

Universidade Federal de Juiz de Fora
Pós-Graduação em Ciências Biológicas
Mestrado em Comportamento e Biologia Animal

Isabel Neto Hastenreiter

**COMPORTAMENTO DE CARONEIRAS E SUAS IMPLICAÇÕES
NO FORRAGEAMENTO DE *ACROMYRMEX SUBTERRANEUS SUBTERRANEUS*
(FOREL, 1893)**

Juiz de Fora
2012

Isabel Neto Hastenreiter

**COMPORTAMENTO DE CARONEIRAS E SUAS IMPLICAÇÕES
NO FORRAGEAMENTO DE *ACROMYRMEX SUBTERRANEUS SUBTERRANEUS*
(FOREL, 1893)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (área de concentração: Comportamento e Biologia Animal)

Orientadora: Prof^a Dra. Juliane Floriano Lopes Santos

Juiz de Fora

2012

Neto Hastenreiter, Isabel.

Comportamento de caroneiras e suas implicações no forrageamento de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Forel, 1893)/ Isabel Neto Hastenreiter. – 2012.

56 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Comportamento e Biologia Animal)—
Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 2012.

1. Comportamento animal. I. Título.

CDU 591.51

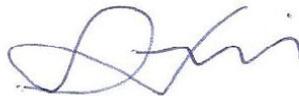
Isabel Neto Hastenreiter

**COMPORTAMENTO DE CARONEIRAS E SUAS IMPLICAÇÕES NO
FORRAGEAMENTO DE *ACROMYRMEX SUBTERRANEUS SUBTERRANEUS* (FOREL,
1893).**

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas (Área de concentração: Comportamento e Biologia Animal).

Aprovada em 28 de fevereiro de 2012.

BANCA EXAMINADORA



Dr. Luiz Carlos Forti

Universidade Estadual de São Paulo – Botucatu, SP



Dr. Roberto da Silva Camargo

Universidade Federal de Juiz de Fora



Dra. Juliane Floriano Lopes Santos

Universidade Federal de Juiz de Fora

Para meus pais, Reinaldo e Maria da Graça,
e minha madrinha Célia, responsáveis
pela minha formação.

AGRADECIMENTOS

Obrigada, Senhor, por mais essa vitória. Obrigada por estar sempre ao meu lado, por ter realizado tudo quando eu não tinha mais forças pra continuar. Pelo amor imensurável, pela vida doada, pelo milagre de cada dia e pelas pessoas maravilhosas que me cercam.

Um agradecimento especial para os que marcaram minha trajetória:

À minha orientadora Professora Dra. Juliane, por não fazer de um oceano obstáculo para estar sempre presente. Por orientar muito além da ciência.

Aos meus pais, Reinaldo e Maria da Graça, por acreditarem no meu projeto e realizarem comigo grande parte dele. Pelas idas a campo, pelo auxílio na coleta de dados, pelo amor-doação que emana de vocês.

À minha Mãe e à tia Rita por me apoiarem e sempre estarem me esperando quando voltava pra casa. Pelo sustento de carinho e amor que recebi de vocês.

À minha irmã pela presença nos momentos de saudade de casa e por me aturar quando eu mesma não conseguia me conter.

Às melhores companheiras de laboratório de todos os tempos: Tatiane, Mariana e Laila. Pelos desabafos, pelas risadas, pela ajuda e pelos cafés animados.

Ao senhor Carlos Henrique Givisiez (*in memoriam*) pelo espaço concedido na Fazenda São Francisco, primordial para realização dos experimentos de campo. Ao Carlinhos e sua família por me acolherem com sinceridade no quintal da sua casa.

Ao Felipe por todo carinho e compreensão, pelo incentivo e por ser suporte nos momentos mais atribulados. Por me escutar quando eu só fazia falar.

Ao Ministério Universidades Renovadas, por me mostrar Deus vivo no sorriso de cada membro dessa família. Por me ensinar que a civilização do amor é possível.

À Universidade Federal de Juiz de Fora e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelas bolsas concedidas, essenciais na elaboração e realização desta dissertação.

A todos aqueles que me apoiaram e torceram por mim, mas a memória falhou em lembrar.

Ninguém é suficientemente perfeito
que não possa aprender com o outro e
ninguém é totalmente destituído de valores
que não possa ensinar algo ao seu irmão.

São Francisco de Assis

RESUMO

Nas trilhas de forrageamento de formigas cortadeiras são encontradas operárias de diferentes classes de tamanho que desempenham várias funções relacionadas ao corte e transporte de folhas para o ninho, bem como de manutenção e defesa da trilha. Operárias da casta mínima podem ser comumente observadas “pegando carona” nos fragmentos transportados, ato bastante conhecido para *Atta* (saúvas), mas ainda pouco estudado para *Acromyrmex* (quem-quéns). Na literatura dados relacionam a ocorrência deste comportamento com a defesa contra parasitóides e com a limpeza e preparo da folha para incorporação no jardim de fungo. Nesta situação, a ocorrência das caroneiras promoveria um incremento na eficiência do forrageamento. Por outro lado, o ato de pegar carona também se relaciona com a ingestão de seiva exsudada do fragmento, com menor custo energético para locomoção entre ninho e recurso ou ainda com o simples fato que as operárias não conseguem descer dos fragmentos. Neste caso, o ato de “pegar carona” pode representar um custo extra para a forrageira que a transporta reduzindo sua eficiência individual no forrageamento. Apesar deste comportamento não ser observado em todos os fragmentos transportados, seu papel durante o forrageamento ainda não está bem esclarecido, bem como dos fatores estimulam sua ocorrência. Sendo assim, objetivou-se elaborar um etograma das caroneiras a fim de relacionar suas atitudes comportamentais com a provável finalidade de sua ocorrência; avaliar o efeito da presença de caroneiras sobre a velocidade de deslocamento e a eficiência do forrageamento individual das forrageiras; investigar a frequência de caroneiras em fragmentos vegetais de diferentes tamanhos e tipos; e verificar se há relação entre o tamanho do fragmento transportado com o tempo de permanência das caroneiras sobre as folhas. O etograma obtido indica que as caroneiras são vigilantes e sugere-se que elas se mantêm no fragmento de forma a diminuir o impacto de sua presença sobre a forrageira que a transporta. Tal suposição está embasada visto que a ocorrência de caroneiras influencia negativamente na velocidade de deslocamento e na eficiência individual da forrageira que a transporta. Caroneiras aumentam a vigilância durante o forrageamento e embora representem um custo individual à forrageira transportadora, este custo é provavelmente compensado pelo incremento na defesa e reduzido pela atitude comportamental mantida sob a folha. A frequência de caroneiras nos diferentes substratos sugere que elas são hábeis em discriminar o tipo de substrato no qual irão subir. A maior frequência de caroneiras em folhas de *Acalypha wilkesiana* que em pétalas de *Rosa* sp. pode

estar relacionado com a presença de tricomas nas folhas, que podem servir como ponto de apoio, e com a presença de mais feixes vasculares nas folhas, que deve conferir maior dureza à folha. O maior número de caroneiras em fragmentos grandes de *A. wilkesiana* deve estar relacionado com maior área de patrulhamento da caroneira e maior área exsudando seiva. A ocorrência de caroneiras também pode ser disparada pela presença de forídeos nas trilhas de forrageamento. Entretanto, a presença de parasitóides diminui o tamanho das operárias forrageiras, diminuindo em consequência, o tamanho do fragmento transportado. Porém, deve haver um limite mínimo de tamanho de fragmento para que a condição de caroneira seja exercida. Dessa forma, as operárias menores presentes nas trilhas devem forragear próximo ao ótimo, transportando fragmentos grandes. Assim, as forrageiras teriam alto gasto energético, mas ajustariam o tamanho e o tipo de substrato vegetal de modo que a ocorrência de caroneiras seja maximizada, permitindo que as mínimas subam nas folhas e exerçam a defesa das operárias contra forídeos parasitóides.

Palavras-chave: formigas cortadeiras, caroneiras, eficiência de forrageamento, seleção de substrato, forídeos.

ABSTRACT

Foraging trails of leaf-cutting ants are composed by a great number of workers of different sizes also performing many different acts. Their behavior is related with the cut and transport of leaves to the nest, as well as the trail maintenance and defense. Minimal workers are commonly observed hitchhiking the transported fragments, well-known behavior for *Atta*, but still not investigated for *Acromyrmex*. Some reported data relate the occurrence of this behavior with the defense against parasitoids and the cleaning and preparation of the leaf before being incorporated in the fungus garden. In this context, hitchhikers promote an increase at the foraging efficiency. On the other hand, the hitchhiker behavior is also related with the ingestion of exuded sap from the leaves fragments, with lower energy expend for moving between the nest and the resource or just to the fact that the workers could not get down of the fragments. In this situation, hitchhiking could represent an extra cost for the forager workers reducing its individual foraging efficiency. Although this behavior is not observed in all types of fragments transported, their role during foraging is still not well explained as well as which factors stimulate their occurrence. Our objective was to develop an ethogram in order to relate the posture of the hitchhikers with their function; to evaluate the effect of hitchhikers presence on the running speed and colony's foraging efficiency; to investigate the frequency of hitchhikers over plant fragments of different sizes and types, and to check the relationship between the size of the transported fragment with the permanence time of hitchhikers over the leaves. Results indicate that hitchhikers are vigilant and keep over the fragment in order to reduce the impact of their presence. This supposition is based on our results that show a negative influence of the hitchhikers on the running speed and individual foraging efficiency. Hitchhikers increase vigilance during foraging, and although they represent a cost to the forager, this cost is probably offset by a defense increase. Also, the frequency of hitchhikers on different substrates suggests that they are able to choose the type of substrate on which they will climb. Their higher frequency in *A. wilkesiana* leaves than in petals of *Rosa* sp. could be related with the largest number of trichomes, that can serve as support, and largest number of vascular bundles, that increased hardness of the substrate. The higher frequency of hitchhikers over bigger fragments of *A. wilkesiana* must be related to a bigger patrolling area and more exuded sap. Hitchhikers behavior could also be triggered by phorids presence at foraging trails. However, parasitoids presence turn the fragments size smaller due to the fact that smaller foragers cut

smaller fragments. But the size could not be too much reduced allowing the occurrence of hitchhikers. Thus, minimal workers present at the foraging trails must forage close to their optimal foraging, carrying large fragments. So, foragers have higher energy expenditure, but adjust the size and type of plant substrate so that the occurrence of hitchhikers is maximized, allowing that minimal workers climb on the leaves and engaged in the defense against phorid parasitoids.

Key words: leaf-cutting ants, hitchhikers, foraging efficiency, selection of substrate, phorid.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Fotografia 1. Caroneiras executando ato comportamental “Alerta”, com mandíbulas abertas, antenas estendidas e cabeça voltada para cima. 27
- Gráfico 1. Frequência das atitudes comportamentais das caroneiras sobre os fragmentos nas categorias movimento, posição no fragmento e da cabeça em *A subterraneus subterraneus*. 28
- Gráfico 2. Relação entre carga e peso das forrageiras em operárias com caroneiras (cc) e sem caroneiras (cg) de *A subterraneus subterraneus*. Linha de tendência preta tracejada: CG; Linha de tendência cinza contínua: CC (ajuste polinomial)..... 29
- Gráfico 3. Peso Máximo, Médio e Mínimo de fragmentos de folhas transportados com (cc) e sem caroneiras (cg) em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*..... 30
- Gráfico 4. Distribuição de frequência dos pesos secos de fragmentos transportados com caroneiras (cc) e sem caroneiras (cg) em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. 30
- Gráfico 5. Peso Médio, Máximo e Mínimo de operárias forrageiras com caroneira (cc) e sem caroneira (cg) em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*..... 31
- Gráfico 6. Distribuição de frequência dos pesos de forrageiras com caroneiras (cc), sem caroneiras (cg) e de operárias caroneiras (c) de *A subterraneu subterraneus*..... 32
- Gráfico 7. Relação entre velocidade e carga transportada por operárias com (cc) e sem caroneiras (cg) de *A subterraneus subterraneus*. Linha de tendência preta tracejada: CG; Linha de tendência cinza contínua: CC (ajuste polinomial)..... 32
- Gráfico 8. Relação entre eficiência e carga transportada por operárias com (cc) e sem caroneiras (cg) de *A subterraneus subterraneus*. Linha de tendência preta tracejada: CG; Linha de tendência cinza contínua: CC (ajuste polinomial)..... 33

Gráfico 9. Relação entre tempo de permanência da caroneira sobre a folha (s) e área do fragmento (mm ²) (A) e tempo de permanência da caroneira sobre a folha (s) e peso do substrato (g) (B) em <i>Acromyrmex subterraneus subterraneus</i> (ajuste polinomial).	47
Gráfico 10. Área máxima, média e mínima de fragmentos de <i>Acalypha wilkesiana</i> com caroneiras (CC) e sem caroneiras (SC) (A) e peso máximo, médio e mínimo de fragmentos de <i>Acalypha wilkesiana</i> com caroneiras (CC) e sem caroneiras (SC) (B) em <i>Acromyrmex subterraneus subterraneus</i>	48
Gráfico 11. Frequência média de caroneiras nos substratos <i>Acalypha wilkesiana</i> e <i>Rosa</i> sp. em <i>Acromyrmex subterraneus subterraneus</i> (<i>A. wilkesiana</i> . = 25.11±31.82, <i>Rosa</i> sp.= 8.88±12.57).	49
Gráfico 12. Frequência de caroneiras nos diferentes tamanhos de discos de pétalas de <i>Rosa</i> sp. (A) e frequência de caroneiras nos diferentes tamanhos de discos de folhas de <i>Acalypha wilkesiana</i> (B) em <i>Acromyrmex subterraneus subterraneus</i>	49

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Classes de tamanho das operárias pela correlação do peso seco com a largura da cabeça de <i>A subterraneus subterraneus</i>	26
Tabela 2. Descrição e frequência dos atos comportamentais de 1371 operárias caroneiras em trilhas de forrageamento de <i>A subterraneus subterraneus</i>	27

SUMÁRIO

1 . INTRODUÇÃO GERAL	15
1.1 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	18
2. COMPORTAMENTO DE CARONEIRA: ETOGRAMA E IMPACTO NA EFICIÊNCIA DO FORRAGEAMENTO EM <i>ACROMYRMEX SUBTERRANEUS SUBTERRANEUS</i> (FOREL, 1893) .	21
2.1 RESUMO	21
2.2 INTRODUÇÃO	22
2.3 MATERIAL E METODOS	24
2.3.1 Elaboração do Etograma	24
2.3.2 Impacto da presença da caroneira na eficiência do forrageamento.....	24
2.4 RESULTADOS	26
2.4.1 Descrição e avaliação do comportamento de caroneira	26
2.4.2 Impacto da presença da caroneira na eficiência do forrageamento.....	29
2.5 DISCUSSÃO.....	34
2.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	39
3. INFLUÊNCIA DO TAMANHO E TIPO DE FRAGMENTO VEGETAL NA OCORRÊNCIA E PERMANÊNCIA DE CARONEIRAS EM <i>ACROMYRMEX SUBTERRANEUS SUBTERRANEUS</i> (FOREL, 1893)	43
3.1 RESUMO	43
3.2 INTRODUÇÃO	44
3.3 MATERIAL E MÉTODOS	45
3.4 RESULTADOS.....	46

3.5 DISCUSSÃO.....	50
3.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	53
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	56

1 . INTRODUÇÃO GERAL

As formigas dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, são descritas como herbívoros dominantes da Região Neotropical (WILSON & FAGEN 1974). Caracterizam-se pelo hábito de cortarem folhas para o cultivo de um jardim de fungo no interior de seus ninhos. Possuem grandes colônias e operárias distribuídas em diferentes castas, de acordo com seu tamanho e idade (HÖLLDOBLER & WILSON 1990). Dentre os insetos sociais este é o grupo que exibe o maior polimorfismo (WILSON, 1980).

