma crescente quanto ao tamanho da cápsula encefálica (DELLA-LUCIA, 1993). O primeiro grupo, composto pelos indivíduos de menor tamanho, é descrito como de jardineiras e “babás” e têm a função de cuidar das hifas e das formas imaturas (DELLA-LUCIA, 1993). O segundo grupo são as generalistas responsáveis pela preparação de vegetais antes de sua incorporação ao fungo, descarte de lixo e reconstrução das esponjas de fungo (AUTUORI, 1941; DELLA-LUCIA, 1993; HÖLLDOBLER E WILSON, 2011). O terceiro grupo é o das forrageadoras que coletam a vegetação e o último são as defensoras ou soldados, que defendem o ninho contra invasores (DELLA-LUCIA, 1993). Nesse contexto, uns elos importantes para entender a forma como as colônias se organizam está na compreensão dos mecanismos de comunicação ali presente, permitindo surgir um padrão flexível simultaneamente a uma organização funcional frente ao grande polietismo.

A espécie *Atta sexdens rubropilosa* (FOREL, 1908 (HYMENOPTERA, FORMICIDAE), foco do presente trabalho, é um bom exemplo de espécie em que são encontradas tais variedades de castas: estas colônias apresentam operárias com uma grande variação de tamanho, podendo ir de menos de 0,8mm até mais de 3,0mm no tamanho da cápsula encefálica (DELLA-LUCIA, 1993). Em nosso laboratório observamos que estas variações para a medida da cápsula encefálica das forrageadoras podem ser ainda maiores: 1,5 a 2,6mm (TOLEDO *et al.,* 2009) Nestas, as colônias chegam a ocupar uma área subterrânea de mais de 50m^2, com 3,5 a 7 milhões de indivíduos (DELLA-LUCIA, 1993) e são organizadas em diversas câmaras onde as operárias

pertencentes a casta das jardineiras cultivam o fungo, *Leucoagaricus gongylophorus,* alimentado com folhas do ambiente, coletadas por operárias pertencentes a casta das forrageadoras (WEBER, 1966; WILSON e HOLLDOBLER, 1990; SIQUEIRA *et al*., 1998).

2.2 Atividade de Forrageamento

As formigas-cortadeiras realizam o forrageamento coletivo, formando trilhas que levam até uma fonte de alimento. O forrageamento coletivo é um processo elaborado e que depende da expressão de um conjunto de comportamentos até seu efetivo estabelecimento. As operárias necessitam sair do ninho para procurar uma fonte de alimento, avaliam a qualidade deste recurso, transferem esta informação (Bollazzi e Roces, 2011) e recrutam indivíduos para fazer corte e transporte do alimento até a colônia (WILSON HÖLLDOBLER, 1990; HÖLLDOBLER, 1999; DENEUBOURG e GOSSUP 1989; DUSSUTOUR *et al.* 2005). A quantidade de indivíduos que transita nas trilhas de forrageamento pode chegar a mais de uma centena por minuto (HOLT, 1955; TOLEDO *et al*., 2009; WIRTH *et al* 2003).

2.3 Formação de trilhas

Tentando propor uma definição esquemática, Sudd (1959), afirmou que a formação de trilhas pode ser definida como uma atividade de campo na qual um inseto marca uma rota através da qual os outros indivíduos da mesma comunidade são capazes de segui-lo. No caso das formigas cortadeiras as trilhas são marcadas com compostos chamados de feromônios (Wilson, 1962,1990). Os feromônios são compostos produzidos por glândulas e são liberados por um animal no ambiente causando uma reação em outro da mesma espécie. Este composto atua desencadeando um determinado comportamento, ou ainda, determinando o desenvolvimento fisiológico deste (PETER KARLSON e ADOLF BUTENANDT, 1959 *apud* AGOSTA, 1962).

Este processo de marcação de trilha começa com uma operária que sai a procura de algum recurso e, se obtém sucesso na procura, no percurso de retorno ao ninho, deposita feromônios que guiarão as próximas operárias (Wilson, 1985). Assim, estes caminhos são necessariamente de duas vias: as operárias que vão à área de forrageamento ou que voltam ao ninho devem percorrer a mesma trilha. O fluxo de indivíduos nas trilhas de forrageamento pode chegar a centenas de indivíduos por minuto (HOLT 1955; WIRTH *et al.*, 2003; TOLEDO, 2013).

2.4 Recrutamento em Trilhas de Forrageamento

O recrutamento é um comportamento, bastante interessante, desempenhado pelas formigas cortadeiras (AUTUORI, 1941 WILSON e HÖLLDOBLER, 1990; DELLA-LUCIA, 1993). O comportamento de recrutamento é um processo no qual uma operária, a recrutadora, traz certo número de companheiras do ninho, as recrutadas, para o recurso alimentar (DETRAIN *et al.,* 1990;).

De modo geral, existem o recrutamento pode acontecer de três maneiras:

1. Tandem-Running (WILSON e HÖLLDOBLER, 1990; CERDÁ 2009): é considerado a forma menos eficiente. Permite o recrutamento de apenas um indivíduo: a operária recrutada segue a recrutadora mantendo contato um contato antenal.

2. Recrutamento de grupo (WILSON e HÖLLDOBLER, 1990; BONABEAU *et al*., 1997; CERDÁ 2009): é mais eficiente que o primeiro. A operária recrutadora ao retornar ao ninho de uma fonte de alimento, faz a marcação do caminho com trilha de feromônio e lidera um pequeno grupo de recrutadas até o local do recurso.

3. Recrutamento em massa (WILSON e HÖLLDOBLER, 1990; BONABEAU *et al*., 1997; CERDÁ 2009): é a estratégia mais eficiente de recrutamento. As forrageadoras que retornam ao ninho

marcam o caminho com depósito de feromônio, e este caminho guiará as demais companheiras do ninho até o recurso. Uma das formas de recrutamento mais utilizadas pelas formigas cortadeiras é o recrutamento em massa (CERDÁ 2009).

