

Universidade Federal de Juiz de Fora
Pós-Graduação em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais

Carlos Magno dos Santos

AVALIAÇÃO DA ATIVIDADE DE ESCAVAÇÃO DE NINHOS EM
***Acromyrmex subterraneus* (HYMENOPTERA, FORMICIDAE):**
ESTÍMULOS E DIVISÃO DE TRABALHO

JUIZ DE FORA
2015

Carlos Magno dos Santos

**AVALIAÇÃO DA ATIVIDADE DE ESCAVAÇÃO DE NINHOS EM
Acromyrmex subterraneus (HYMENOPTERA, FORMICIDAE):
ESTÍMULOS E DIVISÃO DE TRABALHO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários à obtenção do Título de Mestre em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Juliane Floriano Lopes Santos

Co-orientador: Prof. Dr. Roberto da Silva Camargo

Juiz de Fora - MG

2015

dos Santos, Carlos Magno.

Avaliação da atividade de escavação de ninhos em *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae): Estímulos e divisão de Trabalho / Carlos Magno dos Santos.-- 2015.

53 p.

Orientador: Juliane Floriano Lopes Santos

Coorientador: Roberto da Silva Camargo

Dissertação (mestrado acadêmico) – Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, 2015.

Dissertação (Mestrado em Ecologia) - Universidade Federal de Juiz de Fora, 2015.

1. Comportamento de escavação, 2. Estímulos para escavação, 3. Arquitetura de ninhos, 4. Divisão de trabalho. I. Floriano Lopes Santos, Juliane, oriente. II. Da Silva Camargo, Roberto, coorient. III. Título

**AVALIAÇÃO DA ATIVIDADE DE ESCAVAÇÃO DE NINHOS EM
Acromyrmex subterraneus (HYMENOPTERA, FORMICIDAE):
ESTÍMULOS E DIVISÃO DE TRABALHO**

Carlos Magno dos Santos

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Juliane Floriano Lopes Santos

Co-orientador: Prof. Dr. Roberto da Silva Camargo

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários à obtenção do Título de Mestre em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais.

Aprovada em 28 de setembro de 2015

Prof^a. Dr^a. Juliane Floriano Lopes Santos

Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF (Orientadora)

Prof. Dr. Fabio Prezoto

Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF

Dra. Mariana Brugger Silva

Universidade Estadual Paulista - UNESP

Dedico esta dissertação a todos aqueles que me apoiaram, compreenderam e depositaram confiança em meu trabalho.

AGRADECIMENTOS

A Deus e a todo o plano espiritual.

A minha esposa Janaina pelo apoio incondicional em todas as horas.

A meus pais José Álvaro e Marina.

Aos meus orientadores Prof.^a Dr.^a Juliane Lopes e Prof. Dr. Roberto Camargo pela confiança, suporte, ensinamentos e inspiração para o trabalho.

A toda equipe do Laboratório de Mirmecologia da UFJF.

A Bianca Carvalho.

Ao professor Cassiano Ribeiro.

Ao amigo Marcos Rocha e minha irmã Ana Nery pelo apoio.

RESUMO

(Avaliação da atividade de escavação de ninhos em *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae): estímulos e divisão de trabalho). Formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* são conhecidas por sua organização social e capacidade de construir ninhos de arquitetura complexa. A construção do ninho é importante ecologicamente, pois altera as propriedades químicas e físicas do solo, contribuindo para o crescimento da vegetação. Além disso, o processo de escavação permite compreender os padrões comportamentais fundamentais na organização social em formigas cortadeiras, constituindo base relevante de estudos ecológicos vinculados à dinâmica comportamental das atividades coletivas organizadas nos insetos eussociais. Sabe-se que para algumas espécies de formigas cortadeiras, fungo simbionte e prole atuam como estímulo para a escavação, exercendo influência sobre a complexidade das estruturas emergentes (túneis e câmaras). Este estudo investigou quais são os estímulos para o comportamento de escavação em *Acromyrmex subterraneus* durante a construção do ninho, tendo como hipótese que a presença do fungo jardim e/ou prole constituem estímulos para a escavação de túneis e câmaras. Além disso, investigou a divisão de tarefas a fim de verificar se o nível de atividade das operárias para a tarefa de escavação se altera em função da presença do fungo e da prole. O experimento consistiu no registro da frequência de escavação de operárias individualmente marcadas colocadas em cilindros plásticos preenchidos com solo, em que foram aplicados quatro tratamentos: FB - 30 operárias médias, 5g de jardim de fungo e 30 itens de prole (larvas ou pupas), FG - 30 operárias médias e 5g de jardim de fungo, LP - 30 operárias médias e 30 itens de prole e WK - 30 operárias médias, sem jardim de fungo e prole. Após 24 horas foram registrados os parâmetros morfométricos do ninho (comprimento e largura de túneis e câmaras em cm) e o volume de solo escavado, assim como a atividade de escavação individual de cada operária. Em contraste com o esperado, não houve variação da estrutura morfológica, frequência de escavação ou volume de solo escavado em função dos tratamentos. No entanto, verificaram-se diferenças no nível de atividade das operárias gerando uma distribuição desigual de tarefas com metade das operárias permanecendo inativa em detrimento de outras que realizaram a tarefa de escavação de forma intensa e repetitiva.

Palavras chave: Construção do ninho, comportamento de escavação, divisão de tarefas.

ABSTRACT

(Evaluation of nest's digging activity in *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae): stimuli and division of labor). Leaf cutting ants from *Atta* and *Acromyrmex* genera are known by their social organization and ability to build nests with a complex architecture. Nest building has a great importance in the field because it alters the chemical and physical properties of the soil, contributing to the growth of vegetation. In addition, the excavation process allows us to understand fundamental behavioral patterns in social organization in cutting ants, constituting relevant basic ecological studies related to behavioral dynamics of group activities organized in eusocial insects. It is known that for some species of leaf-cutting ants, symbiotic fungus and offspring act as a stimulus for the excavation, exerting influence on the complexity of the emerging structures (tunnels and chambers). This study investigated what are the stimuli for digging behavior in *Acromyrmex subterraneus* during nest building, testing the hypothesis that the presence of the fungus garden and/or brood are stimuli for the excavation of tunnels and chambers. In addition, we investigated the division of labor to verify if the level of activity of workers for excavation task changes due to the presence of the fungus and brood. The experiment consisted in recording the frequency of excavation of individually marked workers placed in plastic cylinders filled with soil, in which were applied four treatments: FB - 30 medium workers, 5g of fungus garden and 30 brood items (larvae and pupae) FG - 30 medium workers and 5g of fungus garden, LP - 30 medium workers and 30 items of brood and WK - 30 medium workers without fungus garden and brood. After 24 hours we registered nest morphometric parameters (length and width of chambers and tunnels in cm) and the volume of excavated soil, as well as the excavation activity of each worker. In contrast to the expected, there was no change in the morphological structure, digging frequency or volume of excavated soil among the treatments. However, we verified differences among the activity level of the workers, leading to an unequal distribution of tasks with half of the most workers remaining inactive while the others performed the excavation intensely and repetitively.

Keywords: Nest building, digging behavior, division of labor.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	9
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	15
CAPÍTULO I – Efeito da presença de prole e fungo na Arquitetura e Atividade de Escavação de ninhos em <i>Acromyrmex subterraneus</i>.....	18
RESUMO.....	18
ABSTRACT.....	19
INTRODUÇÃO.....	20
MATERIAL E MÉTODOS.....	22
RESULTADOS.....	26
DISCUSSÃO.....	28
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	31
CAPÍTULO II – Divisão de trabalho na construção de ninhos em <i>Acromyrmex subterraneus</i>.....	33
RESUMO.....	33
ABSTRACT.....	34
INTRODUÇÃO.....	35
MATERIAL E MÉTODOS.....	37
RESULTADOS.....	41
DISCUSSÃO.....	44
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	49
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	53

INTRODUÇÃO GERAL

Entre os insetos eussociais destacam-se as formigas por sua importância ecológica, e dominância na fauna dos insetos, estando entre os grupos de maior sucesso ecológico (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Formigas apresentam grande importância nos ecossistemas onde são encontradas, sobretudo em função da sua abundância, diversidade alimentar, eficiência na divisão de trabalho e estabilidade populacional. Sua diversidade de adaptações ecológicas e sociais é singular, apresentando especialização alimentar, ocupando várias posições na cadeia trófica, além de exibirem diversas formas de se associarem com outros organismos (WILSON, 1971). Como objeto de estudo formigas são frequentemente utilizadas em pesquisas de ecologia comportamental, fornecendo uma visão da evolução dos padrões colônias. Além disso, características morfológicas, sistemas de castas, comportamentos e outras pistas biológicas podem ser objeto de testes experimentais em campo, sobretudo em laboratório (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Em ecossistemas naturais, agrossistemas e ambientes urbanos apresentam importância tanto por suas atuações em diferentes processos ecológicos quanto por suas relações que afetam diretamente o homem e, devido ao fato de muitas espécies nidificarem na interface solo- serrapilheira, apresentam importância funcional para a qualidade dos solos agrícolas (QUEIROZ et al., 2006). Apesar de algumas espécies de formigas escavarem ninhos subterrâneos, a maior parte das espécies vive na superfície do solo e são capazes de transportar matéria orgânica para seus ninhos, acabando por afetar as propriedades dos solos e o crescimento da vegetação (MOUTINHO et al., 2003).

De acordo com Della Lucia e Souza (2011), as propriedades físicas do solo podem ser alteradas a partir de seu revolvimento e da construção de galerias nos ninhos, melhorando a penetração das raízes, aeração e drenagem. Além disso, as propriedades químicas também são alteradas a partir do acúmulo de lixo nas câmaras subterrâneas, aumentando a quantidade de matéria orgânica e a capacidade de troca catiônica dos solos. Em função do transporte de restos de plantas e animais, misturados ao solo

escavado, na área do ninho se acumulam elevados níveis de carbono, nitrogênio e fósforo (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Cammeraat et al. (2002) estudaram os efeitos dos ninhos da formiga *Messor bouvieri* sobre a infiltração de água no solo, fertilidade e propriedades estruturais em ecossistemas nativos e concluíram que a redistribuição de materiais pelas formigas e seus efeitos sobre as propriedades dos solos podem ter consequências para a fertilidade nos ecossistemas estudados. Da mesma forma, Moutinho et al. (2003) estudaram a importância dos ninhos de *Atta sexdens* sobre o solo e a regeneração de plantas na floresta amazônica. Os autores demonstraram que os efeitos dos ninhos no solo promovem impactos positivos sobre a porosidade e disponibilidade de nutrientes, biomassa de raízes e proliferação destas, constatando que a construção de ninhos de *A. sexdens* tem efeito positivo na dinâmica da vegetação, em especial nos estágios iniciais de sucessão. Esses efeitos ressaltam a importância dos ninhos, sobretudo para a espécie *Acromyrmex subterraneus*, objeto de estudo desse trabalho.

Formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* são particularmente importantes ecologicamente em função de sua associação simbiótica com um jardim de fungo, o qual é cultivado para ser usados como alimento. De acordo com Della Lucia e Souza (2011), atingiram alta especialização do instinto por meio da agricultura, sendo considerado até o momento o único grupo de animais além do homem que desenvolveu uma agricultura avançada, originada a partir do cultivo do fungo simbiote a mais de 50 milhões de anos.

Nas formigas cortadeiras o ninho surge como um mecanismo de proteção contra inimigos naturais e fatores ambientais desfavoráveis à sua sobrevivência (FORTI, MOREIRA, ANDRADE, CASTELLANI & CALDATO, 2011). O sucesso adaptativo dessas formigas, em parte está associado à habilidade de construir ninhos subterrâneos, sendo os ninhos de *Atta* e *Acromyrmex* caracterizados como grandes e complexos constituídos por uma ou várias câmaras subterrâneas (WILSON, 1971; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Formigas do gênero *Acromyrmex* escavam ninhos menores quando comparados *Atta*, sendo compostos por uma ou até dezenas de câmaras (RÖMER & ROCES, 2014). Enquanto as câmaras prestam-se basicamente para o abrigo do fungo simbiote, prole e operárias, os túneis estabelecem conexões internas e vias de contato com o meio externo (COSARINSKY & ROCES, 2012).

