

ECOLOGIA E FORRAGEAMENTO DA FORMIGA CORTADEIRA *Atta*  
*robusta* (BORGMEIER, 1939)

**FABÍOLA BONICENHA ENDRINGER**

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE  
DARCY RIBEIRO – UENF

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ  
AGOSTO DE 2015

ECOLOGIA E FORRAGEAMENTO DA FORMIGA CORTADEIRA *Atta  
robusta* (BORGMEIER, 1939)

**FABÍOLA BONICENHA ENDRINGER**

“Tese apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais”.

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Ana Maria Matoso Viana Bailez

Campos dos Goytacazes – RJ

Agosto de 2015

ECOLOGIA E FORRAGEAMENTO DA FORMIGA CORTADEIRA *Atta  
robusta* (BORGMEIER, 1939)

**FABÍOLA BONICENHA ENDRINGER**

“Tese apresentada ao Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais”.

Aprovada em 10 de agosto de 2015.

Comissão Examinadora:

---

Prof. Milton Erthal Junior (D. Sc., Produção Vegetal) - IFF

---

Prof. Carlos Ramón Ruiz-Miranda (Ph.D., Comportamento Animal) - UENF

---

Prof. Gilberto Soares Albuquerque (Ph.D., Entomologia) - UENF

---

Prof<sup>a</sup>. Ana Maria Matoso Viana Bailez (Ph.D., Biologia do Comportamento) - UENF  
(Orientadora)

## DEDICATÓRIA

Dedico esse trabalho aos meus pais Genoildo e Auziliadora,  
e as minhas irmãs, Gabriela e Raquel,  
pelo incentivo aos estudos e por me ensinarem  
a viver com amor da família.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus por essa etapa cumprida;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais e a Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro pela oportunidade concedida;

À minha orientadora professora Ph.D. Ana Maria Matoso Viana Bailez pelas sugestões dos experimentos, assistência durante as saídas de campo, colaboração no manuscrito, ensinamentos que possibilitaram a realização desta tese e também pela amizade construída durante esses 6 anos na UENF;

Ao professor Ph.D. Omar Bailez pela amizade, ensinamentos durante o curso, auxílio nos experimentos e nas análises estatísticas;

Ao meu namorado Bruno de Souza Pessanha que me ajudou na construção dos meus experimentos, pelo companheirismo, dedicação e momentos de descontração;

Aos amigos do laboratório, Alexandre Roger, Anália Arêdes, Gabriela Tatagiba, Arli da Silva, Jean Carlos Lima, Amanda Moisés, Pedro Alib e Willians Guimarães pela ajuda, principalmente nos experimentos de campo e laboratório;

Aos companheiros exclusivamente do campo, Sr. Manuel Antônio da Silva, Filipe Pola Vargas e Marcos Vinícius Teixeira;

Ao amigo Adriano Soares pelas fotos retiradas das formigas;

Aos amigos Hildefonso Souza, Alexandre Almeida, Laura Côrtes, Andréa Silva, Cintia Machado, Érica Martins, Raquel Avelar e Caroline Araujo pelo apoio e/ou companheirismo nas horas de lazer;

Aos professores do CBB pelos ensinamentos nas disciplinas realizadas;

Ao professor Dr. Vinicius Siqueira Gazal e Silva pela revisão da tese;

À secretária Bete, pela amizade e por me ajudar na parte burocrática;

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro – FAPERJ pelo apoio logístico concedido;

A PRUMO - Logística Global pela oportunidade da realização dos experimentos na Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara (RPPN Caruara);

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio pela licença da coleta das operárias de *Atta robusta* para realização dos experimentos.

E a todos aqueles que colaboraram em algum momento nesta etapa da minha vida, muito obrigada.

## SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	V
LISTA DE FIGURAS.....	VIII
LISTA DE TABELAS.....	XI
RESUMO.....	XII
ABSTRACT.....	XIV
INTRODUÇÃO GERAL.....	01
CAPÍTULO 1: DENSIDADE, DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E IDADE DE NINHOS DA POPULAÇÃO DE <i>Atta robusta</i> (BORGMEIER, 1939) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM DIFERENTES FORMAÇÕES VEGETAIS DA RESTINGA.....	09
1. INTRODUÇÃO.....	09
2. METODOLOGIA.....	10
2.1. Área de estudo.....	10
2.2. Determinação da densidade, distribuição espacial e idade das colônias.....	12
2.3. Análise estatística.....	17
3. RESULTADOS.....	18
4. DISCUSSÃO.....	20
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	23
CAPÍTULO 2: PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL DE <i>Atta robusta</i> (BORGMEIER, 1939) DURANTE O FORRAGEAMENTO DE DIFERENTES RECURSOS.....	27
1. INTRODUÇÃO.....	27
2. METODOLOGIA.....	29
2.1. Considerações éticas.....	29
2.2. Espécie estudada e condição de criação.....	29
2.3. Experimentos com aroeira e cacto.....	30
2.3.1. Marcação das formigas na aroeira.....	31
2.3.2. Quantificação das formigas marcadas na aroeira.....	31

2.3.3. Medição da cápsula cefálica, mandíbula e observação dos dentes das formigas na aroeira.....	31
2.3.4. Marcação e quantificação das formigas no cacto.....	33
2.3.5. Medição da cápsula cefálica e mandíbula das formigas no cacto.....	34
2.4. Análise estatística.....	34
3. RESULTADOS.....	34
4. DISCUSSÃO.....	42
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	45
CAPÍTULO 3: FEROMÔNIO DE TRILHA DA FORMIGA <i>Atta robusta</i> (BORGMEIER, 1939) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE): GLÂNDULA, CONCENTRAÇÃO E PERSISTÊNCIA.....	49
1. INTRODUÇÃO.....	49
2. METODOLOGIA.....	51
2.1. Considerações éticas.....	51
2.2. Coleta de dados.....	51
2.3. Preparação de extratos.....	52
2.4. Teste concentração do extrato.....	52
2.5. Teste de persistência do feromônio de trilha.....	53
3. RESULTADOS.....	53
4. DISCUSSÃO.....	56
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	58
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	62
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	64
APÊNDICE I.....	76
APÊNDICE II.....	87

## LISTA DE FIGURAS

### INTRODUÇÃO GERAL

**Figura 1.** Distribuição geográfica de *A. robusta* (Teixeira *et al.*, 2003)..... 05

### CAPÍTULO 1: DENSIDADE, DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E IDADE DE NINHOS DA POPULAÇÃO DE *Atta robusta* (BORGMEIER, 1939) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM DIFERENTES FORMAÇÕES VEGETAIS DA RESTINGA

**Figura 1.** Área da Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara, no município de São João da Barra – RJ. Fonte: OSX..... 11

**Figura 2.** Vista da Formação Mata de Restinga Inicial na RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ. Foto: Filipe Pola Vargas..... 12

**Figura 3.** Vista da Formação Mata de Restinga Média na RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ. Foto: Filipe Pola Vargas..... 13

**Figura 4.** Vista da Formação Mata de Restinga Avançada na RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ..... 13

**Figura 5.** Balizas colocadas de 50 em 50 metros para marcar uma parcela de 500 metros com largura fixa de 20 metros na busca de ninhos na RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ..... 14

**Figura 6.** Esquema da amostragem dos ninhos na parcela contendo, hipoteticamente, quatro ninhos..... 15

**Figura 7.** Trilha de forrageamento de *A. robusta*, vestígio de atividade utilizado para localização dos ninhos nas parcelas amostrais da RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ. Foto: Filipe Pola Vargas..... 15

**Figura 8.** Operárias de *A. robusta* em atividade de corte de planta, vestígio utilizado para localização dos ninhos nas parcelas amostrais da RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ. Foto: Filipe Pola Vargas..... 16

**Figura 9.** Trilha visível feita com sementes abandonadas e medida com a trena na RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ..... 16

**Figura 10.** Distribuição espacial dos organismos no ambiente. Fonte adaptada: Brown e Kingsolver (2013)..... 17

<b>Figura 11.</b> Densidade ( $X \pm DP$ ) de ninhos de <i>A. robusta</i> nas fitofisionomias Restinga Inicial, Média e Avançada da RPPN Caruara, São João da Barra, RJ. NS = não significativo e $**p < 0,05$ .....	19
--	----

**CAPÍTULO 2: PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL DE *Atta robusta* (BORGMEIER, 1939) DURANTE O FORRAGEAMENTO DE DIFERENTES RECURSOS**

<b>Figura 1.</b> Ninho de <i>A. robusta</i> mantido na unidade de mirmecologia do LEF.....	29
<b>Figura 2.</b> Galho de aroeira de 45 a 50 cm fixado na argila (A) e cacto (B).....	30
<b>Figura 3.</b> Trilha de 5 metros que conectou o ninho de <i>A. robusta</i> com a arena de forrageamento.....	30
<b>Figura 4.</b> As linhas contínuas indicam onde foram feitas as medições da cápsula cefálica e da mandíbula. Foto: Adriano Soares.....	32
<b>Figura 5.</b> Miniformigueiros preparados para a emergência do adulto (A). Formigas pintadas com tinta verde fluorescente (B).....	32
<b>Figura 6.</b> Dentes de formiga recém emergida (A), forrageadora com dentes sem desgastes (B) e forrageadora com dentes gastos (C). Fotos: Adriano Soares.....	33
<b>Figura 7.</b> Porcentagem de forrageadoras de <i>A. robusta</i> das classes 1, 2 e 3 que realizaram as tarefas de corte do pecíolo, recorte da folha e transporte da folha no forrageamento da aroeira em laboratório.....	35
<b>Figura 8.</b> Porcentagem de forrageadoras de <i>A. robusta</i> das classes 1, 2, 3, 4 e 5 que realizaram as tarefas de corte e transporte do cladódio no forrageamento do cacto em laboratório.....	36
<b>Figura 9.</b> Número de dentes sem desgaste nas forrageadoras de <i>A. robusta</i> que realizaram as tarefas de corte do pecíolo, recorte e transporte da folha no forrageamento da aroeira. ANOVA $F_{(2,117)} = 3,14$ e $p < 0,05$ . Letras diferentes diferem entre si pelo teste de Tukey $p < 0,05$ .....	38
<b>Figura 10.</b> Média ( $X \pm DP$ ) de dentes sem desgaste e gastos de forrageadoras de <i>A. robusta</i> das classes 1, 2 e 3 que realizaram as tarefas de corte, recorte e transporte de folha da aroeira. Letras diferentes diferem entre si pelo teste de Tukey $p < 0,05$ . NS= não significativo.....	39

<b>Figura 11.</b> Número de indivíduos de <i>A. robusta</i> marcados durante o comportamento do corte de pecíolo que realizaram as tarefas do corte de pecíolo, recorte e transporte da folha. Letras diferentes diferem entre si pelo teste Kruskal – Wallis, $p < 0,01$ .....	40
<b>Figura 12.</b> Número de indivíduos de <i>A. robusta</i> marcados durante o comportamento do recorte de folha que realizaram as tarefas do corte de pecíolo, recorte e transporte da folha. Letras diferentes diferem entre si pelo teste Kruskal – Wallis, $p < 0,01$ .....	41
<b>Figura 13.</b> Número de indivíduos de <i>A. robusta</i> marcados durante o comportamento de transporte de folha que realizaram as tarefas do corte de pecíolo, recorte e transporte da folha. Letras diferentes diferem entre si pelo teste Kruskal – Wallis, $p < 0,01$ .....	41

**CAPÍTULO 3: FEROMÔNIO DE TRILHA DA FORMIGA *Atta robusta* (BORGMEIER, 1939) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE): GLÂNDULA, CONCENTRAÇÃO E PERSISTÊNCIA**

<b>Figura 1.</b> Número de forrageadoras de <i>A. robusta</i> da área de restinga aberta que seguiram trilhas com concentrações do extrato de 0,05; 0,1; 0,3; 0,5; 1 e 1,5 equivalente/glândulas de veneno (100 µl) no laboratório. Diferença significativa pelo teste de Kruskal-Wallis, $**p \leq 0,002$ .....	54
<b>Figura 2.</b> Número de forrageadoras de <i>A. robusta</i> da área de mata de restinga que seguiram trilhas com concentrações do extrato de 0,05; 0,1; 0,3; 0,5; 1 e 1,5 equivalente/glândulas de veneno (100 µl) no laboratório. Diferença significativa pelo teste de Kruskal-Wallis, $**p \leq 0,002$ .....	54
<b>Figura 3.</b> Número de forrageadoras de <i>A. robusta</i> da área de restinga aberta que responderam a diferentes tempos de evaporação do extrato (0,3 equivalente/glândula de veneno 100 µl) e do solvente no laboratório. Teste de Kruskal-Wallis, $**p \leq 0,0012$ . NS= não significativo.....	55
<b>Figura 4.</b> Número de forrageadoras de <i>A. robusta</i> da área de mata de restinga que responderam a diferentes tempos de evaporação do extrato (0,3 equivalente/glândula de veneno 100 µl) e do solvente no laboratório. Teste de Kruskal-Wallis, $**p \leq 0,0011$ .....	56

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1. DENSIDADE, DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E IDADE DE NINHOS DA POPULAÇÃO DE *Atta robusta* (BORGMEIER, 1939) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM DIFERENTES FORMAÇÕES VEGETAIS DA RESTINGA