Plaqué *et. al*., 2010, descrevem o comportamento de recrutamento como toda a comunicação que leva operárias do ninho para um local onde o trabalho é necessário e, portanto, pode envolver mais que apenas a marcação de trilhas por feromônio. Nesse cenário, esta mesma formiga que voltou com a informação da localização de um recurso, além da possibilidade de marcar quimicamente o percurso entre o ninho e a fonte de alimento, pode também recrutar através do contato direto com as companheiras do ninho. Sendo assim, pode-se ainda categorizar o recrutamento como (1) direto: quando existe o contato físico entre as companheiras de ninho. Este recrutamento de forma direta ocorre no *tandem-running,* e no recrutamento em grupo em que, em que a recrutadora mantém contato físico, pelo toque das antenas, com as recrutadas. E ainda, o comportamento do toque de antenas (será melhor descrito adiante) pode ser observado nas trilhas de forrageamento do recrutamento em massa. E por fim, o recrutamento indireto (2): que é mediado apenas por feromônio.

Portanto, as operárias engajadas no forrageamento, podem ser recrutadas individualmente, e ao retornar ao ninho também podem realizar a marcação da trilha. A trilha já existente ficará com mais depósito de feromônio aumentando o processo de recrutamento em massa. E isso não excluirá a possibilidade de haver mais recrutamentos diretos. Assim, as forrageadoras poderiam ser recrutadas tanto por processos de massa como individuais e se orientariam principalmente por sinais químicos (WILSON, 1962; WILSON e HÖLLDOBLER, 1990).

2.5 O debate acerca do papel do feromônio

É comumente aceito que espécies de formigas formadoras de grandes colônias e com divisão de castas, como *A. sexdens rubropilosa*, baseiam sua comunicação quase que exclusivamente por estes sinais químicos: os feromônios (JAFFÉ et al.; 1984; WILSON, 1962).

Vale lembrar que, apesar de tratarmos aqui apenas dos processos de recrutamento e direcionamento durante as atividades de forrageamento, a comunicação por feromônios extrapola a formação de trilhas e é usada em várias circunstâncias: na reprodução (Li et al., 2002), para sinalizar perigo (Hughes *et al.,* 2001), na identificação de indivíduos do mesmo grupo (WILSON HÖLLDOBLER, 1990), marcação de trilhas (WILSON e HÖLLDOBLER, 1990), etc. Apesar disso, segundo Wilson e Holldobler (1990), dentre todos estes, o sistema de marcação de trilhas é o mais elaborado de todas as formas de comunicação química.

Como se pode observar,é bastante comum na literatura a análise de feromônio como único mecanismo de informação. Beckers *et al.*, (1992); Nicolis e Deneubourg (1999), Pasteels *et al.*,(1987) e Sumpter e Beekman (2003), estudaram modelos de recrutamento por feromônios. Todos estes modelos assumem que o recrutamento em massa envolveria tão somente feromônios como agentes atrativos, ou pelo menos não tratam de outros, reforçando a concepção que este seja o único mecanismo pelo qual a informação seria passada.

Apesar de interessante, esta interpretação deixa algumas lacunas explicativas, como o processo pelo qual há abandono de trilhas intensivamente marcadas, tratado por Robinson *et al.;* (2008), ou como se estabeleceria o uso de caminhos de uma via única para forrageamento (RIBEIRO *et al.,* 2009). Mais ainda, deixa em aberto como poderiam ser concebidos os mecanismos de informação na mediação da demanda imposta por múltiplas tarefas, às quais um formigueiro está continuamente exposto em uma condição natural. Este é um importante aspecto, que justifica o interesse do presente trabalho:

em condições naturais, um formigueiro deve, simultaneamente, e por vezes a partir de uma única trilha de saída da colônia, desempenhar tarefas variadas, de corte, proteção, exploração etc. Os mecanismos de informação presentes na sinalização, recrutamento e engajamento nestas condições parece demandar múltiplos mecanismos, carecendo de arcabouço teórico explicativo para o processo dinâmico de realização das tarefas.

Na tentativa de tratar da aparente incongruência da marcação positiva como única informação, mas ainda tratando do papel dos feromônios como único mecanismo de informação, Robinson *et al.*; (2008) encontrou que operárias poderiam depositar em uma trilha feromônios que repelem as operárias (informação: "não - entre na trilha"), ou seja, as demais passavam a evitar o local marcado com este tipo de feromônio. Esse resultado reforça a idéia de que exista um efeito complementar ao fator positivo de marcação de trilhas, melhorando a qualidade da análise do comportamento, mas ainda tratando pontualmente do papel dos feromônios no processo. Caminhando na tentativa de abordar mecanismos complementares não feromonais, alguns autores (FERNÁNDEZ-JURICIC e KACELNIK, 2004; GORDON, 2007a, 2007b; BOLAZZI e ROCES; 2011; FARJI-BRENER,*et al.;* 2010) trataram da questão envolvendo mecanismos distintos, que abarcam a possibilidade de que a informação seja passada de forma individual, como nos encontros de cabeça entre as formigas (ver adiante).

Em resumo, fica evidente que a atividade de forrageamento é mediada pela troca de informação e que para entender tal atividade devem-se entender os mecanismos de informação. Sem isso, a procura, o corte e o transporte de folhas para a colônia não seria possível ocorrer de forma harmônica, garantindo a eficiência no trabalho coletivo e atendendo a demanda da colônia. Assim, assumindo que os mecanismos de informação utilizados no forrageamento e na colônia podem ser mediados por diferentes processos, há necessidade de se entender melhor a dinâmica na qual a informação se dissipa por estes através das várias etapas do forrageamento.

3. Comunicação e Integração

A tomada de decisão coletiva envolve situações em que os membros de um grupo escolhem entre duas ou mais opções que são mutuamente exclusivas com o objetivo específico de atingir um consenso. Para que se possa chegar em um consenso é necessário que a informação que cada membro teve acesso do ambiente seja compartilhada com os demais indivíduos do grupo. (DENEUBOURG e GOSSUP, 1989; CONRADT e ROPER, 2005; COUZIN *et al.,*2005; SUMPTER, 2006; DYER *et al.,*2008).