A manutenção e a ampliação do ninho são estabelecidas por operárias supostamente especializadas na execução dessas tarefas, proporcionando um microclima ideal para o desenvolvimento da colônia e distribuição de ovos, larvas e pupas, utilizando gradientes de umidade e temperatura (BRIAN, 1983 *apud* CAMARGO et al., 2013). Em estudo realizado por Bollazzi et al. (2008), os autores argumentam que operárias de espécies sul americanas de *Acromyrmex* escavam o ninho em profundidade para promover temperatura adequada, já que o fungo simbiote cultivado é altamente dependente da temperatura para se desenvolver. Na espécie *Acromyrmex heieri*, para a qual foi estudada a preferência termal para o cultivo de fungo e alocação de prole, foi constatado que operárias escolhem locais propícios para o cultivo do fungo e alocação da prole de acordo com as condições microclimáticas prevalentes dentro do ninho (BOLLAZZI & ROCES, 2002). No contexto de manutenção de condições microclimáticas ideais, a ventilação é particularmente de extrema importância, a fim de promover a entrada de oxigênio e saída de gás carbônico (BOLLAZZI et al., 2012). Nesse sentido, foi estudado por Cosarinsky e Rocés (2012) em laboratório, a construção de torres de ventilação em ninhos de *Atta vollenweideri*, sendo observada adaptação na estratégia de arquitetura.

A ampliação do ninho se dá pelo transporte de pellets de solo de forma sequencial e com partição de tarefas (PIELTRÖM & ROCES, 2013). A profundidade do ninho é considerada como um fator de ampliação fortemente associado á manutenção de condições favoráveis, ou seja, ninhos mais profundos tendem a ser climaticamente mais estáveis (FRÖHLE & ROCES, 2012). Quando formigas cortadeiras promovem o alargamento dos túneis e câmaras, adaptam seu repertório comportamental para a ampliação do ninho, adequando suas dimensões ao volume de fungo simbiote e quantidade de prole a ser abrigada (RÖMER & ROCES, 2014).

Para realização dessa atividade, assim como de qualquer atividade coletiva, algum nível de comunicação é essencial. É sabido que as atividades na construção do ninho se desenvolvem quando muitas operárias são recrutadas para a tarefa em função de alguma necessidade e da mesma forma recrutam outras companheiras de ninho, seja através de estridulação corporal, contato físico ou emissão de feromônios (PIELSTRÖM & ROCES, 2012). Formigas cortadeiras estão entre os mais notáveis organismos em função de sua extraordinária capacidade de se comunicar, sendo os feromônios as principais vias de comunicação de efeito desencadeador, atuando no

alarme, territorialidade, marcação de trilha e reconhecimento de companheiras de ninho (VIANA-BAILEZ, BAILEZ & MALAQUIAS, 2011). Em estudo recente, Pielström e Roces (2012) descobriram que operárias isoladas de *A. volleinwenderi* estridulam enquanto escavam e investigaram a comunicação entre elas através de sinais vibracionais. O estudo foi conclusivo em afirmar que operárias estridulam enquanto estão engajadas na escavação e atraem companheiras para se juntar à atividade no mesmo local.

As sociedades de insetos apresentam sofisticados caminhos para organizar suas atividades onde é proeminente a divisão de trabalho, na qual indivíduos executam um conjunto de tarefas em determinado período de tempo com finalidades específicas. Essa organização opera sem nenhum tipo de controle central, ou seja, não existe nenhum indivíduo que comanda as tarefas, mas as operárias utilizando informações locais produzem o comportamento agregado da colônia (GORDON, 2002). A autora acrescenta que as tarefas são interdependentes e o número de indivíduos envolvidos em uma tarefa depende do número de indivíduos envolvido em outra. A decisão de uma formiga para executar uma tarefa depende em primeira instância, de informações sobre o estado geral do ambiente e da colônia em si. A taxa em que uma formiga encontra com outras também influencia em suas decisões para executar determinada tarefa. Esses encontros permitem a comunicação química mediada pela percepção de odores que as identificam como companheiras de ninho, além de um odor específico para sua tarefa em particular (GORDON & MEHADIABADI, 1999).

De acordo com Wilson (1980), uma colônia torna-se efetiva na execução de operações básicas a partir do momento em que operárias apresentam diferenças morfológicas e comportamentais que tornam o trabalho eficiente e otimizado. Um exemplo marcante, segundo o autor, são as formigas cortadeiras, nas quais as diferenças de tamanho definem tarefas especializadas. As colônias de formigas cortadeiras são organizadas por grupos de indivíduos morfológicamente diferentes (polimorfismo), de acordo com o trabalho ou funções que desempenham, caracterizando assim o que se denomina polietismo, com a existência de várias castas desempenhando atividades especializadas (SOUZA, LOPES & DELLA LUCIA, 2011).

A coleta e tratamento dos recursos da colônia frequentemente são divididos em subtarefas em que o material é passado de uma operária para outra, sendo esse

mecanismo conhecido como parcionamento de tarefas (RATNIEKS & ANDERSON, 1999). Esse aspecto foi estudado por Pielström e Roces (2013) para a espécie *A. volleinwenderi* onde o processo de parcionamento de tarefas foi observado no transporte de pellets de solo de forma sequencial, demonstrando que a escavação para a construção do ninho tem uma forte correlação com a divisão de trabalho.

Na divisão de trabalho acrescenta-se ainda valor ao comportamento individual frente ao comportamento de grupo. Estudos enfatizam a auto-organização associada a um alto grau de especialização individual, independentemente da idade ou diferenças morfológicas. Nesse sentido, Robson e Traniello (1999) exploraram essa questão, considerando que dentro de uma mesma casta temporal ou morfológica, existem diferenças significativas na frequência e tipo de tarefa desempenhada. Consideraram então que podem ocorrer variações no comportamento individual, podendo estar associado a uma variedade de fatores como predisposição genética, experiência individual e até mesmo peculiaridades idiossincráticas. Em estudo conduzido por Chen (1937) em *Camponotus japonicus*, foi observado que operárias apresentaram diferenças na motivação para a escavação, onde percebeu alto grau de atividade em algumas operárias e baixa atividade em outras, denotando dessa forma uma estruturação hierárquica na sociedade das formigas.

A construção do ninho parece ser guiada por estímulos, entre os quais podem ser consideradas variáveis ambientais como temperatura (BOLLAZZI & ROCES, 2002; BOLLAZZI et al., 2008), distribuição espacial de operárias, prole e fungo (RÖMER & ROCES, 2015) e um complexo sistema de comunicação entre elas (PIELSTRÖM & ROCES, 2012), desencadeando a organização da escavação. Camargo e Forti (2014) avaliaram o estímulo para escavação em *Atta sexdens rubropilosa* e identificaram que prole e fungo simbiote assumem importante papel como fonte de estímulo para a escavação, onde a presença desses itens apresentou forte correlação com o aumento na frequência de escavação.

Investigar o processo de escavação assume importância na compreensão de padrões comportamentais primordiais na organização social no gênero *Acromyrmex*. Esses padrões apresentam relevância numa abordagem comportamental vinculada à dinâmica das atividades coletivas relacionadas à construção do ninho. O presente estudo visa apontar caminhos para o entendimento de processos relacionados à ecologia

comportamental em *A. subterraneus* e sua ligação com estratégias adaptativas através de experimentos em laboratório, reforçando a importância de estudos experimentais em ecologia. Nesse sentido são investigados o processo de construção do ninho e a complexidade das estruturas emergentes em face à presença das fontes de estímulo prole e fungo simbiote, além da divisão de trabalho das operárias durante a escavação.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BOLLAZZI, M., FORTI, L.C. & ROCES, F. Ventilation of the giant nests of *Atta* leaf-cutting ants: does underground circulating air enter the fungus chambers? **Insectes Sociaux**, v. 59, p. 487–498, 2012.
- BOLLAZZI, M., J. KRONENBITTER, F. ROCES. Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Oecologia**, v. 158, p. 165-175, 2008.
- BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Thermal preference for fungus culturing and brood location by workers of the thatching grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. **Insectes Sociaux**, v. 49, p. 153-157, 2002.
- BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Leaf-cutting ant workers (*Acromyrmex heyeri*) trade of nest thermoregulation for humidity control. **Journal of ethology**, v. 28, n. 2, p. 399-403, 2010.
- BRIAN, M. V. **Social insects: ecology and behavioural biology**. Chapman and Hall: New York, 1983. 377p.
- CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C. What is the stimulus for the excavation of fungus chamber in leaf-cutting ants? **Acta Ethologica**, v. 18, n. 1, p. 31-35, 2014.
- CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C. LOPES, J. F. S.; ANDRADE, A. P. P. Characterization of *Acromyrmex subterraneus brunneus* (Hymenoptera, Formicidae) young nests in fragment of the Neotropical forest. **Revista árvore**, v. 28, n. 2, p. 309-312, 2004.
- CAMARGO, R. S.; LOPES, J. F.; FORTI, L. C. O jardim de fungo atua como um molde para a construção das câmaras em formigas cortadeiras? **Ciência Rural**, v. 43, p. 565-570, 2013.
- CAMMERAAT, L.H.; WILLOTT, S.J.; COMPTON, S.G.; INCOLL, L.D. The effect of ant's nest on the physical, chemical and hydrological properties of rangeland soil in the semi-arid Spain. **Geoderma**, v.105, p. 1-20, 2002.
- CHEN, S. C. The leaders and followers among the ants in nest-building. **Physiological Zoology**, v. 10, n. 4, p. 437-455, 1937. Disponível em:< <http://www.jstor.org/sci-hub.org/stable/30151429>> Acesso em: 27 de julho de 2015.
- COSARINSKY, M.; ROCES, F. The construction of turrets for nest ventilation in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*: import and assembly of building materials. **Journal of Insect Behavior**, v.25, n.3, p.: 222-241 2012.
- DELLA LUCIA, T. M.; SOUZA, D. J. Importância e historia de vida das formigas cortadeiras. p. 13-26. In: DELLA LUCIA T. M. C. (Ed.). **Formigas-cortadeiras: da biologia ao manejo**. Editora UFV, Viçosa, MG, 2011. 732 p.

FORTI, L. C.; MOREIRA, A. A.; ANDRADE, A. P.; CASTELLANI, M. A.; CALDATO, N. Nidificação e arquitetura de ninhos de formigas cortadeiras. p. 102-125. In: DELLA LUCIA T. M. C. (Ed.). **Formigas-cortadeiras: da biologia ao manejo**. Editora UFV, Viçosa, MG, 2011. 732 p.

FRÖHLE, K.; ROCES, F. The determination of nest depth in founding queens of leaf-cutting ants (*Atta vollenweideri*): idiothetic and temporal control. **Journal of Experimental Biology**, v. 215, p.1642-50, 2012.

GORDON, D. M. The organization of work in social insect colonies. **Complexity**, v. 8, n. 1, p. 43-46, 2002.

GORDON, D. M.; MEHDIABADI, N. J. Encounter rate and task allocation in harvester ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 45, n. 5, p. 370-377, 1999.

HOLDOBLER, B.; WILSON, E.O. **The Ants**. Springer: Berlim, 1990.732p.

MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D.C.; DAVIDSON, E.A. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. **Ecology**, v. 84, p. 1265-1276, 2003.

PIELSTRÖM, S.; ROCES, F. 2012.Vibrational communication in spatial organization of collective digging in the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. **Animal Behaviour**, v.84, n.4, p.743-752, 2012.

PIELSTRÖM, S.; ROCES, F. Sequential soil transport and its influence on the spatial organisation of collective digging in leaf-cutting ants.**PLOS ONE** 8(2):e57040, 2013.

QUEIROZ, J. M.; ALMEIDA, F. S; PEREIRA, M. P. S. Conservação da biodiversidade e o papel das formigas (Hymenoptera: Formicidae) em agrossistemas. **Floresta e Ambiente**, v.13, n.2, p. 37-45, 2006.

RATNIEKS, F.L.W.; ANDERSON, C. Task partitioning in insect societies. **Insect Societia**, v. 46, p. 95-108, 1999.

ROBSON, S. K.; TRANIELLO, J. F. A. Key individuals and the organisation of labor in ants. p. 239-259, 1999. In: DETRAIN C., DENEUBOURG J-L, PASTEELS, J.M. (Eds.) **Information processing in social insects**. Birkhäuser: Basel.

RÖMER, D.; ROCES, F. Nest enlargement in leaf-cutting ants: relocated brood and fungus trigger the excavation of new chambers. **PLOS ONE** 9(5):e97872, 2014.

RÖMER, D.; ROCES, F. Available space, symbiotic fungus and colony brood influence excavation and lead to the adjustment of nest enlargement in leaf-cutting ants. **Insectes Societia**. DOI 10.1007/s00040-015-0419-1, 2015.

SOUZA, D. J.; LOPES, J. F. S.; DELLA LUCIA, T. M. C. Organização social das formigas cortadeiras. p. 126-140. In: DELLA LUCIA T. M. C. (Ed.). **Formigas-cortadeiras: da biologia ao manejo**. Editora UFV, Viçosa, MG, 2011. 732 p.

VIANA-BAILEZ, A. M.; BAILEZ, O.; MALAQUIAS, K. S. Comunicação química em formigas cortadeiras. p. 141-164. In: DELLA LUCIA T. M. C. (Ed.). **Formigas-cortadeiras: da biologia ao manejo**. Editora UFV, Viçosa, MG, 2011. 732 p.