A divisão de trabalho observada entre as operárias de formigas cortadeiras está relacionada ao seu polimorfismo. Assim, durante o forrageamento, processamento vegetal para incorporação no fungo simbiote e demais atividades da colônia, as operárias se dividem na execução das diversas tarefas de acordo com a casta a que pertencem. Tal processo envolve uma série de atividades específicas realizadas em função do tamanho do corpo (WILSON 1980), sugerindo uma relação entre especialização e eficiência da colônia (BESHES & FEWELL 2001).

Este polimorfismo é importante para o desempenho das diversas tarefas da colônia, podendo ser observado nas trilhas de forrageamento, onde as operárias desempenham diferentes tarefas e comportamentos.

Um comportamento peculiar e frequentemente registrado durante o forrageamento de formigas cortadeiras do gênero *Atta* é o “ato de pegar carona” (WETTERER 1991). Nas trilhas de forrageamento, é possível observar operárias da casta mínima sobre fragmentos de folhas que outras operárias forrageiras transportam até a colônia (VIEIRA-NETO *et al.* 2006).

Esse comportamento de “pegar carona” é motivo de várias especulações. Muitos pesquisadores sugerem que as operárias mínimas caroneiras tem a função de proteger as forrageadoras do ataque de forídeos parasitóides (EIBL-EIBESFELDT & EIBL-EIBESFELDT 1967; FEENER & MOSS 1990). De fato, BRAGANÇA *et al.* (1998) registraram um aumento relativo de caroneiras na presença de forídeos. LINKSVAYER *et al.* (2002) consideram que a defesa contra estes parasitóides é a única função do comportamento de carona.

Entretanto, uma revisão de literatura mostra outras suposições a respeito da ocorrência de caroneiras em trilhas de forrageamento.

Alguns autores sugerem que as mínimas já deveriam estar fora do ninho e ao longo da trilha de forrageamento ou mesmo na área de corte (LINKSVAYER *et al.* 2002), atuando na seleção de folhas juntamente com as forrageiras (NORTH *et al.* 1999). Nesse caso, a fim de economizar a energia de deslocamento no retorno ao ninho, as mínimas pegariam carona subindo nos fragmentos de folhas que as forrageiras estivessem transportando (FEENER & MOSS 1990).

Uma vez fora do ninho, operárias poderiam assumir a condição de caroneiras e ingerir a seiva que extravasa do material forrageado recém cortado (LINKSVAYER *et al.* 2002). Esta sugestão é embasada no fato de que a maior parte da energia metabólica das operárias de *Atta* provém da seiva dos fragmentos transportados (BASS & CHERRET 1995, SILVA *et al.* 2003).

Entretanto, a saída do ninho somente para obtenção de seiva é improvável, haja vista que a casta mínima manipula as folhas pra incorporação no jardim de fungo (ANDRADE *et al.* 2002; CAMARGO *et al.* 2003; LOPES *et al.* 2003). Assim, sugere-se que a ingestão de seiva durante o ato de pegar carona é oportunista, sendo secundária a real função da caroneira (VIEIRA-NETO *et al.* 2006).

WEBER (1972) sugeriu que as caroneiras lambem as folhas sobre as quais estão posicionadas para limpeza do substrato e/ou adição de enzimas para o cultivo do fungo simbiote. Esta suposição tem como embasamento o fato das operárias mínimas executarem esta função durante a manutenção e incorporação do substrato no jardim de fungo (CAMARGO *et al.* 2003). Como observado por GRIFFITHS & HUGHES (2010) as caroneiras removem tricomas das folhas, diminuindo a entrada de contaminantes no ninho. Esta pode ser a função primária das caroneiras (VIEIRA-NETO *et al.* 2006).

STRADLING (1978) sugeriu que as mínimas estariam no fragmento de folha quando este estivesse sendo cortado, e, por não conseguirem descer, acabavam sendo transportadas de volta para o ninho.

As diversas questões levantadas sobre a função e as tarefas relacionadas ao comportamento de caroneiras podem não ser excludentes entre si, mas sim, se complementarem. Isto é, uma operária que assume a condição de caroneira pode realizar diferentes tarefas, de acordo com a demanda na trilha de forrageamento. Assim, a caroneira pode realizar a defesa das operárias transportadoras, como também pode realizar a limpeza da folha e ingerir seiva exsudada, enquanto é transportada para o interior do ninho, economizando energia gasta pela colônia.

É notório que o conhecimento a respeito da função deste comportamento é ainda incipiente. Até recentemente, não havia informações da existência do comportamento de caroneira para formigas do gênero *Acromyrmex* (FEENER & MOSS 1990). No entanto, LINKSVAYER *et al.* (2002) relataram a ocorrência de caroneiras para *Acromyrmex coronatus* e *Acromyrmex niger*.

Dessa forma, o presente estudo se apresenta como um meio de elucidar as implicações da presença da caroneira no forrageamento de formigas *Acromyrmex subterraneus subterraneus*, assim como verificar qual sua real função, tendo como base a avaliação de seu comportamento por meio da realização de experimentos.

As hipóteses a serem testadas são: a) caroneiras diminuem a eficiência do forrageamento; e b) tamanho ou tipo de substrato são fatores limitantes quanto à ocorrência e permanência de caroneiras sobre os fragmentos.

1.1 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE, A.P.P.; FORTI, L.C.; BOARETTO, M.A.C.; RAMOS, V.M.; MATOS, C.A.O. 2002. Behavior of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) workers during the preparation of the leaf substrate for symbiont fungus culture. **Sociobiology** **40**: 293-306.
- BASS, M. & CHERRETT, J. M. 1995. Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. **Physiological Entomology** **20**: 1–6.
- BESHERS, S.N. & FEWELL, J.H. 2001. Models of division of labor in social insects. **Annual Review of Entomology** **46**: 413–40.
- BRAGANÇA, M.A.L.; TONHASCA, JR.A. & DELLA LUCIA, T.M.C. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **89**: 305–311.
- CAMARGO, R.S.; FORTI, L.C.; MATOS, C.A.O.; LOPES, J.F.S.; ANDRADE, A.P.P.; RAMOS, V.M. 2003. Post-selection and return of foraged material by *Acromyrmex subterraneus brunneus* (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology** **42**: 93-102.
- EIBL-EIBESFELDT, I. & EIBL-EIBESFELDT, E. 1967. Das Parasitenabwehrender Minima-Arbeiterinnen der Blattschneider-Ameise (*Atta cephalotes*). **Zeitschrift für Tierpsychologie** **24**: 278–281.
- FEENER, D.H. JR. & MOSS K.A.G. 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **26**: 17–29.
- GRIFFITHS, H.M. & HUGHES, W.O. 2010. Hitchhiking and the removal of microbial contaminants by leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Ecological Entomology** **35**: 529 – 537.
- HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E.O. 1990. The Ants. **Harvard University Press**, Cambridge, MA. 743p.

- LINKSVAYER, T.A.; MCCALL, A. C.; JENSEN, R. M.; MARSHALL, C. M.; MINER, J. W. & MCKONE M. J. 2002. The Function of Hitchhiking Behavior in the Leaf-cutting Ant *Atta cephalotes*. **Biotropica** **34**: 93–100.
- LOPES, J.F.L.; CAMARGO, R.S. & FORTI, L.C. 2003. Foraging Behaviour and Subtask Hierarchical Structure in *Acromyrmex* spp. (Formicidae: Attini). **Sociobiology** **42**: 781-793.
- NORTH, R.D.; JACKSON, C.W. & HOWSE, P.E. 1999. Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate for the fungus. **Physiological Entomology** **24**: 127–133.
- SILVA, A.; BACCI JR., M.; SIQUEIRA, C.G.; BUENO, O.C.; PAGNOCCA, F.F.; HEBLING, M.J.A. 2003. Survival of *Atta sexdens* workers on different food sources. **Journal of Physiology** **49**: 307-313.
- STRADLING, D.J. 1978. The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. **Journal of Animal Ecology** **47**: 173-188.
- VIEIRA-NETO, E.H.M. & VASCONCELOS, H.L. 2006. Hitchhiking behaviour in leaf-cutter ants: An experimental evaluation of three hypotheses. **Insect Sociaux** **53**: 326–332.
- WEBER, N.A. 1972. **Gardening Ants: the Attines**. American Philosophical Society, Philadelphia. 146p.
- WETTERER, J.K. 1991. Foraging ecology of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* in a Costa Rican rain forest. **Psyché** **98**: 361-368.
- WILSON, E. O. 1980. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). I. The overall pattern in *A. sexdens*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **7**: 143–156.

WILSON, E.O. & FAGEN, R.M. 1974. On the estimation of total behavioral repertoires in ants. **Journal of the New York Entomological Society** **82**: 106 – 112.

2. COMPORTAMENTO DE CARONEIRA: ETOGRAMA E IMPACTO NA EFICIÊNCIA DO FORRAGEAMENTO EM *ACROMYRMEX SUBTERRANEUS SUBTERRANEUS* (FOREL, 1893)

2.1 RESUMO

Durante o forrageamento, operárias de diferentes classes de tamanho são observadas na trilha desempenhando várias funções. Operárias mínimas comumente “pegam carona” nos fragmentos vegetais, representando um custo extra para a forrageira que a transporta sugerindo a redução da eficiência de forrageamento. Entretanto, a função das caroneiras não está bem esclarecida. Sendo assim, objetiva-se elaborar um etograma deste comportamento para identificar a finalidade das caroneiras e avaliar o efeito da presença de caroneiras sobre a velocidade de deslocamento e a eficiência do forrageamento da colônia. Para elaboração do etograma, três ninhos tiveram suas trilhas selecionadas para o registro do comportamento das caroneiras por duas horas ou até que 100 indivíduos fossem analisados. Para verificar a influência das caroneiras na velocidade de deslocamento e eficiência do forrageamento, foram analisadas 239 forrageiras com caroneiras e 250 transportando somente carga. Calculou-se a velocidade de deslocamento de cada formiga, sua eficiência e sua carga. Os dados indicam que as caroneiras são vigilantes e se mantêm no fragmento de forma a diminuir o impacto de sua presença sobre a forrageira que a transporta, fornecendo evidências de sua atuação na defesa contra parasitóides. Verificou-se também que influenciam negativamente na velocidade de deslocamento e na eficiência individual da forrageira. Caroneiras aumentam a vigilância durante o forrageamento e embora representem um custo individual à forrageira transportadora, este custo é provavelmente compensado pelo incremento na defesa. Sugere-se que a eficiência de forrageamento ao nível da colônia é mantido, tornando-se premente a tomada de medidas relativas ao real benefício da caroneira.

Palavras-chave: eficiência de forrageamento; etograma; formigas cortadeiras; velocidade de forrageiras.

2.2 INTRODUÇÃO

A busca pelo alimento é uma atividade primordial para a vida animal e, portanto, fator delimitador das diferentes estratégias comportamentais exibidas e evolutivamente selecionadas para as espécies. Para formigas cortadeiras (Formicidae, Attini), as diferentes teorias de forrageamento consideram que a eficiência deste processo é dependente da habilidade das operárias forrageiras, sua velocidade de deslocamento, sua capacidade de transporte de carga e de se protegerem contra parasitóides.

Durante o forrageamento, operárias de diferentes castas físicas e etárias são observadas nas trilhas executando atividades relacionadas à busca e coleta de alimento. Dessa forma, a eficiência do forrageamento não depende apenas da atividade de cada operária individualmente, mas é resultado de um fenômeno emergente das ações coletivas de todos os indivíduos presentes na trilha.

Um comportamento peculiar e frequentemente registrado durante o forrageamento para formigas cortadeiras do gênero *Atta* é o “ato de pegar carona” (WETTERER 1991). Observa-se nas trilhas de forrageamento, a presença de operárias da casta mínima sobre fragmentos de folhas que outras operárias forrageiras transportam até a colônia (VIEIRA-NETO *et al.* 2006).

Esse comportamento de “pegar carona” é motivo de várias especulações. Muitos pesquisadores sugerem que está relacionado à defesa contra forídeos parasitóides, em que as operárias mínimas caroneiras protegem as forrageadoras do ataque destes parasitóides (EIBL-EIBESFELDT & EIBL-EIBESFELDT 1967; FEENER & MOSS 1990). De fato, BRAGANÇA *et al.* (1998) registraram um aumento relativo de caroneiras na presença de forídeos e LINKSVAYER *et al.* (2002) consideram que a defesa contra forídeos é a única função do comportamento de carona. Porém, encontra-se na literatura outras suposições para a função das caroneiras.