Portanto é possível separar em duas categorias o modo como os membros de um grupo adquirem informações sobre o meio (ROBINSON *et al.;* 2008). A informação pode ser adquirida de forma individual (1) na qual o próprio indivíduo explora o ambiente e tem acesso a um conjunto de informações. Utiliza pistas egocêntricas como a visão, o olfato, memória para captar estímulos do meio (ROBINSON *et al.;* 2008). A informação também pode ser adquirida socialmente (2), na qual uma adquirida é informação é compartilhada. Como por exemplo, na trilha de forrageamento marcada com feromônio, que leva até um recurso, a marcação química tem o papel de informar as demais operárias onde está o alimento,

A decisão coletiva não é uma simples soma de todas as escolhas feitas por cada indivíduo; a colônia pode discriminar entre duas fontes alimentares de diferente qualidade, mesmo quando nenhuma forrageadora tenha amostrado mais do que um recurso (SEELEY e TAUTZ, 2001). Uma decisão global é construída através das interações entre muitas operárias, cada uma possuidora de determinadas informações do ambiente (MALLON, 2001).

Um exemplo interessante de tomada de decisão coletiva é a migração de ninho realizada por espécies de formigas do gênero *Lepthorax* (MALLON, 2001). Em que foi apresentado dois possíveis locais para a migração da colônia. Os indivíduos visitaram os dois locais oferecidos, e foram capazes de compará-los e escolher o melhor local, recrutando rapidamente as demais

companheiras do ninho para explorar o local e para finalmente ocorrer a migração da rainha e das formas imaturas (MALLON, 2001).

Outro exemplo é a escolha entre diferentes opções de fontes de alimento. A informação social ocasionada pelo compartilhamento de informação pode guiar a tomada de decisão quanto a escolha de uma fonte de alimento (LEADBEATER e CHITTKA , 2007; CRONIN, 2013). Os comportamentos adquiridos socialmente podem se difundir em um grupo através do feedback positivo: se um comportamento é bastante apresentado, será adquirido e exibido pelas demais companheiras (CARVALLI-SFORZA *et al.;* 1982).

Portanto, pode-se dizer que a resposta de forrageamento de uma colônia surge depois da tomada de decisão feita por cada indivíduo e da sua integração com a colônia. (BOLAZZI e ROCES, 2011).Olhando para o processo de forrageamento, antes da decisão a nível de colônia, as forrageadoras levam duas coisas ao ninho: alimento e informação. Quando as operárias saem do ninho em busca de alimento, em um primeiro momento, não carregam nada, somente levam informação à colônia. Em seguida, mais operárias vão até a fonte do recurso e, em um segundo momento, o alimento é levado ao ninho ((BOLAZZI e ROCES, 2011). Fica evidente que é fundamental o compartilhamento das informações adquiridas individualmente do ambiente integradas proporcionam a tomada de decisão a nível de colônia.

3.1 Turmeda e o O Beijo das Formigas

O comportamento de encontro de cabeça entre duas formigas que se deslocam na trilha pode ser facilmente observado. Este comportamento que dura poucos segundos, e não por isso é pouco importante, está registrado em

um documento de 1417 do Frei Anselmo de Turmeda[4], em que descreve de forma precisa e curiosa esse encontro entre as formigas e atribui a ele a função de transmitir informação. De certa forma, o que está em aberto é exatamente como os beijos de Turmeda são respostas às perguntas das formigas.

> E se algumas delas encontram alimentos de tamanho grande, ao ver que por si só não podem arrastar a carga, voltam para a casa e comunicam às outras, então todas juntas, ou as que ali se encontram vão com ela ao local do alimento. E quando chegam a casa, as outras lhes perguntam sobre o local descoberto, dão as senhas do caminho e andam uma a uma; e quando encontram as que vêm, param e as beijam.

A comunicação que se dá pelo compartilhamento de informação entre os indivíduos. Pode ser categorizada como (1) indireta, presente no ***recrutamento em massa,*** quando mediada por feromônios (CAMAZINE e SNEYD 1991). E é chamada de interação direta (2), quando uma formiga toca brevemente a antena da outra com a sua própria. (Gordon 1993; Mailieux *et al.,* 2011).

O rápido toque de antenas entre as formigas é um comportamento classificado como comunicação tátil (Wilson 1990; Gordon, 1993). Pode ser denominado de várias formas: antenação, encontro de cabeça entre duas formigas, *head-on encounters*. (WILSON e HÖLLDOBLER, 1990; GORDON, 1993, CERDÁ *et al.*, 2009).

Como tratamos anteriormente, ao mencionar os mecanismos coletivo e individual de recrutamento, é plausível e talvez provável, que estes dois processos, o compartilhamento de informação de forma direta e indireta estejam agindo simultaneamente durante o estabelecimento de uma trilha de forrageamento. Isso permitiria mediar valores de engajamento para tarefas distintas e simultâneas, sendo capaz de tratar da realização de tarefas concorrentes na colônia.

[4] Estas informações estão disponíveis no site que pode ser acessado através do endereço: . http://www.mirmiberica.org/BHME/BHME_main.htm

Fica evidente, até este ponto, que é necessário tratar com mais detalhes do compartilhamento de informação de forma individual, desencadeada pelo comportamento de encontro de cabeça entre formigas.