WILSON, E. O. **The insect societies**. Cambridge, Harvard University Press, 1971. 548p.

WILSON, E. O. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 7, n. 2, p. 157-165, 1980.

CAPÍTULO I - Efeito da Presença de Prole e Fungo na Arquitetura e Atividade de Escavação de ninhos em *Acromyrmex subterraneus*

RESUMO

Este estudo investigou quais são os estímulos para o comportamento de escavação em *Acromyrmex subterraneus* durante a construção do ninho, tendo como hipótese que a presença do fungo jardim e/ou prole constitui estímulos para a escavação de túneis e câmaras. O experimento consistiu no registro da frequência de escavação de operárias individualmente marcadas colocadas em cilindros plásticos preenchidas com solo, em que foram aplicados quatro tratamentos: FB - 30 operárias médias, 5g de jardim de fungo e 30 itens de prole (larvas ou pupas), FG - 30 operárias médias e 5g de jardim de fungo, LP - 30 operárias médias e 30 itens de prole e WK - 30 operárias médias, sem jardim de fungo e prole. Após 24 horas foram registrados os parâmetros morfológicos da estrutura do ninho (comprimento e largura de túneis e câmaras em cm) e o volume de solo escavado. Em contraste com o esperado, não houve variação da estrutura morfológica, frequência de escavação das operárias ou volume de solo escavado em função dos tratamentos, exceto para a largura dos túneis que foi maior quando nenhuma ninhada ou jardim de fungo estavam presentes. Assim, os resultados obtidos não suportam a hipótese de que o jardim de fungo e/ou prole são estímulos para escavar o ninho. Embora esta hipótese seja confirmada por estudos realizados com *Acromyrmex lundii* e *Atta sexdens*, a mesma não é aplicável a *A. subterraneus*. Provavelmente, o comportamento de escavação das operárias é um produto da adaptação na construção do ninho em diferentes habitats.

Palavras chave: Comportamento de escavação, construção do ninho, estímulos para escavação.

Presence of Brood and Fungus and Effect on Architecture and Nest's Digging Activity in *Acromyrmex subterraneus*

ABSTRACT

This study investigated what are the stimuli for digging behavior in *Acromyrmex subterraneus* during nest building, under the hypothesis that the presence of the fungus garden and / or brood are stimuli for the excavation of tunnels and chambers. The experiment consisted in the registry of workers digging frequency marked individually placed in plastic cylinders filled with soil, in which they were applied four treatments: FB - 30 workers , 5g fungus garden and 30 brood items (larvae and pupae) FG - 30 workers medium and 5g of fungus garden, LP - 30 workers and 30 items of brood and WK - 30 workers without fungus garden and brood. After 24 hours were registered morphological parameters of the nest frame (length and width chambers and tunnels in cm) and the volume of soil excavated. In contrast to the expected, there was no change in the morphological structure, frequency of excavation workers or volume of excavated soil in the treatments, except for the width of the tunnels was higher when no litter or garden fungus garden were present. Thus, the results do not support the hypothesis that the fungus garden and/or brood are stimuli to excavate the nest. Although this hypothesis is confirmed by studies of *Acromyrmex lundii* and *Atta sexdens*, the same does not apply to *A. subterraneus*. Probably the workers digging behavior is a product of adaptation in nest building in different ways.

Keywords: Digging behavior, nest building, stimulus for excavation.

INTRODUÇÃO

A habilidade de operárias de formigas cortadeiras na construção de ninhos de arquitetura complexa é um aspecto ecológico importante a ser considerado (KLEINEIDAM & ROCES, 2000; MOREIRA et al., 2004). Os ninhos das formigas cortadeiras são compostos de milhares de câmaras subterrâneas, as quais abrigam o jardim de fungo, lixo e a população imatura e adulta, interconectadas entre si e ao exterior por túneis (CAMARGO et al., 2013). A construção da estrutura completa do ninho subterrâneo é obtida por atos comportamentais simples de escavação pelas operárias, as quais retiram grãos do solo com as mandíbulas (CASSIL et al., 2002).

Os ninhos de formigas cortadeiras são resultantes da atividade coordenada e auto-organização de operárias especializadas. A construção do ninho representa uma forma de proteção contra predadores e a manutenção vital da colônia, regulando a entrada e saída de gases, temperatura e umidade garantindo o bom desenvolvimento da prole e do fungo simbiote (BOLLAZZI et al., 2008; BOLLAZZI & ROCES, 2010a; 2010b; 2010c).

Durante a escavação, as operárias devem estar envolvidas coordenadamente na atividade e responder ativamente aos estímulos. Após iniciado o processo de escavação do ninho, companheiras devem ser recrutadas para o local da atividade. Este recrutamento é governado por um mecanismo de retroalimentação positiva, ativado por feromônios (PIELSTRÖM & ROCES, 2012, CAMARGO & FORTI, 2014) e contato físico entre companheiras de ninho, que aumenta em locais de escavação em função de uma maior densidade de formigas, o que parece influenciar e estimular o processo de escavação (RÖMER & ROCES, 2015). A própria organização social das formigas cortadeiras gera um contexto no qual as operárias devem responder não só as suas necessidades individuais, mas também às necessidades da colônia como um todo e assim, operárias ajustam o tamanho de seus ninhos de acordo com o tamanho populacional da colônia (RASSÉ & DENEUBOURG, 2001), bem como ao volume do fungo simbiote (FRÖHLE & ROCES, 2009, CAMARGO et al., 2013).

A escavação como modelo permite compreender padrões comportamentais fundamentais na organização social em formigas cortadeiras. Esses padrões são a base

relevante de estudos ecológicos vinculados à dinâmica comportamental que rege atividades coletivas organizadas nos insetos eussociais.

No estudo realizado por Camargo e Forti (2014), os autores determinaram quais foram os estímulos para a escavação na espécie *Atta sexdens rubropilosa*, concluindo que a presença da prole e do fungo simbiote representa estímulo significativo para que as operárias implementem as tarefas envolvidas na construção do ninho, ou seja, aquelas associadas ao abrigo da prole e do fungo simbiote. Além disso, para a mesma espécie, Camargo et al. (2013) concluíram que o fungo simbiote representa um molde para a construção dos túneis e câmaras.

Em formigas cortadeiras há uma grande variação na complexidade interna e profundidade dos ninhos, sendo conhecidos ninhos superficiais com jardim de fungo localizado acima do nível do solo, cobertos por montes de palha e fragmentos vegetais e outros mais profundos com até 3m, além de um número variável de câmaras com fungo (GONÇALVES, 1961; LOPES et al., 2011). As três subespécies de *A. subterraneus* constroem ninhos subterrâneos na maioria das vezes ou parcialmente subterrâneos, próximos ao sistema radicular das plantas (GONÇALVES, 1961; ANDRADE, 2002). Ninhos jovens de *A. subterraneus brunneus* apresentam composição externa por terra solta e interna com uma única câmara com fungo (CAMARGO et al., 2004).

A fim de investigar os estímulos que determinam a arquitetura dos ninhos e a atividade de escavação das operárias, o presente estudo avaliou parâmetros físicos de ninhos de *A. subterraneus* construídos em condição de laboratório no qual foi manipulada a presença de fungo e/ou prole, considerando a frequência de transporte de pellets de solo, tendo-se como premissa que o jardim de fungo e/ou a prole são estímulos para a escavação e influenciam diretamente a morfometria do ninho e a atividade das operárias.

MATERIAL E MÉTODOS

Espécie de Estudo

Foram utilizadas colônias de *A. subterraneus* mantidas desde 2012 no Laboratório de Mirmecologia da Universidade Federal de Juiz de Fora, sendo estas coletadas no mesmo município e acondicionadas em sistema fechado constituído de três compartimentos interligados por mangueiras plásticas transparentes os quais constituem câmara de fungo, arena de forrageamento e câmara de lixo, sendo mantidas sob condições controladas de temperatura e umidade (26°C; 70% U.R.) e alimentadas diariamente com folhas de *Acalypha*.

Para os experimentos foram selecionadas aleatoriamente 30 operárias de diferentes colônias. Todas as operárias utilizadas no experimento pertenciam à classe de tamanho médio, com largura da cabeça variando de 1,2 a 1,6mm e mesma coloração marrom escura. O pronoto de todos os indivíduos foi marcado com combinações diferentes de cores com o intuito de individualizar cada uma das operárias e a marcação foi realizada com canetas coloridas (Edding®), utilizadas por sua excelente adesão, secagem rápida e boa visibilidade (CAMARGO et. al., 2007). Após essa marcação, as operárias foram alocadas em potes plásticos cujas bordas foram cobertas por talco neutro para impedir a fuga de indivíduos até a secagem da tinta, sendo realocadas no pote de escavação até o momento das filmagens.

Porções de fungo simbiote foram retiradas das mesmas colônias, sendo utilizada a massa de fungo de 5g por tubo de escavação. Operárias não marcadas, que estavam junto à porção de fungo coletada foram retiradas e devolvidas à colônia. Larvas e pupas utilizadas no experimento foram retiradas das mesmas colônias e, dessa forma, os tubos de escavação continham operárias, fungo simbiote e prole oriundos da mesma colônia.

Cilindros de observação

Foram construídos cilindros de escavação com garrafas PET, cada um com 25 cm de altura e 10 cm de diâmetro, preenchidos com solo argiloso coletado no campus da UFJF (Figura 1), retirado a 60 cm de profundidade previamente peneirado.

Considerando o volume do tubo de escavação, o solo foi pesado de forma a obter uma densidade de $1,6 \text{ g/cm}^3$, de acordo com Camargo et al., (2011).



Figura 1. Coleta de solo argiloso no Campus da UFJF, Minas Gerais para montagem de cilindros de escavação em *Acromyrmex subterraneus*. Fonte: Carlos Magno dos Santos, 2014.

Acima de cada um desses cilindros foi alocado um pote plástico com volume de 250 ml para observação. O pote apresentava um orifício no fundo de forma a permitir contato direto com o solo a ser escavado. Uma câmera de monitoramento foi posicionada perpendicularmente ao pote a fim de registrar as atividades das operárias por 24 horas em luminosidade constante (Figura 2).



Figura 2. Set up experimental para o registro da atividade de escavação das operárias de *A. subterraneus*: A e B) Coleta de fungo simbiote e prole; C) Disposição da prole, jardim de fungo e operárias no recipiente de observação; D e E) Câmera de vídeo acoplada ao cilindro de escavação. Fonte: Carlos Magno dos Santos, 2014.

Estímulos para escavação das operárias

Foram utilizados quatro tratamentos, cada uma com cinco repetições utilizando uma subcolônia por repetição, nos quais variaram os estímulos para a escavação das operárias.

Tratamento FB- 30 operárias, 5g de jardim de fungo e 30 itens de prole (larvas ou pupas);

Tratamento FG- 30 operárias, 5g de jardim de fungo;

Tratamento LP- 30 operárias e 30 itens de prole (larvas ou pupas);

Tratamento WK- 30 operárias, sem jardim de fungo e prole.

Após as filmagens, o solo escavado que se encontrava acima do cilindro de escavação foi pesado para determinação da massa úmida e posteriormente levado à estufa (70°C) por 72 horas para secagem e novamente pesado, para determinação da massa seca.

Fluxo de escavação pelas operárias

Para cada repetição e respectivo tratamento foram avaliados os 10 primeiros minutos de cada hora, durante 24 horas, registrando-se a frequência individual da atividade de escavação (transporte de pellet de solo).

Arquitetura dos Túneis

Ao término do período de escavação e filmagem, os túneis e câmaras foram preenchidos com gesso líquido na proporção de 3:2 de gesso: água (Figura 3). Após a secagem do gesso, os tubos plásticos foram removidos, obtendo-se os moldes da estrutura do ninho escavado e foram tomadas as medidas de comprimento e largura dos túneis e câmaras, bem como a quantificação do número de olheiros.

Análise estatística

Para verificar o efeito dos tratamentos na arquitetura das estruturas emergentes e na atividade de escavação, as variáveis respostas massa de solo úmido e seco escavado, comprimento e largura de túneis e câmaras, número de túneis, câmaras e olheiros e frequência de escavação foram utilizadas para construção de modelos lineares generalizados, considerando como variável explicativa os tratamentos. Para as análises foi utilizado o programa estatístico R i386 3.1.1 (R Core Team, 2015).

