

Daniele Victoratti do Carmo

Envolvimento do Comportamento de Antenação na Dinâmica de Fluxo e de Tarefas realizadas durante a Atividade de Forrageamento da formiga *Atta sexdens*

The role of Head-on Encounters on the Flow and Tasks performed during the Foraging Activity of the leafcutter *Atta sexdens*

São Paulo

2021

Daniele Victoratti do Carmo

Envolvimento do Comportamento de Antenação na Dinâmica de Fluxo e de Tarefas realizadas durante a Atividade de Forrageamento da formiga *Atta sexdens*.

Influence of Head-on Encounters on the Flow and Tasks performed during the Foraging Activity of the leafcutter *Atta sexdens*.

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): Prof. Dr. André Frazão Helene

Versão Corrigida

São Paulo

2021

Ficha Catalográfica

Victoratti do Carmo, Daniele

Envolvimento do Comportamento de Antenação na Dinâmica de Fluxo e de Tarefas realizadas durante a Atividade de Forrageamento da formiga *Atta sexdens* / Daniele Victoratti do Carmo ; orientador André Frazão Helene -- São Paulo, 2021.

168 p. + anexo

Tese (Doutorado) -- Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Programa de Pós-Graduação em Fisiologia.

1. formigas cortadeiras. 2. compartilhamento de informação. 3. trilhas de forrageamento. 4. comportamento de antenação. 5. saúvas. I. Frazão Helene, André, orient. II. Título.

Bibliotecária responsável pela catalogação:

Elisabete da Cruz Neves - CRB - 8/6228

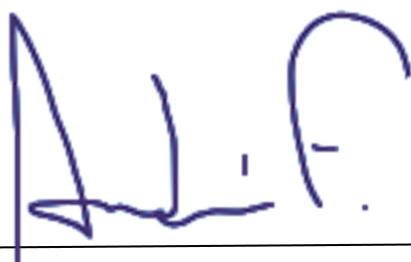
Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Luiz Carlos Forti

Prof. Dr. Michael Hrcir

)

Dr. Marcelo Arruda Fiuza de Toledo



Prof. Dr. André Frazão Helene

Orientador

Dedico esta tese aos meus pais
Ivanilda e Valdemar, a minha irmã
Renata e aos meus avós Jacintha e
Júlio por todo incentivo e apoio nos
estudos.

"Mire veja: o mais importante e bonito, do mundo, é isto: que as pessoas não estão sempre iguais, ainda não foram terminadas – mas que elas vão sempre mudando. Afinam ou desafinam. Verdade maior. É o que a vida me ensinou."

(Grande Sertão Veredas- Guimarães Rosa)

Agradecimento

Ao chegar até aqui é impossível olhar para trás e só pensar nestes últimos quatro anos. Sendo assim, gostaria de agradecer às pessoas que de alguma maneira, direta ou indiretamente, me ajudaram nesta caminhada para que hoje eu pudesse finalizar esta tese. Este doutorado é fruto de um trabalho que começou na graduação, onde o comportamento animal chamou minha atenção. A partir daí começou minha jornada com os estudos de comportamento social. As primeiras orientadoras e incentivadoras foram a Silvia Maria de Almeida e a Carolina Massucci Marciano, dessa forma gostaria de agradecer a oportunidade de ter trabalho com elas, pois isso teve impacto nas escolhas que fiz, no caminho que segui na área acadêmica.

Compartilhar informações é fundamental para o nosso crescimento pessoal e profissional. Nós aprendemos muito ouvindo o ponto de vista do outro. Nessa caminhada tive a oportunidade de passar por diversos laboratórios e gostaria de agradecer por tudo que pude aprender e pela experiência que adquiri. Sendo assim, gostaria de agradecer aos orientadores que fizeram parte dessa jornada e com os quais aprendi muito: Profa. Dra. Fátima Knoll, Prof. Dr. Sandro Caramaschi e Prof. Dr. Gilson Volpato, e aos amigos que fiz nestes laboratórios: Caroline Marques Maia, André Gobatto, Silvio Izidro, Abner Batista, Charles Fernando dos Santos.

Outro marco importante na minha formação e que não posso deixar de agradecer foi o Curso de Inverno realizado pelo Departamento de Fisiologia do Instituto de Biociências da USP. Não tenho palavras para explicar o impacto que o curso teve na minha vida. Foi por este curso de extensão que pude conhecer a USP, o departamento de fisiologia, o laboratório no qual eu faria o mestrado e doutorado, conhecer meu orientador André Frazão Helene e as formigas saúvas as quais passaram a ser minhas companheiras de trabalho. O curso de inverno me proporcionou posteriormente a oportunidade de participar da sua organização, ministrar aulas e orientar projetos de iniciação científica, o que me trouxe um crescimento pessoal e profissional gigantesco. Sendo assim, gostaria de agradecer imensamente o Curso de Inverno e aos alunos os quais tive a oportunidade de orientar e aprender muito: Laila Blanc Árabe, Valdemir Ferreira Júnior, Sofia Caetano Avritzer, Brenda, Soraia e Caroline Osaka.

Gostaria de agradecer ao Prof. Dr. André Frazão Helene pela parceria de trabalho durante estes 10 anos. Muito obrigada pela confiança, por ter acreditado, por ter aceitado me orientar e, a partir disso, enfrentado comigo todos os desafios, ter me encorajado a sempre fazer, criar. Obrigada por incentivar e potencializar o que sabia fazer de melhor, aprender com meus defeitos e poder melhorar. Obrigada por ensinar tudo àquilo que eu não sabia me encorajar a enfrentar os desafios e me ensinar a ver o mundo de forma diferente. Sem dúvidas no Laboratório de Ciências da Cognição pude crescer como pessoa e profissional. Dessa forma, gostaria de agradecer a todos que participaram da minha jornada, aprendi muito no cotidiano. Muito obrigada Marina, Joyce, Mila Pamplona, Wataru, Bruna, Vitor Paiola, Pedro, Cleverson, Yanina e Fernanda Ferreira, cada um de vocês me impactou e me marcou de alguma maneira. Gostaria de fazer um agradecimento especial ao colega de laboratório Marcelo Arruda Fiuza de Toledo, sempre muito atencioso, desde o início me ajudou muito. Nossas conversas sempre foram muito enriquecedoras. Muito obrigada por ter me ajudado com o software de contagem, sem este programa, este trabalho não teria sido possível de acontecer.

Gostaria de agradecer em especial ao Pedro Leite Ribeiro que me deu oportunidade de começar a trabalhar com as formigas, antes de entrar na pós-graduação, cuidando do biotério. Sem dúvidas, foi um dos períodos mais enriquecedores, pois observava o comportamento das saúvas de forma minuciosa, por horas e horas. Dessa forma aprendi muito sobre o comportamento delas e isso me deu base para realizar posteriormente as pesquisas.

Gostaria de agradecer ao Prof. Dr. Márcio Reis Custódio por disponibilizar o seu laboratório e os equipamentos para que eu pudesse fazer parte dos procedimentos experimentais.

Não posso deixar de agradecer aos técnicos Wagner e Manuel do Departamento de Fisiologia por toda ajuda que me deram, sempre com um sorriso, boa vontade e uma risada.

Gostaria de fazer um agradecimento especial a Profa. Dra. Emma Otta do Departamento de Psicologia da USP. Primeiramente, me sinto honrada por ter tido a oportunidade de conviver durante um ano em seu laboratório, pois aprendi muito com você. Sua ajuda foi fundamental para que este trabalho pudesse acontecer, já que parte dos experimentos foram realizados com as colônias do Laboratório de Formigas Walter Cunha no Instituto de Psicologia, o qual naquele momento estava sob a sua coordenação. Foi muito enriquecedor conviver com os colegas do Laboratório de Formigas Walter Cunha e gostaria de agradecer a Lia, Gabi e Vitor pelo aprendizado e risadas, e em especial, a Janiele Pereira que sempre me ajudou com tudo que precisei para realizar o experimento, nossas conversas eram sempre muito construtivas.

Gostaria de agradecer a Profa. Dra. María Elena Infante Malachias por todo o conhecimento compartilhado sobre biologia e cultura, o qual me inspirou a continuar durante todos estes anos a busca por materiais históricos que pudessem contar a história das formigas na nossa civilização.

Gostaria de agradecer em especial por todo apoio e convivência aos amigos Patrícia Lacouth, Stefanny Christie, Carmen, Sérgio, Bráz Junior e Alice Batistuzzo que fiz durante o período de pós-graduação. Gostaria de agradecer o André Cervi por todo apoio e amizade nos momentos mais difíceis do doutorado.

Gostaria de agradecer os meus pais Ivanilda e Valdemar por sempre me incentivarem a estudar, me aprimorar e nunca me acomodar, a sempre ter força para enfrentar os desafios. Gostaria de agradecer a minha avó Jacintha e meu avô Júlio por sempre me incentivarem a estudar. Gostaria de agradecer também a minha irmã Renata por todo apoio durante esta jornada. Esse doutorado é nosso.

Por fim, gostaria de agradecer ao Departamento de Fisiologia pela oportunidade de realizar esse trabalho e de aprender muito. Muito obrigada a CAPES pelo apoio fornecido a esta pesquisa.

Sumário

Elisabete da Cruz Neves - CRB - 8/6228.....	3
Apresentação.....	3
Resumo.....	13
Introdução Geral.....	15
I) Características gerais das formigas.....	15
II) Características das Formigas Cortadeiras.....	15
III) Forrageamento.....	17
IV) Comunicação.....	19
VI) Comportamento de Antenação.....	20
VII) Referências.....	23
Capítulo 1.....	28
A história das formigas e as formigas na história: etologia e cultura.....	28
Capítulo 2.....	29
Padrões distintos de formação e uso de uma trilha de forrageio pela espécie de formiga cortadeira <i>Atta Sexdens</i>.....	29
2.1 Introdução.....	30
2.2 Materiais e Métodos.....	32
2.2.1 Arranjo Experimental:.....	32
2.2.2 Protocolo Experimental:.....	32
2.2.3 Coleta de dados:.....	35
2.2.4 Organização dos registros comportamentais e análises de dados.....	35
I) Análise do fluxo de formigas – dos comportamentos de Ida e Volta.....	35
II) Análise de TRANSPORTE.....	36
III) Análise de permanência.....	36
2.3 Discussão.....	37
2.4 Referências.....	41
Capítulo 3:.....	43
Aspectos informacionais envolvidos no sistema de forrageamento coletivo de formigas cortadeiras <i>Atta sexdens</i>.....	43
3.1 Introdução.....	44
3.2 Materiais e Métodos.....	48
3.2.1 Arranjo Experimental:.....	48

3.2.2 Protocolo Experimental:	48
3.2.3 Coleta de dados:	51
3.2.4 Organização dos registros comportamentais e análises de dados.....	51
3.3 Discussão e Conclusão	52
3.4 Referências	54
Capítulo 4.	57
Compartilhamento de Informações na trilha frente a uma perturbação na fonte alimentar.....	57
4.2.1 Arranjo Experimental:.....	59
4.2.2 Protocolo Experimental:	60
4.2.3 Condição Controle.....	62
4.2.4 Condição Experimental : Bloqueio do Transporte de Folhas:	62
4.2.4 Coleta de dados:	63
4.2.5 Organização dos registros comportamentais e análises de dados	63
4.3 Discussão.....	66
4.4 Referências	70
Capítulo 5.	72
Papel da Antenação em duas trilhas com valores informativos diferentes	72
5.1 Introdução	73
5.2 Materiais e Métodos.....	75
5.2.1 Arranjo Experimental.....	75
5.2.3 Coleta de dados:	76
5.2.4 Organização dos registros comportamentais e análises de dados	77
5.2.5 Organização temporal dos registros comportamentais	78
5.2.6 Comportamentos Registrados na coleta de dados	79
5.3 Discussão.....	81
5.4 Referências	85
Capítulo 6.	87
Discussão Geral e Conclusão.....	87
6.1 Referências	91
Anexo 1.....	93
A história das formigas e as formigas na história: etologia e cultura	93

Apresentação

A tese está organizada em uma introdução geral e quatro capítulos os quais estão organizados no formato de artigo. E por fim, o último capítulo traz uma discussão e conclusão geral dos resultados obtidos neste trabalho.

A Introdução Geral traz uma descrição sobre as características gerais das formigas e da espécie foco do trabalho, *Atta sexdens*, e apresenta as estratégias de comunicação utilizadas por elas.

O Capítulo 1 contém um artigo de revisão que já foi publicado.

Os Capítulos 2, 3, 4 e 5 tratam dos experimentos que foram realizados.

O Capítulo 6 traz uma discussão geral sobre os resultados dos experimentos descritos nos capítulos 2, 3, 4 e 5 e discorre sobre a contribuição destes resultados para a área foco do trabalho.

Resumo

O presente trabalho se dedicou, tanto por meio de uma revisão histórica quanto por um conjunto de experimentos, ao estudo da comunicação em formigas, com especial ênfase ao comportamento de antenação. No Cap. 1, foi realizada uma análise histórica da observação da comunicação em formigas, a partir de um levantamento de pinturas, documentos e manuscritos pertencentes a diferentes culturas e períodos. Pôde-se observar o quão presente estão as formigas na cultura humana e mesmo como as ideias disseminadas na cultura popular caminham lado a lado com a produção científica e mesmo especular sobre sua presença no desenvolvimento da etologia. Os capítulos seguintes trazem abordagens experimentais sobre o tema, a partir de variações de um arranjo experimental básico: uma caixa em que foi disposta uma colônia e que estava ligada a folhas por meio de uma trilha. Nesta, foram estabelecidos pontos de registro, por meio de filmagens e ao longo de 180 minutos, em que foi contada a frequência das viagens de ida e volta de formigas com e sem folha, além do número de antenações realizadas por formiga. Adicionalmente, foi calculada a permanência de formigas em cada trecho da trilha. Todos os experimentos foram realizados em dois dias subsequentes: Dia 1, de formação da trilha, e Dia 2, com a trilha já formada. No Cap. 2, em que houve apenas a análise de formação e uso da trilha, observou-se diferenças de fluxo entre os trechos, ou seja, as operárias não necessariamente circulam por toda a trilha, sendo que o número de formigas que chega até a fonte alimentar é menor que o encontrado nos demais trechos de trilha e que a permanência dos indivíduos na trilha é diferente ao longo do tempo e nos trechos. As evidências encontradas levaram à hipótese de que há formigas engajadas seletivamente na exploração da trilha e no forrageio. No Cap. 3 foi analisado o comportamento de antenação em um arranjo semelhante ao do capítulo anterior. Verificou-se que a proporção de antenação por formiga é diferente entre os trechos de trilha e entre os dias de experimento, corroborando com a hipótese de que há tarefas distintas sendo realizadas por formigas distintas e permitindo que se especule que a antenação está relacionada com ajustes necessários para tal. No Cap. 4 foi analisada uma condição em que houve a inserção de uma intervenção aversiva, com a retirada das folhas que as formigas estavam carregando para o ninho. No Dia 1, em que a trilha estava sendo formada, foi possível observar um maior impacto da intervenção, havendo um aumento de fluxo e frequência de antenações, possivelmente na tentativa de recrutar mais indivíduos para responder à intervenção. Já no Dia 2, o impacto da intervenção foi menor e o fluxo e permanência foram semelhantes aos encontrados no Dia 2 da condição em que não havia intervenção. A frequência do comportamento de antenação também foi mais baixa, o que reforça a ideia de que o comportamento de antenação está associado à regulação de fluxo. No Cap. 5 foi observado o que ocorre com a permanência, fluxo na trilha e comportamento de antenação, mas agora com o uso de duas trilhas paralelas e concorrentes, sendo uma que levava a folhas soltas, que podiam ser cortadas e transportadas, a outra trilha que levava a folhas envoltas por uma tela. Foi possível observar que somente a presença da folha foi suficiente para que a trilha fosse inicialmente estabelecida, independente do acesso às folhas. A permanência de forrageadoras foi maior na trilha em que não era possível cortar, indicando que possivelmente elas permaneceram para tentar cortar e transportar. Foi possível observar que um aumento na proporção de antenações está relacionado tanto ao descobrimento das fontes quanto, principalmente, à possível obtenção das folhas, parecendo estar envolvido tanto no recrutamento de formigas no ninho quanto nos processos de abandono de uma trilha em que se pode observar mas não cortar folhas. Tomando estas evidências como um todo, este trabalho mostra que o comportamento de antenação acontece de forma dinâmica durante a formação e uso da trilha, parecendo ter papel importante na flexibilidade comportamental necessária em condições naturais de formação e uso de trilhas.

Abstract

The present work was dedicated, both through a historical review and a set of experiments, to the study of communication in ants, with special emphasis on the antennation behavior. In Chapter 1, a historical analysis of the observation of communication in ants was carried out, based on a survey of paintings, documents and manuscripts belonging to different cultures and periods. It was possible to observe how present ants are in human culture and even how the ideas disseminated in popular culture walk side by side with scientific production and even speculate about their presence in the development of ethology. The following chapters bring experimental approaches to the subject, based on variations of a basic experimental arrangement: a box in which a colony was placed and which was linked to leaves by means of a trail. In this, registration points were established, through filming and over 180 minutes, in which the frequency of round trips by ants with and without leaves was counted, as well as the number of antennations performed by each ant. Additionally, the permanence of ants in each stretch of the trail was calculated. All experiments were carried out on two subsequent days: Day 1, of formation of the trail, and Day 2, with the trail already formed. In Chapter 2, in which there was only the analysis of formation and use of the trail, there were differences in flow between the stretches, that is, workers do not necessarily circulate throughout the trail, and the number of ants that reaches the food source is smaller than that found in the other stretches of the trail and the permanence of individuals on the trail is different over time and in the stretches. The evidence found led to the hypothesis that there are ants selectively engaged in trail exploration and foraging. In Chapter 3, the antennation behavior was analyzed in an arrangement similar to the one in the previous chapter. It was found that the proportion of antennation per ant is different between the trail stretches and between the days of the experiment, corroborating the hypothesis that there are different tasks being performed by different ants and allowing one to speculate that the antennation is related to adjustments necessary for this. In Chapter 4, a condition in which an aversive intervention was inserted was analyzed, with the removal of the leaves that the ants were carrying to the nest. On Day 1, when the trail was being formed, it was possible to observe a greater impact of the intervention, with an increase in the flow and frequency of antennations, possibly in an attempt to recruit more individuals to respond to the intervention. On Day 2, the impact of the intervention was smaller and the flow and permanence were similar to those found on Day 2 of the condition in which there was no intervention. The frequency of the antennation behavior was also lower, which reinforces the idea that the antennation behavior is associated with the flow regulation. In Chapter 5 it was observed what happens with the permanence, flow on the trail and antennation behavior, but now with the use of two parallel and concurrent trails, one that led to loose sheets, which could be cut and transported, the other trail that led to leaves surrounded by a screen. It was possible to observe that only the presence of the leaf was enough for the path to be initially established, regardless of the access to cutting and transporting the leaves. The permanence of foragers was greater on the trail where it was not possible to cut, indicating that they possibly remained to try to cut and transport. It was possible to observe that an increase in the proportion of antennations is related both to the discovery of the sources and, mainly, to the possible obtainment of leaves, seeming to be involved both in the recruitment of ants in the nest and in the processes of abandoning a trail where it can be observed but not cut sheets. Taking this evidence as a whole, this work shows that the antennation behavior happens dynamically during the formation and use of the trail, appearing to play an important role in the behavioral flexibility required under natural conditions of formation and use of trails.

Introdução Geral

I) Características gerais das formigas

As formigas pertencem à família Formicidae e estão subdivididas em diversas subfamílias (GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S., 2017). Seu desenvolvimento é completo (holometabolía): têm metamorfose, o ciclo de vida inclui ovos, larvas (em geral cinco fases), pupas (metamorfose da larva em adulto) e adultos (GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S., 2017). Consideradas eussociais, caracterizam-se por apresentarem sobreposição de gerações, divisão de tarefas reprodutivas e cuidado cooperativo com a prole (Wilson, 1990; Della-Lucia, 1993). Já foram descritas no mundo cerca de 16.479 espécies (Antweb).

É um grupo extremamente diverso com diferentes formas de nidificação: em frestas de pedras, paredes, azulejos (ex: *Monomorium pharaonis*, Castro et al., 2014), ninhos no solo, na parte interior ou sob a casca das árvores (ex: *Wasmannia auropunctata*, Castro et al., 2014), em desertos (ex: *Cataglyphis bombycina*, Lenoir et al., 2009), nômades (ex: *Eciton burchellii*, da Silva, 1982), ninhos construídos com fios de seda trançados entre as folhas e galhos de árvores (ex: *Oecophylla longinoda*, Way, 1954) e ninhos subterrâneos (ex: *Atta sexdens*, Castro et al., 2014), etc. As formigas também se caracterizam por apresentar diferentes hábitos alimentares: podendo se alimentar de cogumelos (ex: *Euprenolepis procera*, Witte & Maschwitz, 2008), havendo nectívoras (ex: *Camponotus crassus*, Lange et al., 2009), caçadoras (ex: *Eciton burchellii*, Baccaro et al., 2019) e herbívoras (ex: *Acromyrmex* sp. de Castro, et al., 2014.). O número de indivíduos nas colônias pode variar de acordo com cada espécie, podendo ser encontradas colônias com em torno de cinquenta indivíduos (ex: *Platythyrea modesta*, Djiéto-Lordon, 2001) até super colônias com 6.000 km de extensão (ex: *Linepithema humile*, Sunamura et al., 2009). Dentro dessa enorme variedade se destacam as formigas cortadeiras, subfamília Myrmicinae e tribo Attini (CRISTIANO, et al., 2020).