3.2 Exploração de Novas Áreas e o Compartilhamento de Informação

A observação cuidadosa dos padrões individuais e coletivos presentes durante as atividades de **exploração** de ambientes novos parece explicar em parte a importância de **mecanismos individuais de recrutamento**. Em seu interessante estudo, Jaffé *et al*., (1979) concluíram que as formigas nunca exploram novos territórios sozinhas, mas recrutam outras operárias para esta atividade: mostrando recrutamento para tarefas de exploração sem marcação feromonal de trilhas. Corroborando esta evidência, Vilela *et al.,* (1987) verificaram, no gênero *Atta,* que em um local sem feromônios, as operárias passavam a explorar e utilizar outras pistas para voltar ao ninho: mostrando mediação de informação em áreas ausentes de marcação feromonal. Nesse contexto, a ausência de marcação química poderia ser tão significativa quanto uma sinalização atrativa ou repelente por feromônios, mais ainda, pode elicitar o uso de formas de recrutamento que tenham grande impacto individual e independam de marcação de trilhas, como por recrutamento individual.

Parece relevante investigar o que ocorre quando uma operária encontra um local sem feromônios, se é atraída, explora, recruta, se há formação de uma nova trilha no local, ou se ele é abandonado ao longo do tempo. No entanto, para que um estudo de exploração de áreas novas possa representar os desafios naturais, a avaliação experimental desse efeito deve seguir padrões que permitam explorar os efeitos de fluxo em condições em que hajam tarefas concorrentes, como propomos realizar. De fato, a concepção de que um ambiente marcado com feromônio poderá ser a única forma de informação utilizada pelas formigas para seleção de caminhos esbarra na necessidade premente em uma condição natural de identificação de novas fontes alimentares, ou mesmo na possível opção pelo novo, no momento de abandonar trilhas, ninhos ou fontes de alimento já conhecidas.

Wilson, em 1962, falou da existência de feromônios em trilhas de formigas. Em contrapartida, não conseguiu explicar o comportamento de exploração de novas áreas, estes locais passavam a ser marcados com feromônios, mesmo que não levassem para nenhuma fonte de alimento. Para o autor, o único estímulo aparentemente seria o desconhecido (Wilson, 1962). Deixa, portanto uma grande área para ser investigada:

> The emission of the trail substance under these circumstances is remarkable; 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.

3.3. Compartilhamento de Informação na Tomada de Decisão Coletiva

Considerando que o estabelecimento do forrageamento depende do compartilhamento de informações que levem à sua formação (Robinson *et al*. 2008) e que a tomada de decisão é coletiva (Nicolis e Deneubourg 1999; Sumpter e Pratt 2009), entender os mecanismos coletivos de compartilhamento de informações é um passo importante para que se possa entender quais os processos presentes desde o conhecimento sobre a existência de uma fonte alimentar por uma ou poucas formigas, sua transferência para muitas, até como se estabelece os padrões coletivos de forrageamento (DENEUBOURG e GOSSUP, 1989; DUSSUTOUR *et al.,* 2005).

Em um ambiente natural, em cada instante é possível, e talvez provável, que não apenas uma tarefa, como a de forrageamento, esteja disponível (GORDON, 1996). Nesse sentido é razoável esperar que seja o processo de troca de informações que leve ao engajamento naquela que será a tarefa preferencial (BIESMEIJER *et al.,* 1998; O´Donnell, 2001, Fernandez *et al*., 2003; PRATT *et al*., 2002, PRATT, 2005, 2008; O´DONNELL e BULOVA, 2007), entre várias possíveis. Assim, para além de entender como se dá a transferência das informações envolvidas no processo de formação de uma

trilha, parece importante entender como diferentes tarefas podem competir entre si e qual o papel que tem as informações de modalidades diferentes para o recrutamento de indivíduos para estas tarefas, influenciando na tomada de decisão coletiva.

Para viabilizar o padrão de forrageamento, a tomada de decisão coletiva é fundamental para que a atividade seja executada de forma eficiente. As operárias que estão no ninho são recrutadas por forrageadoras que obtiveram sucesso nesta atividade, fazendo com que aumente o número de indivíduos envolvidos na busca do alimento e conseqüentemente, o esforço de obtenção de recursos seja maximizado (Robinson *et al*., 2008), Sem o compartilhamento de informações, não seria possível acontecer a tomada de decisão coletiva.

Este é um ponto importante, uma vez que a aquisição, transmissão e o compartilhamento da informação não é algo que se encerre em si mesmo: por possuir um custo energético direto envolvido (Detrain *et al.*,1999; Dechaume-Moncharmont *et al.*, 2005) e por trazer conseqüências para a dinâmica coletiva, o engajamento em uma tarefa pode ser mais ou menos benéfico, podendo trazer, inclusive, um balanço enérgico negativo à colônia. Assim, para que uma informação seja passada a diante de forma a garantir a eficiência coletiva da colônia, (O`Donnell *et al.,* 2007), e conseqüentemente influenciar na tomada de decisão, o compartilhamento de uma informação deve evitar ocasionar um custo alto para a colônia sem que haja um benefício direto associado (O`Donnell *et al.,* 2007), o que reforça a importância da mediação das informações disponíveis.

4. O Desafio da Colônia: Manutenção da Homeostase e as Tarefas Concorrentes

A maioria dos organismos enfrenta variações ambientais que podem mudar com a hora do dia, estação do ano, ou com a movimentação ao longo do seu ambiente (ECKERT,1990; GORDON e MEHDIABADI, 1999). Portanto, todo animal enfrenta o desafio de realizar a manutenção das condições internas frente às perturbações ambientais, fenômeno chamado de homeostase (ECKERT, 2002;, WOODS e WILSON, 2013).

Pensando na idéia da colônia como uma entidade controlada de forma coletiva, para que seu funcionamento seja adequado os indivíduos precisam realizar as atividades necessárias como: coleta de água, coleta de folhas, manutenção do fungo, cuidado com as formas imaturas, limpeza do lixo, etc. Contudo todas estas atividades possuem momentos específicos para serem realizados (Gordon, 1996, 2007), de acordo com a necessidade da colônia, exigindo uma flexibilidade comportamental e um dinamismo para que no momento certo a tarefa seja executada pela casta de operárias adequada (O´Donnell e Bulova 2007, Gordon, 2007), mesmo que ela própria não dependa daquela ação. Dessa forma, o controle da umidade do fungo depende da coleta de água pelas operárias, sem que elas próprias dependam daquela coleta de água. um profundo sincronismo na comunicação entre os indivíduos (DALL *et al*., 2005).