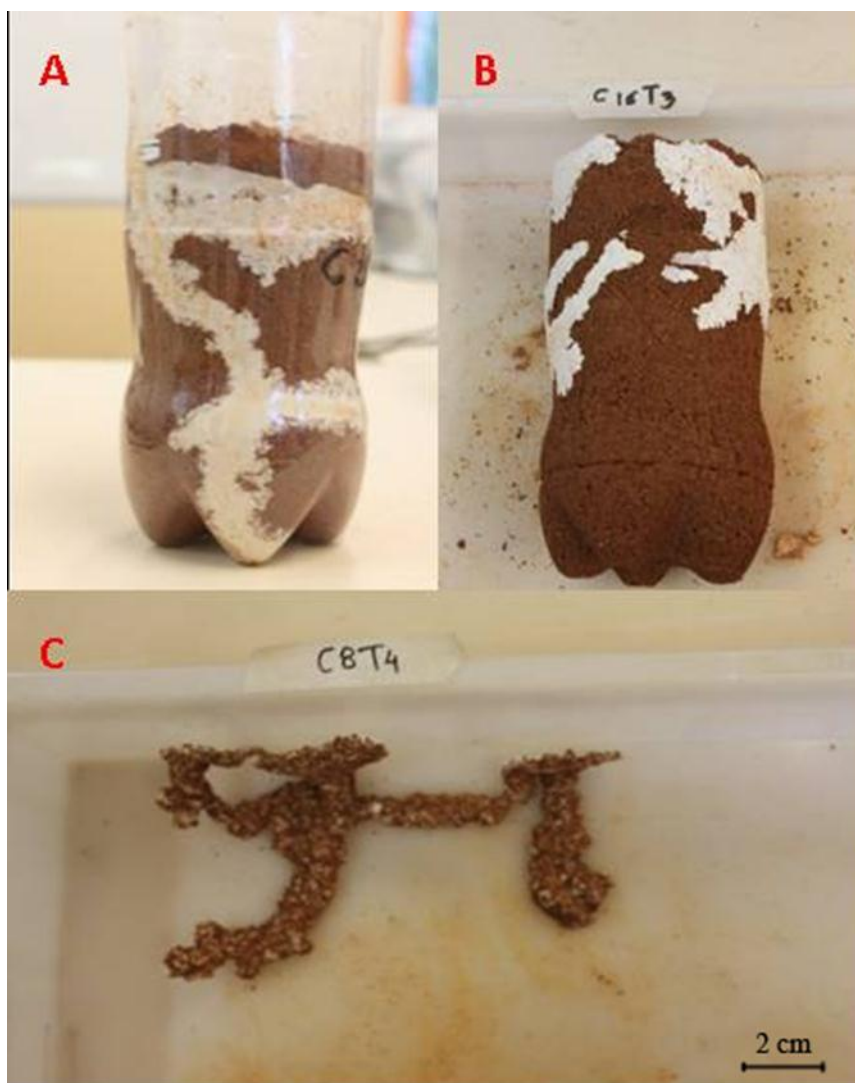


Figura 3. Ninho escavado pelas operárias de *A. subterraneus* preenchido posteriormente com gesso, A) Túneis moldados com gesso; B) Ninho moldado e seco, pronto para ser retirado; C) Estrutura etiquetada e mensurada. Fonte: Carlos Magno dos Santos, 2015.

RESULTADOS

Arquitetura das estruturas emergentes

Foram observados ninhos constituídos por até quatro túneis, mas o número de túneis não variou significativamente em função dos tratamentos (GLM: $F=1,41$; $GL= 3$; $p= 0,19$). Os ninhos que possuíam quatro túneis pertenciam ao tratamento WK, o qual continha apenas operárias. Para o número de olheiros também não houve variação significativa (GLM: $F=35,04$; $GL= 3$; $p= 0,69$). Somente em uma das repetições submetida ao tratamento LP foram observados sete olheiros. O comprimento dos túneis também não apresentou variação significativa em função dos tratamentos (GLM: $F=28,30$; $GL= 3$; $p= 0,44$). No entanto, a largura dos túneis sofreu efeito significativo dos tratamentos (GLM: $F= 539,02$; $GL= 3$; $p= 0,04$), com túneis apresentando maior largura no tratamento WK (Tabela 1).

O número de câmaras não sofreu variação significativa em função dos tratamentos (GLM: $F= 68,17$; $GL= 3$; $p= 0,22$), destaca-se a ocorrência de sete câmaras em uma repetição do tratamento LP. Também não houve variação significativa do comprimento (GLM: $F= 52,65$; $GL= 3$; $p= 0,42$) e da largura das câmaras (GLM: $F= 117,73$; $GL= 3$; $p= 0,43$).

Tabela 1. Número de olheiros, largura e comprimento de túneis e câmaras escavados por operárias de *A. subterraneus* de acordo com os tratamentos FP, FG, LP e WK.

Tratamento	Olheiros (n)	Túneis (n)	Câmaras (n)	Comprimento túneis (cm)	Largura túneis (cm)	Comprimento câmaras (cm)	Largura câmaras (cm)
FP	1- 3	1- 3	1- 5	6,0 - 23,0	0,8- 1,0	1,0- 2,0	1,0- 5,0
FG	1- 3	1- 3	1- 3	2,5- 6,0	0,7- 2,0	0,7- 3,0	0,7- 3,0
LP	1- 7	1- 2	1- 7	3,0- 20,0	0,0- 1,0	0,5- 3,0	0,5- 4,5
WK	1- 4	1- 4	1-3	1,0- 1,5	1,0- 1,5	1,5- 2,0	1,5- 3,3

Atividade de escavação

A massa de solo seco escavado não variou em função dos tratamentos (GLM: $F=31,86$; $GL=3$; $p=0,35$), nem o volume de terra úmida escavada em função dos tratamentos (GLM: $F=74,14$; $GL=3$; $p=0,26$) (Figuras 4 e 5).

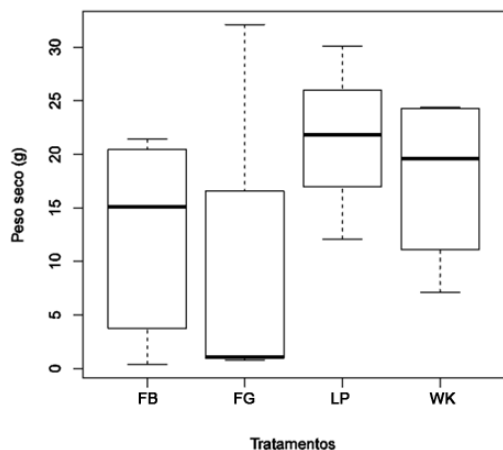


Figura 5. Variação do peso seco de solo escavado por operárias de *A. subterraneus* submetidas aos tratamentos FB, FG, LP e WK.

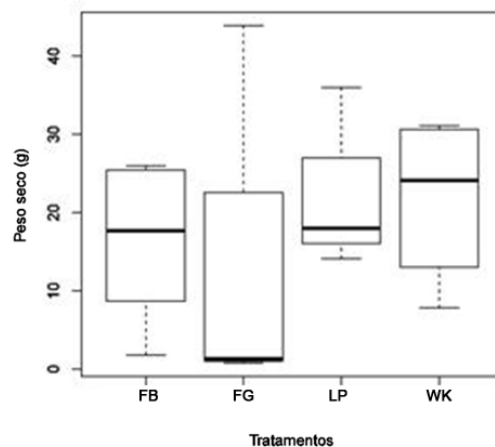


Figura 4. Variação do peso úmido de solo escavado por operárias de *A. subterraneus* submetidas aos tratamentos FB, FG, LP e WK.

A atividade de escavação também não variou significativamente em função dos tratamentos (GLM: $F= 0,40$; $GL= 3$; $p= 0,74$) nem em função do tempo (GLM: $F= 1,07$; $GL= 3$; $p= 0,37$). Parece haver uma atividade de escavação maior nas primeiras 12 horas, sendo observado no tratamento LP um grande pico de escavação entre a 8^a e 12^a hora (Figura 6).

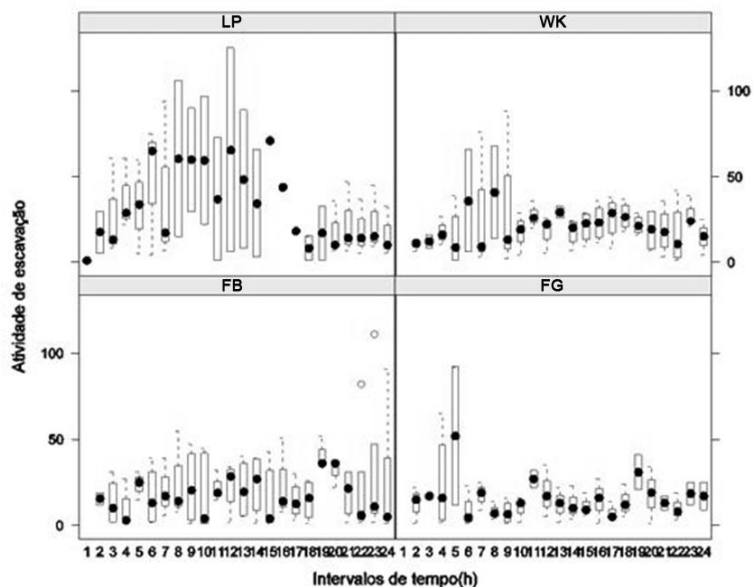


Figura 6. Boxplot para variação na atividade de escavação em função do tempo em *A. subterraneus* nos tratamentos FB, FG, LP e WK.

DISCUSSÃO

O jardim de fungo e prole não atuaram como estímulo para a escavação em *A. subterraneus*, em contraposição ao registrado por Camargo e Forti (2014) em *A. sexdens rubropilosa*, na qual o jardim de fungo e a prole atuam como estímulo para a escavação de câmaras e túneis. Embora Römer e Roces (2014; 2015) tenham registrado o efeito desses estímulos em *Acromyrmex lundii*, os autores adicionalmente observaram que operárias dessa espécie são capazes de utilizar espaços disponíveis oferecidos experimentalmente nos ninhos ao invés de escavar novas galerias. Em *A. subterraneus* parece haver similaridade das medidas das estruturas do ninho e da atividade de escavação independente da presença de fungo e/ou prole. Tal comportamento oportunístico na construção dos ninhos, no qual espaços vazios pré-existentes são utilizados foi verificado na subespécie *Acromyrmex subterraneus molestans* (LOPES et al., 2011).

O fato do número de indivíduos ter se mantido fixo em todos os tratamentos pode ter gerado resultados semelhantes para a frequência de escavação em todos os tratamentos. O mesmo número de operárias permite a mesma taxa de encontros entre os indivíduos, visto que a taxa de encontros atua como estímulo entre as operárias (RÖMER & ROCES, 2015), em todos os tratamentos o que atuou como estímulo similar. De acordo com Buhl (2004), tanto o aumento quanto o decréscimo no fluxo de escavação estão relacionados à percepção de sinais químicos e contato físico entre os indivíduos, fato também analisado por Pielström & Roces (2012) que consideraram a estridulação como estímulo recrutador para a atividade de escavação.

Apesar de não haver diferença significativa em relação ao tempo, o fluxo de escavação mostrou uma distribuição s linear nos tratamentos FB e FG, enquanto que no tratamento LP a distribuição foi exponencial, com crescimento acentuado seguido de declínio, padrão observado por Fröhle & Roces (2009) para *A. lundii* e Camargo et al. (2013) para *A. sexdens rubropilosa*. Já para o tratamento WK, tal variação foi menos marcante.

Nota-se uma distinção nas 12 primeiras horas (Figura 6). Se o período de escavação fosse menor, ou seja, apenas 12 horas, diferenças na estrutura e no fluxo poderiam ter sido detectadas, pois se percebe uma maior atividade nas primeiras 12

horas, sobretudo no tratamento LP. Apesar disso, durante um período de 24 horas as diferenças se igualaram em todos os tratamentos.

A arquitetura das estruturas emergentes não mostrou variações significativas em relação aos tratamentos, sendo observada uma padronização (similaridade) das estruturas emergentes. Exceção é verificada no tratamento WK, que pode ser considerado como controle, o qual apresentou túneis mais largos. A ausência de prole e fungo parece ter alterado o comportamento de escavação, sendo construídos túneis mais largos na ausência de outras tarefas a serem desempenhadas. Esse fato poderia se apoiar claramente na teoria do “forrageamento para o trabalho” (TOFTS & FRANKS, 1992), que considera haver uma tendência das operárias de formigas cortadeiras em buscar ativamente pelo trabalho. Na ausência das fontes de estímulo, as formigas poderiam ter buscado pelo trabalho promovendo o alargamento dos túneis. A tomada de decisão para escavar seria justificada pela ausência de outras tarefas a serem executadas, como observado no tratamento WK, sugerindo que o estímulo para a escavação foi justamente a ausência de prole e fungo.