<b>Tabela 1.</b> Distribuição espacial dos ninhos de <i>A. robusta</i> de acordo com o Índice de dispersão ou Razão variância/média ( $I$ ) e o Índice de dispersão de Morisita ( $I_{\delta}$ ) em três fitofisionomias da RPPN Caruara. NS = não significativo, ou seja, o valor de $I$ ou $I_{\delta}$ não difere de 1.....	19
<b>Tabela 2.</b> Frequência das classes de tamanho dos ninhos de <i>A. robusta</i> em três fitofisionomias da RPPN Caruara.....	19
<b>Tabela 3.</b> Tamanho das trilhas dos ninhos de <i>A. robusta</i> nas fitofisionomias Restinga Aberta e Mata de Restinga da RPPN Caruara.....	20

### CAPÍTULO 2: PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL DE *Atta robusta* (BORGMEIER, 1939) DURANTE O FORRAGEAMENTO DE DIFERENTES RECURSOS

<b>Tabela 1.</b> Tamanho das cápsulas cefálicas das classes das forrageadoras de <i>A. robusta</i> que realizaram as tarefas de corte e transporte do cladódio. Letras diferentes diferem entre si pelo teste de Tukey $p < 0,01$ .....	37
<b>Tabela 2.</b> Tamanho das cápsulas cefálicas das classes das forrageadoras de <i>A. robusta</i> que realizaram as tarefas de corte do pecíolo, recorte e transporte da folha de aroeira. Letras diferentes diferem entre si pelo teste de Tukey $p < 0,05$ e NS = não significativo.....	37

## RESUMO

O presente estudo teve como objetivo analisar alguns aspectos da ecologia comportamental da formiga-cortadeira *Atta robusta* (Borgmeier, 1939), em três unidades fitofisionômicas da restinga: 1. Mata de Restinga Avançada, 2 Média e 3. Inicial. Os experimentos foram conduzidos na Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara, no município de São João da Barra, norte do estado do Rio de Janeiro. Inicialmente foi determinada a densidade, distribuição espacial e idade dos ninhos estimada em base ao murundu do ninho. O local e tamanho dos ninhos foram registrados por um observador ao percorrer oito transectos de 500 m de comprimento por 20 m de largura em cada fitofisionomia da restinga. As densidades foram 2,87 ninhos/ha, 1,62 ninhos/ha e 1,12 ninhos/ha nas matas de restingas avançada, média e inicial respectivamente. A distribuição espacial dos ninhos foi aleatória e a maioria dos ninhos se encontrava em fase de desenvolvimento inicial ou intermediária. Um segundo experimento foi realizado para determinar se ocorre divisão de tarefas entre operárias de *A. robusta* quando exploram diferentes fontes de alimento. Um ninho mantido em condições de laboratório foi conectado a uma arena de forrageamento e separadamente lhe foi oferecido as formigas *Schinus terebinthifolius* Raddi (aroeira) ou *Cereus fernambucensis* Lem. (Cacto). Durante 30 minutos operárias que forragearam as plantas mencionadas acima foram marcadas com distintas cores de acordo com a tarefa executada. Sobre aroeira constataram-se três tarefas: 1. Corte do pecíolo, 2. Recorte e 3. Transporte das folhas. Durante o forrageamento do cacto foram identificadas duas tarefas, 1. Corte e 2. Transporte do cladódio. As cápsulas cefálicas das formigas que desempenharam as distintas tarefas em aroeira (n=40) e em cacto (n=100) foram medidas e categorizadas em classes de tamanhos: 1. 1-2 mm, 2. 2,1 -3 mm, 3. 3,1-4 mm, 4. 4,1-5 mm e classe 5.  $\geq 5,1$  mm. O nível de desgaste das mandíbulas foi também categorizado de acordo com o número de dentes quebrados ou muito gastos. Verificou-se que em ambas as plantas ocorreu divisão de tarefas. Quando as formigas forragearam aroeira, a divisão de tarefas não esteve relacionada ao polimorfismo das operárias, pois formigas de diferentes classes de tamanhos realizaram as mesmas tarefas. A característica associada a certas tarefas foi o nível de desgaste da mandíbula. Verificou-se que as forrageadoras que recortaram e cortaram fragmentos de folhas possuíram menos dentes gastos que as que somente transportaram folhas. Quando as formigas

fORAGEARAM cacto verificou-se que as forrageadoras que executaram tarefas diferiram no seu tamanho. As formigas maiores cortaram cladódio e as menores só transportaram cargas. Aparentemente as formigas forrageadoras realizam as tarefas de maior benefício para a colônia em um momento determinado, mas, a tarefa executada pode mudar com o tempo para outra mais proveitosa em termos coletivos. Um terceiro experimento foi realizado para determinar se extratos de glândula de veneno de formigas da mata de restinga inicial e da avançada provocam respostas comportamentais diferentes nas formigas. Os extratos de glândula de veneno testados foram: 0,05; 0,1; 0,3; 0,5; 1,0 ou 1,5 equivalente/glândula de veneno em 100 µl de diclorometano (solvente). Dez formigas foram expostas em uma arena (bandeja plástica de 40x30x10) a um disco de papel de filtro (Ø 12,5 cm) dividido em quatro seções (1/4 cada) com seus perímetros impregnados com o extrato ou apenas com o solvente (controle). Durante três minutos quantificou-se o número de formigas que percorreram ao menos ¼ do perímetro. A concentração de 0,3 equivalente/glândula de veneno de formigas das duas áreas provocou a maior resposta de seguimento de trilha das forrageadoras. Desta forma, o estímulo de 0,3 equivalente/glândula de veneno foi utilizado para avaliar a persistência do extrato. As formigas foram testadas ao extrato: 0,10, 0,5, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 12, 24, 36 e 72 horas após o disco de papel de filtro ser impregnado. Estímulos testados apenas 0,5 h depois de preparados provocaram nas formigas da mata inicial baixa resposta de seguimento de trilha, entanto que nas operárias da área de mata avançada constatou-se altas respostas a estímulos até 4 horas após da preparação. A plasticidade mostrada por *A. robusta* de explorar distintos recursos permite as forrageadoras adaptar o comportamento individual e coletivo de acordo com as mudanças do habitat melhorando capacidades adaptativas.

**Palavras-chave:** saúva-preta; restinga; distribuição espacial; densidade de ninhos; comportamento de forrageamento; divisão de trabalho; feromônio de trilha.

## ABSTRACT

This study aimed to evaluate some aspects of the behavioral ecology of leafcutter ant “saúva-preta”, *Atta robusta* (Borgmeier, 1939), in three different phytophysionomies of the restinga: 1. Advanced forest formation, 2 Mid and 3. Initial. Experiments were carried out in the Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara, São João da Barra, in northern Rio de Janeiro State. Firstly, it was determined the density, spatial distribution and age of the nests. Age was estimate based on size of nest mound. Nest location were recorded by an observer while he traveled eight transects 500 m long and 20 m wide in each phytophysionomies. Nest densities were 2,87, 1,62 and 1,12 nests/ha for advanced, mid and initial restinga forest formation respectively. Nest spatial distribution was random in the three phytophysionomies and most of the nests were young or intermediate. A second experiment was carried out to determine if division of labor happen between workers of *A. robusta* when they explore different source of food. A nest reared in lab conditions was connected to a foraging arena and separately *Schinus terebinthifolius* Raddi (Brazilian pepper-tree) or *Cereus fernambucensis* Lem. (cactus) were offered to the ants. During thirty minutes, workers foraging the plants were marked with different colors according the task performed. Three tasks were identified when the ants foraged the Brazilian pepper-tree: 1. leaf petiole cutting, 2. cutting and transporting of leaf fragments and 3. Leaf fragments transporting. Two tasks were identified when the ants foraged cactus, 1. Cladode cutting and 2. Cladode transporting. Head capsules of workers ants performing different tasks during foraging of brazilian pepper-tree (n = 40) and cactus (n = 100) were measured and classified into five size classes: class 1 (1 to 2 mm), class 2 (2.1 to 3mm), class 3 (3.1 to 4mm), class 4 (4.1 to 5 mm) and class 5 ( $\geq 5.1$  mm). The wear down of ants mandibles was also categorized according the number of broken or very worn teeth. Division of labor between foragers was verified in both plants. When the ants foraged brazilian pepper-tree the division of labor was not related to polymorphism because foragers of different size classes performed different tasks. However, the level of mandibles wear was associated to some tasks. Foragers cutting leaves had less damaged teeth than foragers that transport leaves only. When the ants foraged cactus some size class performed some specific tasks more intensively. Therefore, in this case the division of labor has been associated to the polymorphism of workers. The largest ants cut cladode and the smaller ones only transported leaf fragments. It

seems that foragers performs different tasks according the profitability of ant colony in a given moment, but the task performed by the ant may change when this is beneficial to the society. Finally, a third experiment was carried out to determine if the extract of venom gland of ants of the initial and the advanced restinga forest formation provokes different behavioral responses in the ants. The extracts tested were: 0,05; 0,1; 0,3; 0,5; 1,0 and 1,5 equivalent/venom gland in 100 µl of dichloromethane (solvent). Ten foragers were exposed inside an arena (plastic tray of 40x 30x10) to a filter paper disk (12.5 cm Ø) divided into four sections (1/4 each) with their perimeters impregnated with extract or solvent (control). During three minutes, the number of ants following a quarter or more of chemical trail marked in the perimeter were counted. The extract 0,3 equivalent/glands made with venom gland of ants of the two areas provoked the highest response of following trail. That is why was used this extract concentration to test persistence of the extracts. Ants were tested to extracts 0,10, 0,5, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 12, 24, 36 and 72 h after the disc of paper filter was impregnated. Ants from initial restinga forest formation followed trails only 0,5 h after preparation of stimuli while ants from advanced resting forest formation followed trail on stimuli prepared until 4 h before. Behavioural plasticity showed by *A. robusta* when explore different resources allow the foragers ants to adjust individual and collective behavior according changes of the habitat helping to this society to improve their fitness.

**Keywords:** “Saúva-preta”; restinga; spatial distribution; nest density, foraging behavior; division of labor; trail pheromone.

## INTRODUÇÃO GERAL

As formigas são consideradas insetos eusociais, ou seja, constituem colônias de indivíduos que apresentam divisão de trabalho entre as castas reprodutivas e estéreis, cuidado cooperativo da prole e sobreposição de gerações no mesmo ninho (Hölldobler e Wilson, 1990). São insetos dominantes na maioria dos ecossistemas terrestres (Wilson, 1971). Pertencem à ordem Hymenoptera, assim como as vespas e abelhas. As formigas estão agrupadas em uma única família, Formicidae (Hölldobler e Wilson, 1990). Esta família contém 21 subfamílias, sendo a de maior agrupamento a subfamília Myrmicinae, onde se encontra a tribo Attini (Bolton, 2003). As Attini são restritas ao Novo Mundo e basicamente de clima tropical, ocorrendo dos Estados Unidos ao centro da Argentina, entre as latitudes 40° N e 44° S, incluindo várias ilhas do Caribe (Weber, 1972; North *et al.*, 1997). Geralmente, são encontradas em localidades abaixo de 2.000 metros (Weber, 1972).

A tribo Attini compreende as formigas cultivadoras de fungo. Os gêneros basais *Apterostigma*, *Cyphomyrmex*, *Mycetophylax*, *Mycocepurus*, *Myrmicocrypta*, *Mycetarotes*, *Pseudoatta* (= *Acromyrmex*) (Della Lucia, 2003) e *Mycetagroicus* (Brandão e Mayhé-Nunes, 2001) e intermediários *Mycetosoritis*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* coletam uma série de materiais como partes de vegetais secos, fezes e cadáveres de insetos para cultivar o fungo simbiote (Leal e Oliveira, 2000). Entretanto dentro dessa tribo, existem os gêneros derivados *Atta* e *Acromyrmex* (Hölldobler e Wilson, 1990). Essas formigas cultivam seu fungo simbiote sobre material vegetal fresco, principalmente folhas, o que as tornam conhecidas como formigas cortadeiras (Della Lucia, 2003). Licht e Boomsma (2010), revisando 179 artigos na literatura sobre a composição da dieta da tribo Attini, corroboram que as formigas cortadeiras dependem da folha fresca para o cultivo do fungo, contudo flores, plantas secas, sementes (casca) e fezes de insetos são recursos utilizados por todos os gêneros, enquanto outros substratos como néctar e carapaças de insetos são utilizados apenas por alguns gêneros.

As formigas cortadeiras são consideradas insetos de grande impacto ecológico e econômico devido à sua atividade de cortar grande quantidade de folhas, flores e frutos (Fowler *et al.*, 1989). E por explorarem grande número de

espécies de plantas, são consideradas herbívoros polívoros (Della Lucia e Oliveira, 1993). Essas formigas estão associadas, positivamente, a processos ecológicos importantes como a regeneração de florestas (Vasconcelos e Cherrett, 1997), pois aceleram os processos de decomposição de vegetais, participam na fragmentação da matéria orgânica e ciclagem de nutrientes (Lugo *et al.*, 1973; Holldobler e Wilson, 1990). Por outro lado, algumas espécies causam danos econômicos à agricultura e silvicultura da região Neotropical (Fowler *et al.*, 1989).