Pensando nas formigas como parte de um todo, podemos comparar cada casta com um órgão de um sistema em que todas as castas, ou seja, todos os sistemas trabalham juntos de forma harmônica, tornando este "superorganismo" (Wilson e Holldobler, 1990) viável diante dos diversos desafios que o ambiente impõe. Um exemplo que torna mais concreta esta idéia é a regulação da umidade e temperatura do fungo (RIBEIRO e NAVAS 2008; ROCES e KLEINEIDAM, 2000; SILVA et al., 2012). Quando o fungo se

encontra seco e as operárias detectam este problema (ROCES e KLEINEIDAM, 2000), e são capazes de transferir o fungo de local para a manutenção adequada da umidade (ROCES e KLEINEIDAM, 2000) para que o fungo não morra e elas acabem sem o seu alimento.

Outro exemplo bastante interessante é a transferência das formas imaturas das formigas de local (Steiner, 1926, 1929 *APUD* Wilson e Holldobler, 1990), fenômeno também observado em abelhas (SCHIMICKL e CRAILSHEIM, 2004). O fato das operárias serem capazes de transportar as formas imaturas para um local mais adequado evidencia uma reposta comportamental mais refinada que permite lidar com variações ambientais (Roces e Kleineidam, 2000). Portanto para que estas atividades ocorram é necessário a interação entre os indivíduos. Se existir alguma falha de comunicação, o sistema se tornará ineficiente, comprometendo a saúde da colônia como um todo, e a sua sobrevivência no meio (O´DONNELL e BULOVA, 2007).

Em uma condição de estabilidade os diversos desafios ambientais devem ser tratados simultaneamente pela colônia e, necessariamente, a mediação deles deve seguir por estratégias de comunicação que atuem conjuntamente. Dessa forma, parece razoável a expectativa de que se possa obter um conjunto de dados capaz de evidenciar a forma como tais processos simultâneos são controlados. A proposta do presente estudo é tratar de uma avaliação pontual em que o compartilhamento de informação, que garante o dinamismo na execução das tarefas, possa ser mensurado.

5. Necessidade do estudo

Diante do contexto apresentado anteriormente, parece relevante investigar de que forma a comunicação por antenações e marcação feromonal podem contribuir para o estabelecimento de duas trilhas associadas a tarefas distintas e concomitantes: uma trilha de forrageio e outra de exploração.

VI. Conclusão

Tomando em conjunto os dados mostrados aqui, é possível concluir que: (1) as formigas que se engajaram na atividade de exploração do trecho limpo de trilha não alteraram a composição comportamental das formigas que passaram por ele, não havendo um sistema de filtragem comportamental, reforçando que o limiar exploratório naquela condição, de todas as formigas, parece não diferir (2) que a dinâmica de transmissão de informação nas áreas com e sem feromônio foram distintas e ocorreram de forma dinâmica, mais ainda, que (3) o transporte da primeira folha atuou como um sinalizador da atividade que deveria ser priorizada naquele momento e a partir dele, havendo um maior fluxo, permanência e engajamento na atividade de forrageamento. Isso parece reforçar a concepção que mais que apenas entender como as formigas agem coletivamente na solução de um problema, é necessário compreender como coletivamente elas estabelecem os mecanismos de seleção de tarefas em condições que há tarefas concorrentes.

Esses dados estão de acordo com a concepção de que a habilidade que uma formiga tem em ajustar sua estratégia de forrageamento para ambientes que sempre estão mudando é chave para seu sucesso ecológico (MAILLEUX *et al.,* 2000; GORDON, 1991). Assim, a transferência de informação entre as operárias em um ambiente, como observado aqui, pode ser parte da habilidade em ajustar a sua estratégia para tomar a melhor decisão em um determinado ambiente: seja para explorar uma área nova, ou forragear uma já conhecida.

Considerações Finais

Por fim, pudemos observar que explorar e forragear eram tarefas concorrentes e a transmissão de informação atuou como mediadora neste conflito, coordenando o recrutamento e o fluxo para solucionar os desafios gerados pelo labirinto em Y. Se há ou não competição ativa e constante entre diversas tarefas simultâneas e distintas, é uma questão que merece maiores estudos. Da mesma forma, a dinâmica de transferência de informação, envolvidas na coordenação destas tarefas, se mostra um tema interessante e pouco entendido até o momento. Cabe avaliar a extensão dos aspectos tratados aqui, tanto referente ao refinamento de certos aspectos comportamentais, quanto à avaliação de dinâmicas coletivas em que não apenas uma, mas múltiplas tarefas estão presentes.

VII Bibliografia

AGOSTA, W. C. **Chemical communication: the language of pheromones**. Macmillan, 1992.

AUTUORI, M. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp.). I. Evolução do sauveiro (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908). **Arquivos Instituto Biológico de São Paulo**, v. 12, p. 197-228.1941.

BECKERS, R.; DENEUBOURG, J. L.; GOSS, S. Trails and u-turns in the selection of a path by the ant *Lasius Niger*. **Journal of Theoretical Biology**.v.159, p. 397-415.1992.

BECKERS, R.; Deneubourg, J. L.; Goss, S.; Pasteels, J. M. Collective decision- making through food recruitment.. **InsectesSociaux**. v. 37, p. 258–267. 1990

BIESMEIJER, J. C.; NIEUWSTADT, M. G.; LUKÁCS, S.; & SOMMEIJER, M. J. The role of internal and external information in foraging decisions of Melipona workers (Hymenoptera: Meliponinae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 42, n. 2, p.107-116.1998.

BILLEN, J. Signal variety and communication in social insects. **Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting**. v.17. 2006.

BOLLAZZI, M,; ROCES, F. Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest. **Plos One**.V. v, n. 3. 2011.