II) Características das Formigas Cortadeiras

As formigas cortadeiras são herbívoras e conhecidas popularmente como saúvas e quenquéns. No Brasil ocorrem três gêneros: *Atta* com 17 espécies identificadas, *Acromyrmex* com trinta e três espécies e três espécies do gênero *Amoimyrmex* (DELLA-LUCIA, 1993; Antweb, 2021; CRISTIANO, et al., 2020). Estas espécies realizam simbiose com fungo *Leucoagaricus gongylophorus* (SINGER, 1986; FISHER et al., 1994; WEBER, 1966; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; SIQUEIRA et al., 1998) o qual serve de alimento à colônia (MARICONI, 1970; DELLA LÚCIA & OLIVEIRA, 1993, WILSON, 1990). A espécie foco desse estudo está no grupo das formigas cortadeiras, a *Atta sexdens*, Forel (1908) conhecida popularmente como saúva (DELLA-LUCIA 1993; Antweb, 2021).

As formigas saúvas vivem em formigueiros subterrâneos (Autuori, 1941; Mariconi, 1970; Hölldobler & Wilson, 1990; Della-Lucia, 1993) com dezenas ou centenas de câmaras subterrâneas ligadas por galerias entre si e com a superfície (MOREIRA, et al., 2002). Na porção externa se caracteriza 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 de manutenção da colônia: podem abrigar a rainha, as formas imaturas, o fungo, folhas cortadas, o lixo (DELLA-LUCIA 1993; MOREIRA, et al., 2002; MARICONI, 1970; WILSON 1990).

A divisão de tarefas reprodutivas e os trabalhos de manutenção são realizados por diferentes castas dentro da colônia (DELLA-LUCIA 1993; MARICONI, 1970; WILSON 1990). A divisão de tarefas reprodutivas na espécie *Atta sexdens* se caracteriza pela presença de uma casta fértil, formada pela rainha (fêmea) e o bitu (macho) DELLA-LUCIA 1993; MOREIRA, et al., 2002; MARICONI, 1970; WILSON 1990). A casta de indivíduos estéreis é formada pelas operárias (fêmeas), que são responsáveis pelo trabalho de manutenção e defesa da colônia. (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DELLA-LUCIA, 1993). A realização das tarefas necessárias à sobrevivência da colônia acontece de forma organizada, sinérgica e plástica, gerando um sistema dinâmico e complexo que é caracterizado por alguns pesquisadores como um "superorganismo" (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990, 1994; GORDON, 1999, 2007).

As operárias, principalmente do gênero *Atta*, possuem um acentuado polietismo, que é geralmente utilizado para categorizar esquematicamente as

formigas em quatro castas, descritas de forma crescente quanto ao tamanho da cápsula encefálica (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DELLA-LUCIA, 1993). O primeiro grupo, composto pelos indivíduos de menor tamanho (0,8mm ou menor), é descrito como de jardineiras e “babás” e têm a função de cuidar das hifas e das formas imaturas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; 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 & WILSON, 2011). O terceiro grupo é o das forrageadoras que coletam a vegetação e o último são as defensoras ou soldados (3,0mm ou maior), que defendem o ninho contra invasores (DELLA-LUCIA, 1993).

III) Forrageamento

O forrageamento coletivo realizado pelas formigas cortadeiras, *Atta sexdens*, não possui um controle informacional central (FITZGERALD e COSTA 1986; GOSS et al., 1989; BECKERS et al., 1990; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990, 2010; GORDON et al., 1993). Dessa forma, as forrageadoras, grupo de operárias responsáveis pela busca e coleta de alimento, são responsáveis pela regulação destas atividades, garantindo a eficiência (AUTUORI, 1941; MARCONI, 1970; TRANIELLO, 1989; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; GORDON et al., 1993, 1996; DELLA-LUCIA 1993).

A espécie *Atta sexdens*, foco deste trabalho, é conhecida por realizar o forragemaento coletivo, no qual centenas, ou mesmo milhares, de indivíduos (HOLT, 1955; TOLEDO et al., 2009) se organizam em trilhas que formam um caminho do ninho até a fonte alimentar, podendo atingir de alguns poucos até muitos metros de distância (AUTUORI, 1941; MARCONI, 1970; TRANIELLO, 1989; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990, 1994, 2010; GORDON et al., 1993, 1996; DELLA-LUCIA 1993).

Desde a década de 50 muitos pesquisadores têm-se dedicado a entender como o forrageamento coletivo sem um controle central acontece (CARTHY, 1951; SUDD, 1957, 1959; Weber, 1956; WILSON, 1959; TUMLINSON, 1971; FOWLER, 1978; SHEPHERD, 1982;. DETRAIN & PASTEELS, 1991, KOHL, et al., 2001;

EVISON, et al., 2008.; FOURCASSIÉ et al., 2010; CZACZKES, et al., 2013; von THIENEN, et al., 2016; BOCHYNEK, et al., 2019; SUJIMOTO, et al., 2020; PRADHAN, et al., 2021). Através destas pesquisas foi criada uma descrição clássica para as etapas em que este forrageamento acontece. O trabalho de coleta de folhas se inicia com a procura por alimento (SUDD, 1959). Quando este é encontrado, as operárias voltam para a colônia depositando o feromônio de marcação de trilha no caminho até o ninho (AUTUORI, 1941; MARCONI, 1970; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990, 1994, 2010; DELLA-LUCIA, 1993).

Assim, as demais companheiras de ninho conseguem localizar a fonte de alimento através dessa marcação química, chegam ao local, realizam o corte e transporte das folhas até a colônia (AUTUORI, 1941; WILSON, 1962; DELLA-LUCIA 1993). Esse processo é bastante estudado (CARTHY, 1951; SUDD, 1959; WILSON, 1959; WILSON, 1962; TUMLINSON, et al., 1971; KOHL, et al., 2001; ROBINSON et al., 2008; Czaczkes, 2015; Frizzi, 2018; Rossi, et al., 2020) e, mesmo havendo consenso sobre a importância da marcação de trilhas por feromônio, carecemos de um melhor entendimento acerca de como as tarefas que acontecem na atividade de forrageamento e como o fluxo de operárias na trilha são mediados nas espécies de formigas cortadeiras, já que essa marcação química permanece durante toda a atividade de forrageamento, agindo como a própria estrutura da trilha (Tumlinson, et al., 1972; Riley, et al., 1974; Cross, et al., 1979; Salzemann, et al., 1992; Morgan, 2006; EVISON, et al., 2008; da Silva et al., 2016).

Dentro deste contexto Carmo (2015) observou uma trilha bifurcada com atividades concorrentes para tentar entender como seria mediado o fluxo das operárias nas tarefas da atividade de forrageamento. De um lado da bifurcação havia a atividade de exploração e do outro o forrageamento. Dessa forma, pôde observar como seria o fluxo na trilha bifurcada em que duas tarefas estavam presentes de forma concorrente. Nos resultados foi observada uma variação no fluxo e ocupação da trilha ao longo do tempo e na frequência do comportamento de antenação, especialmente relacionado ao início do processo de transporte das folhas.

Com estes resultados fica evidente que havia algum tipo de mediação no fluxo e nas tarefas que estavam sendo executadas: de um lado da bifurcação o corte

e transporte de folha e do outro lado a área de exploração, sem alimento. Dessa maneira pôde-se observar que, além do feromônio de marcação de trilha, haviam outros fatores que possivelmente contribuíram para mediar o fluxo durante toda a atividade de forrageamento. Portanto um conjunto de fatores além do feromônio de trilha parece modular ao fluxo e as tarefas realizadas no forrageamento, servindo como comunicação na trilha.

IV) Comunicação

A comunicação, se dá pela transmissão de informações, em que uma determinada mensagem será enviada e/ou recebida pelos elementos participantes de um sistema, é ponto central no sistema de forrageamento (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; GORDON, 1993; FARJI-BRENER, et al., 2010; BURD & ARANWELA, 2003). Em um sistema como uma colônia de formigas, as trilhas marcadas são importantes na conexão de uma fonte alimentar com a colônia. Dessa forma, a informação acerca da existência e posicionamento de uma fonte alimentar está determinada pela trilha, e sua estrutura depende da presença do feromônio depositado no solo (SUDD, 1959; TUMLINSON, et al., 1972; AUTUORI, 1941; BILLEN, et al., 1992; SALZEMANN, et al., 1992).

No entanto, nem o forrageamento é a única expressão do comportamento em que a comunicação é importante, nem a marcação de trilhas químicas é a única forma de comunicação mediada por feromônios presente na colônia. Sabidamente, quando é detectado algum tipo de perigo, ocorre a liberação de feromônios de alarme (MOSER, et al., 1968.; Norman, et al., 2017) mas não apenas nessas condições, também para reconhecimento e territorialidade feromônios (HERNÁNDEZ, et al., 2002) são fundamentais.

O tipo mais tratado de comunicação nas formigas cortadeiras é a marcação de trilhas por feromônios (SUDD, 1959; WILSON, 1962). Os feromônios são compostos, secretados pelas por glândulas específicas das operárias no solo de forma a demarcar trilhas que levam do alimento ao ninho (FLETCHER & BRAND, 1968; TUMLINSON, et al. 1972). Este mecanismo está amplamente presente em *Atta* e basicamente se dá pela deposição de uma secreção da glândula de Duffort

que possui duas porções. Uma delas se caracteriza por ser altamente volátil e outra pode permanecer por longos períodos impregnada no solo (TUMLINSON, et al., 1972; SALZEMANN, et al., 1992; MORGAN, 2009).

V) O Feromônio na atividade de forragemaneto das formigas Cortadeiras

Feromônio são compostos secretados por um indivíduo para o meio externo e recebida por um segundo indivíduo da mesma espécie, desencadeando uma reação específica. As formigas cortadeiras utilizam o feromônio na atividade de forragemaento que realizam (WILSON, 1962; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). A comunicação por feromônios acontece durante a atividade de forrageamento das formigas cortadeiras. As forrageadoras depositam feromônio na superfície da trilha que marca o caminho do ninho até a fonte alimentar (CARTHY, 1951; SUDD, 1957, 1959; Weber, 1956). Esse tipo de comunicação ocorre de forma indireta (BONABEAU, 1997; CERDÀ, 2009), pois os indivíduos não possuem contato físico direto: um indivíduo deposita feromônio na trilha quando volta da fonte alimentar para o ninho(Sudd, 1959; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). O outro por meio de suas antenas irá detectar o composto depositado no substrato (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; GORDON 1992; CERDÁ et al., 2009).

Numerosos trabalhos têm demonstrado a importância da comunicação química para as formigas saúvas (TUMLINSON, et al.,1971; TUMLINSON, et al.,1972; Robinson, et al., 1974; Cross, et al., 1979; Wetterer,et al.,1992; Salzemann, et al., 1992; BILLEN, et al., 1992; HUGHES & GOULSON, 2002; da Silva Campos, et al., 2016; Hughes, et al., 2002).

VI) Comportamento de Antenação

No entanto, para além da comunicação química mediada por feromônios, as formigas também podem realizar a comunicação por antenação (Wilson 1990, Gordon 1993), o que as torna um modelo bastante interessante de estudo. O comportamento de antenação consiste no contato direto entre as formigas: cada uma delas vem de direções opostas, uma formiga toca brevemente a antena da outra com a sua própria e cada uma continua o seu caminho (HÖLLDOBLER e

WILSON, 1990; GORDON 1993; CERDÁ et al., 2009). Sendo assim, é possível fazer manipulações e investigar a dinâmica na utilização das duas formas de comunicação entre os indivíduos para a manutenção adequada das tarefas.

Na tentativa de investigar se o comportamento de antenação estava presente na atividade de forrageamento, Roces & Bollazi (2009), observaram o estabelecimento de uma trilha de forrageamento. Verificou-se em seu trabalho que nos momentos iniciais nos quais a trilha estava sendo estabelecida houve um grande número de registros de comportamento de antenação entre os indivíduos. Após o estabelecimento da trilha, a quantidade de registro deste comportamento diminui consideravelmente. A conclusão a que os autores chegaram foi de que no início da atividade de forrageamento era importante levar informações para as companheiras da colônia, recrutar mais indivíduos, o que explicava o grande número de registros do comportamento. E quando a trilha já havia sido estabelecida, era o momento de realizar o corte e transporte de folhas, portanto, o engajamento nestas atividades explicaria a diminuição do número de comportamentos de antenação que foi encontrado neste segundo momento (ROCES e BOLLAZI, 2009).

Um outro trabalho realizado com a espécie *Pogonomyrmex barbatus*, mostrou que operárias respondem a taxas de interações com outras operárias com o aumento da taxa de saída dos indivíduos da colônia (GORDON, 2015, 2016, 2017). Isto permite que a colônia regule seu comportamento e responda a mudanças. A investigação da alocação do esforço em colônias de formigas sementeiras contribui para entender como as interações locais produzem o comportamento coletivo de todo o sistema (GORDON, 2015, 2016, 2017).

A quantidade de antenações pode ser alterada em função de características particulares relevantes, como a qualidade do alimento (ROCES e NÚÑEZ, 1993).

Sobre os mecanismos de compartilhamento de informação, tanto por (1) feromônios, em que não há contato físico entre os indivíduos, quanto pelo (2) comportamento de antenação, em que os indivíduos se tocam, é plausível, e talvez provável, que haja uma complementaridade no processo de modulação. Assim, estes dois processos, estariam agindo simultaneamente na comunicação durante e depois do estabelecimento de uma trilha de forrageamento, de forma a permitir que

múltiplas informações possam participar do processo de estabelecimento e uso de uma trilha. De fato, Holldobler e Wilson (1990), Gordon (2013, 2015, 2016, 2017), Bollazi e Roces (2011), O'Donnell e Bulova (2007), Farji-Brener et al., (2010), encontraram, durante a atividade de forrageamento, o comportamento de antenação envolvido no compartilhamento de informações.

Tomando todos estes aspectos em comum, de forma esquemática, poder-se-ia pensar que o feromônio seria uma pista informacional estável, direcionando os indivíduos até a fonte alimentar. Em contrapartida, o comportamento de antenação poderia ser dinâmico ao longo do tempo, dado que é realizado pelos indivíduos que se encontram na trilha, podendo ser regulador das tarefas e do fluxo durante a atividade de forrageamento.

Com estes resultados fica evidente que havia algum tipo de mediação no fluxo e nas tarefas que estavam sendo executadas: de um lado da bifurcação o corte e transporte de folha e do outro lado a área de exploração, sem alimento. Dessa maneira pôde mostrar que além do feromônio de marcação de trilha, haviam outros fatores que possivelmente contribuíram para mediar o fluxo durante toda a atividade de forrageamento. Portanto, um conjunto de fatores além do feromônio de trilha parece modular o fluxo e as tarefas realizadas no forrageamento.

Dentro deste contexto, investigar os possíveis fatores que possam modular o fluxo e tarefas que são executadas é peça-chave para entender como acontece o compartilhamento de informações na atividade de forrageamento durante a atividade das formigas saúvas. O comportamento de antenação parece ser um candidato óbvio no desempenho desse papel modulatório nas trilhas.

Portanto, este trabalho se propôs a investigar de forma mais detalhada o papel do comportamento de antenação na atividade de forrageamento coletivo das formigas cortadeiras.

VII) Referências

ANTWEB.

Disponível em: < <http://antweb.org/> > Acesso: 15 de dezembro de 2020.

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.

BACCARO, F. B., FEITOSA, R. M., FERNÁNDEZ, F., FERNANDES, I. O., IZZO, T. J., SOUZA, J. D., & SOLAR, R. **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**. Manaus: Editora INPA. P. 35-36. 2015.

BECKERS, R.; DENEUBOURG, J.L., GOSS, S., PASTEELS, J.M. Collective decision making through food recruitment. **Insectes Sociaux**. v. 37, p. 258–267.1990

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

BILLEN, J., BEECKMAN, W., & MORGAN, E. D. (1992). Active trail pheromone compounds and trail following in the ant *Atta sexdens sexdens* (Hymenoptera Formicidae). **Ethology ecology & evolution**, 4(2), 197-202.

BOCHYNEK, T., BURD, M., KLEINEIDAM, C., & MEYER, B. Infrastructure construction without information exchange: the trail clearing mechanism in *Atta* leafcutter ants. **Proceedings of the Royal Society B**, 286(1895), 20182539. 2019.

BOLLAZI, 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. 6, n.3.2011

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

CARTHY, J. D. The orientation of two allied species of British ant, II. Odour trail laying and following in acanthomyops (*Lasius*) fuliginosus. **Behaviour**, p. 304-318, 1951.

CRISTIANO, M. P., CARDOSO, D. C., SANDOVAL-GÓMEZ, V. E., & SIMÕES-GOMES, F. C. (2020). *Amoimyrmex* Cristiano, Cardoso & Sandoval, gen. nov.(Hymenoptera: Formicidae): a new genus of leaf-cutting ants revealed by multilocus molecular phylogenetic and morphological analyses. **Austral Entomology**, 59(4), 643-676.

Cross, J. H., Byler, R. C., Ravid, U., Silverstein, R. M., Robinson, S. W., Baker, P. M., ... & Cherrett, J. M. (1979). The major component of the trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa* Forel. **Journal of Chemical Ecology**, 5(2), 187-203.

da Silva Campos, R., de Lima Mendonça, A., Cabral Jr, C. R., Vaníčková, L., & Do Nascimento, R. R. (2016). Chemical and behavioural studies of the trail-following pheromone in the leaf-cutting ant *Atta opaciceps*, Borgmeier (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of insect physiology**, 86, 25-31.

da Silva Campos, R., de Lima Mendonça, A., Cabral Jr, C. R., Vaníčková, L., & Do Nascimento, R. R. (2016). Chemical and behavioural studies of the trail-following pheromone in the leaf-cutting ant *Atta opaciceps*, Borgmeier (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of insect physiology**, 86, 25-31.

DA SILVA, Madalena Teles. Behaviour of army ants *Eciton burchelli* and *E. hamatum* (Hymenoptera, Formicidae) in the Belem region III. Raid activity. **Insectes Sociaux**, v. 29, n. 2, p. 243-267, 1982.

DAVID MORGAN, E. Trail pheromones of ants. *Physiological entomology*, v. 34, n. 1, p. 1-17, 2009.

DAVIDSON, J. D.; ARAUCO-ALIAGA, R. P. CROW, S., GORDON, D. M., & GOLDMAN, M. S. Effect of interactions between harvester ants on forager decisions. **Frontiers in ecology and evolution**. v.4, p.115.2016.

DAVIDSON, J. D; GORDON, D. M. Spatial organization and interactions of harvester ants during foraging activity. **Journal of The Royal Society Interface**. v. 14, p.135 .2017.

DE CASTRO, M. M., FERNANDES, E. F., SANTOS-PREZOTO, H. H., & PREZOTO, F. F. Formigas em ambientes urbanos: importância e risco à saúde pública. **Ces Revista**. v. 28. n.1, p.107.2014.

DELLA LUCIA, TMC de et al. **As formigas cortadeiras**. Sociedade de Investigadores Florestais.. 262p. 1993.

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

DJIÉTO-LORDON, C.; ORIVEL, J.; DEJEAN, A. Predatory behavior of the African ponerine ant *Platythyrea modesta* (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 38, n. 3, p. 303-316, 2001.

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

FITZGERALD, T. D.; JAMES, T.C. III. "Trail-based communication and foraging behavior of young colonies of forest tent caterpillars (Lepidoptera: Lasiocampidae). **Annals of the Entomological Society of America**. v. 79.6, p. 999-1007.1986

FOWLER, H. G. Foraging trails of leaf-cutting ants. **Journal of the New York Entomological Society**, 132-136.1978.

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

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

GOSS, S.; ARON, S. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. **Naturwissenschaften** 76.12 : 579-581.1989.

GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. **Insetos: fundamentos da entomologia**. 5ª. Edição. p. 820-821. 2017.

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

HUGHES, W. O., HOWSE, P. E., VILELA, E. F., KNAPP, J. J., & GOULSON, D. Field evaluation of potential of alarm pheromone compounds to enhance baits for control of grass-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of economic entomology**, 95(3), 537-543. 2002.

KOHL, E.; HÖLLDOBLER, Berthold; BESTMANN, H. J. Trail and recruitment pheromones in *Camponotus socius* (Hymenoptera: Formicidae). **Chemoecology**, v. 11, n. 2, p. 67-73, 2001.

KREBS, J. R. et al. **Introdução à ecologia comportamental**. Atheneu Editora, 1996.

LANGE, D., CALIXTO, E. S., ROSA, B. B., SALES, T. A., & DEL-CLARO, K. (2019). Natural history and ecology of foraging of the *Camponotus crassus* Mayr, 1862 (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Natural History**. V. 53, p. 27-28, p. 1737-1749. 2019.

LENOIR, A., ARON, S., CERDA, X., & HEFETZ, A. *Cataglyphis* desert ants: a good model for evolutionary biology in Darwin s anniversary year A review. 2009.

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

Moreira, A. A., Forti, L. C., De Andrade, A. P. P., Boaretto, M. A. C., Ramos, V. M., & Lopes, J. F. S. Comparação entre parâmetros externos e internos de ninhos de *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Scientiarum*. **Biological Sciences**, 24, 369-373. 2002.

MORGAN, E. D., KEEGANS, S. J., TITS, J., WENSELEERS, T., & BILLEN, J. (2006). Preferences and differences in the trail pheromone of the leaf-cutting ant *Atta sexdens sexdens* (Hymenoptera: Formicidae). *European Journal of Entomology*, 103(3), 553.

MOSER, John C.; BROWNLEE, R. C.; SILVERSTEIN, R. Alarm pheromones of the ant *Atta texana*. **Journal of Insect Physiology**, v. 14, n. 4, p. 529-535, 1968.

NORMAN, V. C., BUTTERFIELD, T., DRIJFHOUT, F., TASMAN, K., & HUGHES, W. O. (2017). Alarm pheromone composition and behavioral activity in fungus-growing ants. **Journal of chemical ecology**, 43(3), 225-235.