A maior parte da energia metabólica das operárias de *Atta* provém da seiva que exsuda dos fragmentos cortados (BASS & CHERRET 1995, SILVA *et al.* 2003). Assim, operárias caroneiras sobre os fragmentos recém cortados poderiam ingerir a seiva exsudada do material forrageado (LINKSVAYER *et al.* 2002). Entretanto, considerando todos os custos inerentes a saída ao ambiente externo (ex: predação e dessecação), a probabilidade de uma operária mínima sair do ninho somente para obtenção de seiva é baixa, haja vista que esta casta física manipula as folhas no interior do ninho para incorporação destas no jardim de fungo simbiote

(ANDRADE *et al.* 2002; CAMARGO *et al.* 2003; LOPES *et al.* 2003). Portanto, sugere-se que a ingestão de seiva durante o ato de pegar carona é oportunista, sendo secundária a real função da caroneira (VIEIRA-NETO *et al.* 2006).

Alguns autores sugerem que para execução deste comportamento as mínimas já devem estar fora do ninho e ao longo da trilha de forrageamento ou mesmo na área de corte (LINKSVAYER *et al.* 2002), atuando na seleção de folhas juntamente com as forrageiras (NORTH *et al.* 1999). Para economizar a energia de deslocamento no retorno ao ninho, as mínimas pegariam carona subindo nos fragmentos de folhas que as forrageiras estivessem transportando (FEENER & MOSS 1990).

WEBER (1972) sugeriu que o ato de lambear as folhas sobre as quais as caroneiras estão posicionadas estaria relacionado à limpeza e/ou adição de enzimas para o cultivo do fungo simbiote. Esta suposição tem como embasamento o fato das operárias mínimas executarem esta função durante a manutenção e incorporação do substrato no jardim de fungo (CAMARGO *et al.* 2003). Como observado por GRIFFITHS & HUGHES (2010) as caroneiras removem tricomas das folhas, diminuindo a entrada de contaminantes no ninho. Esta pode ser a função primária das caroneiras (VIEIRA-NETO *et al.* 2006).

STRADLING (1978) sugeriu que as mínimas só voltavam para o ninho sobre os fragmentos de folhas transportados porque não conseguiam descer deles, e que as caroneiras já estavam no fragmento de folha quando a forrageira o cortou.

É notório que o conhecimento a respeito da função deste comportamento é ainda incipiente, ressaltando-se ainda que há o registro de caroneiras somente para *A. coronatus* e *A. niger* (LINKSVAYER *et al.* 2002) e que até 1990 este comportamento era relatado como ausente para o gênero *Acromyrmex* (FEENER & MOSS 1990). A elaboração de um etograma relativo ao ato de pegar carona constitui-se, portanto, numa ferramenta essencial para identificar a finalidade das operárias que estão sobre as folhas.

Outro ponto que também não é abordado nos estudos relacionados ao comportamento de caroneiras diz respeito ao efeito da sua presença na eficiência do forrageamento. É óbvio que a presença de uma operária sobre o fragmento vegetal transportado acarreta em um aumento da carga para a operária que realiza o transporte, entretanto estimativas quantitativas do custo deste aumento na carga transportada ainda não foram realizadas.

Neste contexto, o presente estudo objetivou: (i) elaborar um etograma a partir do comportamento exibido pelas operárias caroneiras; (ii) avaliar o efeito da presença de caroneiras sobre o transporte de substratos vegetais para o ninho. Como hipótese, considera-se

que se a ocorrência de caroneiras implica em uma diminuição da eficiência durante o transporte de vegetais, benefícios relacionados são esperados, sendo premente a identificação da função deste comportamento.

2.3 MATERIAL E METODOS

2.3.1 Elaboração do Etograma

Entre os meses de maio a agosto de 2011, três ninhos de *Acromyrmex subterraneus subterraneus*, localizados na zona rural do município de Divino (20°36'52"S;42°08'55"O), MG, foram utilizados para a elaboração do etograma das caroneiras. Em cada ninho, uma trilha de forrageamento com atividade foi selecionada e em um ponto estabelecido (de 2 a 3 metros da entrada do ninho) realizou-se o registro do comportamento das caroneiras por duas horas ou até que 100 indivíduos fossem analisados. Cada trilha foi observada durante cinco dias.

Os registros comportamentais foram divididos da seguinte forma:

- quanto ao movimento: parada ou se movendo
- quanto à posição da cabeça: para cima ou para baixo
- quanto à posição no fragmento: na margem ou no meio
- quanto ao ato comportamental: alerta, cortar, morder, atacar, sem atividade aparente.

As frequências de cada categoria comportamental foram comparadas pelo teste do qui-quadrado, ao nível de 5% de significância, considerando-se o efeito da colônia como uma variável aleatória.

2.3.2 Impacto da presença da caroneira na eficiência do forrageamento

Para investigar a influência das caroneiras na eficiência do forrageio, foram selecionados três ninhos de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* localizados no Campus da

Universidade Federal de Juiz de Fora (21°46'49"S; 43°22'24"W) e outros dois ninhos na zona rural do município de Divino (20°36'52"S;42°08'55"O), MG. As observações foram realizadas entre os meses de maio a agosto de 2011, sempre no período diurno.

Para cada ninho, foi delimitada uma seção de 50cm na trilha de forrageamento. Ao se observar a passagem de uma forrageira transportando uma caroneira (cc), foi registrado o tempo gasto pela operária para percorrê-lo, a fim de estabelecer-se sua velocidade de deslocamento. As colisões entre indivíduos nas trilhas não foram excluídas para o cálculo da velocidade. Após percorrer a seção demarcada, a operária, o fragmento vegetal transportado e a caroneira foram coletados e acondicionados em potes individuais tipo eppendorf, devidamente numerados com o mesmo código do registro do tempo de deslocamento.

O mesmo procedimento foi realizado para operárias forrageiras que transportavam apenas o fragmento vegetal, sem a presença da caroneira (cg). Os potes eppendorf contendo as operárias e suas cargas foram armazenados em caixa de isopor com gelo. No laboratório, foi realizada secagem em estufa para determinar seus pesos secos em balança analítica de precisão. Para tanto, o material permaneceu na estufa a 50°C, até que não se registrasse variação do peso mensurado em dias consecutivos.

Foram mensurados dados relativos a 239 forrageiras com caroneiras e 250 forrageiras com carga e sem caroneiras.

A partir dos dados obtidos, calculou-se a velocidade de deslocamento de cada indivíduo, a carga e a eficiência. Para cálculo da carga considerou-se:

$$\text{Carga} = \text{massa seca (fragmento vegetal + caroneira + forrageira)} / \text{massa seca forrageira}$$

O cálculo da eficiência do forrageamento foi feito segundo a fórmula:

$$\text{Eficiência} = \text{velocidade} \times \text{massa do fragmento vegetal}.$$

O método utilizado para determinar a classe de tamanho das operárias a partir do peso seco foi dado pela equação da reta: $y = 0.0026x - 0.0032$ ($R^2 = 0.9509$, $F_{1,78} = 1530$, $p < 0.001$), através de uma regressão linear. Dessa forma, as classes de tamanho relacionadas ao peso seco foram designadas de acordo com a Tabela 1.

A partir dos dados obtidos foram construídos Modelos Lineares Generalizados (GLM) a fim de avaliar as variáveis-resposta: carga, velocidade e eficiência, sob o efeito da variável

categórica forrageira [com caroneira (cc) e sem caroneira (cg)] e das variáveis contínuas peso seco da forrageira e carga transportada. Também comparou-se o peso médio das forrageiras com e sem caroneiras sobre os fragmentos transportados, peso médio dos fragmentos com e sem caroneiras, peso médio das caroneiras com forrageiras com e sem caroneiras, utilizando-se o teste t de Student. Para os mesmos parâmetros comparou-se com o teste de Kolmogorov-Smirnov a distribuição de frequência dos dados, sempre ao nível de 5% de significância. Todas as análises foram realizadas utilizando o software R.

Tabela 1. Classes de tamanho das operárias pela correlação do peso seco com a largura da cabeça de *A. subterraneus subterraneus* ($y=0.0026x-0.0032$) (N=60).

Classe de tamanho	Peso seco (mg)	Largura cabeça (mm)
Pequenas	<1.5	<1.8
Médias	1.6 - 3.2	1.9 - 2.4
Grandes	>3.3	>2.5

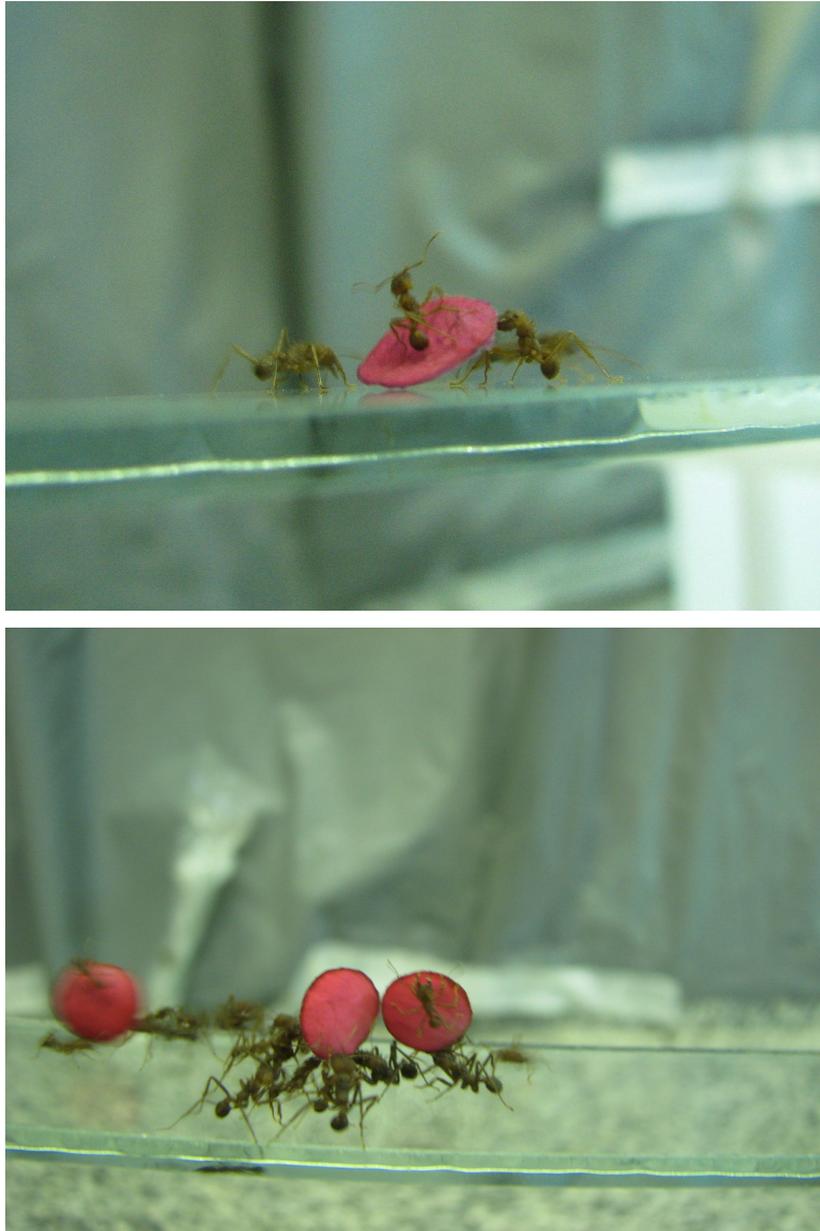
2.4 RESULTADOS

2.4.1 Descrição e avaliação do comportamento de caroneira

Foram descritos e registrada a frequência relativa de cinco atos comportamentais para as operárias que exibiram a condição de caroneiras. Comparando-se as frequências relativas dos atos comportamentais, verificou-se a ocorrência significativamente em excesso do comportamento de alerta ($\chi^2_{3,0.05}=266.25$, $p<0.001$), sendo este registrado em aproximadamente 93% de todas as observações (Retrato 1). Ressalta-se que quando as caroneiras estavam em movimento e paravam, assumiam a posição de alerta quando paradas. Os outros quatro atos comportamentais ocorreram significativamente abaixo do esperado (Tabela 2).

Nos casos em que se observou o ato de morder, sugere-se a ocorrência de caroneiras acidentais. Estas operárias estavam iniciando o transporte do fragmento quando o mesmo foi apreendido por outro indivíduo. Ainda, após serem carregadas por uma certa distância, as caroneiras desciam das folhas e retomavam a trilha em direção à fonte de recursos.

As caroneiras que cortavam o fragmento permaneciam cortando até que fosse completado o processo. Após, desciam do fragmento onde se encontravam e assumiam a função de transportadora, seguindo na trilha em direção ao ninho. Estes indivíduos, juntamente com os que mordiam as folhas, podem ser considerados como caroneiras acidentais, pois embora localizadas sobre as folhas, estavam exercendo outra atividade quando foram acidentalmente transportados por uma operária forrageira.



Fotografia 1. Caroneiras executando ato comportamental “Alerta”, com mandíbulas abertas, antenas estendidas e cabeça voltada para cima.

Tabela 2. Descrição e frequência dos atos comportamentais de 1371 operárias caroneiras em trilhas de forrageamento de *A subterraneus subterraneus*.

Ato Comportamental	Frequência de ocorrência	Número de caroneiras	Descrição
Cortar	0.3%	4	realização do corte do fragmento vegetal com movimentação pivotante na perna anterior, enquanto é transportada por outra operária.
Morder	1.7%	23	prensagem da borda do fragmento com as mandíbulas, que permanecem fechadas semelhante quando o fragmento é transportado.
Alerta	92.9%	1274	posicionamento com a mandíbula aberta, cabeça e antenas estendidas ambas voltadas para cima, sem movimentação.
Ataque	2.6%	36	movimentação súbita da cabeça em direção ao objeto-alvo e fechamento das mandíbulas rapidamente.
Sem atividade aparente	2.5%	34	corpo retraído ou parada com a mandíbula fechada e a cabeça voltada para baixo.

Verificou-se que a frequência de caroneiras que permanecem paradas sobre o fragmento é significativamente maior do que a das que se movimentam ($\chi^2_{1;0,05}=409.00, p<0.001$). Quanto à sua posição no fragmento foliar, a frequência de indivíduos no meio deste é significativamente maior do que na borda ($\chi^2_{1;0,05}=292.13, p<0.001$), assim como caroneiras que mantiveram a cabeça voltada para cima foi mais frequente do que para baixo ($\chi^2_{1;0,05}=205.68, p<0.001$) (Figura1).