Destaca-se um aumento de fluxo no tratamento LP, sugerindo uma relação da prole como estímulo para a escavação. A presença da prole poderia ter promovido um efeito positivo na densidade de operárias no local, estimulando a escavação, haja vista que a agregação de operárias em determinado local seria responsável pela iniciação do processo de escavação (RÖMER & ROCES, 2015). Operárias trabalham em função da manutenção da estabilidade e sucesso no crescimento da colônia, com a prioridade para a execução de ações que garantam o sucesso da prole. Nesse sentido a escavação para o abrigo da prole apresenta-se como tarefa prioritária (BOLLAZZI & ROCES, 2002). Em estudo comportamental, Römer e Rocés (2015) perceberam fluxo de escavação foi mais intenso em locais contendo prole em detrimento de outros com ausência dela. O fungo simbiote, apesar de constituir a única fonte alimentar da colônia, não representaria uma prioridade imediata que justificasse um investimento de energia na construção do ninho, pelo menos durante todo o intervalo de 24 horas avaliado no experimento. Posteriormente ao abrigo da prole, poderia-se admitir como próxima etapa prioritária o transporte do fungo, como forma de garantir recursos alimentares.

Conclui-se que a presença de prole e fungo não atua como fonte de estímulo para a escavação, apesar de esse padrão comportamental ter sido observado para outras

espécies de formigas cortadeiras como *A. lundii* (RÖMER & ROCES, 2015) e *A. sexdens* (CAMARGO & FORTI, 2014). O questionamento fundamental acerca dessa constatação enfatiza que operárias de *A. subterraneus* não obedecem a esse padrão comportamental, provavelmente pelo fato do comportamento de escavação ser um produto da adaptação na construção do ninho em diferentes habitats ou estar associada a outros fatores como o contato físico, a comunicação química e até mesmo a ausência de outras tarefas a serem executadas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE, A. P. P. **Biologia e Taxonomia das subespécies de *Acromyrmex subterraneus* Forel, 1893 (Hymenoptera, Formicidae) e a contaminação por iscas tóxicas**, 2002. 168 f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP, Brasil, 2002.
- BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Thermal preference for fungus culturing and brood location by workers of the thatching grass-cutting ant *Acromyrmex heyeri*. **Insectes Sociaux**, v. 49, p. 153-157, 2002.
- BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Control of nest water losses through building behavior in leaf-cutting ants (*Acromyrmex heyeri*). **Insectes Sociaux**, v. 57, p.267-273, 2010 a.
- BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Leaf-cutting ant workers (*Acromyrmex heyeri*) trade of nest thermoregulation for humidity control. **Journal of ethology**, v. 28, n. 2, p. 399-403,2010 b.
- BOLLAZZI, M; ROCES, F. The thermoregulatory function of thatched nests in the South American grass-cutting ant, *Acromyrmex heyeri*. **Journal of Insect Science**, v. 10, n. 1, p. 137, 2010 c.
- BUHL, J. et al. Nest excavation in ants: group size effects on the size and structure of tunneling networks. **Naturwissenschaften**, v. 91, n. 12, p. 602-606, 2004.
- CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C. LOPES, J. F. S.; ANDRADE, A. P. P. Characterization of *Acromyrmex subterraneus brunneus* (Hymenoptera, Formicidae) young nests in fragment of the Neotropical forest. **Revista árvore**, v. 28, n. 2, p. 309-312, 2004.
- CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C.; LOPES, J. F.; ANDRADE, A. P. P.; OTTATI, A. L. T. Age polyethism in the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Applied Entomology**, v. 131, n. 2, p. 139-145, 2007.
- CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C.; FUJIHARA, R. T. Digging effort by leaf-cutting ant queens (*Atta sexdens rubropilosa*) and its effects on survival and colony growth during the claustral phase. **Insectes Sociaux**, v. 58, p. 17-22, 2011.
- CAMARGO, R. S.; LOPES, J. F.; FORTI, L. C. O jardim de fungo atua como um molde para a construção das câmaras em formigas cortadeiras? **Ciência Rural**, v. 43, p. 565-570, 2013.
- CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C. What is the stimulus for the excavation of fungus chamber in leaf-cutting ants? **Acta Ethologica**, v. 18, n. 1, p. 31-35, 2014.

CASSIL, D. et al. Nest complexity, group size and brood rearing in the fire ant, *Solenopsis invicta*. **Insectes Sociaux**, v. 49, p. 158-163, 2002.

FRÖHLE, K.; ROCES, F. Underground agriculture: the control of nest size in fungus-growing ants. **From insect nest to human architecture**. Venice, European Centre for Living Technology, p. 95-104, 2009.

GONÇALVES, C. R. O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 4, n. 1-4, p. 113-180, 1961.

KLEINEIDAM, C.; ROCES, F. 2000. Carbon dioxide concentrations and nest ventilation in nests of the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. **Insectes Sociaux**, v. 47, p. 241-248, 2000.

LOPES, J. F. S. et al. Internal architecture and population size of *Acromyrmex subterraneus molestans* (Hymenoptera: Formicidae) nests: Comparison between a rural and an urban area. **Sociobiology**, v. 58, n. 3, 2011.

MOREIRA, A. A.; FORTI, L. C.; ANDRADE, A. P. P.; BOARETTO, M. A. C.; LOPES, J. F. S. Nest Architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). **Studies Neotropical Fauna Environment**, v. 39, n. 2, p. 109-116, 2004.

PIELSTRÖM, S.; ROCES, F. Vibrational communication in spatial organization of collective digging in the leaf-cutting ant *Atta vollenweideri*. **Animal Behaviour**, v.84, n.4, p.743-752, 2012.

RASSÉ, P. H.; DENEUBOURG, J. L. Dynamics of nest excavation and nest size regulation of *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 14, n. 4, p. 433-449, 2001.

RÖMER, D.; ROCES, F. Nest enlargement in leaf-cutting ants: relocated brood and fungus trigger the excavation of new chambers. **PLOS ONE** 9(5):e97872, 2014.

RÖMER, D.; ROCES, F. Available space, symbiotic fungus and colony brood influence excavation and lead to the adjustment of nest enlargement in leaf-cutting ants. **Insectes Sociaux**. DOI 10.1007/s00040-015-0419-1, 2015.

TOFTS, C.; FRANKS, N. R. Doing the right thing: ants, honeybees and naked mole-rats. **Trends Ecol. Evol.** v.7, p.346-349, 1992.

CAPÍTULO II - Divisão de trabalho na escavação de ninhos em *Acromyrmex subterraneus*

no mesmo galho

uma formiga a passeio

outra a trabalho

Ricardo Silvestrin

RESUMO

Este estudo investigou a divisão de tarefas no comportamento de escavação em *Acromyrmex subterraneus* durante a construção do ninho com o objetivo de verificar se o nível de atividade das operárias para uma tarefa única (escavação) se altera em função da presença do fungo e da prole, ou seja, em função da quantidade de atividades disponíveis para serem executadas, considerando a predição de que um maior número de atividades disponíveis aumenta a frequência de operárias especialistas e hiperespecialistas na escavação. Foram aplicados quatro tratamentos: FB - 30 operárias médias, 5g de jardim de fungo e 30 itens de prole (larvas ou pupas), FG - 30 operárias médias e 5g de jardim de fungo, LP - 30 operárias médias e 30 itens de prole e WK - 30 operárias médias, sem jardim de fungo e prole. Todas as operárias foram marcadas individualmente. Durante as 24 horas de escavação, foi registrada a frequência individual da atividade (transporte de pellet de solo) para cada colônia e respectivo tratamento, sendo amostrados 10 minutos a cada hora de filmagem. Verificou-se que a frequência de escavação não variou entre os tratamentos. Entretanto, independente do tratamento, verificou-se uma relação positiva entre a porcentagem de especialistas e a frequência de escavação. Tal relação também foi registrada para a porcentagem de hiperespecialistas. A porcentagem de especialistas e de hiperespecialistas também não variou em função dos tratamentos, indicando que há uma alocação mínima de indivíduos para a tarefa de escavação. Os resultados indicam que a distribuição da atividade de escavação entre as operárias foi desigual com grande parte de operárias inativas enquanto as demais executam de forma repetitiva a tarefa de escavação.

Palavras chave: Comportamento de escavação, divisão de trabalho, especialização.

Division of labor during nest's digging in *Acromyrmex subterraneus*

ABSTRACT

This study investigated the division of labor in digging behavior in *Acromyrmex subterraneus* during construction of the nest in order to verify if the level of activity of workers for a single task (excavation) changes due the fungus garden and offspring presence, in others terms, due the amount of activities available to be executed, considering the prediction that a greater number of available activities increases the frequency of specialists and hyperspecialists workers for excavation. Four treatments were applied: FB - 30 medium workers, 5g fungus garden and 30 brood items (larvae and pupae), FG - 30 medium workers and 5g of fungus garden, LP - 30 medium workers and 30 items of brood and WK - 30 medium workers without fungus garden and brood. All the workers were individually marked. During the 24 hours of excavation, we recorded the individual frequency of digging activity (soil pellet transport) for each colony and respective treatment, and sampled 10 minutes every hour of footage. It was found that the excavation frequency was not different among treatments. However, regardless of treatment, there was a positive relationship between the percentage of specialists and the frequency of excavation. This relationship was also found with the percentage of hyperspecialists. The percentage of specialists and hyperspecialists also did not vary among the treatments, indicating that there is a minimum allocation of individuals to excavation task. The results indicate an unequal distribution of tasks among the workers, with a great number of inactive individuals while the other workers performed in a repetitive way the excavation task.

Keywords: Digging behavior, division of labor, specialization.

INTRODUÇÃO

Entre os mais importantes atributos comportamentais dos insetos sociais estão às adaptações associadas a sua capacidade de se organizar (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Em formigas cortadeiras (gêneros *Atta* e *Acromyrmex*), a organização social pode ser considerada entre as mais complexas (SOUZA, LOPES & DELLA LUCIA, 2011), visto que o polimorfismo das operárias permite a realização de tarefas distintas de forma cooperativa para a manutenção da colônia.

O polimorfismo define as castas físicas em uma colônia de formigas cortadeiras, compreendendo um conjunto de indivíduos com determinado tipo morfológico que desempenha uma tarefa em particular (WILSON, 1971). Entre as castas, ocorre assim a divisão de trabalho, referida como polietismo e que, evolutivamente, permitiu a distinção de funções na sociedade e promoveu a especialização.

Formigas cortadeiras são exemplos de insetos eussociais polimórficos. No gênero *Atta*, é observado polimorfismo associado à divisão de tarefas entre as subcastas (CAMARGO et al., 2007) em que operárias maiores são especializadas na defesa da colônia, operárias de tamanho médio no forrageamento vegetal e operárias menores atuam no interior colônia, cuidando do jardim de fungo e da prole. Em *A. subterraneus brunneus*, as tarefas de forrageamento e cultivo do jardim de fungo apresentam uma forte correlação aloética devido à mudança gradual nas habilidades com a redução do tamanho corporal das operárias, corroborando com a proposta de Wilson (1980), de que a probabilidade de desempenho de uma tarefa específica está relacionada com o tamanho do corpo.

O polietismo morfológico é, portanto vantajoso, pois permite que uma determinada tarefa seja executada por operárias fisicamente aptas, com potencial especialização (TOFTS, 1992), sendo operárias especialistas aquelas que realizam com maior frequência uma determinada tarefa (ROBSON & TRANIELLO, 1999).

Tais registros dão a impressão de que as colônias de formigas cortadeiras são máquinas de trabalho ininterruptas, o que inclusive tem gerado o senso comum de que formigas trabalham todo o tempo, haja vista o grande número de fábulas, músicas e

dizeres que trazem tal perspectiva (vide ‘A Cigarra e a Formiga’: La Fontaine, 1668; ‘Como vovó já dizia’: Raul Seixas, 1983; Cânticos de Salomão, 400 a.C.). No entanto, tem-se o registro de que formigas são quiescentes a maior parte do tempo, havendo pulsos de atividade acoplados entre as companheiras de ninho, num fenômeno que promove a facilitação social (FRANKS & BRYANT, 1987; HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

A dinâmica comportamental de uma colônia resulta em alocações de tarefa, onde essas podem ser divididas basicamente em cuidar da prole, forragear, tratar e armazenar os recursos alimentares, construir o ninho ou simplesmente ficar sem fazer nada. Algumas operárias podem permanecer ativas dentro do ninho durante todas as suas vidas, enquanto outras permanecem inativas (GORDON, 2002; 2005). Em várias espécies de formigas observa-se inclusive alto grau de inatividade, com cerca de 50 a 70% das operárias permanecendo inativas durante todo o tempo (CHARBONEAU & DORNHAUS, 2015). Por outro lado, há um número reduzido de indivíduos que tende a ser mais ativo, realizando a maior parte do trabalho (CHEN, 1937; JAISSON et al., 1988; DORNHAUS, 2008).

A divisão de trabalho resulta de variações individuais em resposta a várias tarefas, explicando porque indivíduos de uma mesma casta temporal ou morfológica podem diferir significativamente no tipo e frequência das tarefas que desempenham (ROBSON & TRANIELLO, 1999). Sob esse ponto de vista, casos em que as variações no comportamento individual parecem extremas são frequentemente descritos como elitismo, inclusive em relação à construção do ninho (PINTER-WOLLMAN et al., 2012). Operárias com maior atividade e persistentes em sua tarefa podem ser qualificadas como “operárias de elite”, sendo definidas como hiperespecialistas (ROCHA et al., 2014). Uma especialista pode selecionar uma tarefa e repetidamente realizá-la, aumentando a eficiência no trabalho (JEANNE, 1986). Por outro lado, a eficiência pode representar uma carga de trabalho intensa, quando comparada à intensidade das atividades realizadas por operárias generalistas (DORNHAUS, 2008).