- 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.
- PLESS, E.; QUEIROLO, J.; PINTER-WOLLMAN, N.; CROW, S.; ALLEN, K.; MATHUR, M. B.; GORDON, D. M. Interactions increase forager availability and activity in harvester ants. **PloS one**. v. 10, n.11.2015.
- PRADHAN, S., PATRA, S., DAI, Y. E., SCHADSCHNEIDER, A., & CHOWDHURY, D. Flux-density relation for traffic of army ants in a 3-lane bi-directional trail. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, 567, 125664. 2021.
- ROBINSON, S. W., MOSER, J. C., BLUM, M. S., & AMANTE, E. Laboratory investigations of the trail-following responses of four species of leaf-cutting ants with notes on the specificity of a trail pheromone of *Atta texana* (Buckley). **Insectes sociaux**, 21(1), 87-94.1974.
- ROCES, F.; NÚÑEZ, J. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**. v. 45, n.1, p.135-143. 1993.
- ROSSI, N., PEREYRA, M., MOAURO, M. A., GIURFA, M., d'Ettorre, P., & Josens, R. (2020). Trail pheromone modulates subjective reward evaluation in Argentine ants. **Journal of Experimental Biology**, 223(17). 2020.
- SALZEMANN, A., NAGNAN, P., TELLIER, F., & JAFFE, K. Leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Formicidae: Attini) marks its territory with colony-specific Dufour gland secretion. *Journal of chemical ecology*, 18(2), 183-196. 1992.
- SHEPHERD, J. D. Trunk trails and the searching strategy of a leaf-cutter ant, *Atta colombica*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, 11(2), 77-84. 1982.
- SUDD, J. Communication and recruitment in *Monomorium pharaonis*. **The British Journal of Animal Behaviour**. **Animal Behavior**. v. 5, n.3, p. 104-109. 1957.
- SUDD, J. H. Interaction between ants on a scent trail. **Nature**, v. 183, n. 4675, p. 1588-1588, 1959.
- SUJIMOTO, F. R., COSTA, C. M., ZITELLI, C. H., & BENTO, J. M. S. Foraging activity of leaf-cutter ants is affected by barometric pressure. **Ethology**, 126(3), 290-296. 2020.
- SUNAMURA, E., ESPADALER, X., SAKAMOTO, H. ET AL. Intercontinental union of Argentine ants: behavioral relationships among introduced populations in Europe, North America, and Asia. **Insect. Soc.** 56, 143–147. 2009.
- TRANIELLO, J. F. Foraging strategies of ants . **Review of Entomology**. v. 34, p. 191-210.1989.
- TUMLINSON, J. H. et al. Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. **Nature**, v. 234, n. 5328, p. 348-349, 1971.
- TUMLINSON, J. H., MOSER, J. C., SILVERSTEIN, R. M., BROWNLEE, R. G., & RUTH, J. M. A volatile trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta texana*. **Journal of Insect physiology**, 18(5), 809-814. 1972.

TUMLINSON, J. H., SILVERSTEIN, R. M., MOSER, J. C., BROWNLEE, R. G., & RUTH, J. M. (1971). Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. **Nature**, 234(5328), 348-349.

VON THIENEN, W.; METZLER, D.; WITTE, V.. How memory and motivation modulate the responses to trail pheromones in three ant species. **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 70, n. 3, p. 393-407, 2016.

WAY, M. J. Studies of the life history and ecology of the ant *Oecophylla longinoda* Latreille. **Bulletin of Entomological Research**, v. 45, n. 1, p. 93-112. 1954.

WEBER, N. A. Fungus-Growing Ants. **Science**. v. 153, issue 3736, p. 587-604.1966.

WETTERER, J., SHAFIR, S., MORRISON, L., LIPS, K., GILBERT, G., CIPOLLINI, M., & BLANEY, C. On-and off-trail orientation in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes* (L.)(Hymenoptera: Formicidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, 96-98. 1992.

Wilson, E. O. Source and possible nature of the odor trail of fire ants. **Science**, 129(3349), 643-644. 1959.

WILSON, Edward 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. 134-147, 1962.

WITTE, V.; MASCHWITZ, U. Mushroom harvesting ants in the tropical rain forest. **Naturwissenschaften**, v. 95, n. 11, p. 1049-1054, 2008.

Capítulo 1.

A história das formigas e as formigas na história: etologia e cultura

The history of ants and the ants on history: ethology and culture

Este capítulo foi publicado na íntegra, seguem os dados da revista.

Revista: Khronos – Revista de História da Ciência

Título: A história das formigas e as formigas na história: etologia e cultura
(The history of ants and the ants on history: ethology and culture)

Autores: Daniele Victoratti do Carmo, André Frazão Helene

DOI: <https://doi.org/10.11606/issn.2447-2158.i10p112-139>

INSS: 2447-2158

Volume: 10

Páginas: 112-139

Ano: 2020

Resumo

A forma como as diferentes espécies de formigas ocupam os mais diversos habitats no globo terrestre não passou despercebido pelas diferentes civilizações humanas. Como consequência, influenciaram de diferentes maneiras na construção cultural dessas civilizações. Dentro deste contexto, este trabalho se propõe a apresentar os comportamentos das formigas descritos em registros históricos ao longo dos séculos e em diferentes civilizações. E ainda, mostrar como estes fizeram e fazem parte da construção cultural e, por fim, desvelar como esses traços culturais acabaram por impactar a ciência do estudo do comportamento: a etologia.

Palavras-chave: formigas, cultura, ciência, etologia, comportamento

Abstract

The way in which different species of ants occupy the various habitats on Earth has not gone unnoticed by the different human civilizations. As a consequence, they influenced in different ways the cultural construction of these civilizations. In this context, the present work aims to show how ants' behaviors are described in historical records over centuries in different human civilizations. And yet, contextualize how it has been part of a cultural construction and, finally, unveil how these cultural traits could end up impacting the scientific study of behavior of ethology.

Keyword: ants, culture, science, ethology, behavior

A artigo na íntegra publicado nas normas da **Revista:** Khronos – Revista de História da Ciência está no Anexo 1.

Capítulo 2.

Padrões distintos de formação e uso de uma trilha de forrageio pela espécie de formiga cortadeira *Atta Sexdens*

Patterns of exploration and use of foraging trail by leaf-cutting ant *Atta sexdens*

Resumo

O forrageamento realizado de forma coletiva pelas formigas saúvas necessita que os indivíduos consigam realizar as tarefas de forma organizada para obter sucesso na atividade. Para que os fragmentos de folhas sejam levados para a colônia, uma série de tarefas precisam ser realizadas, desde a formação da trilha até o seu uso. Dessa forma as necessidades das tarefas a serem realizadas são dinâmicas e provocam alterações no fluxo e ocupação da trilha. Neste contexto, este trabalho descreveu a dinâmica de fluxo, transporte de folhas e ocupação de diferentes locais da trilha de forrageamento: início, meio, final e fonte alimentar, durante o processo de formação de trilha e no momento em que a trilha já foi estabelecida. No presente trabalho foi analisado o fluxo bidirecional e o padrão de ocupação de formigas em uma trilha de um metro que levava a colônia à fonte alimentar, ao longo de dois dias. No dia 1 o número de indivíduos que entrou e permaneceu no trecho inicial da trilha foi maior comparado aos demais locais, evidenciando que a atividade de exploração estava acontecendo de maneira intensa, o que não ocorreu no dia 2. Já o fluxo e a ocupação para as folhas se manteve estável entre os dias. Esse dado foi interpretado como indicativo de uma possível independência entre as atividades, apesar de nada poder ser afirmado sobre seus processos de regulação.

Abstract

The foraging carried out collectively by leaf-cutting ants requires individuals to be able to carry out the tasks in a organized manner to achieve success in the activity. For the leaf fragments to be taken to the colony, a series of tasks must be carried out, from the formation of the trail to its use. Thus, the needs of the tasks to be performed are dynamic and cause changes in the flow and occupation of the trail. In this work, this work described the flow dynamics, leaf transport and occupation of different locations: beginning, middle, end and food source in the foraging trail during the trail formation process and when the trail was already established. In this work, the dynamics of flow, leaf transport and occupation of different locations of the foraging trail: beginning, middle, end and food source, during the trail formation process and when the trail has already been filled. In the present work, the bidirectional flow and the pattern of occupation of ants in a one-meter trail that took the colony to the food source, over two days, were analyzed. On day 1, the number of searchers that entered and remained in the initial stretch of the trail was higher compared to other locations, showing that the exploration activity was taking place intensely, which did not occur on day 2. The leaves remained stable between days. This data was interpreted as indicative of a possible independence between the activities, although nothing can be said about their regulatory processes.

2.1 Introdução

O forrageamento coletivo, como o que ocorre nas formigas cortadeiras, realizado a partir de regras locais sem um controle central, é algo que impressiona (HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; HÖLLDOBLER & WILSON 1994; GORDON et al., 1996). Esta atividade envolve muitos indivíduos (HOLT, 1955; AUTUORI, 1941; MARCONI, 1970; DELLA-LUCIA 1993; TOLEDO et al., 2009) que organizam trilhas que podem atingir muitos metros de distância entre a colônia e a fonte alimentar (AUTUORI, 1941; MARCONI, 1970; FORTI & BOARETTO 1997, HÖLLDOBLER e WILSON, 1990, DELLA-LUCIA 1993). Entre as formigas cortadeiras a espécie *Atta sexdens*, conhecida popularmente como saúva, foco deste trabalho, forma das mais longas trilhas em que se observa o forrageamento coletivo (AUTUORI, 1941; MARCONI, 1970; DELLA-LUCIA 1993; FORTI & BOARETTO 1997).

A tarefa de forrageamento é realizada pelas forrageadoras, responsáveis tanto pela exploração do ambiente, quanto pela procura e coleta de alimentos (AUTUORI, 1941; MARCONI, 1970; TRANIELLO, 1989; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; GORDON et al., 1993, 1996; DELLA-LUCIA 1993). É tipicamente realizada uma descrição das etapas de estabelecimento de uma trilha de forrageamento como um processo contínuo, desde a exploração inicial de um ambiente novo até a formação da trilha e realização do forrageamento (SUDD, 1957, 1959; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). Ao encontrar uma área desconhecida do ambiente, as formigas forrageadoras inicialmente a exploram, em um esforço de marcação do terreno e procurando por fontes alimentares (SUDD, 1959, HÖLLDOBLER e WILSON, 1990). Uma vez que seja encontrada uma fonte alimentar as operárias voltam para a colônia depositando o feromônio de marcação no solo e dando início a uma trilha (AUTUORI, 1941; MARCONI, 1970; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990, 1994, 2011; DELLA-LUCIA, 1993). Ao chegar na colônia, as forrageadoras recrutam novas formigas (Goss et al., 1989; DUSSUTOUR et al., 2005). As companheiras recrutadas seguem a trilha marcada, conseguindo localizar a fonte de alimento e realizando o corte e o transporte das folhas até a colônia. (AUTUORI, 1941; HÖLLDOBLER e WILSON, 1990; 2011; DELLA-LUCIA 1993, Autuori 1941, Mariconi, 1970).

No entanto, evidências de informações reguladoras, para além do feromônio, existem. Roces e Núñez (1993) mostraram que aspectos envolvidos na organização de fluxo diferencial, em função da qualidade do alimento, podem ser modulados por antenação na espécie *Acromyrmex lundii*. Robinson et al. (2008) indicaram a importância da possível presença de marcações negativas (*no entry*) na trilha para entender os controles de fluxo. Nesse contexto, Gordon (2018) atenta para a importância de avaliar aspectos particulares de cada modelo experimental a partir de suas regras locais, reforçando a variedade de sistemas de controle. Em *Atta sexdens*, Carmo (2015) descreveu uma interessante condição do uso de trilhas concorrentes de (1) forrageamento e (2) exploração. A ocupação de ambas variou ao longo do tempo, evidenciando que ajustes no fluxo das forrageadoras presentes na trilha de (1) forrageamento e (2) exploração se deve a uma resposta frente às diferentes demandas das tarefas necessárias em ambas as trilhas.

Nesse sentido, para entender a dinâmica com que tarefas são realizadas na trilha é necessário entender como o fluxo e ocupação ao longo da trilha acontece, e ainda, se há variações na ocupação dos trechos da trilha e fonte alimentar. De fato, em *Atta sexdens* a forma como a dinâmica de uso e ocupação da trilha acontece, especialmente com vistas ao uso contínuo da trilha, parece poder se beneficiar de uma análise detalhada destes processos. Uma das perguntas mais óbvias envolve a descrição sobre dois processos que podem ser distintos, a exploração e o uso de uma trilha, e como as diferenças destes processos podem ser, ou não, baseadas em mecanismos de regulação diferentes.

Parece razoável que para entender como as tarefas de corte e transporte de folha são reguladas durante a atividade de forrageamento, seja necessário estudar quais seriam estes eventos aparentes e quais seriam suas consequências durante a execução desta atividade. Dentro deste contexto, o presente trabalho tem como objetivo descrever a dinâmica de fluxo, transporte de folhas e ocupação de diferentes locais da trilha de forrageamento durante o processo de formação de trilha e no momento em que a trilha já foi estabelecida.

2.2 Materiais e Métodos

Foram utilizadas para a realização do trabalho quatro colônias adultas de *Atta sexdens*, com mais de 3 anos, mantidas no biotério do Laboratório de Ciências da Cognição no Instituto de Biociências da USP de São Paulo-Brasil. A partir de cada colônia foi separada uma sub-colônia, totalizando 4 réplicas experimentais. Estas foram mantidas sob ciclo 12/12 claro e escuro (luz acesa das 6h às 18h), com condição de temperatura e umidade controladas e alimentadas *ad libitum* com folhas de *Acalipha* sp.

2.2.1 Arranjo Experimental:

O experimento foi realizado com o uso de um corredor construído com paredes de acrílico transparente e fundo de acrílico branco, com a parte superior aberta, contendo as seguintes medidas: 1 m de comprimento, 10 cm de largura por 10 cm de altura, conforme mostra a Fig. 1. Três pontos de filmagem foram delimitados para realizar a coleta de dados: no (1) Início, (2) Meio e (3) Final da trilha e entrada da bandeja de alimentação (fonte alimentar), conforme ilustra a Fig. 1.

Para que se pudesse controlar o depósito de feromônios, tanto a base como as laterais do corredor e da bandeja foram recobertos por placas de vidro removíveis de igual tamanho das placas que formam o caminho. Previamente ao início de cada réplica, para retirada de qualquer resíduo, as placas de vidro foram lavadas com detergente alcalino Extran® na concentração 10%. Em seguida, as placas foram colocadas em uma estufa a 150° durante uma hora, e por fim, lavadas com hexano P.A..

2.2.2 Protocolo Experimental:

O experimento ocorreu em dois dias consecutivos: Dia 1- Formação da Trilha de Forrageamento e Dia 2- Trilha Estabelecida.

Dia 1- Formação da Trilha :

A conexão que ligava a caixa da colônia com o corredor e o corredor com a bandeja foi aberta às 19 horas, uma hora após início do ciclo de escuro. As operárias puderam se deslocar livremente no corredor até a bandeja contendo folhas. Foram realizadas três horas de filmagens (das 19h às 22h) no (1) trecho Inicial, (2) Meio e (3) Final, e (4) Bandeja, sendo que estes dois últimos trechos foram filmados utilizando a mesma câmera, conforme mostra o esquema da Fig. 1B. Após a filmagem as operárias continuaram com acesso livre ao corredor e folhas até 18h do Dia 2.

Dia 2- Trilha Estabelecida:

Às 18 horas do dia 2 a conexão entre a colônia e o corredor foi interrompida e as operárias foram retiradas do corredor e bandeja com folhas e devolvidas à colônia. Às 19 horas os trechos foram reconectados e foram realizadas 3 horas de filmagem (das 19h às 22h) nos pontos: (1) Início, (2) Meio e (3) Final, (4) Bandeja, da mesma forma que realizado no Dia1.

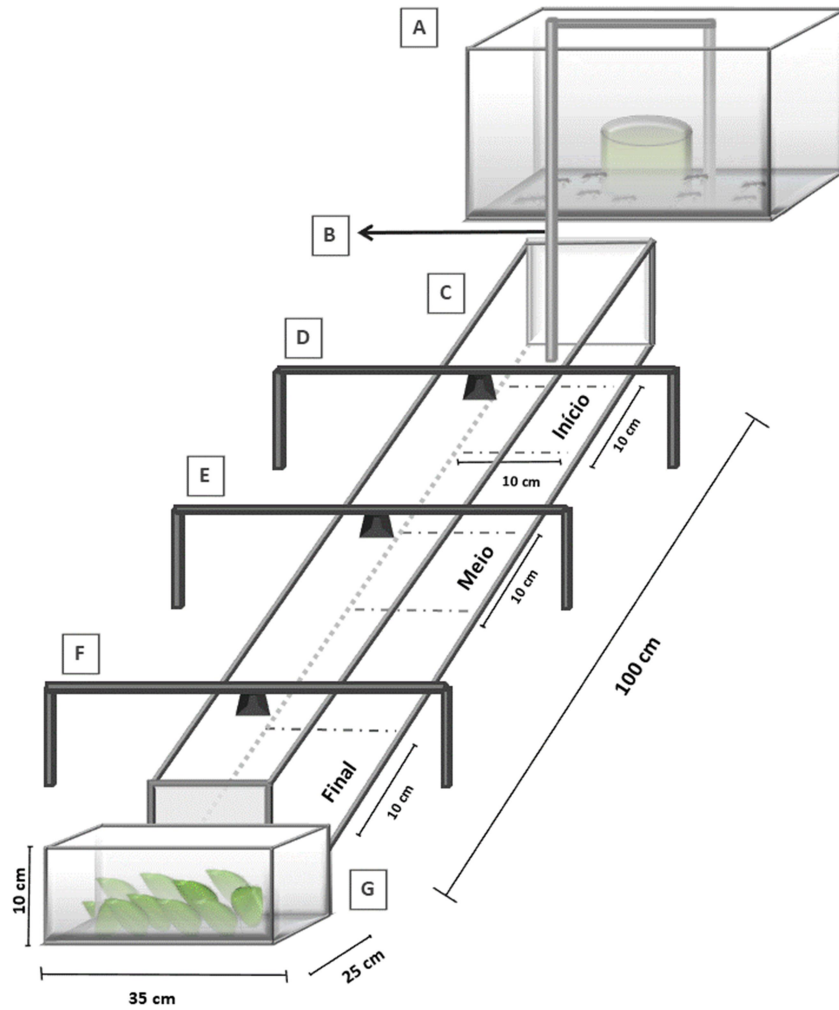


Fig.1: Esquema do Arranjo experimental. **A:** representa a caixa com a colônia de *Atta sexdens*. **B:** indica a ponte utilizada para conectar a colônia ao corredor. **C:** indica o corredor em que aconteceram as coletas de dados, e os três pontos de filmagem marcados pelas linhas pontilhadas no chão do corredor (10cm x10cm) no Início, Meio e Final. **D:** posicionamento da câmera utilizada para realizar as filmagens no trecho Inicial da trilha. **E:** posicionamento da câmera utilizada para realizar as filmagens no trecho do Meio da trilha. **F:** posicionamento da câmera utilizada para realizar as filmagens no trecho Final da trilha, onde era possível também observar a entrada e saída da conexão que ligava o corredor e a bandeja de bolhas. **G:** bandeja contendo folhas, conectada ao final do corredor.

2.2.3 Coleta de dados:

Para realizar as três horas de filmagem (180 minutos) foram utilizadas três Webcam Microsoft Lifecam HD 720P 5MP de Alta Definição H5D-00002. As filmagens foram realizadas no escuro, com auxílio de iluminação de luz vermelha. Os vídeos foram analisados utilizando um software de contagem desenvolvido pelo pesquisador Marcelo Arruda de Toledo Fiuza do Laboratório de Ciência da Cognição- IB, USP-SP.

2.2.4 Organização dos registros comportamentais e análises de dados

Os dados não passaram em uma análise de normalidade de Shapiro-Wilk, tendo sido adotada uma análise GLM com modelo de Poisson. Para fins de análise foram considerados as variáveis fixas DIA (2 – DIA1 e DIA2), LOCAL (3 – Início, Final e Bandeja), BLOCO (15 – blocos com 12 minutos cada) e MOMENTO (3 – Antes do corte, Após corte e antes do transporte, Após transporte). As variáveis dependentes foram FLUXO (IDA E VOLTA), PERMANÊNCIA e TRANSPORTE (volta com e sem folha). As variáveis MOMENTO e BLOCO foram utilizadas para representar as etapas temporais de realização do experimento e foram utilizadas em análises diferentes.

I) Análise do fluxo de formigas – dos comportamentos de Ida e Volta

IDA: O fluxo de formigas em direção às folhas se refere àquelas que, ao cruzar a área de filmagem, se direcionaram para as folhas. As formigas que cruzaram a área do Início poderiam ser observadas no Meio e Final.

VOLTA: se refere ao fluxo de formigas que cruzou a área de filmagem em direção à colônia para cada um dos trechos da trilha.

II) Análise de TRANSPORTE.

A) Análise em blocos de 12 minutos:

Foram registrados os indivíduos que voltaram com folha, ou seja, indivíduos que cruzaram a área da Bandeja em direção ao ninho carregando fragmento de folha. E que voltaram sem folha: indivíduos que cruzaram a área da Bandeja em direção ao ninho sem carregar fragmentos de folhas. Foi observado e registrado para todas as réplicas, local da trilha e dias: o minuto em que aconteceu o primeiro corte de fragmento de folha na bandeja e o minuto em que aconteceu o primeiro transporte de folha para o ninho. Os dados referentes VOLTA COM FOLHA e VOLTA SEM FOLHA foram inicialmente calculados por minuto e, para a análise e agrupados em 15 Blocos de 12 minutos cada.