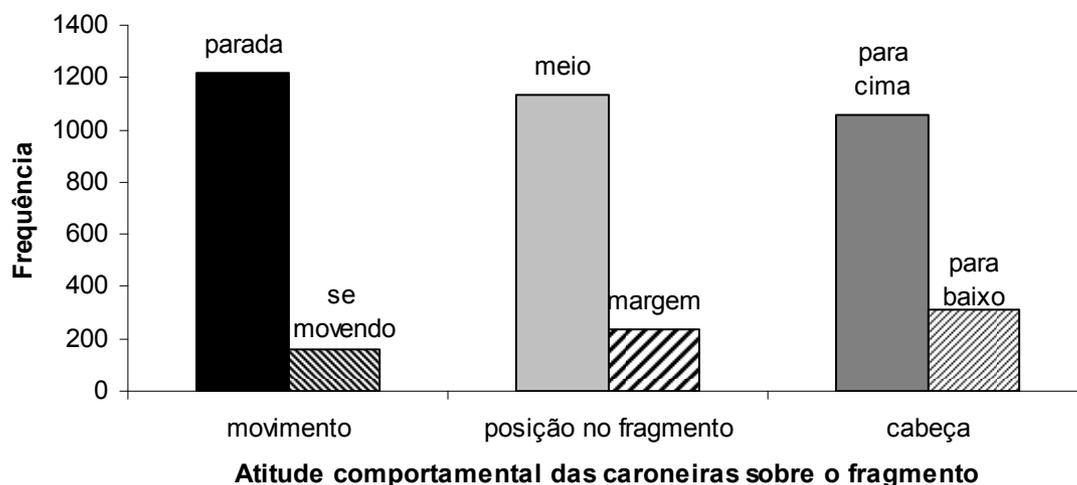


Gráfico 1. Frequência das atitudes comportamentais das caroneiras sobre os fragmentos nas categorias movimento, posição no fragmento e da cabeça em *A subterraneus subterraneus*.

2.4.2 Impacto da presença da caroneira na eficiência do forrageamento

Através do GLM observou-se que o peso da carga transportada está sob efeito significativo do peso das operárias, da presença da caroneira e a interação entre esses dois fatores ($R^2= 0.37$, $F_{3,485}= 96.91$, $p< 0.001$) (Figura 2).

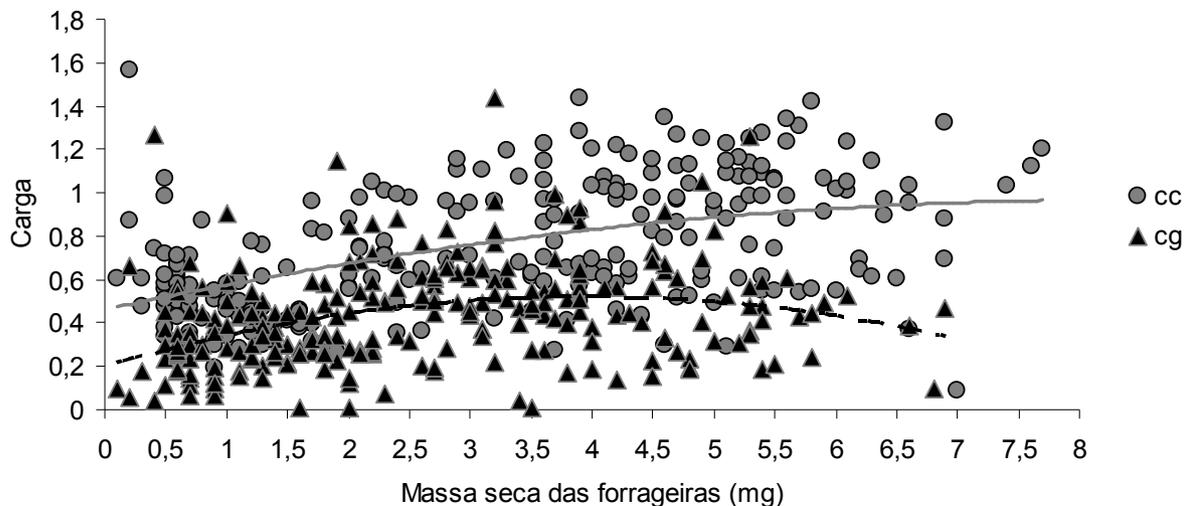


Gráfico 2. Relação entre carga e peso das forrageiras em operárias com caroneiras (cc) e sem caroneiras (cg) de *A subterraneus subterraneus*. Linha de tendência preta tracejada: CG; Linha de tendência cinza contínua: CC (ajuste polinomial).

O peso das forrageiras se correlaciona positiva e significativamente com a carga transportada, isto é, quanto maior o peso da forrageira, maior a carga transportada por ela ($F_2=123.06$; $p<0.001$). Para forrageiras de mesmo peso, aquelas que transportam caroneiras (cc) levam uma maior carga em relação a forrageiras que transportam somente fragmento vegetal (cg) ($F_2=154.09$, $p<0.001$), principalmente as forrageiras de maior peso (operárias grandes) ($F_2=13.56$, $p<0,001$).

Analisando-se o peso seco médio dos fragmentos transportados observa-se que aqueles transportados por forrageiras cc tem peso seco significativamente maior do que os transportados pelas forrageiras cg ($t = 8.88$; $p< 0.001$) (Figura 3). Comparando-se a distribuição de frequência do peso seco dos fragmentos transportados pelas forrageiras com caroneira e apenas com carga também se registrou diferença significativa ($D=0.37$; $p<0.001$),

sendo que para as forrageiras que transportavam apenas carga, o peso da maioria dos fragmentos foliares transportados não ultrapassou 0.01g (Figura 4).

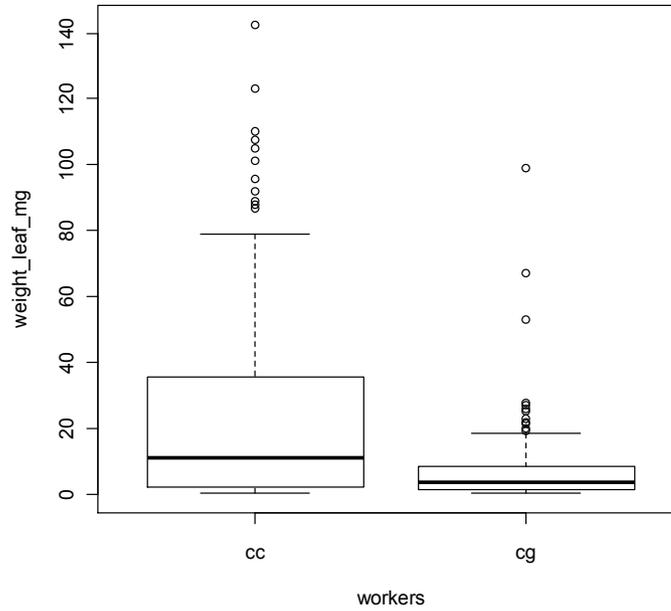


Gráfico 3. Peso Máximo, Médio e Mínimo de fragmentos de folhas transportados com (cc) e sem caroneiras (cg) em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

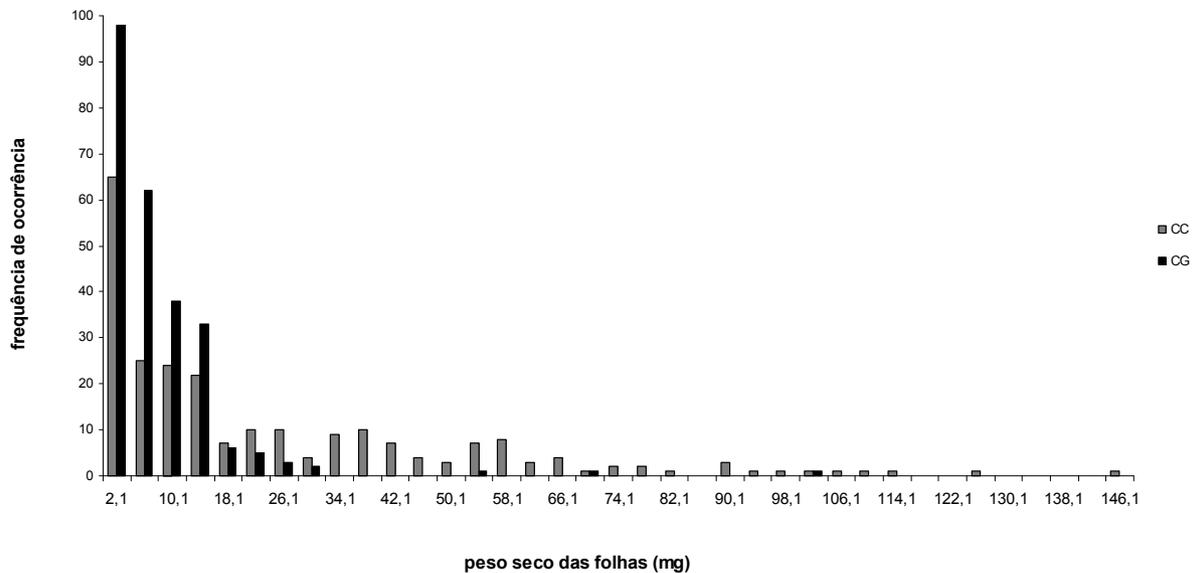


Gráfico 4. Distribuição de frequência dos pesos secos de fragmentos transportados com caroneiras (cc) e sem caroneiras (cg) em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

Verificou-se que as operárias forrageiras cc apresentaram peso seco médio significativamente maior que as forrageiras cg ($t=4.12$; $p<0.001$) (Figura 5). Já o peso seco médio das caroneiras é significativamente menor que de forrageiras cc ($t=11.16$; $p<0.001$) e forrageiras cg ($t=8.04$; $p<0.001$).

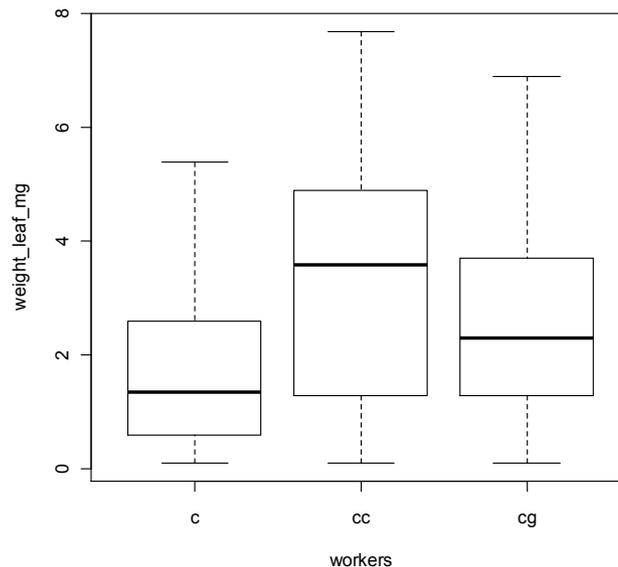


Gráfico 5. Peso Médio, Máximo e Mínimo de operárias forrageiras com caroneira (cc) e sem caroneira (cg) e caroneiras (c) em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

Observou-se que as distribuições de frequência do peso seco das caroneiras, forrageiras com carga e com caroneiras (c, cc e cg) são diferentes. Para caroneiras, os valores de peso mais frequentes estão entre 0.1 e 1.6mg (operárias pequenas) e não ultrapassa 5.6mg (operárias médias). A amplitude dos dados referentes ao peso seco das forrageiras cc é maior em relação às caroneiras e forrageiras cg, sendo o peso máximo verificado de 7.7mg (operárias grandes). Ainda, observa-se que a partir da classe de tamanho 4.6mg (operárias grandes) a frequência de forrageiras cc é maior que de forrageiras cg (Figura 6).

Pela análise do GLM, pôde-se observar que a velocidade de deslocamento da forrageira é afetada pela carga transportada e pela interação entre a carga e a presença de caroneira (cc e cg) ($R^2=0.36$, $F_{3, 485} = 90.83$, $p<0.001$) (Figura 7). Portanto, de acordo com o modelo, a velocidade da forrageira é influenciada pela carga na medida em que, quanto maior a carga, menor a velocidade de deslocamento ($F_1=260.44$, $p<0.001$). Já o efeito significativo da

interação da carga entre a presença da caroneira sobre a velocidade ($F_1=11.88, p<0.001$)

indica que forrageiras com caroneiras (cc) tem sua velocidade reduzida não em função do peso da caroneira, mas pela presença da caroneira. Para indivíduos que transportam a mesma carga, aqueles que transportam caroneiras tem uma velocidade menor quando comparados àqueles que transportam somente carga.

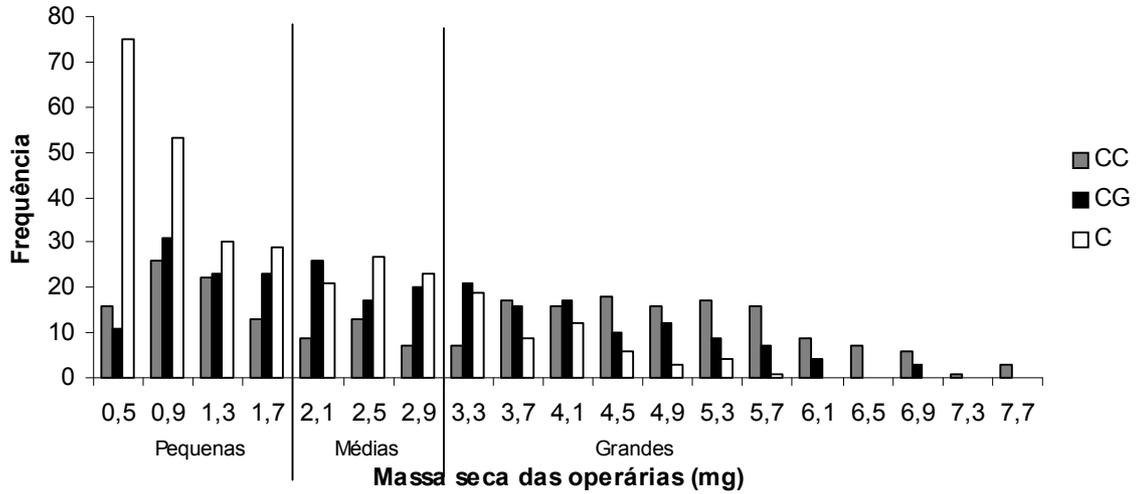


Gráfico 6. Distribuição de frequência dos pesos de forrageiras com caroneiras (cc), sem caroneiras (cg) e de operárias caroneiras (c) de *A subterraneu subterraneus*.