O material vegetal cortado pelas formigas cortadeiras é transportado pelas operárias para o interior de seus ninhos subterrâneos. Essas formigas se destacam devido ao mutualismo obrigatório com o fungo *Leucoagaricus gongylophorus* que serve de alimento (Mueller *et al.*, 1998). Dentro do ninho, as operárias depositam enzimas nos materiais vegetais que facilitam a penetração no fungo, fazendo-o crescer. O fungo metaboliza o material vegetal, inclusive substâncias tóxicas, e à medida que cresce, este serve de alimento para toda colônia, principalmente para os imaturos (larvas) que se encontram no meio do fungo simbiote (Erthal, 2004). A associação mutualística entre as formigas cortadeiras e os fungos tem evoluído a um nível tão complexo que eles não podem mais sobreviver separadamente. O fungo depende das formigas para fornecimento de recurso vegetal para seu crescimento, propagação e remoção de microrganismos invasores e as formigas do fungo para sua alimentação (Moreira *et al.*, 2011).

Os gêneros *Atta* (saúvas) e *Acromyrmex* (quenquéns) diferem-se morfológicamente, por apresentarem número de espinhos na região dorsal distintos. *Atta* apresenta três pares de espinhos no dorso do tórax, enquanto *Acromyrmex* apresenta quatro a cinco pares (Fowler *et al.*, 1993). Outra diferença é que as operárias das saúvas geralmente possuem maior tamanho que as quenquéns (Della Lucia *et al.*, 1993a).

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* apresentam alto grau de polimorfismo e são classificadas em castas de acordo com as funções específicas que exercem dentro da colônia (Della Lucia *et al.*, 1993a). A divisão de trabalho é caracterizada por diferentes tarefas realizadas por distintas castas. A tarefa de incorporação de pequenos fragmentos de materiais vegetais nas hifas do fungo é realizada pelas formigas de menor tamanho. Já

as operárias intermediárias fazem o corte e o transporte dos itens vegetais para o ninho, enquanto as operárias máximas defendem a colônia contra intrusos e competidores, mas também forrageiam (Wilson, 1980). A divisão de castas também foi descrita em espécie do gênero *Acromyrmex*, porém nesse gênero o polimorfismo não é tão notável como em *Atta* (Forti *et al.*, 2004). A divisão de trabalho está associada com a morfologia dos indivíduos, e também com a idade. Assim, operárias jovens executam as tarefas dentro do ninho e as mais velhas saem para forragear (Oster e Wilson, 1978; Hölldobler e Wilson, 1990).

Devido à complexa organização social das formigas cortadeiras, essas necessitam de uma comunicação eficiente para funcionar plenamente. Essa comunicação pode acontecer através de sinais táteis, sonoros e químicos. A maior quantidade de informação do ambiente é obtida através da comunicação química (Hölldobler e Wilson, 1990). Em insetos sociais, os odores, além de representar o principal meio de obtenção de informação, é a base da integração da sociedade (Viana-Bailez *et al.*, 2011).

A atividade de forrageamento nas formigas cortadeiras envolve a seleção de recursos vegetais para o corte em fragmentos e seu transporte até o ninho (Della Lucia e Oliveira, 1993; Ribeiro e Marinho, 2011). Durante o forrageamento, as interações entre os indivíduos resultam na formação de pistas ou trilhas físicas (caminhos livres de obstáculos) no ambiente por onde circulam as operárias garantindo a posse do recurso alimentar (Souza *et al.*, 2011). Essas trilhas conectam o ninho com a fonte alimentar e são marcadas quimicamente com odores chamados de feromônio de trilha, que atuam na orientação para outros indivíduos da colônia (Vilela e Della Lucia, 1987; Viana-Bailez *et al.*, 2011), na localização de uma nova área de forrageamento, novo sítio de moradia ou no retorno ao ninho (Tumlinson *et al.*, 1972; Nascimento e Sant`Ana, 2001).

O feromônio de trilha é produzido pela glândula de veneno, localizada no final do abdômen, na extremidade do gáster (Wilson, 1971; Nascimento e Sant`Ana, 2001). Quando a busca pelo local de forrageamento é bem sucedida, as operárias depositam o feromônio no caminho de volta para o ninho e esta pista feromonal se intensifica na medida em que mais operárias adicionam feromônio, fornecendo uma memória positiva. Assim que esgota o alimento, as últimas operárias deixam de reforçar a trilha em seu retorno e o

feromônio existente evapora fornecendo uma memória negativa (Vilela e Della Lucia, 1987).

As forrageadoras, ao seguirem uma pista marcada quimicamente, movem-se através do vapor criado pela difusão do feromônio no ar. Essas se orientam por meio de um túnel de vapor movendo as antenas de um lado para o outro, examinando as moléculas de odor no ar e mantendo-se no local ativo do odor (Wilson, 1971). Os principais componentes básicos deste feromônio nas espécies de *Acromyrmex* e *Atta* são o 4-metilpirrol-2-carboxilato de metila e a 3-etil-2,5-dimetilpirazina. Na maioria das espécies do gênero *Atta* o principal componente feromonal é o pirrol (Billen, 1991).

Devido à remarcação com o feromônio de trilha, as trilhas são persistentes, estáveis e facilmente detectadas pelas outras operárias do mesmo ninho (Hermann *et al.*, 1970). O custo energético da manutenção destas trilhas representa um investimento significativo de tempo e energia para a colônia (Shepherd, 1982), mas é compensado com uma redução de quatro a dez vezes nos custos de transporte (Rockwood e Hubbell, 1987).

As formigas cortadeiras geralmente utilizam a estratégia de trilha-tronco para forragear. Essas trilhas são de longa duração, persistem por meses ou anos, e irradiam para fora do ninho em um padrão semelhante à forma dendrítica (Lanan, 2014). As formigas são flexíveis durante a escolha de uma trilha para a busca do recurso alimentar, podendo explorar simultaneamente o local estabelecido e novas manchas com recursos, aumentando a eficiência na coleta de alimentos (Elizalde e Farji-Brener, 2012). Essa flexibilidade comportamental é importante, pois possibilita o indivíduo se adaptar a condições de mudanças do ambiente (Elizalde e Farji-Brener 2012; Norton *et al.*, 2014).

No ecossistema de restinga, encontra-se a espécie *Atta robusta* ou saúva-preta que transporta em suas trilhas frutos e sementes de várias espécies (Teixeira *et al.*, 2003; Endringer, 2011). A trilha pode alcançar até 500 metros de comprimento Teixeira (observação pessoal) e durante a atividade de forrageamento, principalmente na fitofisionomia Formação Praial com Moitas (área de restinga aberta), o solo arenoso com fortes ventos torna as trilhas efêmeras, enquanto os ventos dificultam o trabalho das operárias, pois elas são lançadas para fora da trilha com a carga (observações pessoais). Esta espécie



Segundo Teixeira e Schoereder (2003), é possível que a saúva-preta tenha surgido nestas restingas e estaria restrita aos ambientes de restingas limitados à faixa do litoral brasileiro denominado litoral terciário oriental úmido, compreendida entre o Sul do Estado do Rio de Janeiro até o Recôncavo Baiano (Silveira, 1964). Esse trecho difere do restante do litoral brasileiro por apresentar clima úmido, planícies largas de solo arenoso e vegetação de restinga (Silveira, 1964). Ao sul do litoral terciário oriental úmido o limite físico é a Serra do Mar. Esta grande barreira interrompe a ligação entre os sistemas de restinga, podendo impedir a dispersão das fêmeas aladas durante a reovada. Mariconi (1965) estudou a distribuição das saúvas dos municípios litorâneos do Estado de São Paulo e não registrou a presença de *A. robusta*. Cereto (2008) também não registrou essa espécie em um levantamento das formigas da restinga na região da Lagoa Pequena, Florianópolis, em Santa Catarina. Barreiras físicas e fatores ecológicos não teriam permitido a sua dispersão para outros ambientes (Teixeira *et al.*, 2003).

A barreira geográfica pode explicar por que esta espécie de saúva possui distribuição limitada, mas não explica sua aparente restrição aos ambientes de restingas. Uma possível explicação para esta questão pode estar nos fatores históricos envolvidos na evolução das restingas e na filogenia do gênero *Atta*, ainda pouco conhecida (Teixeira *et al.*, 2008). Já que até o momento não existem registros de *A. robusta* fora das restingas, Teixeira e Schoereder (2003) sugerem que esta espécie adquiriu requerimentos ecológicos tão específicos destes ambientes que provavelmente a Mata Atlântica representa uma barreira à dispersão para o interior.

Esta espécie constrói seu formigueiro pouco profundo e bastante espalhado comparado com outras espécies de *Atta* e não constrói painéis em terra solta, acima do nível do solo. Com a escavação de ninhos, observou-se que os ninhos localizados mais para o interior do continente possuem sedes com área menor e são mais profundos. Essa observação levou Teixeira *et al.* (2008) sugerirem que a profundidade do lençol freático pode ser um fator determinante para a construção dos ninhos. A ausência da saúva-preta no litoral do estado de São Paulo pode ser devida à superficialidade do lençol freático que impede a instalação das colônias (Mariconi, 1965).

Os ninhos de formigas são considerados locais com grande concentração de nutrientes, adequados para a germinação e estabelecimento de plântulas (Farji-Brenner e Illes 2000; Moutinho *et al.*, 2003). Os ninhos de *A. robusta* também possuem maior concentração de nutrientes que o solo do entorno. Esse aspecto possui grande relevância para as restingas, onde a principal característica do solo é o baixo teor de nutrientes. Por isso, as plantas que crescem sobre os ninhos possuem maiores chances de se estabelecerem. Sobre os ninhos, a mortalidade de plântulas provavelmente ocorre devido a fatores dependentes da densidade. Mesmo assim, após 12 meses a densidade de plântulas sobre os ninhos continua maior que no solo do entorno (Teixeira, 2007).

A partir de dados sobre a estrutura etária dos ninhos, Fowler (1995) sugeriu que as populações da saúva-preta da Baixada Fluminense não estão se renovando, podendo ser devido às modificações ambientais antrópicas. A densidade de ninhos aumenta com a quantidade de cobertura vegetal das restingas. Na restinga preservada da Área de Proteção Ambiental de Conceição da Barra, no norte do Espírito Santo, Teixeira e Schoereder (2003) registraram a densidade de 1,63 ninhos/ha. Endringer (2011) verificou que os ninhos se encontraram bem distribuídos debaixo das moitas da unidade fisionômica Formação Praial com Moitas (restinga aberta) da restinga do complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, norte do estado do Rio de Janeiro. Porém, nesta área não há estudos de densidade de ninhos para relacionar com outras restingas.

A vegetação de restinga distribui-se pela costa brasileira e representa um ambiente bastante diversificado em fisionomia, estrutura e florística. Ocupa maior extensão nos Estados do Rio Grande do Sul, Rio de Janeiro e Espírito Santo e pode ser dividida em dois componentes básicos: mata de restinga e restinga aberta (Henriques *et al.*, 1987).

A mata de restinga possui árvores que podem alcançar até 20 m de altura, bromélias e cactos. A área de restinga aberta é caracterizada pela baixa cobertura de vegetação (menos de 20%) e estão distribuídas em agrupamentos vegetacionais ou moitas, possuindo pequenos arbustos, palmeiras, bromélias e cactos intercaladas com áreas abertas de areia (Henriques *et al.*, 1987; Assumpção e Nascimento, 2000).

A restinga do complexo lagunar Grussaí/Iquipari de São João da Barra ainda apresenta fitofisionomias conservadas. De acordo com Assumpção e Nascimento (2000), essa restinga se divide em quatro unidades fisionômicas: Formação Praial, Formação Praial com Moitas, Formação de *Clusia* e Formação Mata de Restinga. Através do Índice de Valor de Cobertura, foram determinadas as espécies dominantes em cada formação. Essa restinga pode ser considerada um novo elemento dentro do mosaico formado pelas restingas descritas anteriormente para o Estado do Rio de Janeiro, devido à ausência de dunas e à grande extensão da formação de praia (Assumpção e Nascimento 1998).

Nesse complexo, observam-se impactos, tais como a remoção de vegetação nativa para instalação de loteamentos, o trânsito de automóveis na areia e a utilização da vegetação nativa para o pastoreio de bovinos e caprinos. Embora protegidos por unidades de conservação, esses ambientes estão sendo ameaçados principalmente pela especulação imobiliária e extração de areia (Assumpção e Nascimento, 2000).

Na restinga de São João da Barra - RJ foi criada recentemente a Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara (RPPN Caruara). Essa é formada por aproximadamente 375 ha e apresenta sinais antrópicos, mas está em processo de reflorestamento com plantas nativas dessa restinga.

As unidades fisionômicas das restingas constituem ambientes recentes em processo dinâmico de formação. Essa dinâmica promove pressões de seleção na escolha de recursos de forma mais intensa sobre os organismos que vivem nesses ambientes. Desta forma, procurou-se conhecer como os ninhos de *A. robusta* estão distribuídos espacialmente, qual a densidade e estrutura etária dos formigueiros nas diferentes fitofisionomias da restinga do norte do estado do Rio de Janeiro. E uma vez que essa espécie interage com mais de 30 táxons de plantas (Endringer, 2011), como ocorre o forrageamento de recursos vegetais tão distintos? E como é produzida a trilha química nas diferentes fitofisionomias, como a restinga aberta um ambiente com fortes ventos e trilhas efêmeras e a mata de restinga um ambiente sombreado com menos ventos e trilhas mais duradouras. Estudos sobre a fauna desse ecossistema podem contribuir com informações que permitam conscientizar sobre a necessidade de preservar esses ambientes.