B) Análise de Momento:

Foi marcado o minuto em cada réplica e Dia de experimento em que a primeira folha era cortada por uma forrageadora na bandeja (fonte alimentar). Dessa forma foi possível fazer uma análise de MOMENTO em que os registros foram separados em três fases: (1) ANTES do CORTE de Folhas (AC), (2) CORTE de folhas (COR), (3) TRANSPORTE de Folhas para o ninho (TR). Dessa forma foi possível fazer a comparação entre as forrageadoras que voltaram sem transportar folhas durante estes três momentos da atividade de forrageamento.

III) Análise de permanência

A) Análise em blocos de 12 minutos:

A permanência foi calculada a partir das diferenças dos fluxos de IDA e VOLTA, ou seja, resultado da subtração de IDA menos VOLTA (de todos os indivíduos registrados). Esse cálculo foi realizado para cada minuto, ou seja, determinando que as formigas que foram e não retornaram em um dado minuto são aquelas que permaneceram no sistema.

Ao longo dos 180 minutos foi calculado o acúmulo, minuto a minuto, de formigas no sistema, a partir da soma dos valores dos minutos. Para a permanência no Início: após este primeiro cálculo, foi subtraído o valor encontrado no mesmo intervalo de minuto do trecho do meio. Para o trecho do Meio: após este primeiro cálculo, foi subtraído o valor encontrado no mesmo intervalo de minuto da Bandeja de alimento. Para o valor de permanência na Bandeja de alimento foi realizado somente o cálculo descrito acima.

2.3 Discussão

Com estes resultados foi possível detalhar a dinâmica de fluxo e ocupação da trilha nos momentos de formação e uso desta. No dia 1 foi possível observar que o número de indivíduos que entrou no trecho Inicial da trilha nos primeiros minutos (Fig.2 , Gráfico A) foi maior comparado aos demais locais, evidenciando que a atividade de exploração estava acontecendo de maneira intensa. A área era desconhecida e não havia nenhum tipo de marcação ou sinalização e, possivelmente, as forrageadoras estavam realizando a marcação da área com feromônio para as demais forrageadoras que iriam entrar na trilha. É possível observar que na volta do Dia 1 (Figura 2 , Gráfico A), no trecho Inicial, nos primeiros minutos, o número de operárias que voltou foi alto, indicando que os trechos da trilha estavam sendo explorados e essa volta para a colônia poderia ser inclusive para recrutar as demais companheiras do ninho.

Porém, no Dia 2 (Fig.2, Gráfico B) foi possível observar que é menor o número de indivíduos no início da trilha nos primeiros minutos, indicando que este trecho é um local de passagem e que, neste momento em que a trilha já foi estabelecida, não havia um engajamento na atividade de exploração. É interessante notar que o número de indivíduos que entra nos diferentes trechos da trilha é diferente, indicando que nem todas as forrageadoras percorrem toda a trilha e, menos ainda, chegam até a bandeja (fonte alimentar). No mais, foi possível mostrar

que as forrageadoras avançavam gradativamente ao longo do tempo nos trechos da trilha e bandeja (Fig.2, Gráfico A e B).

Um resultado bastante interessante foi de que nem todas as operárias que entraram na trilha chegaram até a fonte alimentar, tanto no dia 1 quanto no dia 2 (Figura 2, Gráficos A e B). E ainda, foi registrado menor número de forrageadoras na bandeja, comparado aos demais trechos (Figura 2, Gráficos A e B). Dessa forma, estes resultados mostram que somente uma parte das operárias que entram na trilha estão engajadas na atividade de corte de transporte. Uma possível explicação é o engajamento das demais forrageadoras em outras tarefas como patrulhamento, proteção da trilha, deposição de feromônio e recrutamento. Importante observar que, a despeito da enorme variação do fluxo de formigas na trilha, os fluxos de ida e volta de formigas na bandeja de folhas é o mesmo em ambos os dias, reforçando a ideia de que hajam tarefas distintas sendo realizadas.

À primeira vista, as forrageadoras que voltam sem transportar folhas parecem malsucedidas sob a ótica da Teoria do Forrageamento Ótimo (STEPHENS & KREBS, 1986; Araújo et al. 2002; Kooij et al., 2014). Embora essas forrageadoras sem carga pareçam apresentar problemas de eficiência, elas poderiam estar levando alguma informação para a colônia, recrutando (Bollazzi & Roces, 2011; Jaffe & Howse, 1979; Roces & Núñez, 1993), realizando alguma atividade de manutenção (Lewis et al., 1974) ou modulando a dinâmica de fluxo da trilha (Middleton & Latty, 2015; Gordon 2016, 2017, 2019). Segundo essa interpretação haveriam duas tarefas concomitantes, uma de buscar folhas e outra de marcar a trilha, no qual o retorno sem folhas para recrutamento seria fundamental. Dentro deste contexto, foi possível observar que o número de formigas que voltou para a colônia sem transportar fragmentos de folha foi maior comparado às que voltaram transportando em todos os trechos tanto no dia 1 quanto no dia 2 (Figura 3, Gráficos A,B, C, D, E, F). Ou seja, a tarefa de exploração foi diferente comparando os dias, contudo a busca por folhas foi semelhante.

A forma como estas duas possíveis atividades interagem poder ser observada. O número de forrageadoras que voltou sem transportar folhas variou ao longo da atividade de forrageamento. Isto ficou evidente quando esta atividade foi dividida em três momentos: (1) antes do corte, (2) momento do corte e (3) depois do

transporte do primeiro fragmento de folha (Figura 4, Gráficos A e B). No dia 1, no trecho inicial e do meio (Figura 3, Gráficos A e B) foi registrado maior número de forrageadoras que voltaram sem carregar folhas, comparado aos demais, possivelmente para recrutar as companheiras de ninho para realizar atividades na trilha e na fonte alimentar recém descoberta. Isto pode ser explicado pela “Hipótese de transferência de informações” (Roces e Nuñez, 2003; Roces 2002): na qual, em uma fonte alimentar recém descoberta, as forrageadoras comprometem suas taxas de transporte individual de material, a fim de retornar mais cedo para a colônia para transferir informações (ROSHARD & ROCES, 2011). Desta forma, assumindo que há duas tarefas simultâneas, parece ser possível hipotetizar que estas estejam competindo entre si pelo engajamento de formigas.

A observação de um outro aspecto é bastante interessante nesse contexto. A permanência dos indivíduos na trilha e bandeja diferem no dia 1 e no dia 2 (Figura 5, Gráfico A e B). No dia 1, simultaneamente vemos a área desconhecida sendo explorada e a formação da trilha (Figura 5, Gráfico A) ocorrendo. Dessa forma foi possível observar que é maior o número de forrageadoras que permanecem no trecho inicial comparado ao meio e bandeja, indicando que as operárias estariam engajadas em explorar a área e recrutar as demais. Já no dia 2, em que a trilha é conhecida, a permanência dos indivíduos é baixa no trecho inicial mostrando que este local é somente um corredor de passagem, já conhecido (Figura 5, Gráfico B) No Dia 2 trecho do Meio a permanência dos indivíduos foi maior, possivelmente para recrutar reforçando o engajamento dos indivíduos para chegarem até a fonte alimentar. Nesse contexto é importante notar que apesar das alterações de permanência entre o dia 1 e o dia 2 para os trechos iniciais, os padrões de permanência na bandeja se mantêm iguais. Isso parece indicar que os fluxos e, talvez, as formigas envolvidas nas tarefas, sejam diferentes. Dessa forma, parece reforçar que fluxos e tarefas independentes parecem estar presentes na tarefa nos dias 1 e 2, apesar de não sermos capazes de tratar de seus mecanismos de regulação.

Os resultados encontrados para o dado de permanência, principalmente nos trechos em que foram encontrados os maiores valores podem mostrar que ali poderia estar acontecendo algum tipo de ajuste. A dinâmica na permanência dos indivíduos ao longo do tempo foi observada por Carmo (2015) em trilhas

concorrentes, em que ambas as trilhas, ao longo do tempo, houve um ajuste do fluxo em uma área de forrageamento previamente estabelecida e uma área nova. A regulação local é uma estratégia utilizada devido a rapidez com que acontece (Middleton & Latty, 2016), principalmente em espécies como as cortadeiras que realizam longas trilhas, em que a área de forrageamento é proporcional ao tamanho da colônia (Lewis et al., 1974). E gradativamente este ajuste vai acontecendo ao longo da trilha devido a um atraso pelo tempo que uma operária leva para ir e vir de um determinado local (Gordon 2018).

Estes resultados mostraram o quão dinâmica é uma trilha de forrageamento em que diferentes trechos da trilha são dinâmicos, evidenciando os ajustes que acontecem ao longo do tempo. E ainda, que estes ajustes acontecem de forma diferente quando uma trilha é recém formada (Dia1) e quando ela já está estabelecida (Dia 2). Portanto, com estes resultados foi possível mostrar a dinâmica do fluxo e ocupação de uma trilha de forrageamento em dois momentos diferentes. Neste contexto, o próximo passo é entender como estes ajustes acontecem nos diferentes trechos da trilha, ao longo do tempo e tentar tratar de possíveis mecanismos de controle.

2.4 Referências

ARAÚJO, S. M., DELLA LUCIA, T. M. C., LIMA, C. A., DE SOUZA, D. J., PETTERNELLI, E. F. (2002). Foraging activity of *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* Forel (Hymenoptera, Formicidae) in Eucalyptus stands. *Acta Scientiarum Maringá*, 24(5), 1321-1325.

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

BOARETTO, M. A. C.; FORTI, L. C. Perspectivas no controle de formigas cortadeiras. *Série técnica IPEF*, v. 11, n. 30, p. 31-46, 1997.

BOLLAZI, 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. 6, n.3.2011

CARMO, D. V. Descrição da atividade de forrageamento em *Atta sexdens rubropilosa*: transferência de informação e seleção de tarefas. Tese de Mestrado. Universidade de São Paulo. 2015.

DAVIDSON, J. D.; ARAUCO-ALIAGA, R. P. CROW, S., GORDON, D. M., & GOLDMAN, M. S. Effect of interactions between harvester ants on forager decisions. *Frontiers in ecology and evolution*. V.4, p.115.2016.

DAVIDSON, J. D; GORDON, D. M. Spatial organization and interactions of harvester ants during foraging activity. *Journal of The Royal Society Interface*. V. 14, p.135 .2017.

DELLA LUCIA, TMC de et al. As formigas cortadeiras. *Sociedade de Investigadores Florestais*.. 262p. 1993.

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

GORDON, D. M. The ecology of collective behavior in ants. *Annual review of entomology*, 2019.

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

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

HÖLLDOBLER, Bert; WILSON, Edward O. Journey to the ants: a story of scientific exploration. Belknap Press of Harvard University Press, 1994.

HOLT, S. J. On the foraging activity of the wood ant. *The Journal of Animal Ecology*, p. 1-34, 1955.

- HOLT, S.J. On the Foraging Activity of the Wood Ant. *Journal of Animal Ecology*. V. 24, n. 1, p. 1-34. 1955.
- JAFFE, K.; HOWSE, P. E. The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). *Animal Behaviour*, v. 27, p. 930-939, 1979.
- KOOIJ, P. W., LIBERTI, J., GIAMPOUDAKIS, K., SCHIØTT, M., & BOOMSMA, J. J. (2014). Differences in forage-acquisition and fungal enzyme activity contribute to niche segregation in Panamanian leaf-cutting ants. *PloS One*, 9(4), e94284.
- LEWIS, T.; POLLARD, G. V.; DIBLEY, G. C. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.)(Formicidae: Attini). *The Journal of Animal Ecology*, p. 129-141, 1974.
- MARICONI, F. A. M. *As Saúvas*. Editora Agronômica "Ceres" LTDA. Piracicaba-SP. 1970.
- MIDDLETON, EJT, Latty T. Resilience in social insect infrastructure systems. *J. R. Soc. Interface*. V.13, n. 20, 2016.
- ROBINSON, J. H.; RATNIEKS F. L.W.; HOLCOMBE M. Na 42uncio-based model to investigate the roles of attractive and 42unciono pheromones in ant decision making during foraging. *Journal of Theoretical Biology*. V. 255, n. 2, p. 250-258. 2008.
- ROCES, F.; NÚÑEZ, J. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. *Animal Behaviour*. V. 45, n.1, p.135-143. 1993.
- ROCES, Flavio. Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. *The Biological Bulletin*, v. 202, n. 3, p. 306-313, 2002.
- ROSHARD, Jacqueline; ROCES, Flavio. Sequential load transport in grass-cutting ants (*Atta vollenweideri*): maximization of plant delivery rate or improved information transfer?. *Psyche* (Cambridge, 1874), 2011.
- STEPHENS DW, KREBS, JR (1986) *Foraging theory*. Princeton, NJ: Princeton University Press. APUD Stephens DW, Brown SJ, Ydenberg RC (2007) *Foraging: Behavior and ecology*. Chicago, IL: University of Chicago Press
- SUDD, J. Communication and recruitment in *Monomorium pharaonis*. *The British Journal of Animal Behaviour*. V. 5, n.3, p. 104-109. 1957.
- SUDD, J. H. Interaction between ants on a scent trail. *Nature*, v. 183, n. 4675, p. 1588-1588, 1959.
- TRANIELLO, J. F. Foraging strategies of ants . *Review of Entomology*. V. 34, p. 191-210.1989.

Capítulo 3:

Aspectos informacionais envolvidos no sistema de forrageamento coletivo de formigas cortadeiras *Atta sexdens*

Informational aspects involved in the collective foraging system of leaf-cutting ants *Atta sexdens*

Resumo

As estratégias de forrageamento apresentam diferenças no compartilhamento de informações. A comunicação por feromônios é predominante nas espécies de formigas saúvas. Juntamente com as marcações das trilhas por feromônios poderia-se ter uma outra forma de comunicação capaz de realizar ajustes locais, recrutamento para as atividades que acontecem na trilha. Nesse sentido, o comportamento de antenação poderia atuar realizando alterações na dinâmica da trilha, enquanto o feromônio indicaria o caminho que leva a alimento. Dentro deste cenário este trabalho descreveu a dinâmica com que o comportamento de antenação na atividade de forrageamento que aconteceu durante dois processos distintos: (1) formação da trilha e na (2) trilha já estabelecida. E ainda verificou se há diferença na proporção de antenação por formigas nos diferentes trechos da trilha. A proporção de antenação por formiga foi diferente no dia 1 e no dia 2 para os três trechos de trilha (início, meio e final). E ao observar o comportamento de antenação por Momento (antes do corte, corte, depois do transporte) as diferenças na proporção encontradas evidenciam o papel de modulação que o comportamento de antenação tem durante as fases do forrageamento e nos diferentes trechos da trilha.

Abstract

Foraging strategies show differences in information sharing. Communication by pheromones is predominant in leaf-cutting ants. Along with marking the trails by pheromones, one could have another communication capable of making local adjustments, recruiting for the activities that take place on the trail. In this sense, the antennation behavior could act by changing the dynamics of the trail, while the pheromone would indicate the path that leads to food. Within this scenario, this work described the dynamics with which the antennation behavior in the foraging activity happened during two distinct processes: (1) trail formation and (2) trail already established. And he also checked if there is a difference in the proportion of antennation by ants.

3.1 Introdução

Nas colônias de formigas não há um controle por meio de um sistema de comunicação central das tarefas a serem realizadas (GOSS et al. 1989; FITZGERALD & COSTA, 1986; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; BECKERS et al., 1990; GORDON 1993). Desta forma, é necessário que as operárias sejam capazes de regular as atividades, como cuidado com a prole ou o forrageamento coletivo de maneira descentralizada (JAFFE, 1979; GOSS et al. 1989, HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; GORDON, 1993; TRANIELLO, 1989; DELLA LUCIA, 1993; GORDON, 1996; CZACZKES et al., 2015). Em formigueiros grandes, como encontrados em *Atta sexdens*, o desafio de realizar as atividades de forrageio depende da comunicação para mediá-lo desde o início (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DELLA LUCIA, 1993; HÖLLDOBLER & WILSON, 2011).

O forrageio se inicia com a saída de operárias em busca de folhas para alimentar o fungo com o qual realizam simbiose (SUDD, 1957; WEBER 1966; GORDON 1993). Ao encontrar uma fonte alimentar, voltam para a colônia para recrutar as demais (Goss et al., 1989; DUSSUTOUR et al., 2005). No caminho depositam feromônios (AUTUORI, 1941; DELLA LUCIA 1993, HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; BILLEN, 2006; MARICONI, 1970). Esta trilha química guiará as demais até a fonte alimentar para que possam realizar o corte e transporte folhas para o ninho (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DELLA LUCIA 1993; HÖLLDOBLER & WILSON, 2011, MARICONI, 1970; ADLER & GORDON, 1992). No entanto, as tarefas de exploração do ambiente e de busca de folhas parecem seguir padrões menos estruturados (ver Capítulo 1). Assim, seria esperado que os mecanismos de regulação do fluxo pudessem garantir tal estruturação.

O comportamento de deposição de feromônios, concomitantemente à realização da tarefa de exploração, agiriam como um regulador, por meio de um mecanismo de feedback (Traniello, 1989), determinando o padrão de fluxo nas trilhas envolvidos na busca de folhas: indivíduos transitando (indo e vindo) ao longo do tempo (AUTUORI, 1941; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DELLA LUCIA, 1993;). Tal processo de comunicação serviria como um mecanismo de controle das respostas de forrageamento, capaz de gerar alterações regulatórias que determinam

a organização diária e sazonal do forrageio (TRANIELLO, 1989), em que a marcação por feromônio oferece um padrão gradativo de alteração da atratividade da trilha (ROBINSON, 2008^a; ROBINSON, 2008b). No entanto, alguns eventos conspícuos, como o início da atividade de corte ou a passagem da primeira folha, podem alterar de maneira repentina o valor de atratividade da trilha (CARMO, 2017), assim como o fim do estoque de folhas poderia ser. Parece razoável que para entender como as tarefas de corte e transporte de folha são reguladas durante a atividade de forrageamento, seja necessário estudar quais seriam estes eventos e quais seriam suas consequências durante a execução desta atividade.

No decorrer do forrageamento é observado o comportamento de antenação, considerado uma forma de comunicação (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; GORDON, 1993; GORDON, 1992; O'DONNELL & BULOVA, 2007) entre as forrageadoras (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DELLA LUCIA, 1993; AUTUORI, 1941). A antenação ou *head-on encounters* consiste no rápido toque das antenas entre indivíduos que estão vindo de sentidos opostos (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; GORDON, 1992). A taxa de contato da antenação pode, portanto, fornecer feedback que influencia a troca de tarefas e a transição entre atividade e inatividade (DAVIDSON et al., 2016, 2017; GORDON, 2019, GORDON 2021). Sendo assim, nas espécies de formigas existentes os padrões do comportamento de antenação podem ser diferentes, de acordo com o contexto e estratégias de forrageamento que utilizam (GORDON 1993, HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; GORDON, 2019, GORDON 2021).

Dessa forma, é importante levar em consideração os aspectos particulares de cada modelo experimental a partir de suas regras locais. Um trabalho realizado com a espécie de formiga sementeira *Pogonomyrmex barbatus*, mostrou que operárias que estão no ninho respondem a taxas de interações com operárias que vieram do forrageio. Isso ocasiona um aumento da taxa de saída das companheiras de ninho (PLESS, et al., 2015; DAVIDSON et al., 2016; DAVIDSON et al., 2017). Essas interações permitem que a colônia regule seu comportamento e responda a mudanças. A investigação da alocação do esforço em colônias de formigas contribui para entender como as interações locais produzem o comportamento coletivo de todo o sistema (GOSS et al. 1989; FITZGERALD & COSTA, 1986; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; BECKERS et al., 1990; GORDON 1993; GORDON 1992;

O'DONNELL & BULOVA, 2007; PLESS et al., 2015). A quantidade de antenações pode ser alterada em função de características particulares relevantes, como a qualidade do alimento (BOLLAZZI & ROCES, 2011; ROCES & NÚÑEZ, 1993).

O comportamento de antenação também foi estudado na espécie de formiga cortadeira *Acromyrmex heyeri*, formadoras de trilhas de forrageamento com deposição de feromônio (BOLLAZZI & ROCES, 2011). No momento de formação da trilha houve um aumento na frequência do comportamento de antenação entre os indivíduos. Já na trilha estabelecida, a frequência do comportamento de antenação diminuiu. Isto foi interpretado como uma evidência de que no início da atividade de forrageamento era importante levar informações para as companheiras da colônia, recrutando mais indivíduos. Já na trilha estabelecida era o momento de realizar o corte e transporte de folhas e não seria mais necessário o recrutamento de novas formigas. Portanto, o engajamento nestas atividades explicaria a diminuição do número de comportamentos de antenação que foram observados neste segundo momento (BOLLAZZI & ROCES, 2011). Dessa forma, como indicado pelos autores, as formigas parecem levar ao ninho não apenas folhas, mas também informação.

As forrageadoras na trilha ajustam seu comportamento em resposta a muitos tipos de *head-on encounters* (GORDON, 2018). Em um trabalho realizado com a espécie *Atta sexdens* foi observada a comunicação em tarefas concorrentes na atividade de forrageamento, na qual uma área era de exploração, nova, enquanto a outra área era uma trilha previamente estabelecida (CARMO, 2015). Houve diferença na proporção de antenações nas duas áreas indicando que estas tiveram papel na regulação do fluxo que foi alterado em ambas as áreas. E ainda, 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 área em que havia uma trilha previamente estabelecida. Isso parece reforçar que mecanismos diferentes de comunicação mediam tais efeitos de engajamento. Dessa forma, estudar o comportamento de antenação em diferentes espécies de formiga ajuda a entender os aspectos particulares de cada modelo experimental a partir de suas regras locais, afinal há espécies de formigas vivendo em diferentes biomas, e diferentes estratégias de forrageamento vão apresentar diferenças no compartilhamento de informações (O'DONNELL & BULOVA, 2007; JANDT & GORDON, 2016). Portanto, é necessário descrever a dinâmica

com que o comportamento de antenação acontece ao longo de uma trilha de forrageamento (CARMO, 2015).