O comportamento individual ligado à execução de uma tarefa, pode estar associado à variação nos limiares de resposta entre operárias que a executam, levando a uma distribuição desigual de trabalho (JAISSON et al., 1988; RETANA & CERDÁ, 1991; GORDON et al., 2005; DORNHAUS et al., 2008; 2009; BEVERLY et al., 2009).

Dessa forma alguns indivíduos parecem contribuir desproporcionalmente com o trabalho em relação àqueles menos ativos, ou seja, considerando especialistas, estas parecem apresentar limiar de resposta mais baixo para determinadas tarefas, contribuindo de maneira mais efetiva com o trabalho (ROBSON & TRANIELLO, 1999).

A escavação do ninho constitui um evento que opera sem nenhum tipo de controle central, emergindo de um complexo sistema de interação entre operárias (FRANKS & DENEUBOURG, 1997). Formigas cortadeiras investem boa parte de seu tempo e energia na escavação, construindo ninhos de maneira coletiva através do transporte de pellets de solo para a superfície que envolve a participação ativa de determinados indivíduos, geralmente com paracionamento de tarefas (ANDERSON & RATINIEKS, 2000). Como exemplo desse padrão comportamental na construção do ninho, podem ser mencionados alguns casos como na espécie *Myrmecocystus setipes*, onde algumas operárias carregam pellets para o exterior, enquanto outras permanecem no interior dos túneis, impedindo que os grãos caiam novamente dentro das cavidades (ANDERSON & RATINIEKS, 2000). Outro exemplo é verificado em *Atta vollenweideri*, onde é observado paracionamento de tarefas no transporte de solo no quais operárias ativas passam pellets umas para outras, em um processo que estimula outras operárias a se concentrar no local da escavação (PIELSTRÖM & ROCES, 2013).

Durante a escavação espera-se uma distribuição normal de atividade entre as operárias dentro da tarefa de escavação, ou seja, uma distribuição de tarefas seria consistente com a hipótese de que todos os indivíduos realizam um nível de atividade semelhante, com alguma variação em torno da média, apesar da existência de outras tarefas disponíveis como cuidado com a prole e cultivo do fungo simbiote.

Assim utilizando como modelo a atividade de escavação do ninho, o presente estudo investigou se o nível de atividade de operárias de *A. subterraneus* para uma tarefa única se altera em função de outras atividades disponíveis para serem executadas, e se um maior número de atividades disponíveis aumenta a frequência de operárias especialistas e hiperespecialistas na escavação.

MATERIAL E MÉTODOS

Para avaliação do comportamento de escavação associado e divisão de tarefas, foram utilizadas colônias de *A. subterraneus* mantidas desde 2012 no Laboratório de Mirmecologia da Universidade Federal de Juiz de Fora, sendo coletadas no mesmo município e acondicionadas em sistema fechado, constituído de três compartimentos interligados por mangueiras plásticas transparentes os quais constituem câmara de fungo, arena de forrageamento e câmara de lixo, sendo mantidas sob condições controladas de temperatura e umidade (26°C; 70%U.R.) e alimentadas diariamente com folhas de *Acalypha*.

No experimento foram selecionadas aleatoriamente 30 operárias de diferentes colônias, sendo todas as operárias utilizadas pertencentes à classe de tamanho médio, com largura da cabeça variando de 1,2 a 1,6mm e apresentando mesma coloração marrom escura. O pronoto de todos os indivíduos foi marcado com combinações diferentes de cores com o intuito de individualizar cada uma das operárias e a marcação foi realizada com canetas coloridas (Edding®), utilizadas por sua excelente adesão, secagem rápida e boa visibilidade (CAMARGO et al., 2007). Após essa marcação, as operárias foram alocadas em potes plásticos cujas bordas foram cobertas por talco neutro para impedir a fuga até a secagem da tinta, sendo realocadas no pote de escavação até o momento das filmagens.

Porções de fungo simbiote também foram retiradas das mesmas colônias, sendo utilizada a massa de fungo de 5g por tubo de escavação. Larvas e pupas utilizadas no experimento foram retiradas das mesmas colônias e, dessa forma, os cilindros de escavação continham operárias, fungo simbiote e prole oriundos da mesma colônia.

Foram construídos cilindros de escavação com garrafas PET, cada um com 25 cm de altura e 10 cm de diâmetro, preenchidos com solo argiloso coletado no campus da UFJF, retirado a 60 cm de profundidade previamente peneirado. Considerando o volume do tubo de escavação, o solo foi pesado de forma a obter uma densidade de 1,6 g/cm³, de acordo com Camargo et al. (2011).

Acima de cada um desses tubos foi alocado um pote plástico com volume de 250 ml para observação. O pote apresentava um orifício no fundo de forma a permitir

contato direto com o solo a ser escavado. Uma micro câmera foi posicionada perpendicularmente ao cilindro a fim de registrar as atividades das operárias por 24 horas em luminosidade constante (Figura 7).



Figura 7. Câmera de vídeo acoplada ao cilindro de escavação para captura de imagens de operárias de *A. subterraneus* em processo de escavação e divisão de tarefas. Fonte: Carlos Magno dos Santos, 2014.

Foram utilizados quatro tratamentos, cada um com cinco repetições, utilizando um subcolônia por repetição nas quais variaram os estímulos para a escavação das operárias pertencentes a diferentes colônias.

Tratamento FB - 30 operárias, 5g de jardim de fungo e 30 itens de prole (larvas ou pupas);

Tratamento FG – 30 operárias, 5g de jardim de fungo;

Tratamento LP – 30 operárias e 30 itens de prole (larvas ou pupas);

Tratamento WK - 30 operárias, sem jardim de fungo e prole.

Para cada subcolônia e respectivo tratamento foram avaliados 10 minutos iniciais a cada hora durante 24 horas, registrando-se a frequência individual da atividade de escavação (transporte de pellet de solo). Após as filmagens as operárias, massa de fungo restante e prole não transportada foram devolvidas a colônia de origem. .

A distribuição de frequências do número de escavações realizada em cada tratamento foi comparada com uma distribuição esperada de Poisson pelo teste do qui-quadrado, ao nível de 5% de significância.

A partir das frequências individuais registradas foi realizada a classificação das operárias em especialistas e hiperespecialistas. Para definição das especialistas foi utilizado um valor base correspondente a 1,5 vezes o número médio de escavações/operaria em cada colônia. Assim, operárias que escavaram mais que este valor base foram consideradas especialistas. Já para as hiperespecialistas, o valor base corresponde a 1,5 vezes o número médio de escavações/operária que escavou (ROCHA et al., 2015). Foram calculadas assim, as porcentagens de especialistas e hiperespecialistas para cada subcolônia.

Os dados referentes à frequência total de escavação e a porcentagem de especialistas e hiperespecialistas foram comparados entre os tratamentos através de ANOVA. Todas as análises foram realizadas com o programa estatístico R 3.1.1 (R Core Team, 2015).

RESULTADOS

A partir do registro da atividade de escavação de operárias marcadas individualmente verificou-se que 45.68% dos indivíduos não estavam engajados em nenhuma tarefa, sendo observados indivíduos parados ou caminhando de um lado para outro. Apenas no tratamento FB, observou-se menor porcentagem de indivíduos inativos (FG: 50%; FB: 31.67%; LP: 53.33%; WK: 45.84%).

Independentemente da presença de fungo e/ou prole a distribuição de frequência da atividade de escavação das operárias não é aleatória, visto que não se ajusta a distribuição de Poisson utilizada como frequência esperada. Considerando que a taxa calculada entre os valores da variância e da média é muito maior que 1 para todos os tratamentos, tem-se que a atividade de escavação tem uma distribuição altamente agregada (Figura 8). De fato, registraram-se poucos indivíduos muito ativos realizando a maior parte da tarefa e muitos indivíduos pouco ativos realizando pequena proporção da tarefa ou nenhuma (45.68% dos casos).

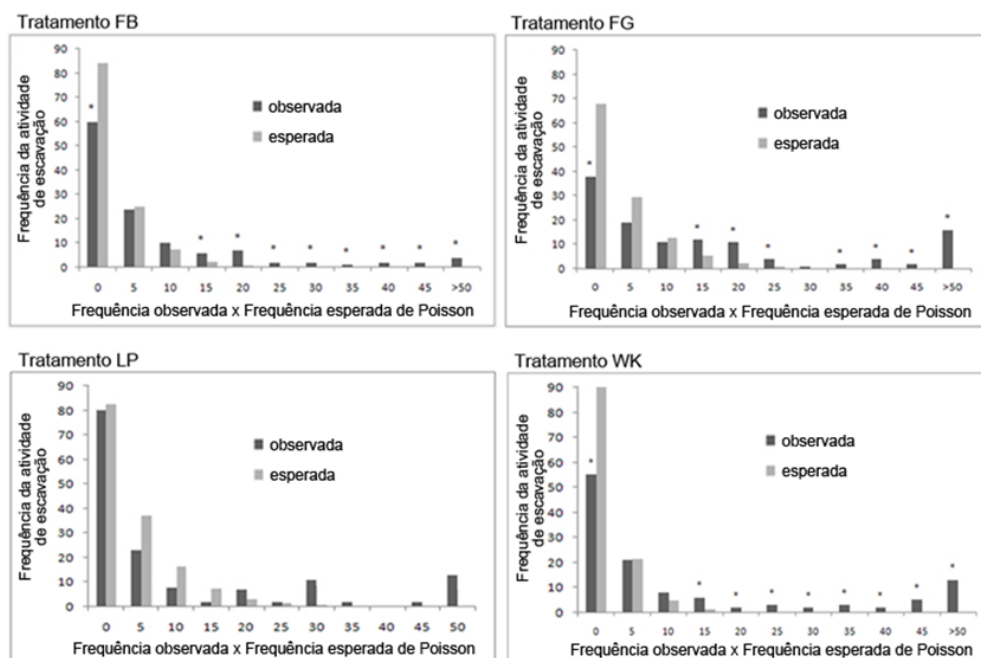


Figura 8. Distribuição de frequência observada e esperada de Poisson da atividade de escavação registrada nos tratamentos FB, FG, LP e WK em *A. subterraneus*.

Verificou-se que a frequência de escavação não variou entre os tratamentos ($F=0.44$; $GL=1, 3$; $P=0.73$). Entretanto, independente do tratamento, um maior número de especialistas atuou como estímulo para a escavação, verificando-se uma relação positiva significativa entre a porcentagem de especialistas e a frequência de escavação ($F=5.11$; $GL=1, 12$; $P=0.043$). Tal relação também foi significativa para a porcentagem de hiperespecialistas ($F=6.75$; $GL=1, 12$; $P=0.023$) (Figura 9).

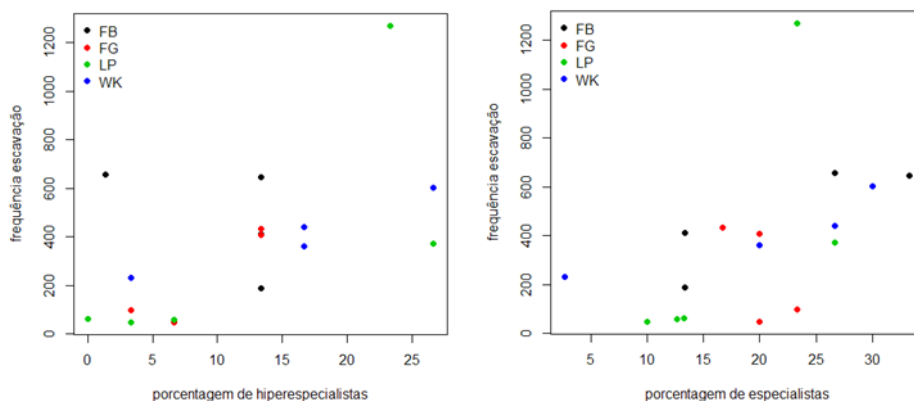


Figura 9. Relação entre a porcentagem de hiperespecialistas e especialistas com a frequência de escavação em *A. subterraneus* nos tratamentos FB, FG, LP e WK.

A porcentagem de especialistas ($F=0.02$; $GL=3, 13$; $P=0.89$) e de hiperespecialistas ($F=0.42$; $GL=3, 13$; $P=0.74$) também não variou em função dos tratamentos (Tabela 2, Figura 10), indicando que há uma alocação mínima de indivíduos para a tarefa de escavação a fim de garantir a suficiência do processo.