# **CAPÍTULO 1: DENSIDADE, DISTRIBUIÇÃO ESPACIAL E IDADE DE NINHOS DA POPULAÇÃO DE *Atta robusta* (BORGMEIER, 1939) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM DIFERENTES FORMAÇÕES VEGETAIS DA RESTINGA**

## **1. INTRODUÇÃO**

No Brasil, as espécies do gênero *Atta* são conhecidas popularmente como saúvas. Devido aos danos econômicos que várias espécies causam à agricultura tem justificado a realização de estudos sobre sua biologia para o desenvolvimento de estratégias de combate às colônias. No entanto, algumas espécies de saúvas não invadem sistemas agrícolas, como tem sido o caso de *Atta robusta*, e por isso, não têm merecido a atenção dos pesquisadores (Fowler, 1995).

A espécie *A. robusta*, também conhecida como saúva-preta, possui uma distribuição geográfica restrita comparada com outras espécies de *Atta*, pois é registrada apenas nas restingas dos estados do Rio de Janeiro (Fowler, 1995) e Espírito Santo (Teixeira *et al.*, 2003).

*A. robusta* difere do padrão normalmente encontrado das demais espécies do gênero, principalmente pelo fato de nidificarem exclusivamente em ambiente de restinga (Teixeira *et al.*, 2003). Além disso, ao contrário do padrão descrito para o gênero, a quantidade de ninhos é proporcional à cobertura vegetal. Nas restingas do estado do Espírito Santo, os ninhos estão distribuídos principalmente na fitofisionomia mata de Myrtaceae, possivelmente em resposta à necessidade da manutenção da umidade e temperatura adequadas ao cultivo do fungo simbiote. Na restinga preservada da Área de Proteção Ambiental de Conceição da Barra, no norte do Espírito Santo foi registrada a densidade de 1,63 ninhos/ha (Teixeira e Schoederer, 2003).

Durante o forrageamento, as operárias utilizam trilhas e interagem com diversas espécies de plantas, desempenhando o importante papel ecológico a dispersão de sementes nesse ecossistema (Teixeira *et al.*, 2003; Endringer, 2011).

As fitofisionomias das restingas do estado do Rio de Janeiro são constituídas principalmente em duas áreas, a área de mata de restinga que

possui árvores até 20 m de altura, bromélias e cactos. No interior da mata, o estrato médio é pouco denso enquanto que nas zonas de transição com formações abertas ficam quase impenetráveis. E a área de restinga aberta é caracterizada pela baixa cobertura de vegetação (menor que 20%) e estão distribuídas em agrupamentos vegetacionais, possuindo pequenos arbustos, palmeiras, bromélias, cactos, intercaladas com áreas abertas de areia (Henriques *et al.*, 1987; Assumpção e Nascimento, 2000).

Na restinga de São João da Barra – RJ, os ninhos de *A. robusta* se encontram bem distribuídos na área de restinga aberta, estabelecidos debaixo de moitas (Endringer, 2011). Porém não foram realizados estudos sobre densidade, distribuição espacial e idade dos ninhos nas fitofisionomias dessa restinga.

Fowler (1995), a partir de dados sobre a estrutura etária dos ninhos, sugeriu que as populações de *A. robusta* da Baixada Fluminense não estavam se renovando devido às modificações ambientais promovidas pelo homem. Como o ambiente hostil de restinga sofre grande degradação antrópica, justificou - se a inclusão de *A. robusta* na lista oficial de espécies brasileiras ameaçadas de extinção. Considerando os aspectos ecológicos dessa formiga e a velocidade com que o ambiente de restinga vem sendo degradado esse trabalho teve como objetivo estimar a densidade, distribuição espacial e idade dos ninhos nas diferentes fitofisionomias da restinga. O entendimento da dinâmica populacional dessa espécie permitirá o desenvolvimento de estratégias para sua conservação.

## **2. METODOLOGIA**

### **2.1. Área de estudo**

O estudo foi realizado na Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara (RPPN Caruara) (21° 47.578'S; 41° 4.259'O), implantada em 2012, numa área localizada ao norte da Unidade da Construção Naval do Açú (UCN Açú), no município de São João da Barra, região norte do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. Essa é formada por aproximadamente 375 ha de restinga com sinais antrópicos (Figura 1).



Figura 1. Área da Reserva Particular do Patrimônio Natural Fazenda Caruara, no município de São João da Barra – RJ. Fonte: OSX.

## 2.2. Determinação da densidade, distribuição espacial e idade das colônias

As parcelas de amostragem foram instaladas nas três principais fitofisionomias: Formação Mata de Restinga Inicial, Formação Mata de Restinga Média e Formação Mata de Restinga Avançada (Figuras 2, 3 e 4). Segundo estudo feito por Assumpção e Nascimento (2000), na restinga do complexo lagunar Grussaí/Iquipari, que também se localiza no município de São João da Barra, as duas primeiras áreas equivalem à Formação Praial com Moitas (área de restinga aberta) e a última à Formação Mata de Restinga (área de mata de restinga).

Para estimar a densidade de ninhos foram realizadas 8 amostragens em cada fitofisionomia da RPPN Caruara através de parcelas de 500m, com largura fixa de 20 metros.



Figura 2. Vista da Formação Mata de Restinga Inicial na RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ. Foto: Filipe Pola Vargas.



Figura 3. Vista da Formação Mata de Restinga Média na RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ. Foto: Filipe Pola Vargas.



Figura 4. Vista da Formação Mata de Restinga Avançada na RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ.

A parcela foi medida com uma trena de 50 em 50m e colocada uma baliza e retirada às coordenadas com GPS Garmin 62S, em seguida feita a busca de ninhos 10m a direita e 10m a esquerda da baliza (Figuras 5 e 6). Todas as parcelas tiveram as coordenadas geográficas do ponto inicial e do ponto final de sua linha central registradas.

As parcelas foram percorridas pela equipe de campo para localização dos ninhos de *A. robusta* por meio de busca ativa. Para a localização dos ninhos foram procurados vestígios da atividade de forrageamento, como trilhas (Figuras 6 e 7) ou fragmentos vegetais abandonados (Figura 8). As trilhas visíveis foram aferidas com a trena (Figura 9). A idade do ninho foi obtida calculando-se o tamanho do mesmo: maior largura pelo maior comprimento do monte de terra solta (Teixeira e Schoereder, 2003). As coordenadas geográficas da localização do ninho foram anotadas na ficha de campo. Nessas parcelas foram localizados, marcados e mapeados todos os ninhos e medida a distância entre eles.



Figura 5. Balizas colocadas de 50 em 50 metros para marcar uma parcela de 500 metros com largura fixa de 20 metros na busca de ninhos na RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ.

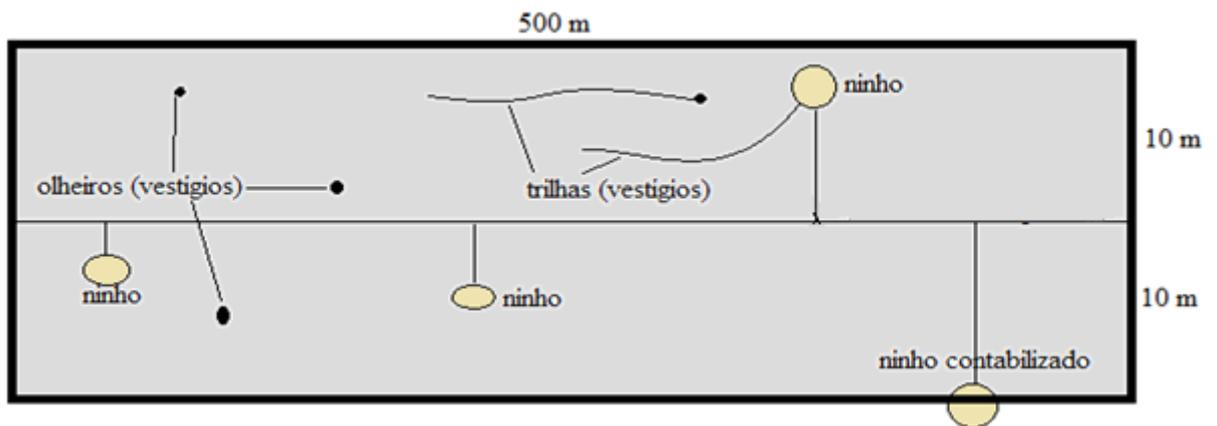


Figura 6. Esquema da amostragem dos ninhos na parcela contendo, hipoteticamente, quatro ninhos.



Figura 7. Trilha de forrageamento de *A. robusta*, vestígio de atividade utilizado para localização dos ninhos nas parcelas amostrais da RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ. Foto: Filipe Pola Vargas.



Figura 8. Operárias de *A. robusta* em atividade de corte de planta, vestígio utilizado para localização dos ninhos nas parcelas amostrais da RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ. Foto: Filipe Pola Vargas.



Figura 9. Trilha visível feita com sementes abandonadas e medida com a trena na RPPN Caruara, no município de São João da Barra – RJ.

### 2.3. Análise estatística

A densidade foi avaliada com base em Krebs (1989). A densidade é igual o número de ninhos dividido pela área amostrada de cada fitofisionomia ( $500 \times 20$ )  $\times 8 = 8$  ha. E para avaliar se a população de *A. robusta* apresenta respostas diferentes quanto à densidade de ninhos em função das fitofisionomias foi realizado o teste de Kruskal-Wallis.

A distribuição espacial dos ninhos de formigas refere-se à forma com que eles se distribuem no habitat. Existem três padrões de distribuição que descrevem o arranjo espacial dos organismos no ambiente: 1) ao acaso ou aleatório, quando a população se encontra de modo casualizado; 2) agregada, quando a população possui uma tendência de ficar em grupos, e 3) regular ou uniforme, quando a população está distribuída de forma uniforme no ambiente (Taylor, 1984, Townsend *et al.*, 2006) (Figura 10). Para avaliar a disposição espacial dos insetos são utilizados vários índices de dispersão, os quais são aplicados em estudos ecológicos ou métodos de amostragem. Foram utilizados dois índices de dispersão para estimar o tipo de distribuição espacial dos ninhos de *A. robusta* nas fitofisionomias: Índice de dispersão ou Razão variância/média ( $I$ ) (Krebs, 1989) e Índice de dispersão de Morisita ( $I_\delta$ ) (Poole, 1974). Para testar a significância do valor de  $I$  observado utilizou-se o teste  $\chi^2$  com  $p < 0,05$  e para testar a significância do valor de  $I_\delta$  usou-se o teste F com  $p < 0,01$  (Apêndice I).

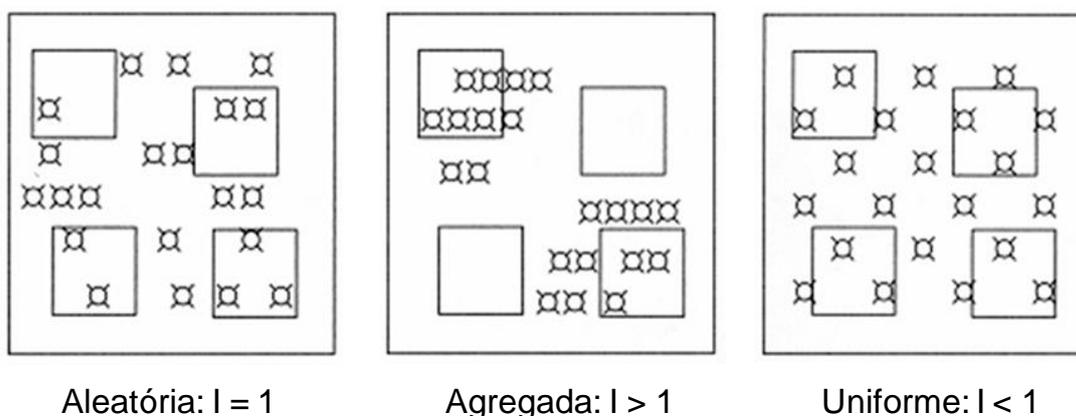


Figura 10. Distribuição espacial dos organismos no ambiente. Fonte adaptada: Brown e Kingsolver (2013).

A estimativa da idade de ninhos de *A. robusta* nas fitofisionomias foi realizada a partir dos dados da área de solo ocupada pelos ninhos, que serviu para definição das classes de tamanho as quais foram distribuídas em um gráfico de frequências. As classes de tamanho dos ninhos foram: classe I (0 – 20,99 m<sup>2</sup>), classe II (21 – 40,99 m<sup>2</sup>), classe III (41 – 60,99 m<sup>2</sup>), classe IV (61 – 80,99 m<sup>2</sup>) e classe V ( $\geq 81$  m<sup>2</sup>). Na classe I se encontram os ninhos em estágio inicial, nas classes II e III os intermediários e as classes IV e V os avançados. As diferentes classes de tamanho dos ninhos apresentam relação com a idade, ou seja, quanto mais antigo o formigueiro maior o seu tamanho (Nickele *et al.*, 2009).

### 3. RESULTADOS

Foram registrados 45 ninhos nas três fitofisionomias estudadas: 9 na Formação Mata de Restinga Inicial, 13 na Formação Mata de Restinga Média e 23 na Formação Mata de Restinga Avançada. Além disso, foram localizados dois ninhos na área de pasto.