Tal evidência reforça a noção de que outros eventos conspícuos, como o início do corte ou do transporte de folhas, poderiam alterar o engajamento nas tarefas a serem executadas na atividade de forrageamento. A marcação de trilhas se estabelece como um importante pano de fundo para o comportamento de forrageio. Acima deste cenário um conjunto de outros comportamentos de valor informativo, como a antenação, teriam papel na regulação dos comportamentos a serem exibidos coletivamente.

Os trabalhos acima mostram que estes dois mecanismos de compartilhamento de informação entre as formigas cortadeiras, o (1) feromônios de trilha e a (2) antenação, estariam agindo simultaneamente na regulação do sistema de forrageamento coletivo. Se o comportamento de antenação regula a atividade de forrageamento, poderia-se pensar que a frequência com que este comportamento aparece quando uma trilha está sendo estabelecida seja diferente de quando a trilha já foi formada, e ainda, variar sua frequência ao longo dos trechos da trilha. Dessa maneira, é necessário entender melhor os fatores que influenciam na dinâmica com que as tarefas na atividade de forrageamento acontecem. Mais especificamente, definir detalhadamente como esta camada informacional, expressa pela antenação, está associada ao comportamento coletivo, induzindo o fluxo, ocupação, corte e transporte de folhas no estabelecimento de uma trilha de forrageio e seu uso quando já está formada. O presente trabalho avalia o papel do comportamento de antenação, em diferentes trechos da trilha, na indução de fluxo, ocupação, corte e transporte de folhas: tanto na formação de uma trilha quanto em uma trilha já estabelecida.

Dentro deste cenário este trabalho descreveu a dinâmica do comportamento de antenação na atividade de forrageamento que acontece durante dois processos distintos: (1) formação da trilha e na (2) trilha já estabelecida. E ainda verificou se há diferença na proporção de antenação por formigas nos diferentes trechos da trilha.

3.2 Materiais e Métodos

Foram utilizadas para a realização do trabalho quatro colônias adultas, mantidas no biotério do Laboratório de Ciências da Cognição no Instituto de Biociências da USP de São Paulo-Brasil. A partir de cada colônia foi separada uma sub-colônia, totalizando 4 réplicas experimentais. Estas foram mantidas sob ciclo 12/12 claro e escuro (luz acesa das 6h às 18h), com condição de temperatura e umidade controladas e alimentadas *ad libitum* com folhas de *Acalipha* sp.

3.2.1 Arranjo Experimental:

O experimento foi realizado com o uso de um corredor construído com paredes de acrílico transparente e fundo de acrílico branco, com a parte superior aberta, contendo as seguintes medidas: 1 m de comprimento, 10 cm de largura por 10 cm de altura, conforme mostra a Fig. 6.

Três pontos de filmagem foram delimitados para realizar a coleta de dados: no Início, Meio e Final da trilha, com área de filmagem de 10cmx10cm cada, e na entrada da bandeja de alimentação (fonte alimentar), conforme ilustra a Fig. 1. Para que se pudesse controlar o depósito de feromônios, tanto a base como as laterais do corredor e da bandeja foram recobertos por placas de vidro removíveis de igual tamanho das placas que formam o caminho. Previamente ao início de cada réplica, para retirada de qualquer resíduo, as placas de vidro foram lavadas com detergente alcalino Extran® na concentração 10%. Em seguida, as placas foram colocadas em uma estufa a 150° durante uma hora, e por fim, lavadas com hexano P.A.

3.2.2 Protocolo Experimental:

O experimento ocorreu em dois dias consecutivos: Dia 1- Formação da Trilha de Forrageamento e Dia 2- Trilha Estabelecida.

Dia 1- Formação da Trilha :

A conexão que ligava a caixa da colônia com o corredor e o corredor com a bandeja foi aberta às 19 horas, uma hora após início do ciclo de escuro. As

operárias puderam se deslocar livremente no corredor até a bandeja contendo folhas. Foram realizadas três horas de filmagens (das 19h às 22h) no: (1) trecho Inicial, (2) Meio e (3) Final (4) Bandeja, sendo que estes dois últimos trechos foram filmados utilizando a mesma câmera, conforme mostra o esquema da Figura 1 B. Após a filmagem as operárias continuaram com acesso livre ao corredor e folhas até 18h do Dia 2.

Dia 2- Trilha Estabelecida:

Às 18 horas do dia 2 a conexão entre a colônia e o corredor foi interrompida e as operárias foram retiradas do corredor e bandeja com folhas e devolvidas à colônia. Às 19 horas os trechos foram reconectados e foram realizadas 3 horas de filmagem (das 19h às 22h) nos pontos: (1) Início, (2) Meio e (3) Final, (4) Bandeja, da mesma forma que realizado no Dia 1.

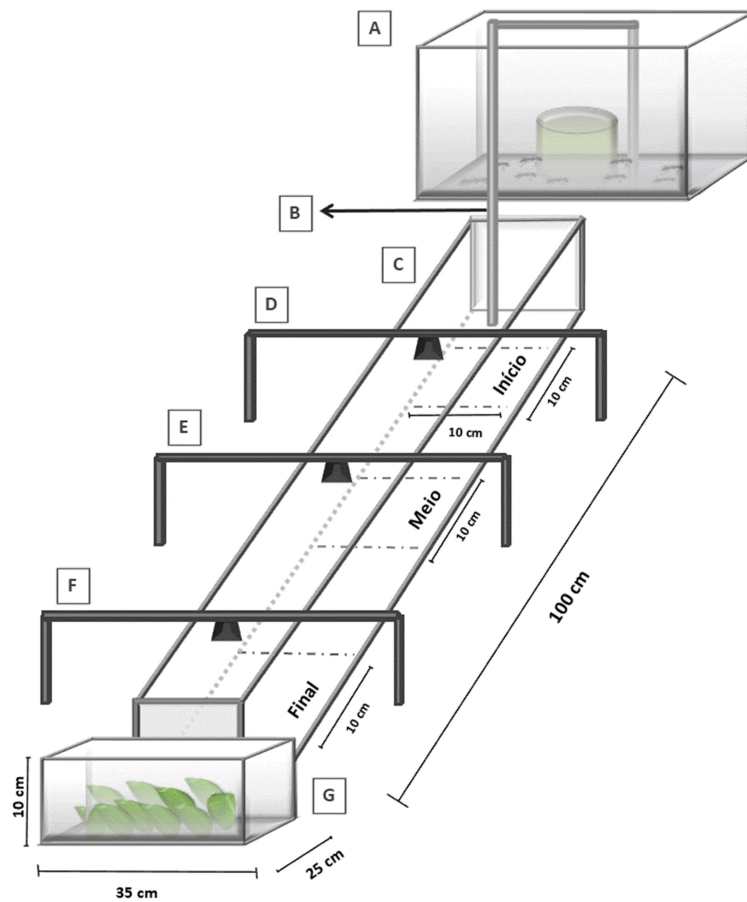


Figura 6: Esquema do Arranjo experimental. **A:** representa a caixa com o ninho de *Atta sexdens* **B:** indica a ponte utilizada para conectar o ninho ao corredor. **C:** indica o corredor em que aconteceram as coletas de dados, e os três pontos de filmagem marcados pelas linhas pontilhadas no chão do corredor. (10cm x10cm) no Início, Meio e Final. **D:** posicionamento das câmeras utilizadas para realizar as filmagens no trecho Inicial da trilha. **E:** posicionamento da câmera utilizada para realizar as filmagens no trecho do Meio da trilha. **F:** posicionamento da câmera utilizada para realizar as filmagens no trecho Final da trilha, onde era possível também observar a entrada e saída da conexão que ligava o corredor e a bandeja de bolhas. **G:** bandeja contendo folhas, conectada ao final do corredor.

3.2.3 Coleta de dados:

Para realizar as três horas de filmagem (180 minutos) foram utilizadas três Webcam Microsoft Lifecam HD 720P 5MP de Alta Definição H5D-00002. Uma câmera foi utilizada no trecho Inicial da trilha, outra no Meio e uma terceira para filmar simultaneamente o Final e a entrada para a Bandeja de folhas. As filmagens foram realizadas no escuro, apenas com auxílio de iluminação de luz vermelha. Os vídeos foram analisados utilizando um software de contagem desenvolvido pelo pesquisador Marcelo Arruda de Toledo Fiuza do Laboratório de Ciência da Cognição- IB, USP-SP.

3.2.4 Organização dos registros comportamentais e análises de dados

Os dados não passaram em uma análise de normalidade de Shapiro-Wilk, tendo sido adotada uma análise GLM com modelo de Poisson. Para fins de análise foram considerados as variáveis fixas DIA (2 – DIA1 e DIA2), LOCAL (3 – Início, Final e Bandeja), BLOCO (15 – cada um de 12 minutos) e MOMENTO (3 – Antes do corte, Após corte e antes do transporte, Após transporte). As variáveis dependentes foram FLUXO (IDA E VOLTA) e ANTENAÇÃO.

A) Análise dos comportamentos de Antenação.

Os comportamentos registrados foram organizados inicialmente em intervalos de 1 minuto, totalizando 180 minutos. Foi calculada a proporção de antenações por formiga em cada intervalo de minuto (total de antenações no minuto dividido pelo total de formigas). Para fins de análise dos dados, estes foram organizados de duas maneiras distintas: em blocos de 12 minutos e separados em três momentos, definidos por antes de corte, corte e transporte (ver adiante).

II) Análise em Blocos de 12 minutos

Foi contabilizado o número de antenações por minuto observadas ao longo da atividade de forrageamento. Posteriormente, para realizar as análises, os registros foram organizados em intervalos de 12 minutos, totalizando 15 blocos.

III) Análise de Momento:

Foi marcado o minuto em que houve, em cada réplica e Dia de experimento, em que a primeira folha era cortada por uma forrageadora na bandeja (fonte alimentar). Dessa forma, foi possível fazer uma análise de MOMENTO no qual os registros do comportamento de antenação foram separados em três fases: (1) ANTES do CORTE de Folhas, (2) CORTE de folhas, (3) TRANSPORTE de Folhas para o ninho. Dessa forma foi possível fazer a comparação entre as forrageadoras que voltaram sem transportar folhas durante estes três momentos da atividade de forrageamento.

3.3 Discussão e Conclusão

A partir das análises dos dados foi possível observar que há uma mudança na proporção de antenações por formiga observada na comparação entre o Dia 1 e o Dia 2 (Figura 7, Gráfico A, B). A análise por MOMENTO (antes do corte, corte, depois do transporte) deixa evidente o papel de modulação que o comportamento de antenação tem durante as fases do forrageamento (antes do corte, corte, depois do transporte) e nos diferentes trechos da trilha (Figura 8, Gráfico A e B).

Conforme os resultados apresentados no capítulo 2, as formigas cortadeiras iniciam seu processo de forrageamento pela ocupação da trilha, sendo esta uma trilha nova, dedicam grande esforço de permanência no trecho inicial. Já na trilha conhecida, tendem a permanecer menos e ir mais diretamente até a fonte de alimento. Em acordo com esta descrição, as análises do que ocorre com a antenação mostram que estas se alteram quando há exploração ou uso da trilha. Assim, é possível observar que no dia 2 (Figura 7, Gráfico B) as antenações diminuem, mas com maior ocorrência de antenações no trecho final. Parece possível especular que tal padrão esteja em acordo com o que se observou no capítulo 2, em que parece haver padrões de exploração e uso concomitantes, mas ao menos parcialmente independentes, uma vez que a trilha se torna um local conhecido no dia 2. Sendo esta uma trilha funcional, ou seja, que será utilizada para a obtenção de recursos, o corte e o transporte de folhas é indissociável da forma como as

formigas ocupam e se comportam nesta. Isso fica claro quando analisamos os dados organizados em função do momento: ao analisarmos as antenações com vistas ao corte e transporte um padrão claro emerge.

Esses resultados mostram que a antenação parece ter papel importante nas relações comportamentais que distinguem o Dia 1, em que a exploração de um espaço novo e a formação da trilha estão acontecendo, enquanto que no Dia 2, acontece o uso de uma trilha previamente marcada. Vale ressaltar que não apenas este efeito entre dias está presente, mas também é possível visualizar um efeito de interação entre o efeito de DIA x MOMENTO e DIA x MOMENTO x LOCAL. Isso indica que é possível observar uma alteração na forma como os efeitos se relacionam nos diferentes dias e trechos de trilha que também diferem.

As frequências de antenações podem ocasionar um ajuste das tarefas, influenciando na troca, transição entre atividade e inatividade (DAVIDSON et al., 2016, 2017; GORDON, 2019). Neste contexto, é possível que os padrões do comportamento de antenação sejam diferentes, de acordo com o contexto e estratégias de forrageamento (GORDON 1993, HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; GORDON, 2019, GORDON, 2021). Este trabalho mostra, ainda, que os ajustes acontecem diferentemente nos trechos de trilha, ou seja, as mudanças não necessariamente acontecem por toda a trilha e sim em um dado ponto.

As formigas levam mais que folhas para a colônia: levam também informação (BOLLAZI, M. & ROCES, 2011). Mais ainda, inserem estas informações dentro de um contexto estratégico onde mais de um modo de recrutamento está presente.

Neste contexto, estudar a plasticidade do comportamento de antenação pode ajudar a entender como o ajuste das tarefas na atividade de forrageamento acontecem. E ainda, o quanto este ajuste pode acontecer frente a desafios, alterações ambientais na atividade de forrageamento.

3.4 Referências

ADLER, Frederick R.; GORDON, Deborah M. Information collection and spread by networks of patrolling ants. **The American Naturalist**. V. 140, n. 3, p. 373-400, 1992.

BECKERS, R.; DENEUBOURG, J.L., GOSS, S., PASTEELS, J.M. Collective decision making through food recruitment. **Insectes Sociaux**. V. 37, p. 258–267.1990 .

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

BOLLAZI, 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. 6, n.3.2011.

CARMO, D. V. Descrição da atividade de forrageamento em *Atta sexdens rubropilosa*: transferência de informação e seleção de tarefas. Tese de Mestrado. Universidade de São Paulo. 2015.

CARMO, D. V., LEITE, P. R., HELENE, A. F. Para além dos Feromônios: Outros fatores que poderiam modular a atividade de forrageamento em saúva (*Atta sexdens rubropilosa*) **ANAIS DO XXXV ENCONTRO ANUAL DE ETOLOGIA**. Vol .2, p. 67. 2017

CZACZKES, T. J.; CZACZKES, B.; IGLHAUT, C., HEINZE, J. Composite collective decision-making. **Proc. R. Soc. B**. v. 282(1809). 2015.

DAVIDSON, J. D.; ARAUCO-ALIAGA, R. P. CROW, S., GORDON, D. M., & GOLDMAN, M. S. Effect of interactions between harvester ants on forager decisions. **Frontiers in ecology and evolution**. V.4, p.115.2016.

DAVIDSON, J. D; GORDON, D. M. Spatial organization and interactions of harvester ants during foraging activity.**Journal of The Royal Society Interface**. V. 14, p.135 .2017.

DELLA LUCIA, TMC de et al. As formigas cortadeiras. **Sociedade de Investigadores Florestais**. 262p. 1993.

DUSSOUTOUR, 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.

- FITZGERALD, T. D.; JAMES, T.C. III. "Trail-based communication and foraging behavior of 55unci colonies of forest tent caterpillars (Lepidoptera: Lasiocampidae). **Annals of the Entomological Society of America**. V. 79.6, p. 999-1007.1986
- GORDON, D. M. Movement, encounter rate, and collective behavior in ant colonies. **Annals of the Entomological Society of America**. 114(5), 541-546. 2021.
- GORDON, D. M. The ecology of collective behavior in ants. **Annual review of entomology**. 2019.
- GORDON, D. M. The organization of work in ants colony. **Nature**. V. 380, p. 14, 1996.
- GORDON, D. M. What is the 55unciono f encounter patterns in ant colonies? **Animal Behavior**. V. 45. P. 1083-100. 1993.
- Gordon, D.M. How colony growth affects forager intrusion between neighboring harvester ant colonies. **Behav Ecol Sociobiol**. V. 31, p.417–427.1992.
- GOSS S, ARON S, DENEUBOURG JL, PASTEELS JM. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. **Naturwissenschaften**. 76: 579– 581. 1989
- GOSS, S; ARON, S. Self-organized shortcuts in the Argentine ant. **Naturwissenschaften** 76.12 : 579-581.1989.
- GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. **Insetos: fundamentos da entomologia**. 5ª. Edição. p. 820-821. 2017.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O.. **The Leaf-Cutter Ants**. W. W. Norton & Company. New York. 2011.
- HÖLLDOBLER, B; WILSON, E.O. **The ants**. The Belknap Press of Harvard University Press Cambridge. Massachusetts. 1990.
- JAFFE, K.; HOWSE, P. E. The mass recruitment system of the leaf cutting ant, *Atta cephalotes* (L.). **Animal Behaviour**. V. 27, p. 930-939, 1979.
- JANDT, J. M.; GORDON, D. M. The behavioral ecology of variation in social insects. **Current opinion in insect Science**. V. 15, p. 40-44, 2016.
- MARICONI, F. A. M. **As Saúvas**. Editora Agronômica "Ceres" LTDA. Piracicaba-SP. 1970.
- 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.
- PLESS, E.; QUEIROLO, J.; PINTER-WOLLMAN, N.; CROW, S.; ALLEN, K.; MATHUR, M. B.; GORDON, D. M. Interactions increase forager availability and activity in harvester ants. **PloS one**. V. 10, n.11.2015.

ROBINSON, E.; GREEN, K.; JENNER, E.; HOLCOMBE, M.; RATNIEKS, F. . Decay rates of attractive and 56unciono pheromones in na ant foraging trail network. **Insectes sociaux**. V.55, p. 246-251.2008.b

ROBINSON, J. H.; RATNIEKS F. L.W.; HOLCOMBE M. Na 56uncio-based model to investigate the roles of attractive and 56unciono pheromones in ant decision making during foraging. **Journal of Theoretical Biology**. V. 255, n. 2, p. 250-258. 2008. A

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

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

TRANIELLO, J. F. Foraging strategies of ants . **Review of Entomology**. V. 34, p. 191-210.1989.

WEBER, N. A. Fungus-Growing Ants. **Science**. V. 153, issue 3736, p. 587-604.1966.

Capítulo 4.

Compartilhamento de Informações na trilha frente a uma perturbação na fonte alimentar.

Information sharing on the leaf-cutting ant trail in a situation of disturbance in the food source.

Resumo

As condições das trilhas utilizadas pelas formigas saúvas mudam constantemente. Estas trilhas são longas podendo chegar a metros de distância do ninho. Dessa forma, ajustes comportamentais são realizados para atender a demanda das tarefas que são realizadas durante a atividade de forrageamento, seja de manutenção, defesa, corte ou transporte de folhas. Sendo assim, o compartilhamento de informações para a realização destas atividades é fundamental. Neste contexto, este trabalho investigou o efeito do impedimento do transporte de folhas para a colônia, durante um período de tempo, e o impacto na dinâmica do comportamento de antenação, fluxo e a permanência das operárias para a formação e uso de uma trilha de forrageamento. Durante uma hora os fragmentos cortados pelas forrageadoras na fonte alimentar foram retirados, impossibilitando assim o transporte para o ninho. Foi possível observar a resposta das forrageadoras frente a esta intervenção. Durante o bloqueio houve maior proporção de antenação por formigas na tentativa de recrutar mais indivíduos para a fonte alimentar. Outro dado bastante interessante foi a diferença no impacto da intervenção comparando os Dias 1 e 2. No dia 1 ao entrar em contato pela primeira vez com o bloqueio de transporte a proporção de antenação e o fluxo de formigas na trilha foi maior. No dia 2 houve um processo de habituação, em que os valores de fluxo e antenação foram semelhantes ao Dia 2 do grupo controle. Estes dados mostram o alto grau de resiliência que as forrageadoras possuem durante a atividade de forrageamento.

Abstract

The conditions of the trails used by the leaf-cutting ants change constantly. These trails are long and can reach meters away from the nest. Thus, behavioral adjustments are made to meet the tasks that are performed during the foraging activity, whether maintenance, defense, cutting or leaf transport. Therefore, sharing information to carry out these activities is fundamental. Within this 57unciono, this work investigated whether the 57unciono f57en leaf transport to the colony, over a period of time, alters the dynamics of the antennation, flow and permanence behavior of workers in the formation and use of a foraging trail. For na hour, the fragments cut by the foragers in the food source were removed, making transport to the nest impossible. It was possible to observe the response of foragers to this intervention. During the blockade there was a higher proportion of antennation by ants in na attempt to recruit more limited to the food source. Another very interesting fact was the difference in the 57unciono the intervention comparing Days 1 and 2. On day 1, when contacting the transport block for the first time, the proportion of antennation and flow of formulas on the trail was higher. On day 2 there was na habituation process, in which the flow and antennation values were similar to those on Day 2 of the control group. These data show the high degree of resilience that foragers have during a foraging activity.