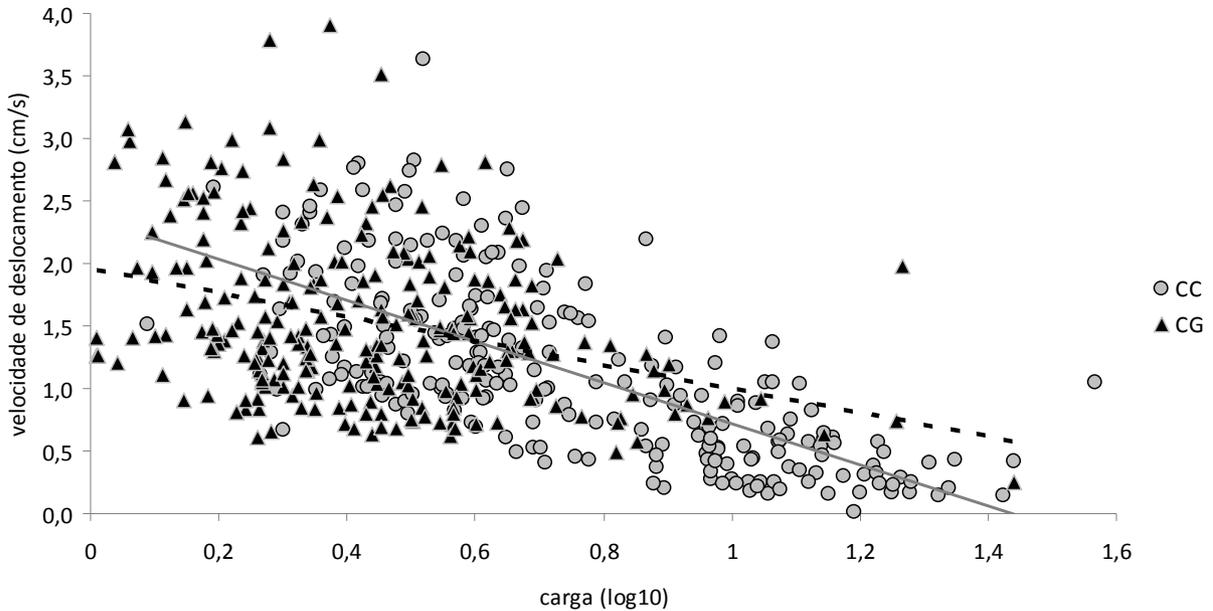


Gráfico 7. Relação entre velocidade e carga transportada por operárias com (cc) e sem caroneiras (cg) de *A subterraneus subterraneus*. Linha de tendência preta tracejada: CG; Linha de tendência cinza contínua: CC (ajuste polinomial).

Considerando-se a velocidade de deslocamento para cargas pequenas ($< \log 4.9 = 0.6$), registra-se que a velocidade de forrageiras cc é maior que as forrageiras cg. Sugere-se que a maior velocidade de deslocamento para forrageiras cc com menores valores de carga se deve ao fato destes indivíduos possuírem pernas mais longas, haja vista apresentarem maior peso seco em relação às forrageiras cg.

Constatou-se um efeito significativo da presença de caroneiras e da carga sobre a eficiência ($R^2=0.40$, $F_{3,485} = 109.1$, $p < 0.001$) (Figura 8), demonstrando que há um custo do transporte de caroneiras.

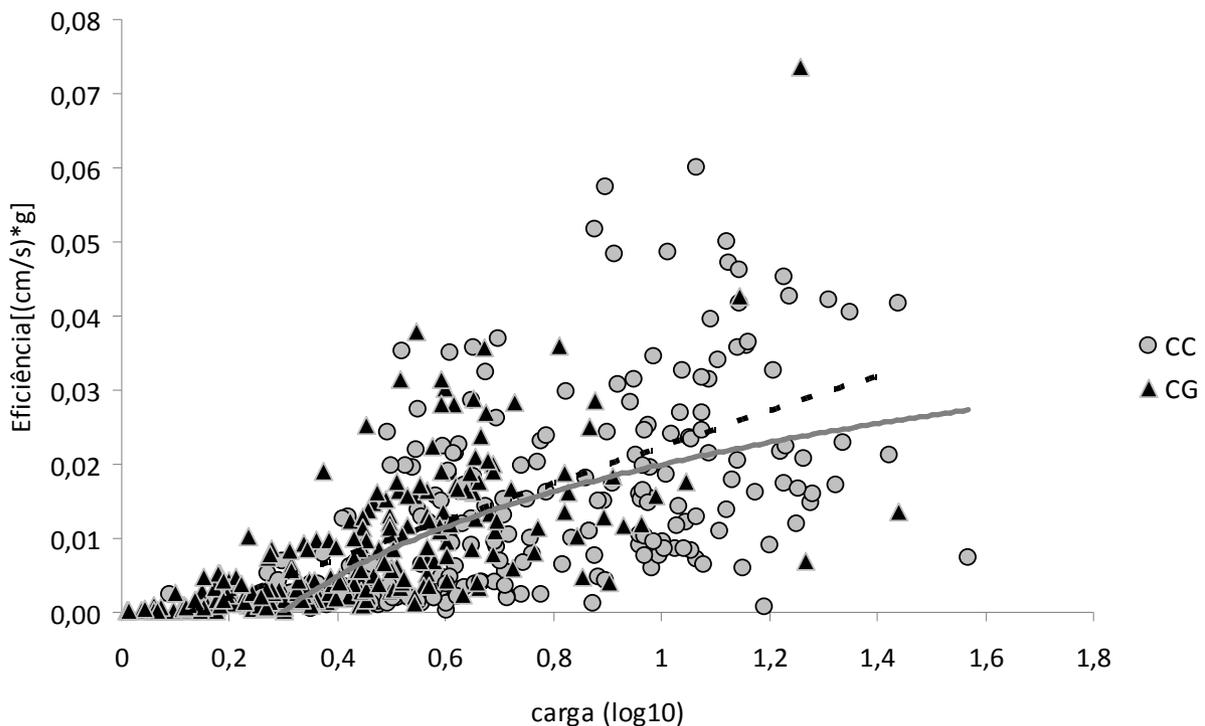


Gráfico 8. Relação entre eficiência e carga transportada por operárias com (cc) e sem caroneiras (cg) de *A subterraneus subterraneus*. Linha de tendência preta tracejada: CG; Linha de tendência cinza contínua: CC (ajuste polinomial).

A eficiência do forrageamento é maior quanto maior a carga transportada ($F_1=322.33$, $p < 0.001$). Também há um efeito significativo do fator presença de caroneira (cc e cg) sobre a eficiência ($F_1=5.00$, $p=0.02$), mas não da interação da carga com a presença de caroneira ($F_1=0.04$, $p=0.83$). Assim, para uma mesma carga transportada, registra-se uma menor eficiência no forrageamento para forrageiras que transportam caroneiras (Figura 8).

2.5 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos evidenciam claramente que as caroneiras desempenham um importante papel na defesa das forrageiras durante seu deslocamento nas trilhas, haja vista a alta ocorrência do comportamento de alerta. O fato de estarem localizadas sobre as folhas proporciona às caroneiras o aumento da área de vigilância, visto que estão em uma posição mais elevada que todos os outros indivíduos que caminham na trilha.

Operárias mínimas nas trilhas de forrageamento podem representar 10% dos indivíduos (HUGHES & GOULSON 2001) e sua presença é atribuída à função da manutenção química (EVISON *et al.* 2008). Ainda, devido ao seu menor tamanho, suas antenas ficam mais próximas ao solo o que lhes confere maior aptidão em seguir as trilhas químicas (MORGAN *et al.* 2006). É provável que as operárias mínimas assumam a função de marcação de trilha porque parasitóides não atacam formigas de tamanho reduzido (BRAGANÇA *et al.* 1998; FEENER & MOSS 1990; FEENER & BROWN 1993; ORR 1992). Ressaltando-se que para algumas espécies de parasitóides, somente forrageiras que transportam cargas são susceptíveis ao ataque dos forídeos (FEENER & MOSS 1990).

Como não são atacadas, operárias mínimas podem também assumir a condição de caroneira e realizar a defesa das forrageiras. Interessante notar que após assumir a posição de caroneira, ela permanece na maior parte do tempo em alerta, fato também registrado por FEENER & MOSS (1990). Quando na posição de caroneiras, observou-se que as operárias mínimas exibem comportamento de ataque frente a outras forrageiras que passavam na trilha, ao lado do fragmento onde esta se encontrava. Porém não há dados na literatura que confirmem a eficiência do comportamento de caroneiras na defesa contra parasitóides.

De acordo com EVISON *et al.* (2008), a condição de caroneira é assumida quando detectam que operárias forrageiras estão sob o ataque de parasitóides. Entretanto, neste estudo e na literatura, sua ocorrência foi verificada mesmo na ausência de forídeos (BRAGANÇA, *et al.* 1998; FEENER & MOSS 1990). Nesse contexto, deve-se considerar que as operárias mínimas assumem a condição de caroneira a fim de reduzir os gastos com sua locomoção durante o retorno ao ninho, visto que o custo de deslocamento da operária mínima e da forrageira é maior que o custo de deslocamento da forrageira transportando a mínima (FEENER & MOSS 1990).

Considerando-se as observações sobre a atitude comportamental da caroneira no fragmento vegetal, supõe-se que a caroneira se mantenha sobre a folha de forma a minimizar seu efeito para a forrageira. Permanecendo parada, o efeito de sua presença no centro de gravidade da forrageira é minimizado. A manutenção do centro de gravidade da forrageira é um fator importante na dinâmica do forrageamento, visto que este é o principal fator que influencia na cinética do movimento (ZOLLIKOFER 1994a).

Tamanha é a importância da manutenção do centro de gravidade durante o deslocamento, que forrageiras de espécies cortadeiras de gramíneas ajustam o ângulo da carga transportada de acordo com o comprimento do fragmento. O ajuste é realizado ativamente através de alterações entre o ângulo da cápsula cefálica e o tórax (MOLL *et al.* 2010). Segundo os autores, através destes ajustes, as forrageiras atenuam o impacto da massa e comprimento do fragmento em sua velocidade de deslocamento. No presente estudo, é evidente que as caroneiras representam um aumento da massa transportada e a redução de sua movimentação pode ser uma estratégia comportamental que minimiza seu efeito sobre a velocidade de deslocamento da forrageira que a transporta.

Também a redução do risco de tombamento lateral da forrageira pode ser um fator fundamental na determinação da atitude comportamental da caroneira sobre o fragmento vegetal. O transporte de carga ocorre próximo ao limite de estabilidade, havendo aumento da propensão à queda dos indivíduos com o aumento do comprimento da carga e até mesmo da rugosidade do solo (MOLL *et al.* 2010). Assim, caroneiras paradas reduzem o risco de queda tanto das forrageiras como de si mesmas.

Considerando-se que o transporte de cargas com grande massa influencia a dinâmica do forrageamento, é cabível supor que tamanho da operária é fator limitante para que o indivíduo assuma a posição de caroneira. Verificou-se que operárias com menor peso se comportam como forrageiras ou caroneiras, indicando que as caroneiras não são uma casta diferenciada. No presente estudo, o comportamento de carona foi restrito a operárias com peso inferior a 5,6mg. Caroneiras causam um impacto no deslocamento e eficiência da forrageira que a transporta. No caso de indivíduos maiores, tal impacto representaria um custo ainda maior para a ocorrência deste comportamento, visto que caroneiras diminuem a eficiência individual (YACKULIC & LEWIS 2007).

A regulação do tamanho do indivíduo que assume o papel de caroneira pode ser compreendida como uma resposta emergente da alteração do tamanho dos indivíduos presentes na trilha. Na presença de forídeos, há a redução da massa das forrageiras na trilha (BRAGANÇA

et al. 1998), moldando-se dessa maneira a atividade de forrageamento de acordo com as condições imediatas ao longo da trilha, ao mesmo tempo que aumenta a viabilidade de indivíduos que podem assumir a condição de caroneiras.

A correlação positiva entre peso da forrageira e peso da carga transportada pode ser explicada porque o tamanho do fragmento é determinado individualmente, de acordo com o tamanho do corpo da forrageira (RUDOLPH & LOUNTON 1986). Isto porque a forrageira ancora a perna como um pivô na borda do fragmento e faz uma rotação ao redor do eixo do corpo (LUTZ 1929). Embora forrageiras com caroneiras sejam maiores que as forrageiras sem caroneiras, a maior carga transportada pelas forrageiras com caroneiras está relacionada ao incremento de massa que a presença da caroneira representa, e não apenas ao maior tamanho do fragmento.

A maior ocorrência de caroneiras sendo transportadas por operárias mais pesadas pode estar relacionada a fatores como: maior área no tripódio da forrageira maior, que aumenta a estabilidade durante o deslocamento (ZOLLIKOFER 1994b) e a preferência dos parasitóides pelas castas maiores (BRAGANÇA *et al.* 1998; FEENER & MOSS 1990; FEENER & BROWN 1993; ORR 1992).

Verifica-se, portanto que caroneiras estão presentes nos maiores fragmentos transportados, o que permite levantar algumas hipóteses: a) caroneiras podem subir fragmentos maiores; b) caroneiras podem subir nos fragmentos carregados pelas maiores forrageiras porque elas são o alvo preferido pelos parasitóides; e c) caroneiras podem subir em qualquer fragmento, mas podem permanecer um tempo maior em fragmentos maiores, visto que operárias maiores tem maior habilidade na manutenção do seu centro de gravidade, dada a maior área do seu tripódio, durante o deslocamento.

Para cargas pequenas, observou-se maior velocidade de forrageiras com caroneiras o pode estar relacionado com o comprimento das pernas. Pernas mais longas implicam em um deslocamento mais ágil, pois permitem passos mais largos e conseqüentemente um maior avanço (ZOLLIKOFER 1994b). As forrageiras com caroneiras exibiram maiores valores de peso, sendo que este parâmetro se correlaciona positivamente com o maior comprimento das pernas (HURLBERT *et al.* 2008) e conseqüentemente com a velocidade.

Por outro lado, para cargas maiores, forrageiras sem caroneiras são mais velozes, evidenciando que a presença da caroneira e não o aumento da carga tem efeito sobre a velocidade de deslocamento dos indivíduos.