A densidade de ninhos de *A. robusta* nas fitofisionomias Restinga Inicial, Média e Avançada foi de 1,125 ninhos/ha, 1,625 ninhos/ha e 2,875 ninhos/ha, respectivamente. Na Restinga Avançada ocorreu maior densidade de ninhos que na Restinga Inicial (ANOVA  $F_{(1,14)} = 5,76$  e  $p < 0,05$ ) (Figura 11).

Segundo o Índice de dispersão ou Razão variância/média ( $I$ ) e o Índice de dispersão de Morisita ( $I_d$ ) os ninhos de *A. robusta* nas fitofisionomias Restinga Inicial, Média e Avançada apresentam uma distribuição espacial aleatória (Tabela 1) (Apêndice I).

Ao analisar a frequência das classes de tamanho dos ninhos da RPPN Caruara, encontrou-se maior frequência de ninhos intermediários (classes II 28,88% e III 22,22%). Os ninhos avançados apresentaram uma diminuição na frequência (classes IV 11,11% e V 17,77%), com isso observa-se que os ninhos são mais jovens e estão em processo de desenvolvimento nessa restinga (Tabela 2).

Esses ninhos foram mapeados em coordenadas geográficas (Apêndice II). E as trilhas de forrageamento visíveis apresentaram maior comprimento médio na fitofisionomia restinga aberta que na mata de restinga (Tabela 3).

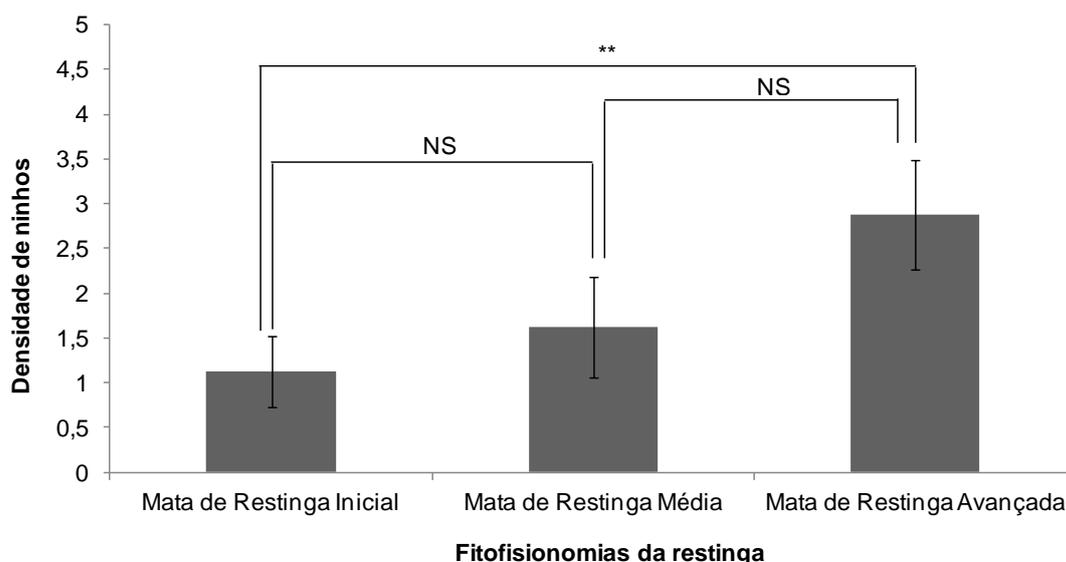


Figura 11. Densidade ( $X \pm DP$ ) de ninhos de *A. robusta* nas fitofisionomias Restinga Inicial, Média e Avançada da RPPN Caruara, São João da Barra, RJ. NS = não significativo e  $**p < 0,05$ .

Tabela 1. Distribuição espacial dos ninhos de *A. robusta* de acordo com o Índice de dispersão ou Razão variância/média ( $I$ ) e o Índice de dispersão de Morisita ( $I_\delta$ ) em três fitofisionomias da RPPN Caruara. NS = não significativo, ou seja, o valor de  $I$  ou  $I_\delta$  não difere de 1.

Fitofisionomias	$I$	Valor de $\chi^2$	Distribuição espacial	$I_\delta$	Valor de F	Distribuição espacial
R. Inicial	1,12	7,85 <sup>NS</sup>	Aleatória	1,11	1,12 <sup>NS</sup>	Aleatória
R. Média	1,57	10,99 <sup>NS</sup>	Aleatória	1,33	1,56 <sup>NS</sup>	Aleatória
R. Avançada	1,03	7,21 <sup>NS</sup>	Aleatória	1,01	1,03 <sup>NS</sup>	Aleatória

Tabela 2. Frequência das classes de tamanho dos ninhos de *A. robusta* em três fitofisionomias da RPPN Caruara.

Fitofisionomias	Classes de tamanho dos ninhos				
	Classe I	Classe II	Classe III	Classe IV	Classe V
R. Inicial	-	33,33%	33,33%	11,11%	22,22%
R. Média	38,46%	15,38%	23,07%	7,70%	15,38%
R. Avançada	17,39%	34,78%	17,39%	13,04%	17,39%
<b>TOTAL</b>	<b>20,00%</b>	<b>28,88%</b>	<b>22,22%</b>	<b>11,11%</b>	<b>17,77%</b>

Tabela 3. Tamanho das trilhas dos ninhos de *A. robusta* nas fitofisionomias Restinga Aberta e Mata de Restinga da RPPN Caruara.

Tamanho (m)	Fitofisionomias	
	Restinga Aberta	Mata de Restinga
	20,20	9,60
	40,10	3,40
	50,00	1,10
	12,20	6,20
Comprimento das trilhas	8,10	2,50
	10,90	4,90
	16,60	9,00
	14,20	7,30
	21,50	4,10
	5,50	2,10
	<b>Comprimento médio das trilhas</b>	<b>19,93</b>

#### 4. DISCUSSÃO

A RPPN Caruara, ambiente em processo de reflorestamento, possui ninhos de *A. robusta* distribuídos nas fitofisionomias Restinga Inicial, Média e Avançada. A fitofisionomia Restinga Avançada, composta de arbustos e pequenas clareiras apresenta uma maior densidade de formigueiros o que pode ser devido à mata homogênea, que protege as colônias da exposição solar. A mata de restinga possui maior cobertura vegetal com arbustos de até 20 m de altura, já na área de restinga aberta os agrupamentos vegetacionais se encontram mais espaçados e intercalados com areia (Henriques *et al.*, 1987; Assumpção e Nascimento, 2000). No ambiente com monocultura de *Pinus taeda*, ocorre menor densidade de ninhos de *Acromyrmex crassispinus* no início do desenvolvimento florestal, após três anos de idade a densidade aumenta e sofre uma redução quando a floresta está com seis anos de idade. Essa diminuição pode está relacionada ao fechamento do dossel da floresta que dificulta a instalação de novos ninhos ou também pode ser devido à baixa diversidade do sub-bosque o qual oferece recursos vegetais para o forrageamento das formigas (Nickele *et al.*, 2009).

No entanto, mesmo em locais com baixa cobertura vegetal como na área de pasto, foram localizados dois ninhos de *A. robusta* aleatórios debaixo das plantas *Schinus terebinthifolius* Raddi (aroeira) e *Eugenia uniflora* L. (pitanga). Todos os ninhos mapeados na RPPN Caruara estavam protegidos da radiação solar, os da Restinga Avançada (mata de restinga) debaixo de arbustos e os da Restinga Média e Inicial (restinga aberta) debaixo de moitas. Portanto, essa espécie de formiga necessita da cobertura vegetal para nidificar e manter a temperatura e umidade ideais para cultivo do fungo simbiote (Teixeira e Schoereder, 2003).

Quanto à idade dos ninhos, ocorre maior frequência de ninhos intermediários e jovens, isso indica que a população passou por um impacto recente e está em crescimento. Possivelmente, os impactos antrópicos antes da categoria de unidade de conservação RPPN Caruara diminuiu a população de *A. robusta*. Assim, a população responde à recuperação da cobertura vegetal com a instalação de novos ninhos. Nas fitofisionomias estudadas, os ninhos das classes avançadas IV e V mostraram um decréscimo na frequência de ocorrência comparada com os da classe intermediária II e III. De acordo com Caldeira *et al.* (2005), a frequência de ocorrência dos formigueiros diminui com o aumento do tamanho desses.

A densidade e o tamanho dos ninhos da população de *A. robusta* na Área de Proteção Ambiental de Conceição da Barra, no norte do Espírito Santo consistiu em 1,63 ninhos/ha e o tamanho médio de 90 m<sup>2</sup> (Teixeira e Schoereder, 2003). Essa área não apresentava histórico de degradação antrópica como ocorre em parte da RPPN Caruara. Apesar de serem restingas com características diferentes, a fitofisionomia de Restinga Avançada da RPPN Caruara, que é uma área preservada, apresentou maior densidade de 2,875 ninhos/ha quando comparada com a restinga de Conceição da Barra - ES. No entanto, nessa área os ninhos com tamanho médio de 90 m<sup>2</sup> eram mais antigos que os da fitofisionomia de Restinga Avançada da RPPN Caruara onde aproximadamente 82% apresentaram o tamanho menor que 80 m<sup>2</sup>, ou seja, a maioria jovem.

A forma como os organismos estão distribuídos espacialmente no ambiente é um parâmetro fundamental que define a relativa posição de um indivíduo com o outro (Krebs, 1989; Begon *et al.*, 1996). Em formigas

cortadeiras que causam danos econômicos a informação do arranjo espacial das colônias é fundamental na elaboração de plano de amostragem para o monitoramento seguido de controle das populações desses insetos (Sossai, 2005; Cantarelli *et al.*, 2006; Pinto, 2006). Além disso, estudos ecológicos populacionais são importantes para conhecer o habitat de espécies ameaçadas de extinção estabelecendo estratégias de conservação.

Os ninhos de *A. robusta* se distribuem aleatoriamente nas fitofisionomias Restinga Avançada, Média e Inicial. A distribuição espacial aleatória para cortadeiras já foi relatada (Caldeira *et al.*, 2005; Cantarelli *et al.*, 2006; Nickele *et al.*, 2010). Esse tipo de arranjo espacial é observado quando as condições ambientais são semelhantes em qualquer ponto no espaço e a presença de um indivíduo não interfere na do outro (Begon *et al.*, 1996). A característica como a homogeneidade do solo da restinga pode influenciar com que as rainhas caiam aleatoriamente nas fitofisionomias e instalem seus ninhos em qualquer local da restinga debaixo da vegetação. Caldeira *et al.* (2005) afirma que isso ocorre em ambientes de reflorestamento de mesma idade da floresta e mesmo tipo de solo. Além disso, a distribuição espacial aleatória dos ninhos de *A. robusta*, possivelmente ocorre pelo fato dessas formigas buscarem diversos recursos na restinga por longas trilhas, até 500m Teixeira (observação pessoal). Essas, geralmente possuem maiores tamanhos na área de restinga aberta do que na mata de restinga na RPPN Caruara, pois na área de restinga aberta as moitas estão espaçadas necessitando de trilhas maiores para a busca do recurso alimentar. Já na mata esses se encontram mais abundantes e próximo dos ninhos. De acordo com Endringer (2011), essa espécie de formiga utiliza mais de 30 táxons de plantas como recurso alimentar. Entretanto, para a espécie de formiga da tribo Attini *Mycetophylax simplex*, também localizada na restinga, as colônias se encontram distribuídas da forma agregada, esse arranjo espacial está relacionado à disponibilidade de locais de nidificação, a presença de recursos próximos dos ninhos e o forrageamento individual sem formação de trilhas (Albuquerque *et al.*, 2005).

*A. robusta* possui uma importância ecológica no ambiente de restinga, pois por meio de trilhas dispersa diversos frutos e sementes contribuindo com a manutenção desse ecossistema. Através dessas trilhas, as formigas cortadeiras, geralmente exploram plantas distantes do ninho buscando uma

estratégia de conservação dos recursos mais próximos (Rockwood e Hubbell, 1987). Durante o forrageamento, observou-se o tamanho das trilhas, na mata de restinga apresentou maior tamanho de 9,60 m e na restinga aberta de 50,00 m. Na mata de restinga encontra-se grande quantidade de material vegetal disponível no solo, com isso as forrageadoras utilizaram pequenas trilhas para transportar o recurso vegetal. Entretanto, na restinga aberta os agrupamentos vegetacionais estão mais espaçados e com isso as operárias usaram longas trilhas para buscar o alimento. E uma característica distintiva das restingas é a menor riqueza de espécies de plantas, comparada com as matas (Henriques *et al.*, 1987; Assumpção e Nascimento, 2000). Essa espécie de formiga tem a plasticidade de seguir diferentes trilhas e interagir com diversas plantas, dessa forma pode contribuir com a manutenção da restinga. Essa flexibilidade é importante, pois permite à colônia ajustar rapidamente sua estratégia de forrageamento de acordo com as mudanças que ocorrem no meio (Dussutour *et al.*, 2009).