BONABEAU, E.; THERAULAZ, G.; DENEUBOURG, J.L.; ARON, S. & CAMAZINE, S.; Self-organization in social insects. **Trend in Ecology and Evolution**. v. 12, n.5. p. 188-193. 1997.

BOUSQUET, C. A. H.; SUMPTER, D.J. T.; MANSER, M. B. Moving calls: a vocal mechanism underlying quorum decisions in cohesive groups. **Philosophical Transactions Royal Society London**. v.278, p.1482–1488. 2011.

BURD, M.; ARANWELA, N. Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leaf-cutting ant traffic. **InsectesSociaux**, v. 50, n. 1, p. 3-8, 2003.

BURD, M.; ARCHER, D.; ARANWELA, N.; STRADLING, D. J. Traffic dynamics of the leaf-cutting ant, Atta cephalotes. **The American Naturalist.** V. 159, n.3, p, 283-293.2002.

CAMAZINE, S,; SNEYD, J. A model of collective nectar source selection by honey bees: self-organization through simple rules. **Journal of theoretical Biology**, V. 149, No. 4, P. 547-571, 1991.

CAVALLI-SFORZA,L.L., FELDMAN, M. W., CHEN, K. H., DORNBUSCH, S. M. Theory and observation in cultural transmission**. Science,** Vol. 218. No. 4567, P. 19-27.1982.

CERDÁ, X.; ANGULO, H.; BOULAY, R.; LENOIR, Individual and collective foraging decisions: a field study of worker recruitment in the gypsy ant *Aphaenogaster senilis* A. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 63, n. 4, p. 551-562. 2009.

CONRADT, L.; ROPER, T. J. Consensus decision making in animals. **Trend in Ecology and Evolution**. v: 20, p. 449-456.2005.

COUZIN, D.; KRAUSE, J.; FRANKS, N. R.;LEVIN, S. A. Effective leadership and decision-making in animal groups on the move. Iain. **Nature**. v. 433, p. 513–516. 2005.

CRONIN, A. L. Synergy between pheromone trails and quorum thresholds underlies consensus decisions in the ant *Myrmecina nipponica.* **Behavioral Ecology and Sociobiology.**v. 67, n. 10, p. 1643-1651. 2013.

DALL, S. X.; GIRALDEAU, L. A.; OLSSON, O.; MCNAMARA, J., M.; STEPHENS, D.W. Information and its use by animals in evolutionary ecology. **Trends in Ecology and Evolution**. v.20. n.4. 2005.

DA-SILVA, A. C.; NAVAS, C.A.; RIBEIRO, P. L. Dealing with water deficit in *Atta* ant colonies: large ants scout for water while small ants transport it. **Biology Open**. v. 000, p. 1–4. 2012.

DECHAUME-MONCHARMONT, F. X.; DORNHAUS, A.; HOUSTONA,I.; MCNA-MARA,J. M.; COLLINSE, J.; FRANKS, N. R.The hidden cost of information in collective foraging.**Proceedings of the Royal Society**. v. 272, p. 1689–1695.2005.

DELLA LUCIA, T.M.C..**As formigas Cortadeiras**,1993.

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

DETRAIN, C.; DENEUBOURG, J. L. Social cues and adaptive foraging strategies in ants. In: JARAU S, HRNCIR M (eds) Food exploitation by social insects: ecological, behavioral and theoretical approaches. **CRC, New York**. 2009.

DETRAIN, C.; DENEUBOURG, J. L.; PASTEELS, J. M. Decision-making in foraging by social insects. In: Information Processing in Social Insects (C.Detrain, J. L. Deneubourgand; J. M. Pasteels,Eds). **Birkhauser, Basel**. p. 331–354.1999.

DILL, L.M. Animal decision making and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behavior. **Canadian Journal of Zoology-revue Canadienne De Zoologie**. v.65, n.4, p. 803-811. 1987.

DUSSUTOUR, A.; DENEUBOURG, J.L.; FOURCASSIÉ, V. Temporal organization of bi-directional traffic in the ant *Lasius niger* (L.). The **Journal of Experimental Biology**. v. 208. p. 2903-2912. 2005

DYER, J. R., JOHANSSON, A., HELBING, D., COUZIN, I. D., KRAUSE, J. Leadership, consensus decision making and collective behaviour in humans.**Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Science***s*. Vol.364. No.1518. P. 781-789.2009.

EVISON S. E. F.; PETCHEY, O. L.; BECKERMAN, A. P.; RATNIEKS, F. L. W. Combined use of pheromone trails and visual landmarks by the common garden ant *Lasius niger*. **Behavioral Ecology and Sociobiology.** v. 63, p.261–267.2008.

FARJI-BRENER A. G; AMADOR-VARGAS S; CHINCHILLA, F; ESCOBAR, S. CABRERA; HERRERA, M. I.; SANDOVAL, C. Information transfer in head-on encounters between leaf- cutting ant workers: food, trail condition or orientation cues? **Animal Behavior**. V.79, n.2. p. 343-349. 2010

FERNANDEZ, P. C; GIL, M; FARINA, W. M. Reward rate and forager Activation in honey bees: recruiting mechanisms and temporal distribution of arrivals. **Behavioral Ecology and Sociobiology**.v. 54, p. 80–87. 2003.

FERNÁNDEZ-JURICIC, Esteban; KACELNIK, Alex. Information transfer and gain in flocks: the effects of quality and quantity of social information at different neighbour distances. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 55, n. 5, p. 502-511, 2004.

FRANKS, N.R.; PRATT, S.C.; MALLON, E.B.; BRITTON, N.F.; SUMPTER, D.J.T. Information flow, opinion polling and collective intelligence in house-hunting social insects. **Transactions Royal Society London** B. v. 357, p.1567–1583. 2002.

FRENCH, K., RANDALL, D., & BURGGREN, W. (2000). Eckert: fisiologia animal-mecanismos e adaptações.4 Eds. Madrid : McGraw Hill-Interamericana. 2002.