A carga transportada exerce múltiplos efeitos na cinemática do deslocamento em animais (MOLL *et al.* 2010), como a diminuição da velocidade já verificada para outras espécies de formigas (LUTZ 1929, RUDOLPH & LUDON 1986, BURD 2000, ROSCHARD & ROCES 2002). O transporte de cargas pode afetar a velocidade da forrageira de duas formas: a) pelo incremento da ação da carga nas pernas e b) por causar uma mudança no centro de gravidade (ZOLLIKOFER, 1994a). Assim, o impacto da presença da caroneira na diminuição da velocidade também se dá pelo deslocamento do centro de gravidade da forrageira, pois quando a caroneira está sobre o fragmento promove um desequilíbrio na forrageira (FEENER & MOSS 1990), principalmente se ela se deslocar.

A forrageira pode carregar somente o fragmento vegetal como o fragmento vegetal mais caroneira, o que pode significar, no último caso, um aumento da carga que não representa benefício direto ao forrageamento e conseqüente decréscimo na eficiência deste processo. Esta redução na eficiência está diretamente relacionada com a redução na velocidade de deslocamento da forrageira causada pela caroneira e indica um forrageamento abaixo do ótimo esperado para cada indivíduo.

Indivíduos podem forragear abaixo do ótimo por várias razões, como retornar ao ninho mais rapidamente para recrutamento (ROCES & NÚÑEZ 1993), grande distância do ninho à fonte de recurso (ROCES 1990) e restrição física na trilha (DUSSUTOUR *et al.* 2009). Seguindo esta linha, as caroneiras exercem um efeito sobre entrega de material no ninho, consistindo em um impacto três vezes maior que sua própria massa na velocidade da forrageira que a transporta (YACKULIC & LEWIS 2007). Como resultado há uma queda na eficiência individual da forrageira, quando comparadas àquelas que não transportam caroneiras.

Então, por que as mínimas não atuam ativamente no forrageamento, mas sobem nos fragmentos das companheiras de ninho reduzindo sua eficiência individual?

A eficiência do forrageamento não depende apenas da atividade de cada operária individualmente, mas é resultado de ações coletivas de todos os indivíduos presentes na trilha. Assim, espera-se que o forrageamento aumente o ganho energético de toda a colônia a longo prazo (ROCES 2002), ainda que os indivíduos trabalhem abaixo do ótimo esperado. Nesse contexto, todos os indivíduos envolvidos neste processo contribuiriam para um alto ganho energético final para a colônia.

Em concordância, o aumento da eficiência da colônia na presença de caroneiras é demonstrado por FEENER & MOSS (1990). Segundo os autores, o custo de deslocamento no retorno da forrageira e da mínima – caroneira em potencial – ao ninho é maior que o custo da

forageira em transportar a mínima no fragmento vegetal ao longo deste percurso. A energia que seria dispensada no deslocamento pode ser utilizada para realização de outras tarefas na trilha de forrageamento, aumentando a eficiência de toda a colônia.

Operárias mínimas que assumem a posição de caroneira são vigilantes enquanto sob essa condição e se mantêm sobre os fragmentos vegetais de forma a diminuir seu impacto sobre a forrageira que a transporta. Apesar de sua presença influenciar de forma negativa na velocidade de deslocamento e na eficiência individual do forrageamento, sua atuação na defesa das forrageiras contra forídeos parasitóides e o aumento da área de vigilância devem promover alto benefício para toda a colônia, mantendo o ritmo do forrageamento. Informações a respeito da medida do benefício que as caroneiras promovem à colônia são necessárias para elucidar melhor essa questão.

2.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE, A.P.P.; FORTI, L.C.; BOARETTO, M.A.C.; RAMOS, V.M.; MATOS, C.A.O. 2002. Behavior of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) workers during the preparation of the leaf substrate for symbiont fungus culture. **Sociobiology** **40**: 293-306.
- BASS, M. & CHERRETT, J. M. 1995. Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. **Physiological Entomology** **20**: 1–6.
- BRAGANÇA, M.A.L.; TONHASCA, JR.A. & DELLA LUCIA, T.M.C. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **89**: 305–311.
- BURD, M. 2000. Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. **Behavioral Ecology** **11**: 125–131.
- CAMARGO, R.S.; FORTI, L.C.; MATOS, C.A.O.; LOPES, J.F.S.; ANDRADE, A.P.P.; RAMOS, V.M. 2003. Post-selection and return of foraged material by *Acromyrmex subterraneus brunneus* (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology** **42**: 93-102.
- DUSSUTOUR, A.; DENEUBOURG, J.-L.; BESHERS, S.; FOURCASSE, V. 2009. Individual and collective problem-solving in a foraging context in the leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Animal Cognition** **12**: 21–30.
- EIBL-EIBESFELDT I. & EIBL-EIBESFELDT E. 1967. Das Parasitenabwehrender Minima-Arbeiterinnen der Blattschneider-Ameise (*Atta cephalotes*). **Zeitschrift für Tierpsychologie** **24**: 278–281.
- EVISON, S.E.F.; HART, A.G. & JACKSON, D.E. 2008. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. **Animal Behaviour**. **75**: 963-969.

- FEENER, D.H., JR. & BROWN, B.V. 1993. Oviposition behavior of an ant parasitizing fly, *Neodohrniphora curvinervis* (Diptera: Phoridae), and defense behavior by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Insect Behavior** **6**: 675–688.
- FEENER, D.H. JR. & MOSS K.A.G. 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **26**: 17–29.
- GRIFFITHS, H.M., HUGHES, W.O. 2010. Hitchhiking and the removal of microbial contaminants by leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Ecological Entomology** **35**: 529 – 537.
- HUGHES, W.O.H & GOULSON, D. 2001. Polyethism and the importance of context in the alarm reaction of grass-cutting ant *Atta capiguara*. **Behavioral Ecology Sociobiology**, **49**: 503–508.
- HURLBERT, A.H.; BALLANTYNE, F. & POWELL, S. 2008. Shaking a leg and hot to trot: effects of body size and temperature on running speed in ants. **Ecological Entomology**. **33**: 144–154.
- LINKSVAYER, T.A., MCCALL, A. C., JENSEN, R. M., MARSHALL, C. M., MINER, J. W. & MCKONE M. J. 2002. The Function of Hitchhiking Behavior in the Leaf-cutting Ant *Atta cephalotes*. **Biotropica** **34**: 93–100.
- LOPES, J.F.L., CAMARGO, R.S. & FORTI, L.C. 2003. Foraging Behaviour and Subtask Hierarchical Structure in *Acromyrmex* spp. (Formicidae: Attini). **Sociobiology** **42**: 781–793.
- LUTZ, F.E. 1929. Observations on leaf-cutting ants. **American Museum Novitates** **388**:1–21.
- MOLL, K.; ROCES, F. & FEDERLE, B. 2010. Foraging grass-cutting ants (*Atta vollenweideri*) maintain stability by balancing their loads with controlled head movements. **Journal of Comparative Physiology** **196**: 471–480.

- 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*. **European Journal of Entomology** **103**: 553-558.
- NORTH, R.D.; JACKSON, C.W. & HOWSE, P.E. 1999. Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate for the fungus. **Physiological Entomology** **24**: 127–133.
- ORR, M.R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Attacephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology** **30**: 395–402.
- ROCES, F. 1990. Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant. **Oecologia** **83**: 261 – 262.
- ROCES, F. 2002. Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. **Biological Bulletin** **202**: 1–7.
- ROCES, F. & NÚÑEZ, J.A. 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behaviour** **45**: 135-143.
- RÖSCHARD, J. & ROCES, F. 2002. The effect of load length, width and mass on transport rate in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. **Oecologia** **131**:319–324.
- RUDOLPH, S.G. & LOUDON, C. 1986. Load size selection by foraging leafcutter ants (*Atta cephalotes*). **Ecological Entomology** **11**:401–410.
- SILVA, A.; BACCI JR., M.; SIQUEIRA, C.G.; BUENO, O.C.; PAGNOCCA, F.F.; HEBLING, M.J.A. 2003. Survival of *Atta sexdens* workers on different food sources. **Journal of Physiology** **49**: 307-313.
- STRADLING, D.J. 1978. The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. **Journal of Animal Ecology** **47**: 173-188.

- VIEIRA-NETO, E.H.M. & VASCONCELOS, H.L. 2006. Hitchhiking behaviour in leaf-cutter ants: An experimental evaluation of three hypotheses. **Insect Social** **53**: 326–332.
- WEBER, N.A. 1972. **Gardening Ants: the Attines**. American Philosophical Society, Philadelphia. 146p.
- WETTERER, J.K. 1991. Foraging ecology of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* in a Costa Rican rain forest. **Psyché** **98**: 361-368.
- YACKULIC, C.B. & LEWIS, O.T. 2007. Temporal variation I foraging activity and efficiency and role of hitchhiking behaviour in leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **125**: 125-134.
- ZOLLIKOFER, C.P.E. 1994. Stepping patterns in ants. 2. Influence of body morphology. **Journal of Experimental Biology** **192**: 107-118.
- ZOLLIKOFER, C.P.E. 1994. Stepping patterns in ants. 3. Influence of load. **Journal of Experimental Biology** **192**: 119–127.

3. INFLUÊNCIA DO TAMANHO E TIPO DE FRAGMENTO VEGETAL NA OCORRÊNCIA E PERMANÊNCIA DE CARONEIRAS EM *ACROMYRMEX SUBTERRANEUS SUBTERRANEUS* (FOREL, 1893)

3.1 RESUMO

As caroneiras são relacionadas à defesa contra forídeos parasitóides. Entretanto, sua ocorrência não é observada em todos os fragmentos vegetais. Supõe-se que o tamanho ou tipo de substrato sejam limitantes quanto à ocorrência e à permanência de caroneiras. Objetivou-se investigar a frequência de caroneiras em fragmentos de diferentes tamanhos e tipos e avaliar a permanência das caroneiras sobre substratos. Para tanto, utilizou-se discos de *Acalypha wilkesiana* e *Rosa* sp. de três áreas diferentes. Também, 100 caroneiras tiveram seus tempos de permanência sobre as folhas mensurado. As frequências de caroneiras nos diferentes substratos sugerem que elas são hábeis em discriminar o tipo de substrato no qual irão subir. A maior frequência de caroneiras em folhas de *A. wilkesiana* que em pétalas de *Rosa* sp. pode estar relacionado com a presença de mais feixes vasculares nas folhas, que deve conferir maior dureza à folha, principalmente para os discos grandes de *A. wilkesiana*, fato que deve estar relacionado também com maior área de patrulhamento da caroneira. Entretanto, o tempo de permanência da caroneira sobre o fragmento não está relacionado com a área nem com o peso do fragmento sugerindo que sua presença na folha está atrelada a outras variáveis. A ocorrência de caroneiras pode ser disparada pela presença de forídeos, porém, é limitada pelo tipo e tamanho dos fragmentos, sendo estes selecionados pelas forrageiras. Sugere-se que as forrageiras exerçam seu comportamento de modo a garantir que a ocorrência de caroneiras sobre as folhas seja maximizada, ajustando o tamanho e o tipo de substrato vegetal selecionado, permitindo, assim, que as mínimas subam nos fragmentos e exerçam a defesa das operárias nas trilhas.

Palavras-chave: formigas cortadeiras, *Acalypha wilkesiana*, *Rosa* sp., área de substrato, forídeos.

3.2 INTRODUÇÃO

O comportamento de caroneiras é bastante conhecido entre as formigas cortadeiras de gênero *Atta* (WETTERER 1991), no qual operárias mínimas são observadas “pegando carona” nos fragmentos de folhas que forrageiras transportam até o ninho (VIEIRA-NETO *et al.* 2006). Este comportamento foi recentemente descrito para *Acromyrmex* e também para esse gênero é motivo de várias especulações.

Um dos principais alvos das investigações é determinar o porquê da ocorrência deste comportamento. Muitos autores defendem que sua principal função está relacionada à defesa contra forídeos parasitóides. Neste caso, as operárias mínimas caroneiras protegem as forrageadoras do ataque destes parasitóides (EIBL-EIBESFELDT & EIBL-EIBESFELDT, 1967; FEENER & MOSS, 1990). De fato, BRAGANÇA *et al.* (1998) registraram um aumento relativo de caroneiras na presença de forídeos e LINKSVAYER *et al.* (2002) consideram que a defesa contra forídeos é a única função das caroneiras.

O comportamento de carona é um importante mecanismo de defesa (VIEIRA-NETO *et al.* 2006). Na presença de forídeos em *A. laevigata*, por exemplo, o número de caroneiras nas trilhas não aumentou enquanto que em *A. sexdens* observou-se um leve aumento em comparação com trilhas livres destes parasitóides. Estes autores sugerem que a defesa promovida pelas caroneiras é importante, mas somente contra as espécies de forídeos que pousam nas folhas, as quais são minoria. Ressalta-se ainda que a maioria das espécies de forídeos não ocorre à noite, ao passo que as caroneiras ocorrem também à noite (VIEIRA-NETO *et al.*, 2006).

Foi demonstrado que os forídeos, inimigos naturais de formigas cortadeiras, exercem um controle *top-down* sobre as mesmas, e que a eliminação destes inimigos pode desencadear um incremento na população de formigas (WIRTH *et al.* 2007). Os danos causados por estes parasitóides vão desde redução do número e tamanho das forrageiras nas trilhas, com conseqüente redução no tamanho do fragmento forrageado (BRAGANÇA *et al.*, 1998) até a redução do fluxo de forrageamento (TONHASCA *et al.* 2001; BRAGANÇA e MEDEIROS 2006) e do desempenho da colônia (FEENER 2000).

Em função dos forídeos afetarem o forrageamento tanto em relação ao seu fluxo quanto em sua eficiência e considerando que as caroneiras não são observadas em todos os fragmentos vegetais transportados nas trilhas, tem-se como hipótese que o tamanho ou tipo de substrato sejam fatores limitantes quanto à ocorrência e à permanência de caroneiras nos fragmentos.

Neste contexto, este estudo teve por objetivo: i) investigar a frequência de caroneiras em fragmentos vegetais de diferentes tamanhos e tipos; e ii) investigar se há relação entre o tamanho do fragmento transportado com o tempo de permanência das caroneiras sobre as folhas.