4.1 Introdução

O forrageamento coletivo realizado pelos insetos sociais é uma atividade que depende da tomada de decisão individual e coletiva frente a uma situação (Camazine et al. 2001; Detrain et al. 1999; Detrain e Deneubourg 2006). Assim, novos desafios ambientais geraram novas decisões. Por exemplo, Dussutour et al. (2009) observaram mudanças no tamanho dos fragmentos cortados e transportados ao colocar uma placa em cima da trilha limitando a sua altura. Esta alteração física da trilha ocasionou o aumento da eficiência, uma vez que o número de transportes dobrou. Dessa forma, o sucesso da atividade coletiva das forrageadoras frente aos desafios que constantemente acontecem durante o forrageamento e é possível assumir que estas dependam de estratégias de comunicação.

Nesse sentido, a comunicação garante que informações possam ser compartilhadas entre as forrageadoras, permitindo assim que ajustes comportamentais aconteçam e que possibilitem a realização das tarefas necessárias (Seeley 1995; JANDT & GORDON, 2016; DAVIDSON et al., 2017; Gordon 1996, 2019). Assim, decisões coletivas acontecem por meio do compartilhamento de informações locais e parciais entre indivíduos por meio da comunicação direta ou indireta (Bonabeau et al. 1997, JANDT & GORDON, 2016, GORDON, 2019). Na espécie de formiga cortadeira *Atta sexdens* a comunicação indireta na atividade de forrageamento acontece por meio do depósito de feromônio feito pelas forrageadoras na superfície da trilha indicando o caminho do ninho até a fonte alimentar. Já a comunicação direta acontece por meio do comportamento de antenação, no qual operárias que caminham de direções opostas se tocam por meio das antenas e continuam a sua rota em sentidos opostos (Holldobler & Wilson 1990).

Para entender o comportamento coletivo são necessários estudos que avaliem o contexto em que as mudanças ambientais ocorrem para entender o ajuste comportamental que é realizado pelas formigas na colônia e na atividade de forrageamento (Gordon, 2019). Holldobler & Wilson 1990 apresentam uma hipótese quanto ao compartilhamento de informações entre as forrageadoras: as formigas tocam com suas antenas o exoesqueleto das companheiras de ninho para sentir o odor delas. Nesse contexto, uma operária que está dentro do ninho tocaria com suas antenas o exoesqueleto da companheira que veio da área de forrageamento, sentindo assim o seu odor, o que poderia ocasionar a sua saída para forragear. A

forageadora que volta da fonte alimentar traz informações quanto ao cheiro do alimento que cortou, transportou e quando chega na colônia as companheiras de ninho a antenam e saem para forragear. Seguindo essa ideia, a pergunta que surge é: se a forrageadora entrasse em contato com o alimento, cortasse, mas não pudesse transportar para a colônia o que aconteceria com a dinâmica de forrageamento? O compartilhamento de informações seria alterado e essa ausência do fragmento de folha na colônia poderia alterar o fluxo para um maior ou menor engajamento de forrageadoras na trilha até a fonte alimentar?

Segundo os resultados apresentados no capítulo 2 e 3 desta tese, os ajustes de fluxo, permanência e antenação são diferentes nos trechos da trilha. Dessa forma, ao causar o impedimento do transporte de folha para a colônia poderia-se criar uma condição experimental na qual seria observado o impacto no compartilhamento de informações diante de um estresse ocasionado na fonte alimentar e ainda quais alterações aconteceriam quanto ao fluxo e permanência na trilha.

Neste cenário, este trabalho investigou o efeito do impedimento do transporte de folhas para a colônia, durante um período de tempo, e o impacto na dinâmica do comportamento de antenação, fluxo e a permanência das operárias para a formação e uso de uma trilha de forrageamento.

4.2 Materiais e Métodos

Foram utilizadas para a realização do trabalho quatro colônias adultas de *Atta sexdens*, com mais de 3 anos, mantidas no biotério do Laboratório de Ciências da Cognição no Instituto de Biociências da USP de São Paulo-Brasil. A partir de cada colônia foi separada uma sub-colônia, totalizando 4 réplicas experimentais. Estas foram mantidas sob ciclo 12/12 claro e escuro (luz acesa das 6h às 18h), com condição de temperatura e umidade controladas e alimentadas *ad libitum* com folhas de *Acalypha* sp.

4.2.1 Arranjo Experimental:

O experimento foi realizado com o uso de um corredor construído com paredes de acrílico transparente e fundo de acrílico branco, com a parte superior aberta, contendo as seguintes medidas: 1 m de comprimento, 10 cm de largura por 10 cm de altura, conforme mostra a Fig. 1. Três pontos de filmagem foram delimitados para realizar a coleta de dados: no (1) Início, (2) Meio e (3) Final da trilha e entrada da bandeja de alimentação (fonte alimentar), conforme ilustra a Figura 9.

Para que se pudesse controlar o depósito de feromônios, tanto a base como as laterais do corredor e da bandeja foram recobertos por placas de vidro removíveis de igual tamanho das placas que formam o caminho. Previamente ao início de cada réplica, para retirada de qualquer resíduo, as placas de vidro foram lavadas com detergente alcalino Extran® na concentração 10%. Em seguida, as placas foram colocadas em uma estufa a 150° durante uma hora, e por fim, lavadas com hexano P.A.

4.2.2 Protocolo Experimental:

Foram realizadas duas condições e em ambas o experimento ocorreu em dois dias consecutivos: Dia 1- Formação da Trilha de Forrageamento e Dia 2- Trilha Estabelecida.

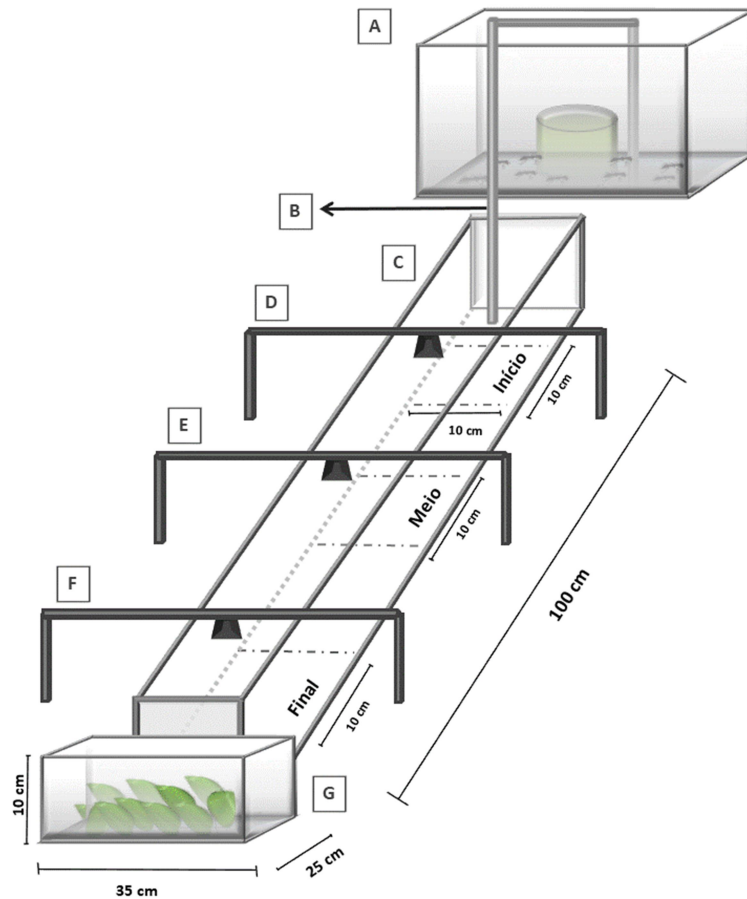


Figura 9: Esquema do Arranjo experimental. **A:** representa a caixa com o ninho de *Atta sexdens* **B:** indica a ponte utilizada para conectar o ninho ao corredor. **C:** indica o corredor em que aconteceram as coletas de dados, e os três pontos de filmagem marcados pelas linhas pontilhadas no chão do corredor. (10cm x10cm) no Início, Meio e Final. **D:** posicionamento das câmeras utilizadas para realizar as filmagens no trecho Inicial da trilha. **E:** posicionamento da câmera utilizada para realizar as filmagens no trecho do Meio da trilha. **F:** posicionamento da câmera utilizada para realizar as filmagens no trecho Final da trilha, onde era possível também observar a entrada e saída da conexão que ligava o corredor e a bandeja de bolhas. **G:** bandeja contendo folhas, conectada ao final do corredor.

4.2.3 Condição Controle

Dia 1- Formação da Trilha :

A conexão que ligava a caixa da colônia com o corredor e o corredor com a bandeja foi aberta às 19 horas, uma hora após início do ciclo de escuro. As operárias puderam se deslocar livremente no corredor até a bandeja contendo folhas. Foram realizadas três horas de filmagens (das 19h às 22h) no (1) trecho Inicial, (2) Meio e (3) Final, e (4) Bandeja, sendo que estes dois últimos trechos foram filmados utilizando a mesma câmera, conforme mostra o esquema da Figura 9. Após a filmagem as operárias continuaram com acesso livre ao corredor e folhas até 18h do Dia 2.

Dia 2- Trilha Estabelecida:

Às 18 horas do dia 2 a conexão entre a colônia e o corredor foi interrompida e as operárias foram retiradas do corredor e bandeja com folhas e devolvidas à colônia. Às 19 horas os trechos foram reconectados e foram realizadas 3 horas de filmagem (das 19h às 22h) nos pontos: (1) Início, (2) Meio e (3) Final, (4) Bandeja, da mesma forma que realizado no Dia 1.

4.2.4 Condição Experimental : Bloqueio do Transporte de Folhas:

Foram realizados os mesmos procedimentos descritos na condição controle para o Dia 1 e 2. E a partir do primeiro corte de folha, durante uma hora, todas as folhas cortadas pelas forrageadoras foram retiradas imediatamente com auxílio de uma pinça longa. Dessa forma, as forrageadoras poderiam voltar para o ninho, porém sem transportar. Após uma hora, foi liberado o transporte de folhas para o ninho. Este procedimento foi realizado no Dia 1 e no Dia 2.

4.2.4 Coleta de dados:

Para realizar as três horas de filmagem (180 minutos) foram utilizadas três Webcam Microsoft Lifecam HD 720P 5MP de Alta Definição H5D-00002. Uma câmera foi utilizada no trecho Inicial da trilha, outra no Meio e uma terceira para filmar simultaneamente o Final e a entrada para a Bandeja de folhas. As filmagens foram realizadas no escuro, apenas com auxílio de iluminação de luz vermelha. Os vídeos foram analisados utilizando um software de contagem desenvolvido pelo pesquisador Marcelo Arruda de Toledo Fiuza do Laboratório de Ciência da Cognição- IB, USP-SP.

4.2.5 Organização dos registros comportamentais e análises de dados

Os dados não passaram em uma análise de normalidade de Shapiro-Wilk, tendo sido adotada uma análise GLM com modelo de Poisson. Para fins de análise foram considerados as variáveis fixas DIA (2 – DIA1 e DIA2), LOCAL (3 – Início, Final e Bandeja), BLOCO (15 – cada um de 12 minutos) e FOLHA (3 – Antes do corte, Após corte e antes do transporte, Após transporte). As variáveis dependentes foram FLUXO (IDA E VOLTA), PERMANÊNCIA e TRANSPORTE (volta com e sem folha).

Inicialmente os comportamentos registrados foram organizados em intervalos de 1 minuto, totalizando 180 minutos. Para fins de análise, os dados foram separados em três momentos, definidos por antes de corte, corte e transporte (ver adiante).

A) Análise de Momento

Foi marcado o minuto em que ocorreu o primeiro corte de folha na bandeja em cada réplica e Dia de experimento. Dessa forma, foi possível fazer uma análise de MOMENTO no qual os registros do comportamento de antenação foram separados em três fases: (1) ANTES do CORTE de Folhas, (2) CORTE de folhas, (3) TRANSPORTE de folhas para o ninho.

I) Análise dos comportamentos de Ida e Volta

IDA: O fluxo de formigas em direção às folhas se refere àquelas que, ao cruzar a área de filmagem, se direcionaram para as folhas. As formigas que cruzaram a área do Início poderiam ser observadas no Meio e Final.

VOLTA: se refere ao fluxo de formigas que cruzou a área de filmagem em direção à colônia para cada um dos trechos da trilha.

II) Análise de volta com e sem transportar folhas

Foram registrados os indivíduos que voltaram transportando folhas e os que voltaram sem transportar folhas para a condição controle e experimental.

III) Análise de TRANSPORTE.

Foram registrados os indivíduos que voltaram com folha, ou seja, indivíduos que deixaram a área da Bandeja em direção ao ninho carregando fragmento de folha. Também foi observado e registrado para todas as réplicas, dias e trechos da trilha o minuto em que aconteceu o primeiro corte de fragmento de folha na bandeja e o minuto em que aconteceu o primeiro transporte de folha para o ninho.

IV) Análise de minutos entre o corte e o primeiro transporte no trecho Final para a condição controle e experimental.

Foi registrado o minuto em que aconteceu o corte e foi registrado o minuto em que aconteceu o primeiro transporte para cada réplica, Dia e condição. Para cada réplica, o valor referente ao total de folhas contabilizadas em ambos os dias (Dia 1 somado ao Dia2) foi feito, somando 100% das folhas contabilizadas e definidas as porcentagens em cada dia. Estes valores em porcentagem foram corrigidos por meio do cálculo do arcoseno para fins de análise. Foi realizado um Test t-student para cada condição, comparando Dia 1 e Dia 2 para o tempo entre o corte e o primeiro transporte de folha.

V) Análise do Total de folhas transportadas entre o Dia 1 e Dia 2 nas Condições Controle e Experimental

Foram contabilizados o número de folhas transportadas no trecho final da trilha na condição controle e experimental. Para cada réplica, o valor referente ao total de folhas contabilizadas em ambos os dias (Dia 1 somado ao Dia2) foi feito, somando 100% das folhas contabilizadas e definidas as porcentagens em cada dia. Estes valores em porcentagem foram corrigidos por meio do cálculo do arcosseno para fins de análise. Tanto para a condição controle quanto para a condição experimental foi realizado um Test t-student comparando a quantidade de folhas transportadas entre o Dia 1 e o Dia 2.

VI) Análise do Número de folhas retiradas na Condição Experimental

Na condição experimental, durante uma hora, os fragmentos de folhas cortados pelas forrageadoras foram retirados impedindo-as de transportar para a colônia. Estes fragmentos foram contabilizados. Para cada réplica, o valor referente ao total de folhas contabilizadas em ambos os dias (Dia 1 somado ao Dia2) foi feito, somando 100% das folhas contabilizadas e definidas as porcentagens em cada dia. Estes valores em porcentagem foram corrigidos por meio do cálculo do arcosseno para fins de análise. Foi realizado um Test t-student comparando a quantidade de folhas retiradas no Dia 1 e Dia 2.

VII) Total de folhas transportadas no trecho final nos primeiros 60 minutos após o bloqueio.

Foi contabilizado o número de folhas transportadas no trecho final da trilha na condição experimental. Após o período de bloqueio de transporte de folhas, as forrageadoras puderam realizar o transporte para a colônia. Durante sessenta minutos foi contabilizado o número de folhas transportadas para a colônia. Para cada réplica, o valor referente ao total de folhas contabilizadas em ambos os dias (Dia 1 somado ao Dia2) foi feito, somando 100% das folhas contabilizadas e definidas as porcentagens em cada dia. Estes valores em porcentagem foram corrigidos por meio do cálculo do arcosseno para fins de análise. Com estes valores foi realizada uma análise de Test t-student.

VIII) Análise de permanência

A permanência foi calculada a partir das diferenças dos fluxos de IDA e VOLTA, ou seja, resultado da subtração de IDA menos VOLTA (de todos os indivíduos registrados). Esse cálculo foi realizado para cada minuto, ou seja, determinando que as formigas que foram e não retornaram em um dado minuto são aquelas que permaneceram no sistema. Ao longo dos 180 minutos foi calculado o acúmulo, minuto a minuto, de formigas no sistema, a partir da soma dos valores dos minutos. Para a permanência no Início: após este primeiro cálculo, foi subtraído o valor encontrado no mesmo intervalo de minuto do trecho do meio. Para o trecho do Meio: após este primeiro cálculo, foi subtraído o valor encontrado no mesmo intervalo de minuto da Bandeja de alimento. Para o valor de permanência na Bandeja de alimento foi realizado somente o cálculo descrito acima.

IX) Comportamento de Antenação

Primeiramente os registros do comportamento de antenação foram organizados em intervalos de 1 minuto, totalizando 180 minutos. Posteriormente foi calculada a proporção de antenação por formiga para cada intervalo de minuto para realizar as análises estatísticas.

4.3 Discussão

Com estes dados foi possível observar o impacto do bloqueio do transporte de folhas na atividade de forrageamento, principalmente no primeiro dia, em que havia a formação da trilha, (**Figura 11, Gráfico C**). Durante uma hora a partir do primeiro corte, os fragmentos de folha foram retirados sem remover a forrageadora da bandeja de folhas. Dessa forma, foi possível observar a resposta das forrageadoras frente a esta intervenção e, mais precisamente, em qual trecho da trilha aconteceram os ajustes de fluxo e a dinâmica no compartilhamento de informações, potencialmente relacionado às tarefas de marcação e exploração da trilha durante toda a atividade de forrageamento. A divisão da atividade de

forrageamento em três momentos: antes do corte, corte e transporte possibilitou observar diferenças nas dinâmicas de fluxo, permanência e antenação, e ainda as diferenças entre estes três trechos de trilha, o que possibilitou mostrar os ajustes das tarefas que são realizados.

Os impactos causados pelo bloqueio no transporte de folha foram diferentes para a IDA e a VOLTA (**Figura 11, Gráfico C, D e Figura 12, Gráfico C, D**), permanência na trilha (**Figura 15, Gráfico C**) e antenação (**Figura 16, Gráfico C**) no Dia 1 em que a trilha estava sendo formada, quando comparados ao Dia 2. No Dia 1 o fluxo de formigas na trilha foi maior mostrando ser uma resposta frente ao desafio gerado pelo bloqueio do transporte de folhas (**Figura 11, Gráfico C**) No Dia 2 o fluxo foi menor mostrando que o contato prévio com este estresse no dia anterior ocasionou um impacto menor na atividade de forrageamento (**Figura 11, Gráfico B, D e Figura 12, Gráfico B, D**).

A permanência das forrageadoras no Dia 1 e Dia 2 da condição experimental (bloqueio de folhas) foi diferente: foi encontrado maior número de indivíduos na trilha no Dia 1. Após o bloqueio, em ambos os dias, houve uma maior permanência das forrageadoras na trilha e foi maior nos trechos inicial e meio quando comparado àquele observado na bandeja. Parece razoável aceitar que, no Dia 2, o impacto do bloqueio foi menor comparado ao dia anterior. Os resultados encontrados para o fluxo e a permanência quando observados conjuntamente, especialmente em comparação com o grupo controle, indicam o grau de resiliência que a colônia possui, respondendo de maneira muito intensa ao bloqueio no Dia 2 quando comparado ao Dia 1 (**Figura 11, Gráfico C, D e Figura 15, Gráfico C, D**).

O fato de não ter sido observada diferença no total de folhas transportadas no Dia 1 e Dia 2 para a condição controle e experimental (bloqueio de folhas) parece corroborar com a presumida resiliência das formigas na atividade de forrageamento. A condição controle, em que não havia uma perturbação concorrente com a necessidade de formar a trilha, não diferiu daquela observada na condição experimental, em que havia a perturbação concorrente imposta pelo bloqueio.

O total de folhas retiradas na bandeja durante o período de bloqueio na condição experimental foi maior no Dia 2 comparado ao Dia 1. Após o término do bloqueio, a quantidade de folhas transportadas no Dia 2 foi maior comparado ao Dia

1 . O bloqueio no Dia 2 ocasionou maior número de cortes e transportes de folhas para a colônia, corroborando com a interpretação de que os efeitos de fluxo e permanência podem ser assumidos como indicadores de uma resposta de resiliência.

Na condição experimental (bloqueio de folhas) não houve alteração do total de forrageadoras que chegou até a bandeja de alimento nos dias 1 e 2. Contudo, o impacto da perturbação que ocorreu na fonte alimentar alterou os valores totais de fluxo, antenação e permanência na trilha. Dessa forma, é possível esperar que há a necessidade de um ajuste do sistema para garantir que o restrito grupo de forrageadoras que foi até a fonte alimentar conseguisse cortar e transportar folhas para a colônia.

Estes resultados mostram que as forrageadoras aprenderam a se relacionar com a intervenção, mostram o grau de plasticidade que o forrageamento coletivo das formigas saúvas podem ter. A plasticidade parece ser uma característica importante para estes animais, que ocupam áreas em que suas longas trilhas estão sujeitas a alterações constantes. Por trás de tal plasticidade o compartilhamento de informação parece poder garantir a resiliência no sistema coletivo, proporcionando pequenos ajustes no sistema, garantindo a resolução do problema de estresse ocasionado na fonte alimentar (O'DONNELL, S.; BULOVA , 2007; DUSSUTOUR et al., 2009; JANDT & GORDON, 2016; GORDON, 2019, GORDON, 2021)

No capítulo anterior foram encontradas diferenças na proporção de antenação por formiga entre os dias e trechos, indicando que a antenação teria influência nos ajustes de fluxo e tarefas que acontecem ao longo da trilha. Neste capítulo foi possível observar que frente a uma intervenção agressiva mas não destrutiva na trilha, com o bloqueio do transporte de folhas, houve alteração da dinâmica do comportamento de antenação. No momento em que aconteceu o bloqueio, a proporção de antenação das formigas nos três trechos da trilha aumentou. Após o término do bloqueio de transporte de folhas o trecho final teve maior valor, indicando que possivelmente estes locais eram os que necessitavam de ajustes no fluxo e tarefas e eram os pontos mais críticos para o compartilhamento de informações.