Apesar de *A. robusta* instalar maior densidade de ninhos no ambiente mata de restinga, a população depende da cobertura vegetal em qualquer fitofisionomia em que se encontra. Assim, esse estudo contribuiu para evidenciar a importância da formiga *A. robusta* ameaçada de extinção no ecossistema de restinga e que essa espécie deverá ser considerada em futuros programas de manejo e conservação dessas áreas.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Albuquerque, E.Z., Diehl-Fleig, E., Diehl, E. (2005). Density and distribution of nests of *Mycetophylax simplex* (Emery) (Hymenoptera, Formicidae) in areas with mobile dunes on the northern coast of Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49: 123-126.

Assumpção, J., Nascimento, M.T. (2000). Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de Restinga no complexo lagunar Grussaí / Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 14: 301-315.

Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R. (1996). Dispersal, Dispersion and Migration in Space and time. *In: Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. (eds.) Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3 ed. Blackwell Scientific: Oxford. p. 173-207.

Brown, C., Kingsolver, R. (2013). Biology 6C, Exercise 3C. *Estimating Population Size & Distribution*. Parts of this lab adapted from General Ecology Labs, Dr. Chris Brown, Tennessee Technological University and Ecology on Campus, Dr. Robert Kingsolver, Bellarmine University. 73-81p. Disponível no link <<http://facultyfiles.deanza.edu/gems/heyerbruce/3cEstimatingPopulationSizeDi.pdf> >. Acessado em 29 de julho de 2013.

Caldeira, A.M., Zanetti, R., Moraes, J.C., Zanuncio, J.C. (2005). Distribuição espacial de saúveiros (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais. *Cerne*, 11: 34-39.

Cantarelli, E.B., Costa, E.C., Zanetti, R., Pezzutti, R. (2006). Plano de amostragem de *Acromyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae) em áreas de pré-plantio de *Pinus* spp. *Ciência Rural*, 36: 385-390.

Dussutour, A., Deneubourg, J.L., Beshers, S., Fourcassi V. (2009). Individual and collective problem-solving in a foraging context the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Animal Cognition*, 12: 21-30.

Endringer, F.B. (2011). *Comportamento de forrageamento da formiga Atta robusta Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae)*. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal), Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, 66p.

Fowler, H.G. (1995). The population status of the endangered Brazilian endemic leaf-cutting ant *Atta robusta* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecology Letters*, 74: 347-350.

Henriques, R.P.B., Araújo, D.S.D., Hay, J.D. (1987). Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 2: 173-189.

Krebs, C.J. (1989). *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, New York, 654p.

Nickele, M.A., Oliveira, E.B., Reis-Filho, W., Lede, E.T., Ribeiro, R.D. (2010). Distribuição espacial de formigueiros de *Acromyrmex crassispinus* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae) em plantios de *Pinus taeda*. *Neotropical Entomology*, 39: 862-872.

Nickele, M.A., Reis-Filho, W., Oliveira, E.B., Lede, E.T. (2009). Densidade e tamanho de formigueiros de *Acromyrmex crassispinus* em plantios de *Pinus taeda*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44: 347-353.

Pinto, R. (2006). *Amostragem e distribuição espacial de colônias de formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae) em Eucaliptais*. Tese (Doutorado em Entomologia), Viçosa - MG, Universidade Federal de Viçosa – UFV, 66p.

Poole, R.W. (1974). *An Introduction to quantitative Ecology*. McGraw-Hill, New York, 532p.

Rockwood, L., Hubbell, S.P. (1987). Host-plant selection, diet diversity and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia*, 74: 55-61.

Sossai, M.F. (2005). *Distribuição e amostragem de ninhos de formigas cortadeiras em talhões de eucalipto em Três Marias, Minas Gerais e Monte Dourado, Pará*. Tese (Doutorado em Entomologia), Viçosa - MG, Universidade Federal de Viçosa - UFV, 103p.

Taylor, L.R. (1984). Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Annual Review of Entomology*, 29: 321-357.

Teixeira, M.C., Schoederer, J.H. (2003). The effect of plant cover on *Atta robusta*: (Hymenoptera: Formicidae) distribution in Restinga vegetation. *Sociobiology*, 41: 615-623.

Teixeira, M.C., Schoederer, J.H., Mayhé-Nunes, A.J. (2003). Geographic distribution of *Atta robusta* Borgmeier (Hymenoptera: Formicidae). *Neotropical Entomology*, 32: 719-721.

Townsend, C.R., Begon, M., Harper, J.L. (2006). *Fundamentos em Ecologia*. 2° ed., Porto Alegre, ARTMED. 592p.

## **CAPÍTULO 2: PLASTICIDADE COMPORTAMENTAL DE *Atta robusta* (BORGMEIER, 1939) DURANTE O FORRAGEAMENTO DE DIFERENTES RECURSOS**

### **1. INTRODUÇÃO**

Nos animais, a sequência comportamental que envolve a navegação, procura do alimento, transporte, comunicação e eficiência na coleta é denominado forrageamento (Filho, 2007; Alcock, 2011). O forrageamento pode ser efetuado individualmente ou em grupo. No forrageio individual, cada indivíduo procura e utiliza o recurso sozinho, enquanto que em grupo um indivíduo depende de suas próprias ações e da transferência de informação para os outros sobre a localização e qualidade da fonte alimentar (Azevedo, 2009; Lanan, 2014).

O forrageamento dos insetos sociais como vespas, abelhas e formigas pode ser em grupo ou solitário. Dentre esses, as formigas cortadeiras forrageiam em grupo e apresentam um sistema auto-organizável. As interações entre os indivíduos resultam na formação de trilhas físicas e químicas no ambiente por onde circulam as operárias o que garante a posse do recurso alimentar (Souza *et al.*, 2011).

As formigas cortadeiras geralmente apresentam fidelidade ao caminho que as conduzem à fonte alimentar, mas também podem ser flexíveis durante a escolha de uma trilha para forragear. Isso permite a colônia explorar simultaneamente o local estabelecido e novas manchas com recursos, aumentando a eficiência na coleta do alimento (Elizalde e Farji-Brener, 2012). Essa flexibilidade comportamental permite à colônia ajustar rapidamente sua estratégia de forrageamento de acordo com as mudanças que ocorrem no meio (Dussutour *et al.*, 2009; Elizalde e Farji-Brener, 2012; Norton *et al.*, 2014).

Numa colônia nem todos os indivíduos saem para buscar alimento. Nas cortadeiras, a organização social é baseada em uma eficiente comunicação que permite os indivíduos dividir tarefas. A divisão de trabalho é caracterizada por diferentes atividades realizadas por distintas castas. Esse fenômeno, denominado polietismo, concedeu aos insetos sociais grande vantagem evolutiva responsável pelo sucesso ecológico desse grupo (Wilson, 1990). A

divisão de tarefa pode estar associada a diferenças morfológicas (polimorfismo) ou à idade dos indivíduos (polietismo temporal) (Oster e Wilson, 1978).

As formigas cortadeiras são polimórficas e exercem funções específicas dentro da colônia de acordo com a casta. As operárias menores (largura da cabeça  $\leq 2.0$  mm) executam a tarefa de cultivo e manutenção do fungo e as maiores (largura da cabeça  $> 2.0$  mm) exercem tarefas como defesa e forrageamento, quando executam atividades como o corte e transporte do material vegetal (Wilson, 1980). As forrageadoras apresentam o padrão de distribuição tamanho médio (largura da cabeça entre 2 a 3 mm) (Wilson, 1985; Helanterä e Ratnieks, 2008; Endringer *et al.*, 2012). Para maximizar a entrada energética na colônia, as forrageadoras utilizam diferentes estratégias de coleta e transporte do material vegetal. Por exemplo, as espécies *Atta laevigata* e *Atta vollenweideri* ocorre divisão de tarefa devido ao polimorfismo. As maiores fazem o corte dos fragmentos e as menores os transportam até a colônia (Vasconcelos e Cherrett, 1996; Röschard e Roces, 2003).

Além disso, a divisão de trabalho também acontece devido à idade (Hölldobler e Wilson, 1990; Waddington e Hughes, 2010; Mersch *et al.*, 2013). Geralmente, as formigas jovens realizam a maioria das tarefas dentro do ninho, como o cuidado da prole e as mais velhas saem para forragear e/ou defender (Hölldobler e Wilson, 1990). Há colônias em que as operárias apresentam uma trajetória comportamental com a idade, passando das tarefas de cuidados com o fungo, para limpeza do ninho, seguida da atividade de forrageamento à medida que envelhecem (Mersch *et al.*, 2013). Assim, o polietismo temporal pode apresentar uma plasticidade comportamental no desempenho das tarefas. Em *Acromyrmex echinaior* as operárias expostas ao lixo tendem a serem menores e mais jovens e as forrageadoras maiores e mais velhas (Waddington e Hughes, 2010).

Para a espécie *Atta robusta*, foram constatadas duas estratégias de forrageamento, o transporte em cadeia e o individual, as quais foram expressas de acordo com o tipo de planta explorada no campo (Endringer, 2011). Entretanto, essa espécie ameaçada de extinção ainda carece de estudos sobre a divisão de trabalho durante a busca de alimento. Dessa forma, o presente estudo teve o objetivo de descrever a divisão de tarefas das operárias de *A. robusta* durante o forrageamento de diferentes espécies de plantas laboratório.

## 2. METODOLOGIA

### 2.1. Considerações éticas

A coleta dos animais foi permitida pelo Instituto Chico Mendes de Biodiversidade (ICMBio), sob as licenças nº 31687-5, 31687-6 e 31687-7.

### 2.2. Espécie estudada e condição de criação

O ninho de *A. robusta* foi coletado em 23 de dezembro de 2011, no município de Aracruz, estado do Espírito Santo e transferido para a unidade de Mirmecologia do Laboratório de Entomologia e Fitopatologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – UENF, no município de Campos dos Goytacazes estado do Rio de Janeiro. O ninho mantido no laboratório foi acondicionado em uma sala de acordo com modelo proposto por Della Lucia *et al.* (1993b), sob  $25 \pm 2$  °C de temperatura,  $80 \pm 10$  % de umidade e fotoperíodo de 12 horas. Diariamente, a colônia recebeu folhas de espécies atrativas ao corte, como *Acalypha wilkeiziana*, *Ligustrum japonicum*, *Schinus terebinthifolius* Raddi e raramente, também, laranja e rosas. O jardim de fungo foi cultivado pelas formigas dentro de potes plásticos com capacidade 500 ml. Estes potes permaneciam fechados na parte superior com furos e algodão que era umedecido com água (para manter a umidade) e as formigas tinham acesso ao jardim através de aberturas laterais. Os potes foram colocados dentro de bandejas plásticas cujas paredes eram cobertas por talco inerte (para evitar fugas) e o material vegetal era depositado dentro dessas bandejas que consistiam nas áreas de forrageamento (Figura 1).



Figura 1. Ninho de *A. robusta* mantido na unidade de mirmecologia do LEF.

### 2.3. Experimentos com aroeira e cacto

Para categorizar as operárias de *A. robusta* que exerciam determinadas tarefas durante o forrageamento foi preparado um dispositivo que consistia de uma área de forrageamento (55 x 40 cm) onde foram oferecidos dois tipos de plantas: galhos de *Schinus terebinthifolius* Raddi (aroeira) de 45 a 50 cm fixados na argila com areia em volta para simular o ambiente de restinga e *Cereus fernambucensis* Lem. (cacto) (Figura 2).

Para conectar a área de forrageamento ao ninho foi utilizada uma trilha de 5 metros feita de lâmina de forro PVC, sustentada por garrafas PET e nas laterais foram colocadas barreiras com folha plástica polvilhada com talco inerte para evitar a fuga (Figura 3).



Figura 2. Galho de aroeira de 45 a 50 cm fixado na argila (A) e cacto (B).



Figura 3. Trilha de 5 metros que conectou o ninho de *A. robusta* com a arena de forrageamento.

### **2.3.1. Marcação das formigas na aroeira**

As formigas foram liberadas para percorrer a trilha e chegar à arena de forrageamento que continha o galho de aroeira. Ao chegar à planta, as seguintes tarefas foram observadas: corte do pecíolo, recorte das folhas caídas e transporte do material vegetal para o ninho. As forrageadoras (n=80) foram marcadas com tinta guache no abdômen de acordo com a tarefa que estavam realizando: formigas que escalavam e cortavam as lâminas das folhas em cima da planta foram pintadas com a cor amarela, formigas que recortavam a folha embaixo na arena com a cor branca e as que transportavam a carga na trilha com a cor vermelha. Essa marcação ocorreu em um tempo de aproximadamente 1 hora de duração.

### **2.3.2. Quantificação das formigas marcadas na aroeira**

Para verificar se as operárias realizaram sempre a mesma tarefa, após a marcação, outro galho de aroeira foi colocado na arena de forrageamento. Depois de 10 minutos iniciou-se a quantificação das operárias marcadas com as cores amarela, branca e vermelha que estavam fazendo cada uma das tarefas de corte, recorte ou transporte do material vegetal. A contagem foi feita em 4 momentos distintos com 10 minutos de intervalo por repetição e teve um total de 40 repetições. Entre um teste e outro (marcação e quantificação) a trilha era limpa com álcool.

### **2.3.3. Medição da cápsula cefálica, mandíbula e observação dos dentes das formigas na aroeira**

Das operárias que estavam realizando cada uma das tarefas foram separados aleatoriamente 40 indivíduos para medir suas cápsulas cefálicas e mandíbulas no microscópio estereoscópico com ocular micrométrica (Figura 4). As forrageadoras foram separadas em classes de tamanhos de cápsulas cefálicas: classe 1 (1 a 2 mm), classe 2 (2,1 a 3 mm), classe 3 (3,1 a 4 mm) e classe 4 (4,1 a 5 mm) (Endringer *et al.*, 2012).