GORDON, D. M Connections Control without Hierarchy. **Nature.** v,143. 2007.

GORDON, D. M. What is the Funcion of encounter patterns in ant colonies? **Animal Behavior**. v. 45. P. 1083-100. 1993.

GORDON, D. M. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants.**The American Naturalist.** v. 138, p.379–411. 1991.

GORDON, D. M. Control Without Hierarchy. **Nature**. v: 446. 2007b

GORDON, D. M. The organization of work in. **Nature**, v. 380, p. 14, 1996.

GORDON, D. M.; MEHDIABADI, N. J. Encounter rate and task allocation in harvester ants- **Behavioral Ecology and Sociobiology.** v.45. p.370-377 .1999.

GREENE, M. J.; GORDON, D. M. Interaction rate informs harvester ant task decisions. **Behavioral Ecology**. v. 18,n.2, p. 451-455. 2007.

HIGTON, R. A. B., compilação; JAHN, H., tradução. **Fábulas de Esopo**. Editora Schwarcz LTDA. São Paulo, SP. v: 11$^{o.}$ Reimpressão. p. 48, 2001.

HÖLLDOBLER, B. Multimodal signals in ant communication. **Journal of Comparative Physiology**. v. 184, n. 2, p. 129-141. 1999.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O. **Journey to the ants**. Liblrary to the Congress Catallogin in Publication Data. USA. 1994.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O.. The Leaf-Cutter Ants. W. W. Norton & Company. New York. 2011.

HOLT, S.J. On the Foraging Activity of the Wood Ant.**Journal of Animal Ecology.** v. 24, n. 1, p. 1-34. 1955

HUGHES, W. O. H.; HOWSEL, P. E.; VILELA, E. F.; GOULSON, D. The response of grass-cutting ants to natural and synthetic versions of their alarm pheromone. **Physiological Entomology**. v. 26, n. 2, p. 165–172, june. 2001.

JAFFÉ, K.; BAZIRE-BENAZÉT, M.; HOWSE, P.E.An integumentary pheromone-secreting gland in *Atta*sp: Territorial marking with a colony specific pheromone in *Atta cephalotes.* **Journal of Insect Physiology.**v. 25, n. 10, 1979.

JAFFÉ, K.; VILLEGAS, G.; COLMENARES, O.; PUCHE, H.; ZABALA, N.A; MARÍA, I. A.; NAVARRO J.G.; PINO, E. Two different decision-making system in recruitment to food in ant societies.**Animal Behavior.** v. 92, n 1/2. 1984.

LEADBEATER, E.; CHITTKA, L. Social Learning in Insects — From Miniature Brains to Consensus Building.**Current Biology** . v. 17,n. 16 , p. R703–R713.2007.

MAILLEUX, A.C.; DENEUBOURG, J.L.; DETRAIN, C. Regulation of ants'foraging to resource productivity. **Proceedings of the Royal Society B.** v. 270, p.1609– 1616. 2003.

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

MALLON,E.B.(2001)Individual and aggregated decision making during nest site selection by the ant *Leptothorax albipennis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v:50,p.352–359.2001.

MARICONI, F. A. M. **As Saúvas**. Editora Agronôminca "Ceres" LTDA. Piracicaba- SP. 1970.

NICOLIS, S.C.; DENEUBOURG, J. L. Emergent patterns and food recruitment in ants: an analytical study. **Journal of Theoretical Biology.** v. 198, p. 575–592.1999.

NIEH, J. C. Recruitment communication in stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini).**Apidologie**. v. 35, p. 159–182. 2004

NUÑEZ, J. A. Honey bee for aging strategies at a food source in relation to its distance from the hive and the rate of sugar flow.**Journal of Apicultural Research.** v. 21, p.139–150. 1982.

NUÑEZ, J. A. The relationship between sugar flowand for agingand recruiting behaviour of honey bees (*Apis mellifera L.).***Animal Behavior**. v. 18, p. 527–538. 1970.

O´DONNELL, S. Worker biting interactions and task performance in A swarm-founding eusocial wasp (Polybia occidentalis,Hymeno- ptera:Vespidae). **Behavioral Ecology**. v.12, p. 353–359. 2001.

O'DONNELL, S.; BULOVA, S. J. Worker connectivity: a review of the design of worker communication systems and their effects on task performance in insect societies. **Insectes Sociaux.** v. 54, n. 3, p. 203-210. 2007.

PASSINO, K.M.; SEELEY, T. D.; Modeling and analysis of nest-site selection by honey bee swarms: the speed and accuracy trade-off. **Behavioral Ecology and Sociobiology.** v. 59, p. 427–442. 2006.

PASTEELS, J. M.; DENEUBOURG, J. L; GOSS, S. Self-organization mechanisms in ant societies (I): Trail recruitment to newly discovered food sources**. Experientia Suplementum**. v. 54, n.1, p.155-175. 1987.

Peter Karlson and Adolf Butenandt, 1959. In: AGOSTA, W. C. **Chemical communication: the language of pheromones**. Macmillan, 1992.

PLANQUÉ, R.; BOUWE, J.; BERG1, V.; FRANKS, N. R. Recruitment Strategies and Colony Size in Ants. **Plos one.** v. 5 . n. 8. 2010.

PRATT, S. C. Efficiency and regulation of recruitment during colony emigration by the ant *Temnothorax curvispinosus*. Behavioral **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 62, p. 1369–1376. 2008.

PRATT, S. C. Quorum sensing by encounter rates in the ant Temnothorax albipennis. **Behavioral Ecology**, Vol 16, No. 2, P. 488-496, 2005.

PRATT, S. C.; MALLON, E. B.; SUMPTER, D. J. T.; FRANKS. N. R. Quorum sensing, recruitment, and collective decision-making during colony emigration by the ant *Leptothorax albipennis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 52, p. 117–127. 2002.