Ao observar os resultados da proporção de antenação para a condição experimental (bloqueio de folhas) no trecho final, foi possível verificar que são diferentes e que há maior proporção de antenação no Dia 2, possivelmente por já terem passado pelo impedimento de transporte de folhas no dia anterior. Os diferentes valores encontrados para o comportamento de antenação para Dia 1 e Dia 2 tanto na condição controle quanto experimental mostram que a informação é distribuída ao longo da trilha de forma heterogênea e que um problema detectado na fonte alimentar é compartilhado com as forrageadoras que estão na trilha, engajando mesmo aqueles que não vão até a fonte alimentar.

Com estes dados foi possível observar que a informação é compartilhada durante toda a atividade de forrageamento, mesmo quando o transporte de folhas acontece. E que os constantes ajustes que tarefas que são realizados na trilha são mediados pelo comportamento de antenação. Bollazi & Roces (2011) mostraram que as formigas levam para a colônia informação e alimento. O presente trabalho mostrou estes dois aspectos de forma mais detalhada ao observar nos diferentes trechos de trilha e fonte alimentar a dinâmica com que o compartilhamento de informação acontece de forma heterogênea ao longo da trilha e em duas situações: estabelecimento da trilha e na trilha já formada.

A questão que ficou em aberto no capítulo 2 sobre as formigas que voltam sem transportar folhas ao longo de toda atividade de forrageamento pode ser, ao menos em parte, tratada neste capítulo. Possivelmente as formigas que voltam sem transportar folhas estão compartilhando informações, podendo ter papel importante na regulação do recrutamento durante a atividade de forrageamento. Os pequenos ajustes que são realizados nos diferentes trechos da trilha em diferentes momentos parecem, de fato, depender da antenação, uma vez que a forrageadora que volta carregando folhas, teria mais dificuldade de realizar a tarefa de recrutamento.

Para entender o comportamento coletivo, é necessário realizar estudos que meçam os comportamentos coletivos em situações em que haja mudanças ecológicas (Gordon 2019). Dentro deste contexto, ocasionar o impedimento do transporte de folhas na colônia trouxe uma série de resultados que explicam os ajustes que poderiam ser feitos durante a atividade de forrageamento coordenados coletivamente pelo compartilhamento de informações. Neste cenário, os resultados

apresentados até agora mostram que para um pequeno grupo de forrageadoras chegar até a fonte alimentar, realizar o corte e transporte de folhas é necessário que um grande número de formigas permaneça na trilha, compartilhando informações durante toda a atividade de forrageamento para garantir que o pequeno grupo que está responsável pelo corte e transporte tenha sucesso na tarefa.

4.4 Referências

BOLLAZI, 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. 6, n.3.2011

BONABEAU, Eric. Flexibility at the edge of 70unci: a clear example from foraging in ants. **Acta Biotheoretica**, v. 45, n. 1, p. 29-50, 1997.

DAVIDSON, J. D; GORDON, D. M. Spatial organization and interactions of harvester ants during foraging activity. **Journal of The Royal Society Interface**. V. 14, p.135 .2017.

Detrain, C., Deneubourg, J. L., Pasteels, J. M., & Pasteels, J. M. **Information processing in social insects**. (Eds.) Springer Science & Business Media. 1999.

DETRAIN, CI; PASTEELS, J. M. Caste 70unciono f in behavioral thresholds as a basis for polyethism during food recruitment in the ant, *Pheidole pallidula* (Nyl.)(Hymenoptera: Myrmicinae). **Journal of insect behavior**. V. 4, n. 2, p. 157-176, 1991.

DETRAIN, Claire; DENEUBOURG, Jean-Louis. Self-organized structures in a 70unciono f70ent: do ants “behave” like molecules?. **Physics of life Reviews**, v. 3, n. 3, p. 162-187, 2006.

DUSSUTOUR, A., DENEUBOURG, J. L., BESHES, S., & FOURCASSIÉ, V. Individual and collective problem-solving in a foraging 70unciono in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Animal cognition**, 12(1), 21-30. 2009

Dussutour, A., Deneubourg, J. L., Beshers, S., & Fourcassié, V. Individual and collective problem-solving in a foraging 70unciono in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Animal cognition**. 12(1), 21-30, 2009.

GORDON, D. M. Movement, encounter rate, and collective behavior in ant colonies. **Annals of the Entomological Society of America**, 114(5), 541-546. 2021.

GORDON, D. M. The ecology of collective behavior in ants. **Annual review of entomology**, 2019.

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

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

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

JANDT, J. M.; GORDON, D. M. The behavioral ecology of variation in social insects. **Current opinion in insect Science**. V. 15, p. 40-44, 2016.

JANDT, J. M.; GORDON, D. M. The behavioral ecology of variation in social insects. **Current opinion in insect Science**. V. 15, p. 40-44, 2016.

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.

SEELEY, Thomas D. When is self-organization used in biological systems?. **The Biological Bulletin**. V. 202, n. 3, p. 314-318, 2002.

Capítulo 5.

Papel da Antenação em duas trilhas com valores informativos diferentes

The role of head-on encounters in two leaf-cutting ants trails with 72 informational values

Resumo

O forrageamento coletivo realizado pelas formigas cortadeiras é uma atividade complexa na qual uma série de tarefas precisam ser realizadas para que seja possível levar alimento para a colônia. As trilhas possuem metros de distância até o ninho e milhares de forrageadoras saem para realizar esta atividade. Além do desafio do trabalho coletivo, as forrageadoras precisam lidar com diversas situações no ambiente que estão explorando. Há situações em que o alimento é encontrado, explorado e situações nas quais não está acessível. E ainda, é comum que as trilhas se ramifiquem e que aconteça o trânsito de formigas em trilhas simultaneamente. Dessa forma, além do depósito de feromônio na trilha, o qual direciona o caminho até a fonte alimentar, uma estratégia de comunicação realizada localmente e que possa ser propagada garantiria mudanças no fluxo, exploração e ocupação dos locais assegurando sucesso no forrageamento. Nesse sentido, o comportamento de antenação poderia desencadear a propagação rápida da informação no ambiente de forrageamento. Dentro deste contexto, este trabalho descreveu o papel da antenação na regulação do fluxo em duas trilhas paralelas: uma em que há acesso ao corte e transporte de folhas e outra em que não é possível cortar e transportar o alimento.

Abstract

Collective foraging performed by leaf-cutting ants is a complex activity in which a series of tasks are performed so that it is possible to take food to a colony. The trails are meters away from the nest and thousands of foragers go out to carry out this activity. In addition to the challenge of collective work, foragers need to deal with 72unciono situations in the environment they are exploring. There are hypotheses where the food is found, explored and hypotheses where it is not accessible. Furthermore, it is common for the trails to branch out and for ants to 72unciono f simultaneous trails. Thus, in addition to the pheromone 72unciono f the trail, which directs the path to the food source, a communication strategy carried out locally and that can be propagated would guarantee changes in the flow, exploration and occupation of the sites, ensuring success in foraging. In this sense, the antennation behavior could trigger a rapid propagation of information in the foraging environment. Within this 72unciono, this work levels the role of antennation in regulating the flow in two parallel paths: one in which there is access to cutting and transporting leaves and another in which it is not possible to cut and transport the food.

5.1 Introdução

Dentre os inúmeros desafios encontrados pelas formigas cortadeiras na busca por alimento, a competição por novas fontes alimentares e a manutenção e proteção das fontes já existentes são apenas alguns destes (BUCHER, 1987; PARR, C. L., & GIBB, 2010, GUILLADE & FOLGARAIT, 2015) Antes mesmo de conseguir explorar uma fonte alimentar deve-se encontrar tais folhas em arbustos e árvores (AUTUORI, 1941; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DELLA LUCIA, 1993). Para tal, as forrageadoras precisam trilhar labirintos vivos de galhos, nos quais a proximidade mas não a real possibilidade de obter folhas perfazem inúmeros caminhos que podem, pela proximidade com as folhas, ser inicialmente marcados (CROSS et al., 1979; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DELLA LUCIA, 1993) mesmo que a obtenção posterior de folhas não seja possível. Tais situações, complexas, guardam em si uma dubiedade intrínseca em que muitos caminhos levam às folhas, mas poucos permitem a real captação destas, colocando em xeque a maneira como a formação de trilhas se dá, permitindo observar como outras formas de comunicação, como a antenação, podem ter papel importante, complementarmente à marcação de trilhas feromonais.

O fato das formigas conseguirem resolver tais desafios dúbios faz parte do conjunto de habilidades que perfazem a resiliência encontrada nestas (, SENDOVA-FRANKS, A. B., & FRANKS, 1994; BACKEN et al., 2000; NAUG, 2009; STRAUB et al., 2015; MODLMEIER et al., 2019) Mais ainda, a resiliência estaria diretamente relacionada às diferentes estratégias de comunicação apresentadas pelas formigas cortadeiras, que realizam o forrageamento coletivo, no qual pode haver milhares de formigas simultaneamente envolvidas nesta atividade (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; DELLA LUCIA, 1993).

A resiliência, ou a capacidade de mudar o comportamento frente aos percalços e desafios encontrados, impõe que o comportamento deva apresentar formas complexas de modulação, assim como os desafios do ambiente o são (HOLLING, 1973) Para uma colônia de formigas garantir a sua sobrevivência frente

a mudanças ambientais, ser resiliente é fundamental e, para tal, formas complementares de comunicação são necessárias (MODLMEIER et al., 2019).

Uma das formas de compartilhamento de informações, como visto nos capítulos anteriores, é a antenação (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; GORDON 1993). Durante o comportamento de antenação realizado por duas formigas que chegam de direções opostas e tocam suas antenas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; GORDON 1993), uma forrageadora poderia detectar diferenças no perfil do hidrocarboneto de cutícula da companheira, sendo capaz de identificar se ela estava carregando alimento (ROCES, 2002; GREENE e GORDON, 2003; GREENE e GORDON, 2007; GREENE et al., 2013). Neste contexto, se a forrageadora chega até a fonte alimentar, sente o cheiro do alimento ao redor do qual ela pode andar, mas não consegue encostar, cortar e transportar, o comportamento de antenação poderia ser o fator para regular o fluxo. A fim de tentar de alguma maneira, resolver o problema ali presente, estimular o abandono da trilha poderia ser uma estratégia para resolver o desafio de como lidar com caminhos potencialmente marcados que levam a fontes inacessíveis.

Ao colocar uma colônia de formigas em diferentes condições experimentais variando o acesso às fontes alimentares é possível observar o repertório comportamental para o engajamento e realização das tarefas necessárias à atividade de forrageamento (AVIDSON et al., 2016; GORDON, 2021). Neste cenário, seria interessante investigar como se daria a dinâmica do comportamento de antenação e como este poderia alterar o fluxo de formigas em uma trilha em que o alimento está presente, porém não é possível ser cortado e transportado. No capítulo 3 e 4 desta tese pôde-se observar como o comportamento de antenação variou em diferentes contextos, no entanto, em todos eles, haviam trilhas únicas, sem que houvesse um desafio de trilhas simultâneas, bifurcações que gerassem dúvida acerca do caminho a ser seguido.

Em uma condição em que duas trilhas simultâneas possuem as mesmas condições, marcadas, estabelecidas e em que a única diferença é o possível acesso ao corte e transporte do alimento seria interessante investigar se a antenação apresenta frequências diferentes e capazes de provocar alterações na dinâmica do fluxo. Dentro deste contexto, este trabalho tem como objetivo verificar o papel da

antenação na regulação do fluxo em duas trilhas paralelas: uma em que o alimento está acessível para corte e transporte e outra em que está inacessível. Assim, cria-se um arranjo experimental que simula uma condição dúbia, em que há a presença de folhas, mas não existe o acesso a elas para corte e transporte.

5.2 Materiais e Métodos

Foram utilizadas para a realização do trabalho oito colônias criadas no biotério do Laboratório de Formigas Walter Cunha no Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo – SP. A partir de cada colônia foi separada uma sub colônia para realização dos experimentos, totalizando 16 réplicas experimentais. Estas foram mantidas sob ciclo 12/12 claro e escuro (luz acesa das 6h às 18h), com condição de temperatura e umidade controladas e alimentadas *ad libitum* com folhas de *Acalipha* sp.

5.2.1 Arranjo Experimental

O experimento foi realizado com o uso de dois corredores construídos com paredes de acrílico transparente e fundo de acrílico branco, com a parte superior aberta, contendo as seguintes medidas: 1 m de comprimento, 10 cm de largura por 10 cm de altura, conforme mostra a **Figura 18**. Três pontos de filmagem foram delimitados para realizar a coleta de dados: no (1) Início, (2) Meio e (3) Final da trilha e entrada da bandeja de alimentação (fonte alimentar), conforme ilustra a **Figura 18**.

Cada corredor foi conectado à caixa do ninho por meio de uma ponte móvel, a qual era descartada após o uso em uma réplica e trocada por uma nova para a próxima. Para que se pudesse controlar o depósito de feromônios, tanto a base como as laterais do corredor e da bandeja foram recobertos por placas de vidro removíveis de igual tamanho das placas que formam o caminho. Previamente ao início de cada réplica, para retirada de qualquer resíduo, as placas de vidro foram lavadas com detergente alcalino Extran na concentração 10%. Em seguida, as

placas foram colocadas em uma estufa a 150° durante uma hora, e por fim, lavadas com hexano P.A.

5.2.2 Protocolo experimental

As folhas de *Acalipha* sp. Foram oferecidas sob duas condições. Em um corredor (1) as folhas estavam soltas, dessa forma as forrageadoras poderiam tocar, cortar, transportar fragmentos de folhas para a colônia. No outro corredor (2) folhas presas. As folhas foram embaladas em uma tela 100% de polietileno, na cor verde, com espessura do fio de 0,25 mm de monofilamento e gramatura de 0,075 g para garantir que as formigas não pudessem cortar ou ter acesso a folha que estava dentro conforme mostra a **Figura 18**. Estes envelopes possuíam medidas de 4cmx6cm foram lacrados com grampos metálicos para garantir que as formigas não pudessem entrar. Para cada réplica foram confeccionados novos envelopes com folhas frescas e após o experimento eram descartados. Para cada réplica foi realizada repetição do experimento, alternando o lado em que eram oferecidas folhas soltas e folhas dentro do envelope.

5.2.3 Coleta de dados:

Os experimentos foram iniciados sempre às 19h e encerrados às 22h. Para realizar as três horas de filmagem (180 minutos) foram utilizadas três Webcam Microsoft Lifecam HD 720P 5MP de Alta Definição H5D-00002. Cada câmera filmava 76unciono f76ente os dois corredores. Uma câmera foi utilizada para filmar simultaneamente nos dois corredores o trecho Inicial da trilha, a outra o Meio e uma terceira para filmar nos dois corredores o trecho Final. As filmagens foram realizadas no escuro, apenas com auxílio de iluminação de luz vermelha. Os vídeos foram analisados utilizando um software de contagem desenvolvido pelo pesquisador Marcelo Arruda de Toledo Fiuza do Laboratório de Ciência da Cognição- IB, USP-SP.

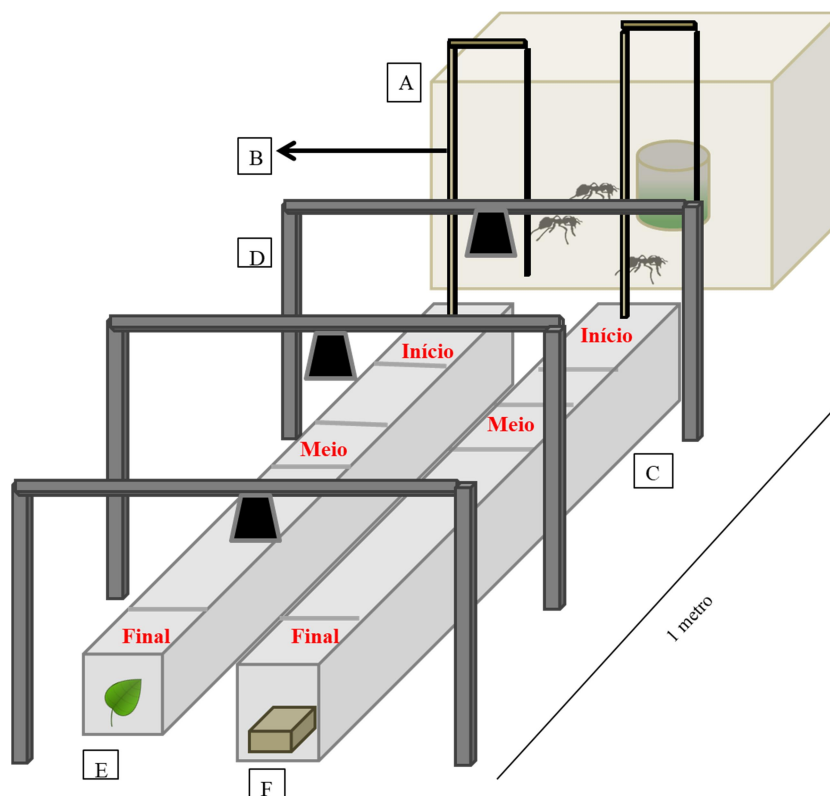


Figura 18. Esquema do Arranjo experimental. **A:** representa a caixa com a colônia de *Atta* sp. **B:** indica as conexões entre a colônia e os corredores feitas por duas pontes. **C:** mostra os dois corredores em que aconteceram as coletas de dados, e os três pontos de filmagem indicados em vermelho: Início, Meio e Final. **D:** posicionamento das três câmeras para realizar as filmagens nos três pontos do corredor. **E:** no final de um dos corredores foram colocadas folhas que as forrageadoras puderam cortar e transportar para a colônia. **F:** no final de um dos corredores foram colocadas folhas embaladas em tela mosquiteira, onde as forrageadoras não conseguiram tocar, cortar e transportar folhas para a colônia.

5.2.4 Organização dos registros comportamentais e análises de dados

Os dados não passaram em uma análise de normalidade de Shapiro-Wilk, tendo sido adotada uma análise GLM com modelo de Poisson. Para fins de análise foram considerados as variáveis fixas CONDIÇÃO (2 – Folha livre e Folha presa no envelope), LOCAL (3 – Início, Meio e Final) e MOMENTO (3 – Antes do corte, corte

e após o transporte). As variáveis dependentes foram FLUXO (IDA E VOLTA), PERMANÊNCIA, TRANSPORTE (volta com e sem folha) e Proporção de ANTENAÇÃO por formiga. Para as análises complementares foi aplicado um teste de comparações múltiplas de Tukey.

5.2.5 Organização temporal dos registros comportamentais

I) Ao longo dos 180 minutos

Primeiramente os comportamentos registrados foram organizados em intervalos de 1 minuto, totalizando 180 minutos.

II) Classificação dos registros comportamentais por Momento

Em cada réplica da condição com acesso ao alimento foi registrado o minuto em que o primeiro fragmento de folha foi cortado por uma forrageadora na fonte alimentar situada no final da trilha. Também foi registrado o minuto em que aconteceu o transporte do primeiro fragmento de folha em cada trecho da trilha (início , meio e final). Os momentos, registrados apenas na trilha com acesso ao alimento, foram utilizados para organizar a série temporal dos comportamentos de interesse: ida, volta, permanência, volta com e sem transportar folhas, e comportamento de antenação. Vale ressaltar que essa organização também foi utilizada para organizar os dados referentes às medidas obtidas na trilha com as folhas presas no envelope, onde nunca haveria corte ou transporte. Assim, foi possível a posterior comparação dos registros comportamentais e realização de análise estatística, sendo possível fazer uma análise de MOMENTO no qual os registros de todos os comportamentos foram separados em três fases: (1) ANTES do CORTE de Folhas, (2) CORTE de folhas, (3) TRANSPORTE de folhas para o ninho para as condições com acesso ao alimento (folhas soltas) e sem acesso ao alimento (folhas presas).

5.2.6 Comportamentos Registrados na coleta de dados

I) Análise dos comportamentos de Ida e Volta

IDA: O fluxo de formigas em direção às folhas se refere àquelas que, ao cruzar a área de filmagem, se direcionaram para as folhas. As formigas que cruzaram a área do Início poderiam ser observadas no Meio e Final.

VOLTA: se refere ao fluxo de formigas que cruzou a área de filmagem em direção à colônia para cada um dos trechos da trilha.

II) Análise de TRANSPORTE.

Foram registrados os indivíduos que voltaram com folha, ou seja, indivíduos que deixaram a trilha em direção ao ninho carregando fragmento de folha. Também foi observado e registrado para todas as réplicas o minuto em que aconteceu o primeiro corte de fragmento de folha na trilha e o minuto em que aconteceu o primeiro transporte de folha para o ninho em cada trecho da trilha.

III) Análise de Volta sem transportar folhas

Foram contabilizados o número de indivíduos que voltaram da fonte alimentar sem transportar folhas em cada um dos trechos da trilha.

IV) Análise de permanência

A permanência foi calculada a partir das diferenças dos fluxos de IDA e VOLTA, ou seja, resultado da subtração de IDA menos VOLTA (de todos os indivíduos registrados). Esse cálculo foi realizado para cada minuto, ou seja, determinando que as formigas que foram e não retornaram em um dado minuto são aquelas que permaneceram no sistema. Ao longo dos 180 minutos foi calculado o

acúmulo, minuto a minuto, de formigas no sistema, a partir da soma dos valores dos minutos. Para a permanência no Início: após este primeiro cálculo, foi subtraído o valor encontrado no mesmo intervalo de minuto do trecho do meio. Para o trecho do Meio: após este primeiro cálculo, foi subtraído o valor encontrado no mesmo intervalo de minuto do trecho final. Para o valor de permanência no final foi realizado somente o cálculo descrito acima.

V) Comportamento de Antenação

Primeiramente os registros do comportamento de antenação foram organizados em intervalos de 1 minuto, totalizando 180 minutos. Posteriormente foi calculada a proporção de antenação por formiga para cada intervalo de minuto para realizar as análises estatísticas.