3.3 MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram conduzidos no Laboratório de Mirmecologia da Universidade Federal de Juiz de Fora, utilizando colônias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. As colônias são mantidas sob temperatura constante (22 a 25°C) e com umidade relativa do ar em torno de 80%. As colônias foram conectadas a uma arena de forrageamento por uma ponte de vidro de 1,5m de comprimento. Na porção mediana da trilha foi estabelecido um ponto para observação e registro dos dados.

Visando verificar o tempo de permanência das caroneiras sobre o fragmento vegetal, folhas de *Acalypha wilckesiana* foram oferecidas a colônias e o tempo de permanência sobre a folha de 100 caroneiras, mensurado. O tempo foi registrado da seguinte forma: a cronometragem era iniciada assim que a operária assumisse a condição de caroneira e cessava quando esta descia do fragmento ou a operária transportadora chegasse à entrada do ninho.

As caroneiras que tiveram seu tempo de permanência na folha registrado foram coletadas juntamente com as forrageiras e os fragmentos transportados, individualizadas e acondicionadas em potes tipo Eppendorf. Os fragmentos coletados foram pesados em balança analítica de precisão e tiveram sua área mensurada no programa Image Pró-Plus.

Como controle, 100 operárias forrageiras que não estivessem transportando caroneiras foram coletadas juntamente com seus fragmentos, individualizadas e tiveram seus fragmentos pesados e medida sua área.

Para avaliar se o substrato vegetal influencia na frequência de caroneiras, dois diferentes substratos foram escolhidos e oferecidos às colônias. Utilizou-se folhas de *Acalypha wilckesiana*, que é utilizado para manutenção das colônias, e pétalas de *Rosa* sp., substrato aceito e processado pelas colônias em laboratório.

Visando investigar a relação entre tamanho dos fragmentos transportados e frequência de caroneiras foram oferecidos discos de folhas de *A. wilckesiana* e pétalas de *Rosa* sp. de três tamanhos diferentes. Os discos foram obtidos com um furador manual e tinham tamanhos padronizados. Os substratos grandes tinham uma área de 0.50mm^2 ; discos médios possuíam aproximadamente 0.38mm^2 ; e discos pequenos tinham aproximadamente 0.20mm^2 .

Os testes foram realizados em três colônias, para as quais eram oferecidos os discos dos três diferentes tamanhos. Cada repetição contava com 200 discos de mesmo tamanho. Foram realizadas seis repetições em cada colônia, duas por tamanho de disco. Foi registrada a frequência de caroneiras para as diferentes áreas de disco e para cada substrato analisado.

Para analisar se o tempo de permanência da caroneira na folha estava relacionado com a área ou com o peso do fragmento foi realizada uma Análise de Co-variância (ANCOVA). Para comparar a área do fragmento vegetal da operária que transportava caroneira com aquela que não transportava utilizou-se o Test t de Student. Para tanto, os dados de tempo de permanência, área do fragmento e peso da folha foram transformados em logaritmo decimal.

Para investigar a frequência de caroneiras nos diferentes tamanhos de discos do mesmo fragmento vegetal utilizou-se o teste de Kruskal-Wallis, seguido pelo Student Newman-Keuls. Por fim, para analisar a existência de diferença na frequência de caroneiras entre os substratos utilizou-se o Teste t de Student. Todas as análises foram realizadas ao nível de 5% de significância.

3.4 RESULTADOS

A variável-resposta tempo de permanência da caroneira sobre o substrato não está relacionado com a área ($F=0.015$, $p=0.90$, $R^2=-0.013$), nem com o peso do fragmento

($F=0.715$, $p=0.39$, $R^2=-0.013$), indicando que estas variáveis não tem efeito significativo sobre o tempo de permanência da caroneira sobre a folha (Figura9 A e B).

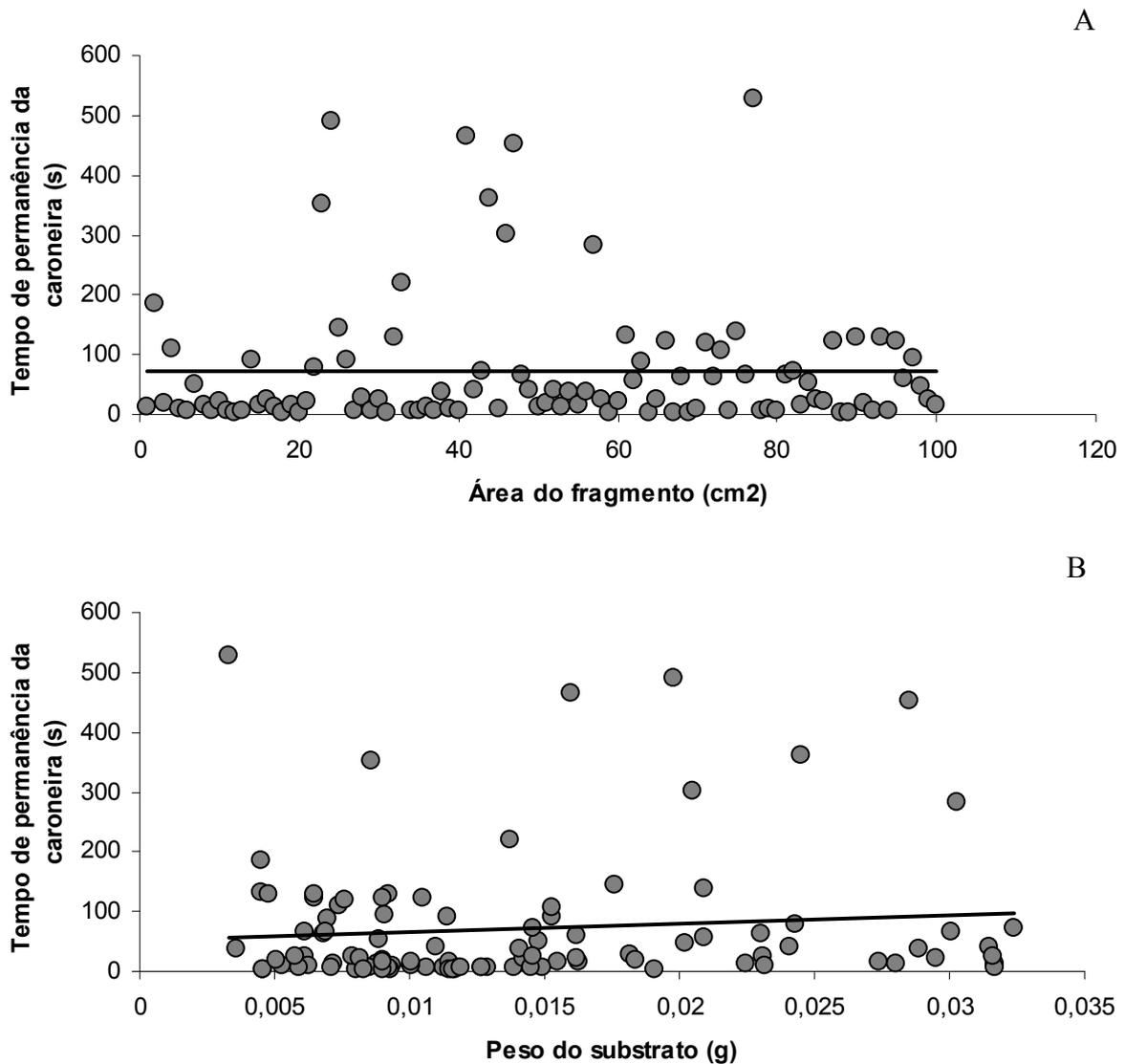


Gráfico 9. Relação entre tempo de permanência da caroneira sobre a folha (s) e área do fragmento (mm^2) (A) e tempo de permanência da caroneira sobre a folha (s) e peso do substrato (g) (B) em *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (ajuste polinomial).

Pôde-se observar também que a área dos fragmentos transportados com caroneiras (CC) e sem caroneiras (SC) não difere significativamente entre si ($t=1.70$, $p=0.09$) (Figura10 A), assim como o peso dos fragmentos SC e CC ($t=1.69$, $p=0.09$) (Figura10 B). Os dados obtidos sugerem que as caroneiras sobem nos fragmentos independentemente de sua área ou peso, não discriminando os fragmentos em função destes fatores.

Testando se as caroneiras são hábeis em discriminar o tipo de substrato, verificou-se que a frequência de caroneiras foi significativamente maior em folhas de *A. wilkesiana* do que em pétalas de *Rosa* sp. ($A. wilkesiana = 25.11 \pm 31.82$, $Rosa$ sp. = 8.88 ± 12.57 , $t = 2.0806$, $p = 0.264$) (Figura 11). Estes resultados permitem inferir que as caroneiras são aptas a diferenciar os substratos transportados pelas forrageiras, provavelmente selecionando o tipo de substrato que garante a execução do comportamento de caroneira.

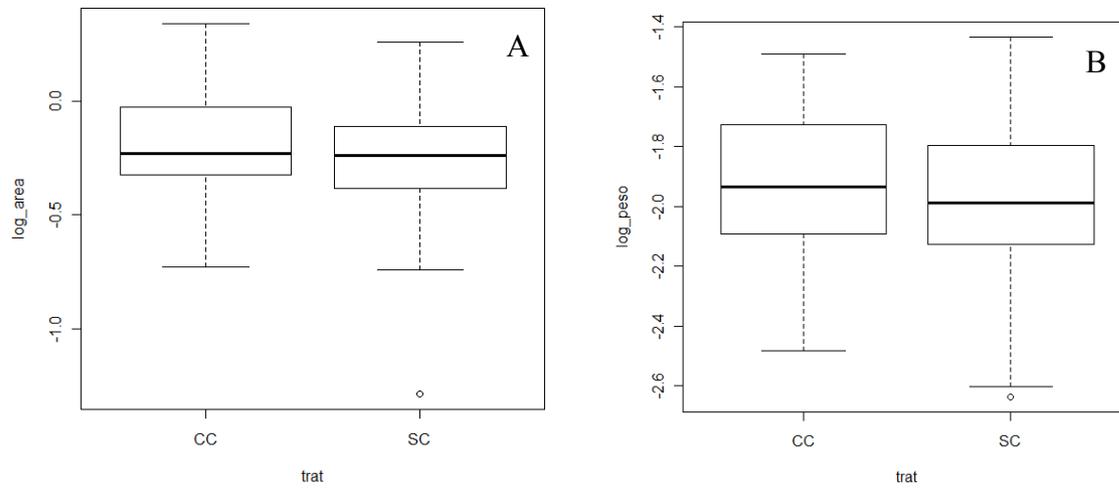


Gráfico 10. Área máxima, média e mínima de fragmentos de *Acalypha wilkesiana* com caroneiras (CC) e sem caroneiras (SC) (A) e peso máximo, médio e mínimo de fragmentos de *Acalypha wilkesiana* com caroneiras (CC) e sem caroneiras (SC) (B) em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

Analisando-se a frequência de caroneiras nos diferentes tamanhos de discos de pétalas de *Rosa* sp., observou-se que não houve diferença significativa entre as três áreas do substrato oferecidas ($H = 2.38$, $p = 0.30$) (Figura 12 A). Já para *A. wilkesiana*, os resultados demonstram que caroneiras são mais frequentes em discos com maior área (0.50 mm^2), havendo diferença tanto entre maiores e medianos (0.38 mm^2) ($t_{snk} = 7.8333$, $p = 0.011$) quanto entre maiores e menores (0.20 mm^2) ($t_{snk} = 10.166$, $p = 0.001$) (Figura 12 B). Dessa forma, pode-se inferir que, para *A. wilkesiana*, maiores áreas de substrato tendem a ter maior frequência de caroneiras.

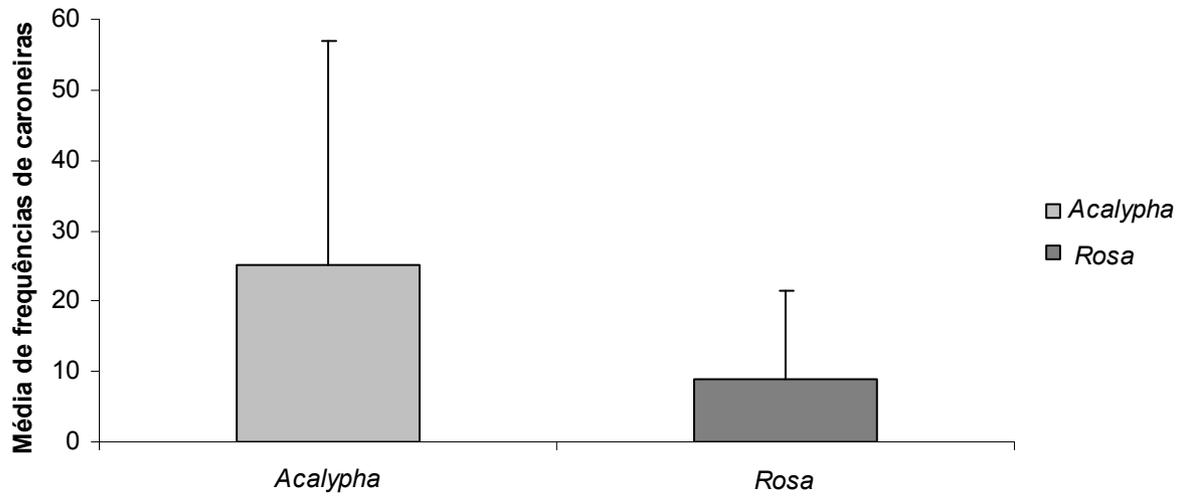


Gráfico 11. Frequência média de caroneiras nos substratos *Acalypha wilkesiana* e *Rosa* sp. em *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (*A. wilkesiana*. = 25.11 ± 31.82 , *Rosa* sp. = 8.88 ± 12.57).