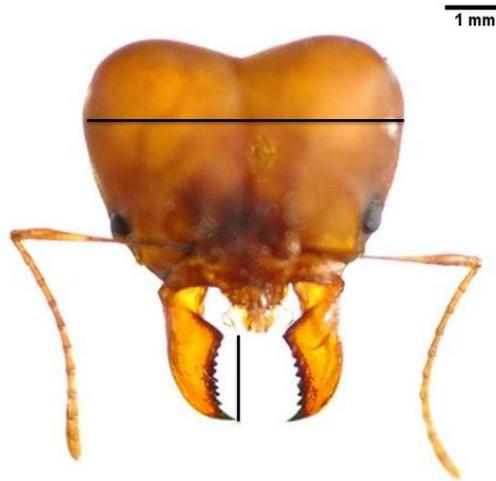


Figura 4. As linhas contínuas indicam onde foram feitas as medições da cápsula cefálica e da mandíbula. Foto: Adriano Soares.

Para verificar se o desgaste dos dentes pode influenciar na realização de cada tarefa foi feita a comparação com as mandíbulas das formigas recém emergidas. Dessa forma, foram separadas pupas em miniformigueiros com um pouco de fungo e formigas marcadas com tinta verde pilot lumi color – 200 – SL fluorescente visíveis à luz negra (Figura 5). Essas marcadas eram para distinguir das que iriam emergir.

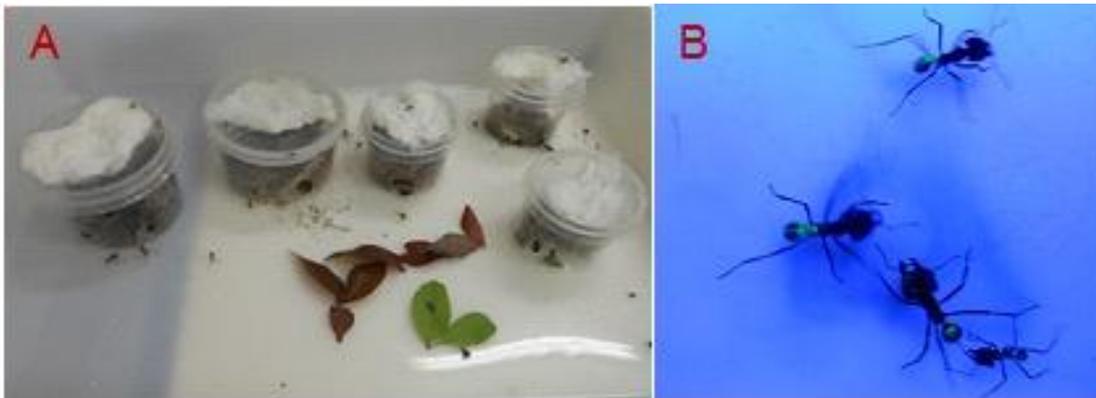


Figura 5. Miniformigueiros preparados para a emergência do adulto (A). Formigas pintadas com tinta verde fluorescente (B).

As mandíbulas das formigas jovens foram medidas uma semana após sua emergência para permitir a completa formação dos dentes (Schofield *et al.*, 2003). Nessas, observou-se o tamanho e a quantidade dos dentes nas mandíbulas, as quais foram registradas com fotos para comparar as jovens

operárias com as que realizavam as diferentes tarefas durante o forrageamento (Figura 6).

As medidas de desgaste de mandíbula foram baseadas nas diferenças entre os comprimentos dos dentes a partir do ajuste dos dados das operárias recém emergidas (Schofield *et al.*, 2011). Em seguida, contou-se o número de dentes das mandíbulas das operárias (n=40) que executavam as tarefas de corte, recorte e transporte. Foi observado e anotado o desgaste ou não de todos os dentes da mandíbula direita e esquerda. Nesse experimento, dois observadores na lupa descreveram o que estavam observando dente por dente. No início, os dentes foram classificados em quatro categorias: sem desgaste (iguais aos das novas operárias recém emergidas), gasto (com a ponta arredondada), lascado (com a ponta lascada) e quebrado (muito gasto e quebrado), mas para análise os dentes foram separados sem desgaste (igual das novas operárias recém emergidas) e gasto (gasto, lascado e quebrado) (Figura 6).



Figura 6. Dentes de formiga recém emergida (A), forrageadora com dentes sem desgastes (B) e forrageadora com dentes gastos (C). Fotos: Adriano Soares.

#### **2.3.4. Marcação e quantificação das formigas no cacto**

As formigas foram liberadas para percorrer a trilha e chegar à arena de forrageamento que continha o cacto. Ao chegar à planta, duas tarefas foram observadas: corte e transporte do material vegetal para o ninho. As forrageadoras foram separadas em classes de tamanhos de cápsulas cefálicas: classe 1 (1 a 2 mm), classe 2 (2,1 a 3 mm), classe 3 (3,1 a 4 mm), classe 4 (4,1 a 5 mm) e classe 5 ( $\geq 5,1$  mm) (Endringer *et al.*, 2012).

As forrageadoras (n=20) foram marcadas com tinta guache no abdômen de acordo com a tarefa que estavam realizando: formigas que cortavam o cladódio (parte verde do cacto) foram pintadas com a cor amarela e as que transportavam a carga na trilha com a cor vermelha. As formigas foram quantificadas da seguinte forma: as que desempenhavam a tarefa de corte do cladódio mais de uma vez e as que apanhavam a carga e transportavam até o ninho foram coletadas para medição da cápsula cefálica. Esse experimento teve o tempo de aproximadamente 40 minutos de duração e apresentou 5 repetições em diferentes dias.

### **2.3.5. Medição da cápsula cefálica e mandíbula das formigas no cacto**

Operárias (n=100) que executavam as tarefas de corte ou de transporte foram medidas as cápsulas cefálicas no microscópio estereoscópico com ocular micrométrica.

### **2.4. Análise estatística**

Em cada experimento, aroeira ou cacto foi utilizado o teste ANOVA para comparar o tamanho das cápsulas cefálicas com as tarefas de cada classe das forrageadoras e as médias comparadas através do teste de Tukey,  $p < 0,05$ . Para comparar o desgaste ou não dos dentes com as classes das forrageadoras foi realizado o teste ANOVA seguido do teste de Tukey  $p < 0,05$ . E para comparar o comportamento com as tarefas foi realizado o teste ANOVA e as médias comparadas através do teste Kruskal – Wallis,  $p < 0,01$ .

## **3. RESULTADOS**

Durante a atividade de forrageamento da espécie *A. robusta* em laboratório, verificou-se que ocorre divisão de trabalho das operárias nas plantas *S. terebinthifolius* (aroeira) e *C. fernambucensis* (cacto). Portanto, dependendo do tipo de planta explorada, as operárias de um mesmo ninho utilizam estratégias diferentes durante o forrageamento.

Na aroeira, foram observadas formigas de diversos tamanhos de cápsula cefálica, variando de 1,47 a 4,42 mm, ou seja, as classes 1, 2, 3 e 4 desempenharam todas as tarefas: corte do pecíolo, recorte da folha e transporte da folha. Não foi possível associar tipo de tarefa com tamanho das operárias. As operárias que desempenharam as tarefas de corte do pecíolo, recorte e transporte da folha pertenciam às classes 1, 2 e 3. A classe 4 teve apenas uma formiga no recorte de folha e não foi considerada. A classe 1, geralmente são as formigas que realizam as tarefas dentro do ninho, entretanto essa classe estava desempenhando atividade fora do ninho, o forrageamento na aroeira. A classe 2 apresentou maior quantidade de forrageadoras realizando cada uma das tarefas (Figura 7). Dessa forma, a divisão de trabalho não ocorreu devido ao polimorfismo.

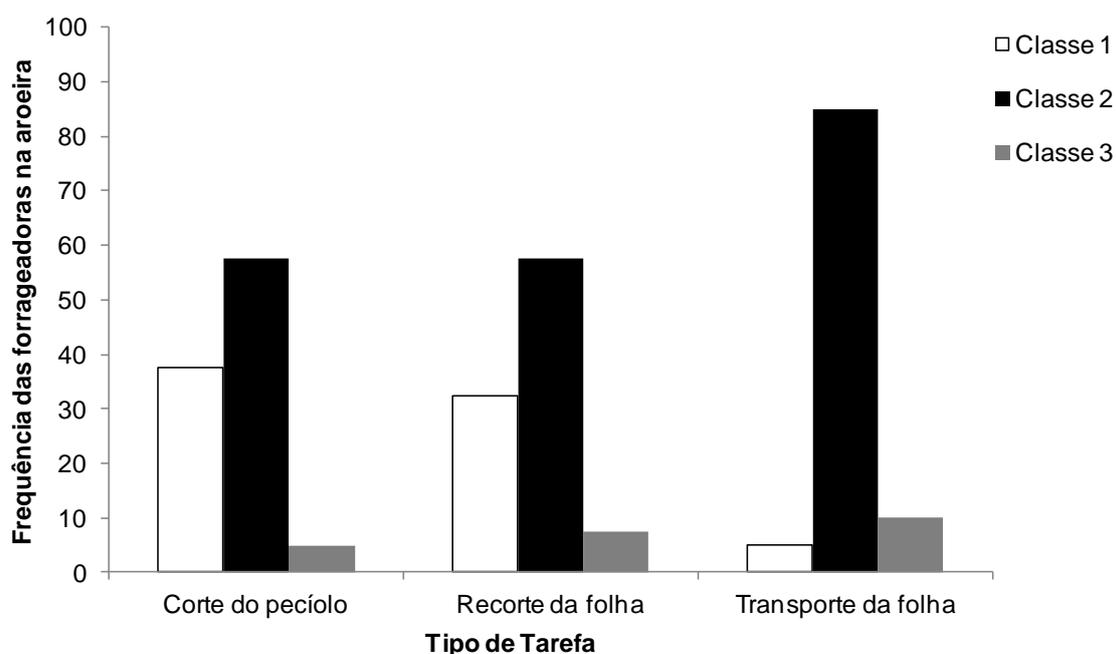


Figura 7. Porcentagem de forrageadoras de *A. robusta* das classes 1, 2 e 3 que realizaram as tarefas de corte do pecíolo, recorte da folha e transporte da folha no forrageamento da aroeira em laboratório.

No forrageamento do cacto, as operárias dividiram as atividades de acordo com o tamanho, ou seja, a divisão de tarefas está relacionada ao polimorfismo. O corte do cladódio foi efetuado pelas formigas com maiores cápsulas cefálicas variando de 2,20 a 5,22 mm e o transporte da carga pelas menores com cápsulas cefálicas variando de 0,93 a 2,25 m. As forrageadoras

que executaram a atividade de corte do cladódio pertenciam às classes 2, 3, 4 e 5 e as que transportaram às classes 1 e 2. Durante o corte do cladódio não teve formigas da classe 1 fazendo essa tarefa, mas no transporte esta classe apresentou maior quantidade (Figura 8). A única classe que apresentou forrageadoras exercendo as duas tarefas, corte e transporte do cladódio foi a classe 2, mas a média do tamanho da cápsula cefálica é maior no corte (2,69 mm) que no transporte (2,16 mm). E as maiores formigas das classes 3, 4 e 5 desempenharam apenas a tarefa de corte do cladódio (Figura 8).

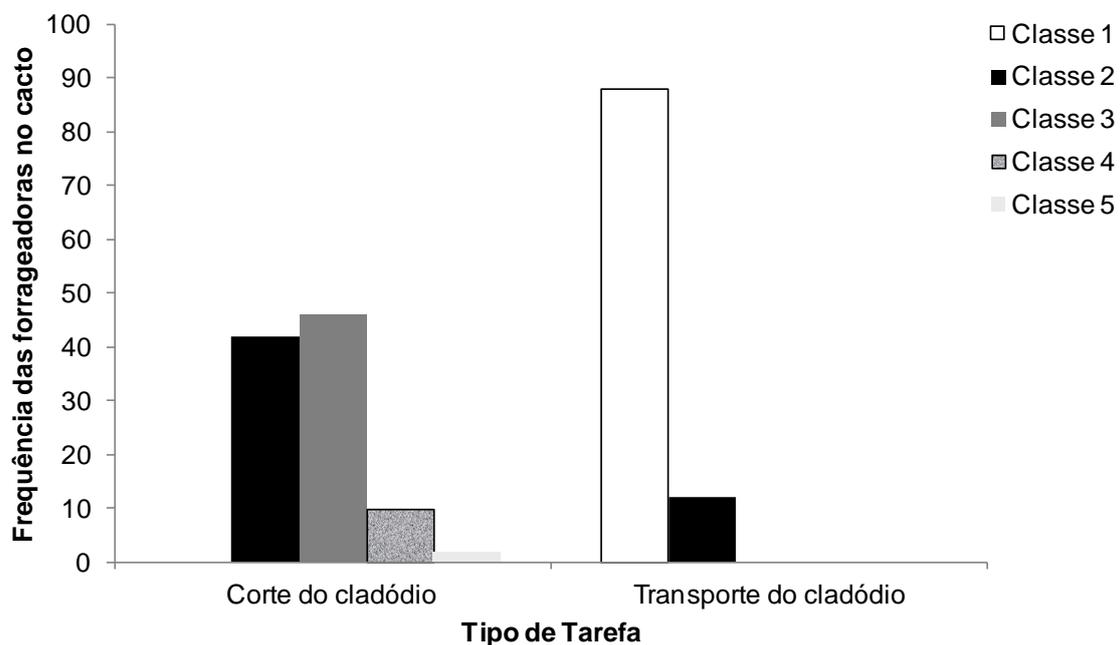


Figura 8. Porcentagem de forrageadoras de *A. robusta* das classes 1, 2, 3, 4 e 5 que realizaram as tarefas de corte e transporte do cladódio no forrageamento do cacto em laboratório.