5.3 Discussão

De maneira global estes resultados mostram que o acesso ao corte e transporte de folhas na fonte alimentar influenciou no ritmo com que a atividade de forrageamento aconteceu em ambas as trilhas. O fluxo de formigas na trilha, a permanência nos diferentes trechos e a dinâmica com que o comportamento de antenação ocorreu foi diferente. A presença da folha na fonte alimentar desencadeou todo o processo de formação e ocupação de trilha, porém o acesso ou impedimento ao corte e transporte desencadeou uma alteração na permanência de indivíduos e alterou a proporção de antenação por formiga, indicando que o compartilhamento de informação nas duas trilhas foi diferente.

A entrada das formigas na trilha, em ambas as condições, com acesso ao alimento (folhas soltas) e sem acesso ao alimento (folhas presas) foi diferente (**Figura 19**) mostrando que o processo de formação da trilha ocorreu de forma diferente. É possível observar que o fluxo de ida de formigas é maior na trilha sem acesso ao alimento (folhas presas), mas que essa diferença parece estar restrita aos trechos do início e meio da trilha, não havendo diferença na porção final desta. Também é interessante notar que a partir do momento em que há o início do corte de folhas na trilha com acesso ao alimento (folhas soltas), há uma diminuição das idas em ambas as trilhas, no entanto, apenas para os trechos do início e meio destas. Assim, parece razoável assumir que, mesmo podendo haver um recrutamento maior para a trilha com acesso ao alimento (folhas presas), a porção final de cada trilha, onde ficavam as folhas, não parece ter sofrido qualquer alteração.

Não houve diferença no número de indivíduos que voltou para a colônia em ambas as trilhas mostrando que a presença do alimento na trilha independe de haver ou não acesso a este. Apesar disso, há efeitos de Local e Momento, assim como descrito acima para o fluxo de IDA. Esse achado corrobora com aqueles observados nos Capítulos 2 e 4 na formação de trilhas em que se podia obter folhas, o que pode parecer surpreendente, já que esse padrão poderia não ser o esperado para a trilha com folhas presas, em que não há corte ou mesmo transporte de folhas. Nesse sentido, observar os dados de permanência e antenação (mais adiante)

poderem auxiliar o entendimento de como os processos de recrutamento poderiam ocorrer na situação experimental montada aqui.

Na trilha em que era possível realizar o corte e transporte foram encontradas forrageadoras que voltaram para a colônia sem transportar folhas durante toda a atividade de forrageamento. E ainda, em todos os trechos da trilha foi maior o número de indivíduos que voltou sem transportar folhas comparado aos que voltaram carregando folhas. Estes indivíduos que voltaram sem transportar podem estar engajados na atividade de manutenção da trilha, defesa e até mesmo ao comportamento de antenação. Dessa forma, a informação seria compartilhada ao longo da trilha e os ajustes necessários seriam realizados. Os indivíduos voltando sem transportar folhas também foram observados nos resultados encontrados no Capítulo 3 e 4, reforçando a ideia de que nem todos os indivíduos que entram na trilha vão necessariamente chegar até a fonte alimentar e estar engajados na atividade de corte e transporte.

A permanência de forrageadoras na trilha em ambas as condições, com acesso ao alimento (folhas soltas) e sem acesso ao alimento (folhas presas) ao corte e transporte, foi diferente. Foi possível observar que antes do corte, no momento do corte e depois do transporte a permanência dos indivíduos foi diferente. Em ambas as condições o trecho do meio foi o local onde houve o menor acúmulo de formigas, indicando que era somente um local de passagem. Ao analisar separadamente os trechos inicial e final foi possível observar que não houve diferença significativa entre as condições, indicando que a presença da folha foi suficiente para desencadear de maneira semelhante nas duas condições a formação da trilha e a permanência na fonte alimentar. Contudo, no trecho final as forrageadoras permaneceram por motivos diferentes na trilha, enquanto na trilha com acesso ao alimento (folhas soltas) acesso ao alimento (folhas presas) as formigas estavam engajadas no corte e transporte de folhas, na trilha sem acesso ao alimento as forrageadoras apenas tentavam de alguma maneira realizar o corte e transporte de folhas.

Estes resultados reforçam a ideia de que a proporção de antenações por formiga não está relacionada ao número de indivíduos na trilha para ambas as condições. Dessa forma, estes estariam relacionados com a demanda de tarefas que necessitam ser realizadas na trilha. Neste cenário, a antenação não teve um

papel direcional na trilha, pois em ambas as trilhas as forrageadoras entraram, possivelmente sendo guiadas pelo feromônio de marcação de trilha depositado.

Foi possível observar que a proporção de antenações foi maior no trecho final da trilha em que era possível cortar e transportar folhas, indicando estar relacionada a atividade de corte e transporte de folhas que estava acontecendo. Neste contexto, poderia-se dizer que a antenação na trilha com acesso ao alimento, teve um papel de reforçar o recrutamento para que as formigas se engajassem na atividade de corte e transporte. Enquanto que na trilha em que só conseguiam sentir o cheiro da folha que estava envolta por tela, a antenação possivelmente aconteceu para que as formigas tentassem cortar e transportar o alimento que não estava acessível.

É importante destacar que no período final do experimento foi possível observar (**Figura 27, Gráfico B**) uma queda na proporção de antenações por formiga. Uma possível explicação para esse fenômeno seria de que essa queda na proporção de antenações aconteceu possivelmente com o objetivo de alterar o fluxo de formigas e a permanência, para que possivelmente as forrageadoras abandonassem gradativamente a trilha em que não era possível realizar o corte e transporte.

A análise realizada separadamente para os trechos da trilha reforça a ideia de que a dinâmica com que foi observado o comportamento de antenação nos diferentes trechos e momentos estaria realizando um papel de ajustar localmente fluxo e permanência dos indivíduos na trilha. A ausência de efeito de condição encontrada nos resultados da análise de antenação do trecho inicial mostram que o comportamento de antenação não teve um papel direcional, já que as forrageadoras entraram em ambas as trilhas e que a presença de folha foi suficiente para que a trilha fosse estabelecida de forma semelhante. No trecho do meio, a diferença significativa encontrada para as condições mostra que o acesso para corte e transporte do alimento possivelmente influenciou na proporção de antenações na tentativa de recrutar mais indivíduos para tentar resolver o desafio de cortar folhas no lado em que não era acessível.

Ao analisar somente o trecho final da trilha foi possível encontrar diferença na proporção de antenação nos momentos antes do corte, corte e transporte de folhas na condição sem acesso ao alimento (folhas presas). Ao final do experimento a proporção de antenações foi menor no lado sem acesso ao alimento, indicando que a diminuição na frequência de antenação poderia causar uma alteração no fluxo de indivíduos na trilha, já que não era possível realizar o corte e o transporte.

Estes resultados mostraram que o comportamento de antenação estaria relacionado com a atividade que é realizada na trilha e que não possuem um papel direcional, o qual seria realizado pelo feromônio depositado na trilha. O fato de não abandonarem a trilha de forrageamento mostra o nível de resiliência que possuem ao permanecerem na trilha, recrutarem mais indivíduos para tentar realizar o corte e transporte na condição em que não era possível. Somente depois de muito tempo (**Figura 26**) houve a diminuição da proporção de antenação para que possivelmente começasse o abandono da trilha.

Neste cenário foi possível colocar as forrageadoras em diferentes condições experimentais variando o acesso às fontes alimentares e foi possível observar o repertório comportamental para o engajamento e realização das tarefas necessárias à atividade de forrageamento. Dessa forma, este trabalho permite concluir que a presença da folha parece ter sido um estímulo suficiente para a formação inicial de ambas as trilhas e que o comportamento de antenação pode diminuir a frequência de ocorrências para desencadear uma possível diminuição de fluxo na trilha. Sendo assim, mais condições experimentais podem ajudar a elucidar como o comportamento de antenação poderia regular outras atividades realizadas por elas.

5.4 Referências

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.

AVIDSON, J. D.; ARAUCO-ALIAGA, R. P. CROW, S., GORDON, D. M., & GOLDMAN, M. S. Effect of interactions between harvester ants on forager decisions. **Frontiers in ecology and evolution**. V.4, p.115.2016.

BACKEN, S. J., SENDOVA-FRANKS, A. B., & FRANKS, N. R. Testing the limits of social resilience in ant colonies. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 48(2), 125-131. 2000.

BUCHER, E.H. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. **Revista Chilena de Historia Natural**. 60, 265–273. 1987.

CROSS, J. H., BYLER, R. C., RAVID, U., SILVERSTEIN, R. M., ROBINSON, S. W., BAKER, P. M., ... & CHERRETT, J. M. The major function of the trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa* Forel. **Journal of Chemical Ecology**. V. 5(2), 187-203. 1979.

DELLA LUCIA, TMC de et al. As formigas cortadeiras. **Sociedade de Investigadores Florestais**. 262p. 1993.

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

GREENE, M. J., & GORDON, D. M. Structural complexity of chemical recognition cues affects the perception of group membership in the ants *Linepithema humile* and *Aphaenogaster cockerelli*. **Journal of Experimental Biology**, 210(5), 897-905. 2007.

GREENE, M. J., PINTER-WOLLMAN, N., & GORDON, D. M. Interactions with combined chemical cues inform harvester ant foragers' decisions to leave the nest in search of food. **PloS one**, 8(1), e52219. 2013.

GUILLADE, A. C.; FOLGARAIT, P. J. Competition between grass-cutting *Atta vollenweideri* ants (Hymenoptera: Formicidae) and domestic cattle (*Artiodactyla: Bovidae*) in Argentine rangelands. **Agricultural and Forest Entomology**. 17(2), 113-119. 2015.

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

HOLLING, C.S. Resilience and stability of ecological systems. **Annual Review of Ecology and Systematics**. 4: 1–23. 1973.

MODLMEIER, A. P., COLMAN, E., HANKS, E. M., Bringenberg, R., Bansal, S., & Hughes, D. P. Ant colonies maintain social homeostasis in the face of decreased density. **Elife**, 8, e38473. 2019.

NAUG, D. Structure and resilience of the social network in an insect colony as a function of colony size. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 63(7), 1023-1028. 2009.

PARR, C. L., & GIBB, H. Competition and the role of dominant ants. **Ant ecology**. 77-96. 2010.

ROCES, Flavio. Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. **The Biological Bulletin**. V. 202, n. 3, p. 306-313, 2002.

SENDOVA-FRANKS, A. B., & FRANKS, N. R. Social resilience in individual worker ants and its role in division of labour. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, 256(1347), 305-309. 1994.

STRAUB, L., WILLIAMS, G. R., PETTIS, J., FRIES, I., & NEUMANN, P. Superorganism resilience: eusociality and susceptibility of ecosystem functioning to stressors. **Current Opinion in Insect Science**. 12, 109-112. 2015.

Capítulo 6.

Discussão Geral e Conclusão

Manuscritos, pinturas, livros e outros registros feitos por diferentes civilizações, desde tempos remotos, mostram o quanto as formigas e as dinâmicas de suas colônias, despertam a curiosidade humana. Os comportamentos coletivos apresentados por elas foram descritos e, de alguma maneira, comparados aos apresentados pelos humanos, e ainda, utilizados como um modelo, ou metáfora, de uma sociedade ideal. De fato, mesmo antes de surgir uma ciência do comportamento, as pessoas observavam e registravam o comportamento das formigas e tais observações impactaram, e ainda impactam, a forma como as pessoas vêem as formigas e mesmo como as pesquisas em comportamento são feitas atualmente. Dentre os vários comportamentos das formigas, a formação de trilhas sempre se mostrou fascinante e tem papel marcante na história da mirmecologia. Nesse contexto, e à luz das técnicas e conhecimentos atuais, revisitar o tema, aprimorando nosso conhecimento e permitindo também aprimorar nossa percepção sobre como organismos eusociais são capazes de se organizar, é o objetivo da presente tese.

A ideia de que as formigas poderiam se comunicar já estava presente nos escritos de Aristóteles, que acreditava que tal comunicação se dava por meio de algum odor. Vários séculos mais tarde, Turmeda (1417) descreveu em seus manuscritos que o toque de antenas poderia ser entendido como um comportamento com valor de comunicação. Posteriormente, a comunicação em formigas foi registrada e estudada por diversos outros autores e pesquisadores (GORDON, 1993; FARJI-BRENER et al., 2010; BURD & ARANWELA, 2013; DUSSUTOUR et al., 2006; WANG et al., 2018; GORDON 2021). Mesmo olhando sob diferentes influências culturais, foi unânime a conclusão de que a comunicação seria importante para coordenar os trabalhos que seriam realizados pela colônia, como ocorre no forrageamento.

Já no século XX Edward Wilson em 1962 descreveu o uso de feromônios em trilhas de formigas cortadeiras e um campo de estudo se abriu, tentando entender como colônias tão grandes de formigas conseguiriam se comunicar durante a

atividade de forrageamento coletivo em massa. Para a organização de tal comportamento, o feromônio depositado no solo formaria trilhas, que permitiriam identificar o caminho para a fonte alimentar, oferecendo uma estrutura sólida sobre a localização de fontes alimentares. Contudo, a pergunta que ainda permanecia estava relacionada ao como poderiam ocorrer mudanças de tarefas, assim como outros ajustes que precisavam acontecer de forma rápida na trilha durante o forrageamento.

Neste cenário, Gordon (1993, 1996, 2015, 2019, 2021) observou de forma mais detalhada o comportamento de antenação nas formigas do deserto, as quais não depositavam feromônios nas trilhas. Seus trabalhos mostraram que o comportamento de antenação tinha por função recrutar as demais companheiras de ninho para procurar alimento. Dessa forma, conseguiu mostrar que a antenação teria um papel fundamental na comunicação, mediando o fluxo de formigas organizando o forrageamento, ao menos para as espécies que habitam o deserto. Assim, estudar o comportamento de antenação de outras espécies, como das formigas cortadeiras, que realizam predominantemente a comunicação por feromônios, nos possibilita entender como ajustes instantâneos no recrutamento, fluxo, permanência e dinâmica das tarefas que são realizadas em longas trilhas de forrageamento.

No presente trabalho, ao estudar as trilhas de forrageamento, vimos que a ocupação e o fluxo de formigas acontecem diferentemente nos diferentes trechos da trilha. No capítulo 2 foi possível descrever e diferenciar o que acontece em três trechos da trilha de forrageamento (início, meio e final) tanto durante o estabelecimento desta trilha (Dia 1) quanto posteriormente em seu uso (Dia 2). Foi possível diferenciar que a dinâmica de fluxo e permanência nos três trechos da trilha são diferentes durante a formação desta trilha e posteriormente no seu uso. Nem todas as forrageadoras percorrem toda a extensão da trilha, e ainda, poucas são as que chegam até a fonte alimentar. Estes resultados reforçam a ideia que durante a atividade de forrageamento são realizados constantemente ajustes no fluxo de formigas na trilha.

As formigas levam mais que folhas para a colônia, levam também informação (BOLLAZI & ROCES, 2011). No capítulo 3 foi observado a frequência com que o comportamento de antenação acontecia em dois processos diferentes: o estabelecimento de uma trilha (Dia 1) e posteriormente o seu uso (Dia 2). Os

resultados mostraram que a proporção de antenação por formiga não é homogeneamente distribuída nos dois dias e três trechos observados, mais ainda, que esta também não está relacionada ao número de formigas na trilha. De fato, o número de antenações está relacionado com o engajamento de formigas nas tarefas que precisam ser realizadas, como o corte e transporte de folhas. Dessa forma, parece possível assumir que os diferentes fluxos e a permanência das formigas, encontrados no estabelecimento da trilha (Dia 1) e posteriormente no seu uso (Dia 2), são, ao menos parcialmente, modulados por meio das frequências de antenações. Estes resultados reforçam a ideia de que os ajustes em que a antenação está presente envolvem, pelo menos, os processos de formação e uso de trilhas de forrageamento.

No entanto, não apenas a organização dos fluxos durante o forrageamento pode se beneficiar de antenações em sua organização. O compartilhamento de informações por meio da antenação poderia garantir sucesso frente a adversidades que ocorram durante a atividade de forrageamento. No capítulo 4 foi possível observar a frequência do comportamento de antenação frente a uma perturbação na trilha, onde os fragmentos de folhas cortados foram impedidos de ser transportados durante um período de tempo. Frente a este estresse, a frequência do comportamento de antenação na trilha aumentou, mostrando que as forrageadoras realizaram ajustes para conseguir transportar os fragmentos de folhas que eram retirados. E ainda, a frequência com que o comportamento de antenação aconteceu nos diferentes trechos da trilha mostram que o compartilhamento de informação não é homogêneo em toda a trilha. Sendo assim, pode ser observado que o comportamento de antenação poderia oferecer meios de alterar o fluxo de formigas, assim como alterar o engajamento em diferentes tarefas, talvez sendo peça importante para oferecer o alto grau de resiliência necessário para garantir o sucesso da atividade de forrageamento, pois suas trilhas são e estão sujeitas a alterações constantes e mesmo a antagonismos variados.

O comportamento de antenação não é capaz de direcionar espacialmente as formigas na escolha entre trilhas semelhantes, mas concorrentes. No capítulo 5 foi possível observar que somente a presença do alimento é suficiente para iniciar o processo de estabelecimento de uma trilha e que, apenas em um segundo momento, o sucesso em cortar e transportar esse alimento, ou não, é que vai gerar

os comportamentos que irão ocasionar seu fortalecimento. No experimento, os dados de fluxo, antenação e permanência indicam que as duas trilhas eram semelhantes quanto à formação inicial da trilha e, potencialmente, quanto à marcação inicial por feromônio. Somente posteriormente as forrageadoras pareciam responder ao fato de ser ou não possível cortar e transportar as folhas. Dessa forma foi possível observar que o aumento da frequência de antenação ocorreu em uma das trilhas apenas. Interessantemente este não direcionou o fluxo seletivamente apenas para esta trilha. Quando o alimento não pôde ser cortado e transportado o número de antenações diminuiu nos momentos finais do experimento, mostrando que potencialmente esta trilha acabaria por ser abandonada. No entanto, o recrutamento de formigas na bandeja do ninho, não monitorada, realizado por formigas oriundas da trilha com folhas soltas e disponíveis ao transporte parece ser a causa do contínuo fluxo de formigas para a trilha em que as folhas estão presas e inacessíveis ao corte. Dessa forma, fica evidente que a frequência com que o comportamento de antenação acontece na trilha influencia no fluxo local, mas que o provável efeito das antenações na bandeja não monitorada explica, por não possuir valor de direcionamento espacial explica o fluxo geral.

Nos capítulos 3, 4 e 5, ao dividir o tempo da atividade de forrageamento em três momentos: antes do corte, corte e transporte de folhas foi possível observar de forma mais detalhada a relação da frequência das antenações com a atividade que estava acontecendo. E, ao mostrar a variação com que a proporção de antenações por formiga aconteceu nos três momentos, é possível reforçar a ideia de que o trânsito de informações na trilha acontece diferentemente entre os trechos, e entre os diferentes momentos da atividade de forrageamento. A modulação do fluxo e os ajustes de tarefas acontecem de forma dinâmica, o que altera a permanência ou não das forrageadoras na trilha. Dessa forma, pode-se dizer que mesmo sendo predominante a comunicação por feromônios e a marcação da trilha, esta tese pôde mostrar que o ajuste local e instantâneo do fluxo e das tarefas é realizado por meio do comportamento de antenação para a espécie *Atta sexdens*.

Considerando os diferentes aspectos mostrados aqui, é possível observar que o compartilhamento de informação por meio do comportamento de antenação está associado ao recrutamento de formigas e que ele, juntamente a outros processos de recrutamento, parece poder garantir a flexibilidade e a resiliência no

forrageamento coletivo realizado pelas saúvas. Dessa forma, proporcionaria pequenos ajustes no sistema frente aos fatores bióticos e abióticos que poderiam interferir na atividade de forrageamento.

6.1 Referências

BOLLAZI, 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. 6, n.3.2011

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**, 6(3), e17667. 2011.

BURD, M., & ARANWELA, N. Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leaf-cutting ant traffic. **Insectes Sociaux**. 50(1), 3-8. 2003.

DUSSUTOUR, A., NICOLIS, S. C., DENEUBOURG, J. L., & FOURCASSIÉ, V. Collective decisions in ants when foraging under crowded conditions. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 61(1), 17-30. 2006.

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

GORDON, D. M. Movement, encounter rate, and collective behavior in ant colonies. **Annals of the Entomological Society of America**, 114(5), 541-546. 2021.

GORDON, D. M. THE ECOLOGY OF COLLECTIVE BEHAVIOR IN ANTS. **ANNUAL REVIEW OF ENTOMOLOGY**. 64, 35-50. 2019.

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

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

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

PLESS, E.; QUEIROLO, J.; PINTER-WOLLMAN, N.; CROW, S.; ALLEN, K.; MATHUR, M. B.; GORDON, D. M. Interactions increase forager availability and activity in harvester ants. **PloS one**. V. 10, n.11.2015.

Turmeda, 1417.

Disponível: em
http://www.mirmiberica.org/a/BHME/edadmedia/BHME_EdadMedia.htm. Acesso em:
30 set. 2020

WANG, Q., SONG, W., ZHANG, J., & LO, S. Bi-directional movement characteristics of *Camponotus japonicus* ants during nest relocation. *Journal of Experimental Biology*. 221(18), jeb181669. 2018.

WILSON, E. O. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) 2. Na information analysis of the odour trail. *Animal Behaviour*. 10(1-2), 148-158. 1962.

Anexo 1

A história das formigas e as formigas na história: etologia e cultura

The history of ants and the ants on history: ethology and culture

Segue o artigo na íntegra.