Tabela 2. Porcentagem média de operárias ativas de *A. subterraneus* na escavação, especialistas e hiperespecialistas e respectivas frequências de escavação nos tratamentos FB, FG, LP e WK.

Tratamento	Operárias ativas (%)	Escavação total	Especialistas (%)	Hiperespecialistas (%)	Escavação especialistas (%)	Escavação hiperespecialistas (%)
FB	68.33	1906	21.66	13.33	69.15	54.30
FG	50.00	993	20.00	9.17	72.11	57.50
LP	46.66	1812	18.00	12.00	61.37	56.29
WK	54.16	1639	20.83	15.83	82.36	70.40

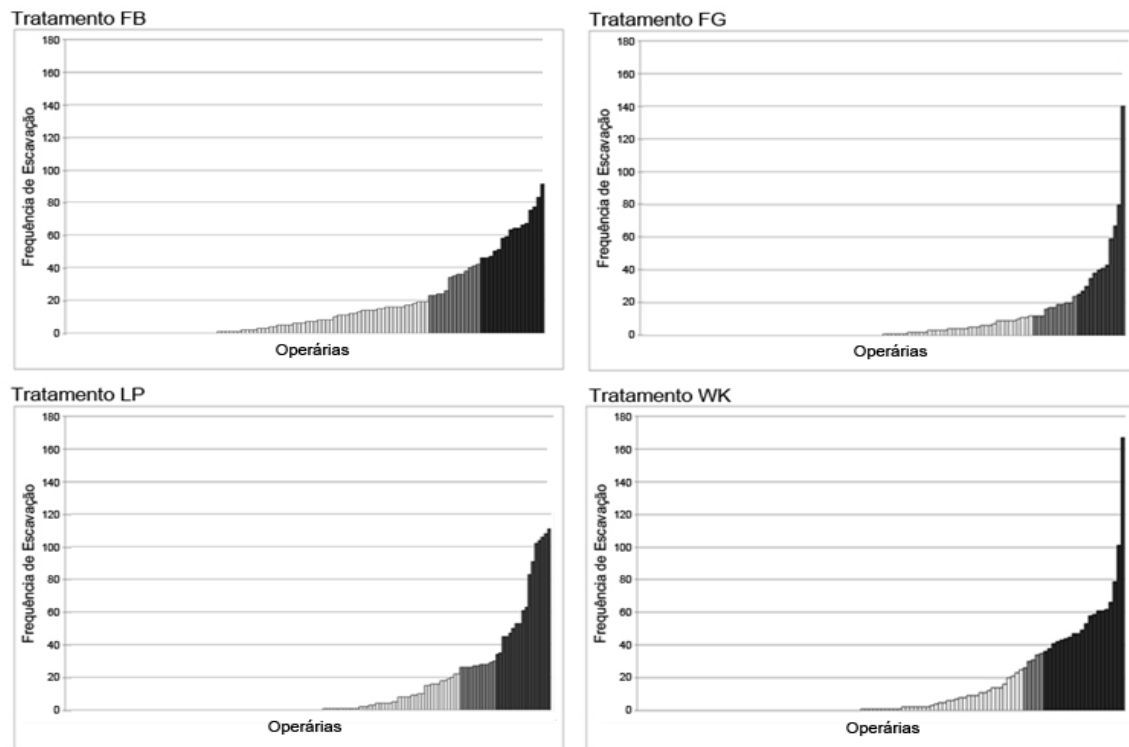


Figura 10. Atividade de escavação registrada individualmente para as operárias de *A. subterraneus* nos tratamentos FB, FG, LP e WK. Operárias ativas representadas em branco, especialistas em cinza e hiperespecialistas em preto.

DISCUSSÃO

O nível de atividade das operárias foi diferente entre os indivíduos independente da quantidade de tarefas disponíveis a serem realizadas. Tomando a tarefa de escavação como modelo e tarefa principal, visto o estímulo do solo para escavar estar presente em todos os tratamentos, observa-se um pequeno número de operárias muito ativas e um grande número de operárias pouco ativas ou inativas, gerando uma distribuição de frequência agregada.

Houve a manutenção de uma baixa e similar proporção de operárias engajadas na escavação apesar da disponibilidade de outras tarefas para execução, como cuidado e transporte da prole e/ou jardim de fungo. Assim, tem-se que a presença de um número maior de atividades não determinou uma divisão de trabalho homogênea entre as operárias. Esse padrão agregado na divisão de trabalho pode estar relacionado com o fato de operárias de formigas serem idiossincráticas, isto é, sentem e reagem de modo especial e individual a influência de vários agentes e têm diferentes limiares de resposta frente a diferentes estímulos. A idiossincrasia já foi registrada para outras espécies de insetos sociais (O'DONNELL & FOSTER, 2001; HURD et al., 2003; WEIDENMULLER, 2004; PINTER-WOLLMAN et al., 2011), observando-se que até mesmo operárias companheiras de ninho apresentam diferentes limiares de resposta frente a um conjunto de estímulos.

Apesar das diferenças individuais, espera-se que as operárias se comportem adaptativamente, se ajustando a diferentes demandas para diferentes tarefas em acordo com as necessidades da colônia. Em modelos adaptativos de desempenho de tarefas, as operárias serão mais ativas quanto maiores forem as necessidades da colônia (OSTER & WILSON, 1978), ou seja, em colônias maiores, como as que são encontradas em formigas cortadeiras, espera-se obter menores taxas de esforço individual ou ainda um maior número de operárias inativas (OSTER & WILSON 1978; HERBERS 1981; HOUSTON et al, 1988; DORNHAUS et al, 2008). No entanto, os dados obtidos revelam que mesmo formando-se grupos de 30 indivíduos para execução de uma ou mais tarefas, tal padrão persiste. Apesar do que se poderia esperar, para um grupo relativamente pequeno de indivíduos (n=30), o número de operárias inativas frente a um maior número de tarefas permaneceu alto. Resultado semelhante foi observado em *Temnothorax albipennis* no contexto da migração colonial. Em colônias pequenas dessa

espécie, poucas operárias realizam a maior parte do trabalho sendo a colônia extremamente dependente desses poucos “indivíduos-chave” (DORNHAUS et al., 2008).

Devido à ausência de comando central em colônias de insetos sociais, a atividade é regulada através de interações entre os indivíduos, sendo que estas interações afetam sua aptidão (SEELEY, 1995; GORDON, 1996; O'DONNELL & BULOVA, 2007). Ou seja, o número de interações entre operárias irá influenciar diretamente sua performance através do fluxo de informações entre companheiras de ninho. Sendo assim, podemos traçar um paralelo entre interações e atividade onde se espera que quanto maior o número de interações maior a predisposição para realização das atividades. É interessante notar que em *Pogonomyrmex barbatus* a distribuição de frequência das interações entre operárias foi semelhante à distribuição de frequência de escavação observada no presente estudo: poucas operárias estão engajadas em muitas interações enquanto muitas operárias estão engajadas em poucas interações (PINTER-WOLLMAN et al., 2011). Seja em função do aumento da densidade de indivíduos nos locais de escavação (ROMER & ROCES, 2015) ou da maior tendência de alguns indivíduos interagirem mais (PINTER-WOLLMAN et al., 2011), fato é que o contato físico entre companheiras de ninho parece influenciar e estimular o processo de escavação (ROMER & ROCES, 2015) e ambos se distribuem de forma agregada entre as operárias. As interações entre operárias são responsáveis por alocar um número adequado de indivíduos em cada atividade (GORDON, 2002) atuando como fator determinante nos resultados obtidos.

Assim, pode-se considerar que a manutenção do número de operárias engajadas na atividade de escavação é reflexo da manutenção do número de operárias total nos cilindros de escavação em todos os tratamentos. O número fixo de indivíduos pode ter gerado uma taxa de interações similar e, haja vista que as taxas de interação também têm distribuição agregada (PINTER-WOLLMAN et al., 2011), a distribuição da atividade de escavação também foi agregada. As interações entre operárias são responsáveis por alocar um número adequado de indivíduos em cada atividade, portanto as tarefas são interdependentes (GORDON, 2002). Dessa maneira, o número de tarefas deveria influenciar o número de operárias engajadas em outras, o que não foi registrado. Assim como a proporção de indivíduos foi mantida nas diferentes tarefas, a estrutura do ninho também foi mantida (vide capítulo 1) o que concorda com os resultados nos quais

o tamanho da colônia pode ter efeitos não lineares na estrutura do ninho construído (TSCHINKEL 1999; JEANNE & BOUWMA, 2002; BUHL et al., 2004; TSCHINKEL, 2004), ou seja, o aumento na população não implica em um aumento diretamente proporcional na atividade da colônia.

O fato de grande parte das operárias não executar nenhuma atividade durante a escavação coaduna com o proposto por Gordon (2002) que alguns indivíduos não realizam nenhuma atividade ou fazem pouco em detrimento de outros que, como observado nesse estudo, realizam grande parte do trabalho. Registra-se que as operárias ativas realizam a mesma tarefa repetidamente, atingindo valores tão extremos numa mesma tarefa, no caso a escavação, quanto o obtido no presente estudo. Uma única operária de *Temnothorax* transportou 143 pellets de solo (DORNHAUS et al., 2009) e no presente estudo uma única operária transportou 167 pellets de solo no tratamento WK. Haja vista tais resultados pode-se considerar que alguns indivíduos parecem contribuir desproporcionalmente com o trabalho em relação a suas companheiras de ninho menos ativas (ROBSON & TRANIELLO 1999; PINTER-WOLLMAN et al., 2012; CHARBONNEAU & DORNHAUS, 2015) é interessante notar como a proporção de operárias inativas é similar em diferentes estudos mesmo com diferentes espécies (RETANA & CERDÁ 1990; ROBSON & TRANIELLO 1999; DORNHAUS 2008; 2009; PINTER-WOLLMAN et al., 2012; CHARBONNEAU & DORNHAUS, 2015).

Com relação às operárias envolvidas com a escavação, a ocorrência média de 20% de especialistas e 12,5% de hiperespecialistas concorda com o estudo clássico sobre a divisão de trabalho em espécies de formigas polimórficas realizados por Wilson (1980) os quais indicam a existência de operárias generalistas e especialistas. Assume-se que uma especialista é uma operária que realiza repetidamente uma mesma tarefa, o que a levaria a adquirir maior experiência e conseqüentemente maior eficiência. Alguns indivíduos apresentam um nível de especialização tão grande que podem substituir vários generalistas e promover uma forma de trabalho mais eficiente (TOFTS, 1993). De fato, os dados indicam uma correlação positiva entre o número de especialistas e hiperespecialistas e a frequência de escavação.

Pode-se então relacionar a especialização ao aumento da eficiência, visto que dessa maneira há redução dos custos associados com a troca de tarefas (JEANNE, 1986; GOLDSBY et al., 2012) e facilitação do processo de aprendizagem (O'DONNELL &

JEANNE, 1992; TRUMBO & ROBINSON, 1997; LANGRIDGE et al., 2008; CHITTKA & MULLER, 2009), posto que realizar uma única tarefa repetidamente pode alterar a velocidade e precisão de sua execução. A reincidência em uma mesma tarefa pode ainda modular a resposta do indivíduo em relação ao estímulo promotor do comportamento visto a contiguidade e repetição dos estímulos (JEANSON et al., 2014). A probabilidade, a intensidade e o limiar de resposta individual estão, portanto, sujeitos aos efeitos da repetição ou especialização.

Realmente, extrapolando-se o tema para sociedade humanas, lê-se o proposto pelo famoso economista Adam Smith que a especialização de trabalhadores na indústria promoveria grandes benefícios como o aumento da eficiência através do aprendizado e a redução dos custos de mudança entre as tarefas (DORNHAUS et al., 2008). Porém, ao contrário do que se poderia esperar, verificou-se que a especialização não está relacionada à eficiência individual em *T. albipennis* (DORNHAUS, 2008). No estudo citado, foram considerados como medidas de eficiência o tempo de duração e o intervalo entre as duas primeiras viagens das operárias durante a realização do transporte de prole e de alimento. No entanto, ao considerar apenas as duas primeiras viagens para se inferir a eficiência das operárias especialistas, a autora ignora que ao longo da execução de uma tarefa ocorrem interações. As interações entre indivíduos para o recrutamento de operárias são consideradas mais relevantes no início do recrutamento do que o próprio forrageamento, havendo o incremento da velocidade em detrimento do tamanho da carga durante esta fase (hipótese de transferência de informações de Roces e Nunez, 1993). No presente estudo, embora não se tenha medido a eficiência das operárias especialistas, observou-se que as mesmas transportaram aproximadamente, 61 a 82% dos pellets de solo, o que indica sua importância em nível colonial. Além disso, quanto maior foi o número de especialistas e hiperespecialistas maior foi a quantidade de terra transportada.