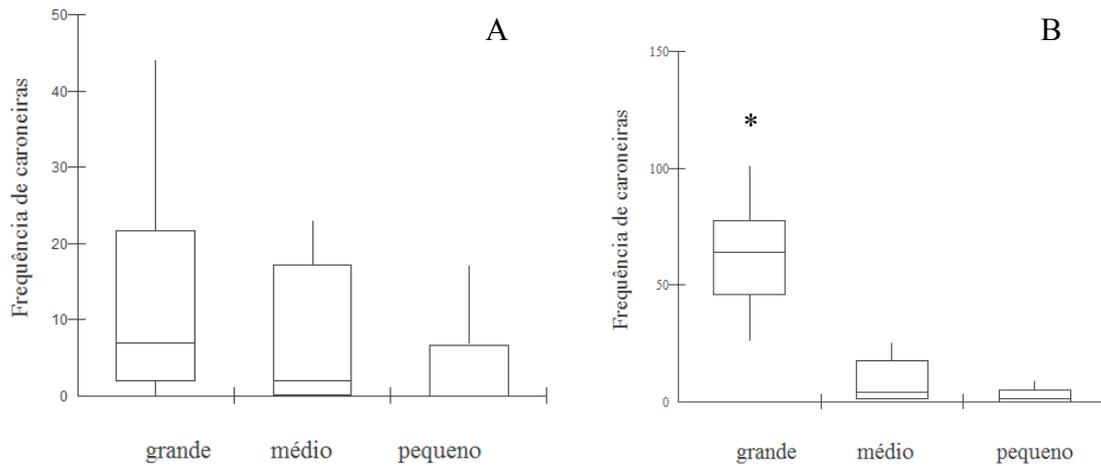


Gráfico 12. Frequência de caroneiras nos diferentes tamanhos de discos de pétalas de *Rosa* sp. (A) e frequência de caroneiras nos diferentes tamanhos de discos de folhas de *Acalypha wilkesiana* (B) em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

3.5 DISCUSSÃO

Os dados revelam que a diferença nas frequências de caroneiras em pétalas de *Rosa* sp. e folhas de *Acalypha wilkesiana* pode estar relacionado ao fato de que diferentes substratos possuem quantidades de água desiguais e diferenças na composição e rigidez, assim como quantidade e tipos de contaminantes que possam existir em suas superfícies. Esta suposição está embasada no fato de que a ocorrência de caroneiras foi registrada em situações nas quais os contaminantes influenciavam a presença e a frequência de operárias sobre as folhas (GRIFFITHS & HUGHES 2010, WEBER 1972).

As pétalas são essencialmente semelhantes às folhas em termos de estrutura. Entretanto, são supridas por um único feixe vascular, enquanto as folhas são supridas por três ou mais feixes vasculares, tendo o mesófilo completamente permeado por nervuras (RAVEN *et al.* 2001). Tendo mais nervuras, as folhas tendem a exsudar mais seiva quando cortadas. A ingestão de seiva dos fragmentos cortados pelas caroneiras é discutida por alguns autores (LINKSVAYER *et al.* 2002, VIEIRA-NETO *et al.* 2006) como sendo um fator causador deste comportamento. Neste caso, a maior frequência de caroneiras sobre as folhas pode estar relacionada à ingestão de seiva exsudada, que é disponibilizada em maior quantidade em folhas do que em pétalas.

Outro fator que pode estar relacionado com a maior frequência de caroneiras em folhas de *A. wilkesiana* é a maior dureza das folhas em relação às pétalas de *Rosa* sp. Esta dureza é determinada por propriedades da epiderme e de algumas células que formam uma parede espessa imediatamente abaixo dela (GRUBB 1986, JUNIPER & JEFFREE 1983). A dureza das folhas pode permitir que as caroneiras caminhem sobre o substrato e reduza seu risco de queda, justificando a maior frequência de operárias sobre as folhas de *A. wilkesiana*.

Também, a presença de tricomas nos discos de *A. wilkesiana*, mesmo em pequena quantidade, pode auxiliar as caroneiras a subir e a manter-se na folha, diminuindo o risco de queda. Isto porque as caroneiras podem utilizar os tricomas existentes como ponto de apoio enquanto estão sobre as folhas. Além disso, a presença de tricomas promove um aumento na ocorrência de operárias mínimas sobre os fragmentos foliares. GRIFFITHS & HUGHES (2010)

verificaram que as caroneiras removem tricomas das folhas, diminuindo a entrada de contaminantes no ninho.

Os tricomas podem também possuir glândulas que liberam compostos tóxicos, como compostos fenólicos e alcalóides (LEVIN 1973). Assim, fragmentos com maior quantidade de tricomas podem possuir maior quantidade de contaminantes e compostos tóxicos, e em consequência, havendo uma correlação positiva entre estes fatores e a ocorrência de caroneiras (GRIFFITHS & HUGHES 2010).

A maior frequência de caroneiras em discos foliares maiores pode estar relacionada também com a maior disponibilidade de seiva exsudada do que um fragmento menor em função de uma área de corte maior. Assim, além de maior número de tricomas e contaminantes, os maiores fragmentos também tendem a exsudar mais seiva. A ingestão de seiva pela caroneira pode ser um importante fator de escolha de substrato, já que a maior parte da alimentação das operárias provém da seiva exsudada dos fragmentos (BASS & CHERRET 1995, SILVA *et al.* 2003). Uma área de disco maior pode também possibilitar uma maior área para deslocamento da caroneira, aumentando sua área de patrulhamento nas trilhas de forrageamento.

Tanto o peso quanto a área dos fragmentos transportados com e sem caroneiras não diferiram permitindo inferir que a presença ou não das caroneiras nos fragmentos deve estar relacionado a outros fatores visto que as caroneiras não estão presentes em todos os fragmentos transportados. A condição de caroneira exercida pelas operárias mínimas pode ser disparada pela detecção de parasitóides ao longo da trilha de forrageamento (EVISON *et al.* 2008, ROCES & HÖLLDOBLER 1995), pelo aumento da estridulação por parte das transportadoras como forma de alarme pela presença de forídeos, ou pela combinação destas duas possibilidades (ROCES & HÖLLDOBLER 1995). Estes autores verificaram que o número de caroneiras é influenciado positivamente pela estridulação da operária transportadora no momento do corte, como uma forma de comunicação entre as operárias.

A presença de forídeos faz com que o tamanho das forrageiras e dos fragmentos diminuam e que as operárias retornem para o ninho mais rapidamente (BRAGANÇA *et al.* 1998). Estes autores acreditam que os forídeos devem causar um impacto relevante no forrageamento uma vez que interferem no tamanho do fragmento transportado, ainda que seja por um restrito período de tempo.

Apesar de o tamanho do fragmento ser determinado individualmente (RUDOLPH & LOUNDON 1986), as operárias podem regular a dimensão do substrato transportado de acordo com as necessidades ambientais imediatas da trilha. Por exemplo, o corte de fragmentos menores, garante o retorno ao ninho mais rapidamente com objetivo de recrutar operárias para fonte de recurso selecionada (ROCES & NÚÑEZ 1993). Também maiores distâncias entre o ninho e fonte de recurso influenciam no tamanho do fragmento cortado (ROCES 1990).

No contexto desta pesquisa, a presença de forídeos diminui o tamanho das operárias nas trilhas e, em consequência, o tamanho do fragmento cortado (BRAGANÇA *et al.* 1998). Entretanto, sugere-se que deve haver um limite mínimo de tamanho de fragmento para que a execução do comportamento de caroneira possa ocorrer.

Assim, as operárias pequenas, presentes nas trilhas devem forragear próximo ao ótimo, transportando fragmentos grandes e permitindo que operárias mínimas subam nas folhas e executem com sucesso a defesa das transportadoras contra forídeos parasitóides. As forrageiras devem, então, ter um alto gasto energético, tendo sua eficiência individual reduzida quando comparada a operárias que transportam somente carga, como demonstrado pelos resultados obtidos na sessão 1 desta dissertação.

Em suma, a ocorrência de caroneiras é limitada pelo tipo e tamanho dos fragmentos foliares transportados. Contudo, como as operárias forrageiras podem ajustar o tamanho do fragmento cortado, selecionar diferentes espécies vegetais e também estridular como forma de comunicação e alarme, sugere-se que as operárias forrageiras ajustam seu comportamento de modo a garantir a ocorrência de caroneiras sobre as folhas, ainda que a eficiência individual seja reduzida.

3.6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BASS, M. & CHERRETT, J. M. 1995. Fungal hyphae as a source of nutrients for the leaf-cutting ant *Atta sexdens*. **Physiological Entomology** **20**: 1–6.
- BRAGANÇA, M.A.L.; MEDEIROS, Z.C.S. 2006. Ocorrência e características biológicas de forídeos parasitóides (Diptera, Phoridae) da Saúva *Atta leavigata* (Smith) (Hymenoptera, Formicidae) em Porto Nacional, TO. **Neotropical Entomology** **35**:408-411.
- BRAGANÇA, M.A.L., TONHASCA JR., A. & DELLA-LUCIA, T.M.C. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. **Entomologia Experimentalis et Applicata** **89**: 305–311.
- EIBL-EIBESFELDT I. & EIBL-EIBESFELDT E. 1967. Das Parasitenabwehren der Minima-Arbeiterinnen der Blattschneider-Ameise (*Atta cephalotes*). **Zeitschrift für Tierpsychologie** **24**: 278–281.
- EVISON, S.E.F.; HART, A.G. & JACKSON, D.E. 2008. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. **Animal Behaviour**. **75**: 963-969.
- FEENER, D.H. JR. 2000. Is the assembly of ant communities mediated by parasitoids? **Oikos** **90**: 80–84.
- FEENER D.H. JR. & MOSS K.A.G. 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. **Behavioural Ecology and Sociobiology** **26**: 17–29.
- GRIFFITHS, H.M., HUGHES, W.O. 2010. Hitchhiking and the removal of microbial contaminants by leaf-cutting ant *Atta colombica*. **Ecological Entomology** **35**: 529 – 537.

- GRUBB, P.J. 1986. *Sclerophylls, pachyphylls and pycnophylls*: the nature and significance of hard leaf surfaces. In JUNIPER, B.E. e SOUTBWOOD, T.R.E., *Insects and the plant surface*. **Edward Arnold, London**: 137-150.
- JUNIPER, B.E. & JEFFREE, C. E. 1983. *Plant surfaces*. **Cambridge, UK**: CUP, 93p.
- LINKSVAYER, T.A., MCCALL, A. C., JENSEN, R. M., MARSHALL, C. M., MINER, J. W. & MCKONE M. J. 2002. The Function of Hitchhiking Behavior in the Leaf-cutting Ant *Atta cephalotes*. **Biotropica** **34**: 93–100.
- ORR, M. R., SEIKE, S.H., BENSON, W.W. & GILBERT, L.E. 1995. Flies suppress fire ants. **Nature** **373**: 292–293.
- PORTER, S.D., VANDER MEER, R.K., PESQUERO, M.A., CAMPIOLO, S. & FOWLER, H.G. 1995. *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) in Southeastern Brazil. **Annals of the Entomological Society of America** **88**: 570–575.
- RAVEN, P.H.; EVERT, R.F., EICHHORN, S.E. 2001. **Biologia Vegetal**. Rio de Janeiro. Editora Guanabara Koogan S.A. 906p.
- ROCES, F. 1990. Olfactory conditioning during the recruitment process in a leaf-cutting ant. **Oecologia** **83**: 261 – 262.
- ROCES, F. & HÖLLDOBLER, B. 1995. Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*). **Behavioral Ecology and Sociobiology** **37**: 297-302
- ROCES, F. & NÚÑEZ, J.A. 1993. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behaviour** **45**: 135-143.
- RUDOLPH, S.G. & LOUDON, C. 1986. Load size selection by foraging leafcutter ants (*Atta cephalotes*). **Ecological Entomology** **11**:401–410.

- SILVA, A.; BACCI JR., M.; SIQUEIRA, C.G.; BUENO, O.C.; PAGNOCCA, F.F.; HEBLING, M.J.A. 2003. Survival of *Atta sexdens* workers on different food sources. **Journal of Phisiology** **49**: 307-313.
- TERBORGH, J., Lopez, L., NUNEZ, P., RAO, M., SHAHABUDDIN, G. *et al.* 2001. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. **Science** **294**: 1923–1926.
- TONHASCA Jr, A., BRAGANÇA, M.A.L. & ERTHAL Jr, M. 2001. Parasitism and biology of *Myrmosicarius grandicornis* (Diptera, Phoridae) in relationship to its host, the leaf-cutting ant *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae). **Insectes Sociaux** **48**: 154–158.
- VIEIRA-NETO, E.H.M. & VASCONCELOS, H.L. 2006. Hitchhiking behaviour in leaf-cutter ants: An experimental evaluation of three hypotheses. **Insectes Sociaux** **53**: 326–332
- WEBER, N. A. 1972. Gardening ants, the Attines. **Memoirs of the American Philosophical Society** **92**: 1–146.
- WETTERER, J.K. 1991. Foraging ecology of the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* in a Costa Rican rain forest. **Psyché** **98**: 361-368.
- WIRTH, R., MEYER, S.T., ALMEIDA, W.R., ARAÚJO, M.V., Jr, BARBOSA, V.S. & LEAL, I.R. 2007. Increasing densities of leaf-cutting ants (*Atta* spp.) with proximity to the edge in a Brazilian Atlantic forest. **Journal of Tropical Ecology** **23**: 501–505.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este estudo alcançou seus objetivos relacionados a investigação do comportamento de caroneiras em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*.

O etograma elaborado foi uma ferramenta essencial para esclarecer que as caroneiras atuam na defesa das forrageiras nas trilhas de forrageamento, acrescentando mais uma função para as operárias mínimas (caroneiras em potencial) presentes ao longo da trilha. O comportamento de caroneiras é mais uma das diversas tarefas relacionadas à manutenção de trilha química, restabelecimento de trilhas, seleção de substrato e defesa contra parasitóides.

A queda na velocidade de deslocamento e na eficiência individual da forrageira causada pela presença das caroneiras nas trilhas de forrageamento deve ser compensada por um benefício que a presença da caroneira confere, por exemplo, na manutenção do ritmo do forrageamento, mesmo na presença de forídeos.

Além disso, as caroneiras são hábeis em discriminar entre diferentes substratos vegetais e classes de tamanho de forrageiras. Dessa forma, atuam eficazmente na defesa contra forídeos parasitóides e reduzem os custos de sua presença sobre as folhas.

O comportamento de caroneira não pode ser explicado por uma única proposição descrita na literatura. Este comportamento deve ser entendido como um somatório das hipóteses existentes. A caroneira deve mudar sua tarefa de acordo com as necessidades ambientais ao longo da trilha de forrageamento, atuando ora na defesa contra parasitóides, ora na limpeza e preparação das folhas e ora se alimentando da seiva que exsuda do fragmento cortado a fim de poder permanecer por mais tempo na trilha, com menor custo energético individual.