RIBREIRO, P. L.; NAVAS, C. Colony dehydration and water collection by specialized caste in the leaf-cutting ant Atta sexdens rubropilosa. **Journal of Insect Behavior**, v. 21, n. 6, p. 549-558. 2008.

ROBINSON, J. H.; RATNIEKS F. L.W.; HOLCOMBE M.An agent-based model to investigate the roles of attractive and repellent pheromones in ant decision making during foraging.**Journal of Theoretical Biology.** v. 255, n. 2, p. 250-258. 2008a.

ROCES, F.; NÚÑEZ, J.A. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants**. Animal Behaviour**. v. 45,n. 1, p. 135–143. 1993.

ROCES, F.; BOLAZZI, M. Information Transfer and the Organization of Foraging in Grass and Leaf-cutter ants. In: HRNCIR, M .; JARAU, S. **Food exploitation by social insects: ecological, behavioral, and theoretical approaches**. Vol. 5. CRC, 2009.

ROCES, F.; HÖLLDOBLER, B. Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*.**Oecologia.** v. 97, p.1–8. 1994.

ROCES, F.; KLEINEIDAM, C. Humidity preference for fungus culturing by workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa.* **Insectes Sociaux.** v. 47, p. 348–350. 2000.

ROCES, F.; NUÑEZ J. A. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behavior**. v. 45, p.135–143. 1993.

ROCES, F.; NUÑEZ, J. A. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants.**Animal Behavior**. v. 45, p.135–143. 1993.

ROMERO, S. M. B. Fundamentos de neurofisiologia comparada. 1 Eds. Ribeirão Preto: Holos, 2000.

SACHS, T. Self-organization of tree form: a model for complex social systems. **Journal of Theoretical Biology.** v. 230, p. 197–202. 2004

SAFI, K.; KERTH, G. Comparative analyses suggest that information transfer promoted sociality in male bats in the temperate zone. **The American Naturalist**, v. 170, n. 3, p. 465-472. 2007.

SCHATZ, B.; LACHAUD, J. P.; BEUGNON, G. Graded recruitment and hunting strategies linked to prey weight and size in the ponerine ant *Ectatomma ruidum*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** . v. 40, p.337–349. 1997.

SCHMICKL, T.; CRAILSHEIM, K.Inner nest homeostasis in a changing environment with special emphasis on honey bee brood nursing and pollen supply**. Apidologie**, v. 35, n. 3, p. 249-263.2004.

SEELEY,T.D.;TAUTZ,J. Worker piping in honey bees warms and its role in preparing for lift off. **Journal of Comparary Physiology.** V:187. p. 667–676. 2001.

SIQUEIRA,C. G.; BACCI, M. J.; PAGNOCCA,F. C.; BUENO,O. C.; HEBLING, M.J.A. Metabolism of Plant Polysaccharides by Leucoagaricus Gongylophorus, the Symbiotic Fungus of the Leaf-Cutting Ant Atta sexdens L. **Appliedand Enviromental Microbiology**. Vol.64. No.12. P.4820–4822.1998.

Site acessado dia 04-08-2012. Biblioteca Histórica de Mirmecolgia em Espanhol- Organizado pela Associação Ibérica de Mirmecologia. http://www.mirmiberica.org/BHME/BHME_main.htm

SUDD, J. Communication and recruitment in *Monomorium pharaonis*. **The British Journal of Animal Behaviour.**Animal Behavior. v. 5, n.3, p. 104-109. 1957.

SUMPTER , D.J.T. The principles of collective animal behavior. **Philosophical Transctions of The Royal Society**. V: 361, p. 5-22.

SUMPTER, D. J., PRATT. S. C. Quorum responses and consensus decision making. **Philosophical Transactions Royal Society London**. V. 364, p.743–753. 2009.

SUMPTER, D. J.T.; BEEKMAN, M.From nonlinearity to optimality: pheromone trail foraging by ants. **Animal Behaviour**. v. 66, n. 2, p. 273–280. 2003.

TOLEDO, M. A. F. ; RIBEIRO, P. L. ; NAVAS, C. A. . Trail selection by non-transporting ants concerning the kind of food available. In: 46th Annual Meeting of the Animal Behavior Society. Pirenópolis. p. 76. 2009.

TOLEDO, M. A. F. Aspectos temporais da organização coletiva do forrageamento em formigas saúvas (Atta sexdens rubropilosa). [dissertação de mestrado]. Instituto de Biociências. USP- SP. 2013.

VILELA, E. F. **Insetos Sociais**.Viçosa: Editora UFV, 2008.

VILELA, E. F.; JAFFÉ K.; HOWSE, P. E. Orientation in leaf-cutting ants (Formicidae: Attini). **Animal Behaviour.** v. 35, n. 5, p. 1443–1453. 1987.

VON FRISCH, K. The dance language and orientation of bees. Press. 1967. In: GRÜTER, C.; BALBUENA, M. S.; FARINA, W. M. Informational conflicts created by the waggle dance. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 275, n. 1640, p. 1321-1327, 2008.

WEBER, N.A. Fungus-growing ants. **Science**. Vol. 53. P. 587-604.1966..

WILSON, E. O. Chemical communication among workers of the fire ant Solenopsis saevissima (Fr. Smith) 1.The Organization of Mass-Foraging.**Animal Behaviour.** v. 10, n. 1–2, p. 134–138. 1962.

WILSON, E. O. The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus Pheidole (Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v: 16. P. 89-98.1985.

WILSON, E.O; HÖLLDOBLER, B. **The ants.** The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge. Massachusetts. 1990.

WIRTH, R., HERZ, H., RYEL, R. J., BEYSCHLAG, W. and HÖLLDOBLER, B. **Herbivory of Leaf-Cutting ants: A Case Study on Atta Colombica in the Tropical Rainforest of Panama**. ed. Berlin: Springer. 2003.

WOODS, A. H.; WILSON, J. K. An information hypothesis for the evolution of homeostasis. **Trends in Ecology and Evolution**. Vol. 28, No. 5. 2013.