Além do estímulo social resultante das interações, um efeito genético promovido pelo sistema de acasalamento poliândrico em *Acromyrmex* também influencia o desempenho das operárias. Operárias de *A. subterraneus* de diferentes patrinhagens apresentam diferentes performances de forrageamento individuais, a despeito da idade e classe de tamanho (CONSTANT et al., 2012). Essa variação genotípica afeta a propensão dos indivíduos em executar tarefas (OLDROYD & FEWELL 2007; WADDINGTON et al., 2010), o que permite adicionar a poliandria como um

mecanismo adicional de organização da divisão de trabalho em *Acromyrmex* (CONSTANT et al., 2012).

Existem ainda casos em que as variações no comportamento individual parecem extremas, sendo descritos como elitismo em processos como a construção do ninho e cuidados com a prole, os quais podem depender do comportamento desses indivíduos denominados como operárias de elite (ROBSON & TRANIELLO, 1999). Operárias ‘elite’ ou ‘líderes’ trabalham mais e melhor individualmente e têm efeito estimulante nas companheiras de ninho, enquanto que as operárias ‘seguidoras’ são mais lentas e possuem um efeito retardante (HOLLDOBLER & WILSON, 1990). Rocha et al. (2014) definiram como hiperespecialistas aquelas operárias que desenvolveram tarefas em proporção superior a todas as outras especialistas, sendo esta classificação e determinação utilizada no presente estudo, o qual preenche as características das operárias chamadas ‘elite’ e ‘líder’.

Nesse estudo, registrou-se que o nível de atividade das operárias para uma única tarefa se manteve mesmo com a disponibilidade de outras tarefas para execução (tratamentos FB, FG e LP). A distribuição agregada da atividade de escavação confirmou a ocorrência de elitismo em *A. subterraneus* mantendo-se inalterada a proporção de operárias especialistas e hiperespecialistas. Caso na presença de mais tarefas a distribuição da atividade de escavação fosse alterada, ter-se-ia evidências da ausência de elitismo, no entanto o presente estudo recapitulou a importância da especialização na alocação de tarefas em colônias de formigas. Há de se investigar se essas operárias especialistas e hiperespecialistas são realmente mais eficientes que as generalistas e dessa forma suprem a atividade das operárias inativas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANDERSON, C.; RATNIEKS, F. L. W. Task partitioning in insect societies: novel situations. **Insectes Sociaux**, v. 47, p. 198-199, 2000.

BEVERLY, B., D. et al. How site fidelity leads to individual differences in the foraging activity of harvester ants. **Behavioral Ecology**, p. arp041, 2009.

CALABI, P.; TRANIELLO, J. F. A.; WERNER, M. H. Age polyetism: its occurrence in the ant *Pheidole hortensis* and some general considerations. **Psyche**, v. 90, p. 395-412, 1983.

CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C. LOPES, J. F. S.; ANDRADE, A. P. P. Characterization of *Acromyrmex subterraneus brunneus* (Hymenoptera, Formicidae) young nests in fragment of the Neotropical forest. **Revista árvore**, v. 28, n. 2, p. 309-312, 2004.

CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C.; LOPES, J. F.; ANDRADE, A. P. P.; OTTATI, A. L. T. Age polyethism in the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Applied Entomology**, v. 131, n. 2, p. 139-145, 2007.

CHARBONEAU, D.; DORNHAUS, A. When doing nothing is something. How task allocation strategies compromise between flexibility, efficiency, and inactive agents. **Journal of Bioeconomics**. DOI: 10.1007/s10818-015-9205-4, 2015.

CHEN, S. C. The leaders and followers among the ants in nest-building. **Physiological Zoology**, v. 10, n. 4, p. 437-455, 1937.

CHITTKA, L.; MULLER, H. Learning, specialization, efficiency and task allocation in social insects. **Communicative & Integrative Biology**, v. 2, n.2, p.151-154, 2009.

CONSTANT, N.; SANTORELLI, L. A.; LOPES, J.F. S; HUGHES, W. O. H. The effects of genotype, caste, and age on foraging performance in leaf-cutting ants. **Behavioral Ecology**. DOI:10.1093/beheco/ars116, 2012.

DORNHAUS, A. Specialization does not predict individual efficiency in an ant. **PLoS Biol** 6(11): e285, 2368-2375, 2008.

DORNHAUS, A.; HOLLEY, J.A.; FRANKS, N. R. Larger colonies do not have more specialized workers in the ant *Temnothorax albipennis*. **Behavioral Ecology**, DOI:10.1093/beheco/arp070, 2009.

DORNHAUS, A.; J. A. Holley, J. A; POOK, V. G.; WORSWICK, G. Why do not all workers work? Colony size and workload during emigrations in the ant *Temnothorax albipennis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 63, n. 1, p. 43-51, 2008.

FORTI, L. C.; CAMARGO, R. S.; MATOS, C. A. O; ANDRADE, A. P. P; LOPES, J. F. Alloethism in *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel (Hymenoptera, Formicidae), during foraging, fungus-garden cultivation and devolution of foraged materials. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 48, n. 1, p. 59-63, 2004.

FRANKS, N. R.; BRYANT, S. Rhythmical patterns of activity within the nests of ants. In: **Chemistry and Biology of Social Insects** (Ed. by J. Eder & H. Rembold), pp. 122–123, 1987.

GOLDSBY, H. J.; DORNHAUS, A.; KERR, B.; OFRIA, C. Task-switching costs promote the evolution of division of labor and shifts in individuality. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 109, 13686-13691, 2012.

GORDON, D. M. The organization of work in social insect colonies. **Complexity**, v. 8, n. 1, p. 43-46, 2002.

GORDON, D. M.; CHU, J., LILLIE, A.; TISSOT, M.; PINTER, N. Variation in the transition from inside to outside work in the red harvester ant *Pogonomyrmex barbatus*. **Insectes Sociaux**, v. 52, n. 3, p. 212-217, 2005.

GORDON, D. M.; KULIG, A.W. Founding, foraging, and fighting: colony size and the spatial distribution of harvester ant nests. **Ecology**, p. 2393-2409, 1996.

HERBERS, J. M. Time resources and laziness in animals. **Oecologia**, v. 49, p. 252-262, 1981.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University, 1990. 732 p.

HOUSTON, A.; CLARK, C.; MCNAMARA, J.; MANGEL, M. Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. **Nature** v. 332, p. 29-34, 1988.

HURD, C. R.; JEANNE, R. L.; NORDHEIM, E. V. Temporal polyethism and workers specialization in the wasp *Vespula germanica*. **Journal of Insect Science** v.7, n. 43, 2003.

JAISSON, P.; FRESNEAU, D.; LACHAUD, J. P. Individual traits of social behavior in ants. In: **Interindividual Behavioral Variability in Social Insects** (Jeanne, R. L.ed.). Westview Press, Boulder, CO, USA, pp.1-51, 1988.

JEANNE, R. L. The organization of work in *Polybia occidentalis*: costs and benefits of specialization in a social wasp. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 19, p. 333-341, 1986.

JEANSON, R.; WEIDENMÜLLER, A. Interindividual variability in social insects – proximate causes and ultimate consequences. **Biological Reviews** , v.89, p. 671-687, 2014.

LANGRIDGE, E.A; SENDOVA-FRANKS, A. B.; FRANKS, N. R. How experienced individuals contribute to an improvement in collective performance in ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 62, p. 447–456, 2008.

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

O'DONNELL, S.; FOSTER, R. L. Thresholds of response in nest thermoregulation by worker bumble bees, *Bombus bifarius nearcticus* (Hymenoptera: Apidae). **Ethology**, v. 107, p.387-399, 2001.

O'DONNELL, S.; JEANNE, R. L. Forager success increases with experience in *Polybia occidentalis* (Hymenoptera, Vespidae). **Insectes Sociaux** , v. 39, p. 451–454, 1992.

OLDROYD, B. P.; FEWELL, J. H. Genetic diversity promotes homeostasis in insect colonies. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 22, p. 408–413, 2007.

OSTER, G. F.; WILSON, E. O. **Caste and ecology in the social insects**. Princeton (New Jersey): Princeton University Press, 1978. 352 p.

PINTER-WOLLMAN, N.; WOLLMAN, R.; GUETZ, A.; HOLMES, S.; GORDON, D. M. The effect of individual variation on the structure and function of interaction networks in harvester ants. **Journal of the Royal Society Interface**, v.8, p. 1562–1573, 2011.

PINTER-WOLLMAN, N; HUBLER, J. HOLLEY, J. A.; FRANKS, N.; DORNHAUS. A. How is activity distributed among and within tasks in *Temnothorax* ants? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 66, n. 10, p. 1407–1420, 2012.

RETANA, J; CERDÁ, X. Behavioural variability and development of *Cataglyphis cursor* ant workers (Hymenoptera, Formicidae). **Ethology**, v. 89, n. 4, p. 275-286, 1991.

ROBSON, S. K.; TRANIELLO, J. F. A. Key individuals and the organisation of labor in ants. In: **Information processing in social insects**. Birkhäuser Basel, p. 239-259, 1999.

ROCHA, F. H.; LACHAUD, J. P.; VALLE-MORA, J.; PEREZ-LACHAUD, G. **Ethology**, v. 120, p. 1185-1198, 2014.

RÖMER, D.; ROCES, F. Available space, symbiotic fungus and colony brood influence excavation and lead to the adjustment of nest enlargement in leaf-cutting ants. **Insectes Sociaux**. DOI 10.1007/s00040-015-0419-1, 2015.

SEELEY, T. D. **The Wisdom of the Hive: The Social Physiology of Honey Bee**. Harvard University Press, Cambridge, 1995.

SOUZA, D. J.; LOPES, J. F. S.; DELLA LUCIA, T. M. C. Organização social das formigas cortadeiras. p. 126-140. In: DELLA LUCIA T. M. C. (Ed.). **Formigas-cortadeiras: da biologia ao manejo**. Editora UFV, Viçosa, MG, 2011. 732 p.

TOFTS, C. Algorithms for task allocation in ants (A study of temporal polyethism: theory). **Bulletin of Mathematical Biology**, v. 55, n. 5, p. 891-918, 1993.

TRUMBO, S. T.; ROBINSON, G. E. Learning and task interference by corpse-removal specialists in honey bee colonies. **Ethology**, v. 103, p. 966-975, 1997.

TSCHINKEL, W. R. Sociometry and sociogenesis of colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*: Distribution of workers, brood and seeds within the nest in relation to colony size and season. **Ecological Entomology**, v. 24, p. 222–237, 1999.

WADDINGTON, S. J.; HUGHES, W. O. H. Waste management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex echinator*: The role of worker size, age and plasticity. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 64, p. 1219–1228, 2010.

WEIDENMULLER, A. The control of nest climate in bumblebee (*Bombus terrestris*) colonies: Interindividual variability and self reinforcement in fanning response. **Behavioral Ecology**, v. 15, p. 120–128, 2004.

WILSON, E. O. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 7, n. 2, p. 157-165, 1980.

WILSON, E. O. **The insect societies**. Cambridge, Harvard University Press, 548 p., 1971.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A motivação para a escavação em diversas espécies de formigas cortadeiras advém da comunicação química e estridulatória, da distribuição espacial no local da escavação e da presença de fungo simbiote e prole. Essas fontes de estímulo normalmente, juntamente com a divisão de tarefas geram a eficiência do processo de escavação, ou seja, essa associação permite a construção de ninhos de arquitetura complexa e adequada ao tamanho populacional, refletindo a cooperação e coordenação das operárias na tarefa de escavar.

Apesar de algumas espécies de formigas cortadeiras responderem a presença de prole e fungo simbiote como estímulos para a escavação, em *A. subterraneus* tal resposta comportamental não foi observada. Independente dos estímulos testados no presente trabalho, as estruturas emergentes (túneis e câmaras) do processo de escavação foram similares, o que pode ser reflexo do mesmo número de operárias presentes em todos os tratamentos que gera uma taxa de interações similar. A presença do solo foi suficiente em estimular a escavação sugerindo que a ausência de outros estímulos pode inclusive levar ao aumento das estruturas (vide maior largura dos túneis no tratamento WK).

A construção do ninho só é possível graças á organização das operárias em torno da tarefa de escavar. Seria de se esperar então alta taxa de participação da maioria das operárias nessa tarefa. Ao contrário, poucas operárias tiveram participação efetiva na tarefa de escavação, ou seja, no estudo em questão aproximadamente metade do contingente da força operária permaneceu inativa para essa tarefa. Tal comportamento ligado á atividade de alguns indivíduos e inatividade de muitos também é compartilhado por outros insetos eussociais como abelhas e outras espécies de formigas. O estudo realizado demonstra a ocorrência deste comportamento em *A. subterraneus*, e a manutenção de uma mesma proporção de indivíduos especialistas e hiperespecialistas para a tarefa de escavação, independente da disponibilidade de outras tarefas a serem executadas, sugerindo a existência que um número fixo de operárias é alocado para a escavação.