Nas forrageadoras da classe 2 que realizaram as tarefas de corte e transporte do cladódio, verificou-se diferença significativa no tamanho das cápsulas cefálicas das formigas que realizaram estas duas tarefas (ANOVA  $F_{(1,52)} = 55,43$  e  $p < 0,01$ ) (Tabela 1).

No experimento do cacto, apenas 4 operárias cortaram e carregaram a carga. Os tamanhos desses indivíduos foi de 3,41; 3,63; 3,10 e 3,85 mm de cápsula cefálica, as demais forrageadoras dividiram as tarefas de corte e transporte.

Tabela 1. Tamanho das cápsulas cefálicas das classes das forrageadoras de *A. robusta* que realizaram as tarefas de corte e transporte do cladódio. Letras diferentes diferem entre si pelo teste de Tukey  $p < 0,01$ .

Cladódio	Média Cápsula Cefálica									
	Classe 1	X ± DP	Classe 2	X ± DP	Classe 3	X ± DP	Classe 4	X ± DP	Classe 5	X ± DP
Corte	0	0	2,69 <sup>a</sup>	0,03	3,48	0,04	4,42	0,07	5,36	0,14
Transporte	1,68	0,02	2,16 <sup>b</sup>	0,01	0	0	0	0	0	0

No forrageamento da aroeira, essa divisão de tarefas não está relacionada ao polimorfismo. Nas forrageadoras das classes 1 (ANOVA  $F_{(2,27)} = 0,82$  e  $p < 0,45$ ) e 3 (ANOVA  $F_{(2,6)} = 0,19$  e  $p < 0,83$ ), não houve diferença significativa no tamanho das cápsulas cefálicas das formigas que realizaram as três tarefas. O tamanho de cápsula cefálica diferiu apenas nas forrageadoras da classe 2 entre o recorte e transporte da folha (ANOVA  $F_{(2,77)} = 3,40$  e  $p < 0,05$ ) (Tabela 2).

Tabela 2. Tamanho das cápsulas cefálicas das classes das forrageadoras de *A. robusta* que realizaram as tarefas de corte do pecíolo, recorte e transporte da folha de aroeira. Letras diferentes diferem entre si pelo teste de Tukey  $p < 0,05$  e NS = não significativo.

Aroeira	Média Cápsula Cefálica					
	Classe 1	X ± DP	Classe 2	X ± DP	Classe 3	X ± DP
Corte	1,86 <sup>NS</sup>	0,04	2,52 <sup>ab</sup>	0,05	3,30 <sup>NS</sup>	0,24
Recorte	1,79 <sup>NS</sup>	0,06	2,44 <sup>b</sup>	0,04	3,46 <sup>NS</sup>	0,21
Transporte	1,97 <sup>NS</sup>	0,09	2,60 <sup>a</sup>	0,03	3,37 <sup>NS</sup>	0,08

Como o polimorfismo não influenciou na divisão de tarefas durante o forrageamento da aroeira passou-se a analisar outro fator que poderia estar influenciando os indivíduos a realizar uma das três tarefas. Assim, observou-se o desgaste dos dentes das forrageadoras. Quando se observa a quantidade de dentes sem desgaste e gastos, as formigas que recortaram as folhas seguidas das que cortaram o pecíolo possuíam maior quantidade desses dentes conservados. Já, as que transportaram a carga apresentaram maior quantidade de dentes gastos (Figura 9).

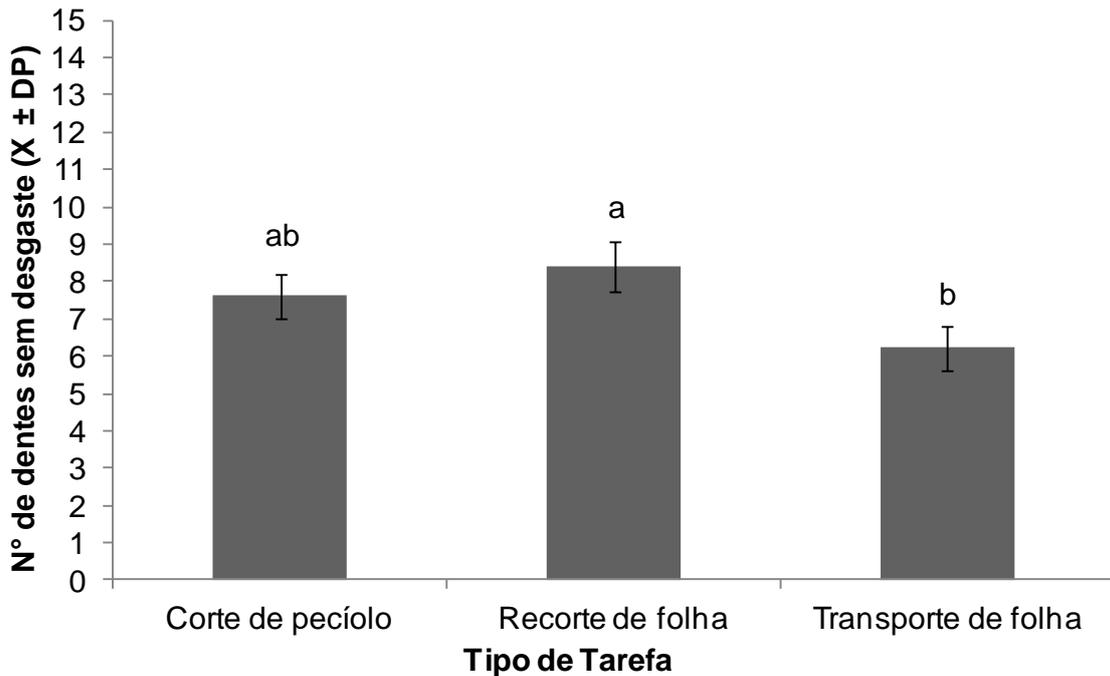


Figura 9. Número de dentes sem desgaste nas forrageadoras de *A. robusta* que realizaram as tarefas de corte do pecíolo, recorte e transporte da folha no forrageamento da aroeira. ANOVA  $F_{(2,117)} = 3,14$  e  $p < 0,05$ . Letras diferentes diferem entre si pelo teste de Tukey  $p < 0,05$ .

Como o desgaste dos dentes foi alto nas tarefas de corte do pecíolo e recorte da folha, as formigas foram separadas em classes de tamanhos.

Nas classes das forrageadoras que cortaram o pecíolo não apresentou diferença significativa nos dentes sem desgaste, mas ocorreu diferença significativa nos dentes gastos, respectivamente (ANOVA  $F_{(2,37)} = 3,13$  e  $p \leq 0,0554$ ) e (ANOVA  $F_{(2,37)} = 3,28$  e  $p < 0,05$ ). As classes das forrageadoras que recortaram a folha ocorreu diferença significativa nos dentes sem desgaste e gastos, respectivamente (ANOVA  $F_{(2,36)} = 5,48$  e  $p < 0,01$ ) e (ANOVA  $F_{(2,36)} = 4,45$  e  $p \leq 0,0186$ ). E as classes das forrageadoras que realizaram o transporte da folha não apresentou diferença significativa nos dentes sem desgaste e gastos, respectivamente (ANOVA  $F_{(2,37)} = 2,42$  e  $p \leq 0,1026$ ) e (ANOVA  $F_{(2,37)} = 2,86$  e  $p \leq 0,0702$ ) (Figura 10).

As forrageadoras que cortaram o pecíolo, recortaram e transportaram as folhas que tinham as mandíbulas mais gastas pertenciam a classe 1. Assim, a classe 1 que são as menores operárias apresentaram os dentes mais gastos que a classe 2 em todas as tarefas realizadas. E ao comparar os dentes gastos

das classes 1, 2 e 3 das forrageadoras que cortaram o pecíolo, recortaram e transportaram a folha de aroeira, as que transportaram possuíram os dentes das mandíbulas mais gastos em todas as classes de tamanhos (Figura 10). Portanto, o desgaste dos dentes da mandíbula pode alterar o tipo de tarefa a ser utilizada.

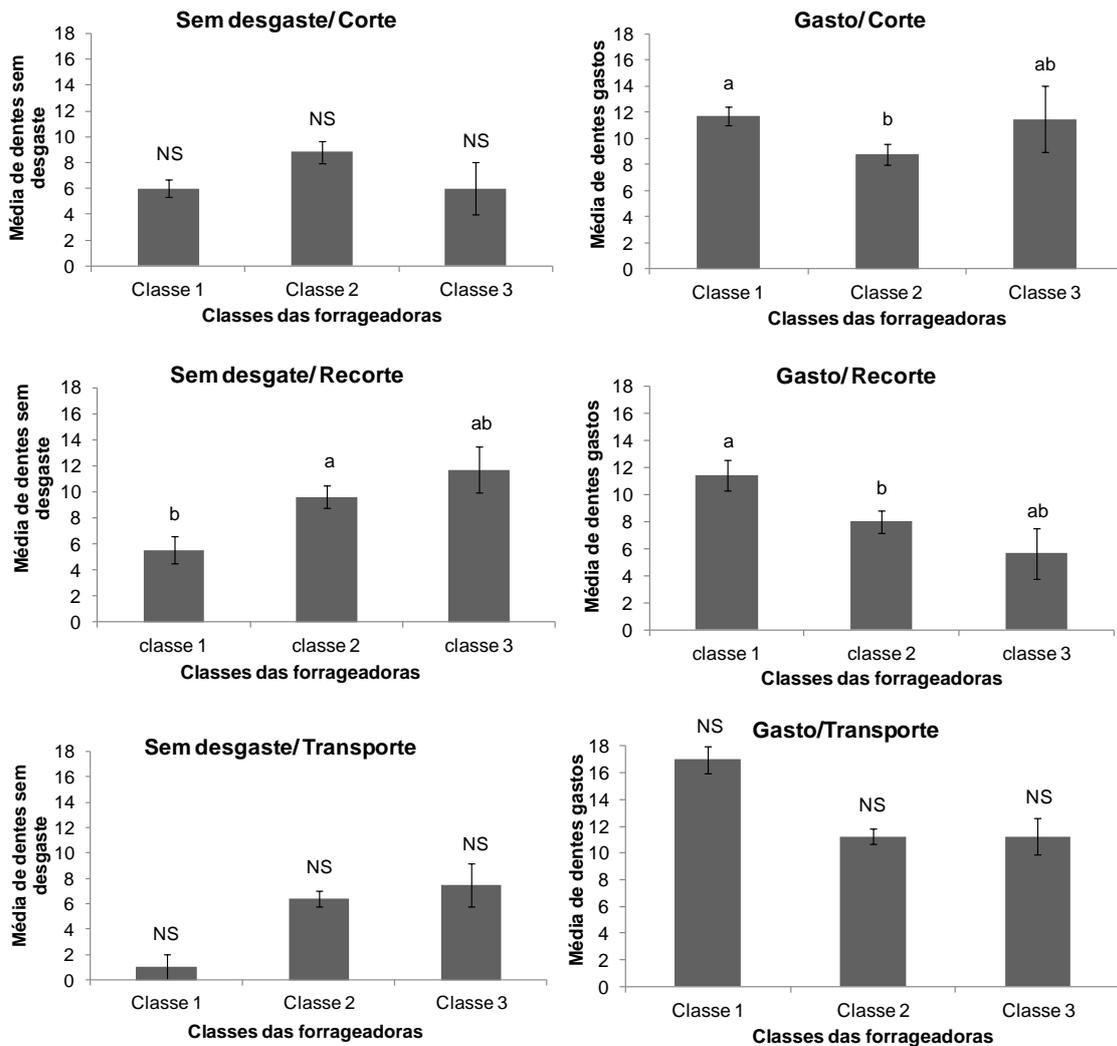


Figura 10. Média ( $X \pm DP$ ) de dentes sem desgaste e gastos de forrageadoras de *A. robusta* das classes 1, 2 e 3 que realizaram as tarefas de corte, recorte e transporte de folha da aroeira. Letras diferentes diferem entre si pelo teste de Tukey  $p < 0,05$ . NS= não significativo.

Ainda na planta aroeira, para saber se as formigas continuaram nas mesmas atividades, comparou-se o tipo de comportamento das forrageadoras com as tarefas do corte de pecíolo, recorte e transporte da folha. No

comportamento do corte de pecíolo, as forrageadoras que estavam cortando o pecíolo em cima da planta continuaram nessa tarefa, verificou-se diferença significativa das formigas no comportamento do corte de pecíolo (ANOVA  $F_{(2,360)} = 179,60$  e  $p < 0,01$ ) (Figura 11).

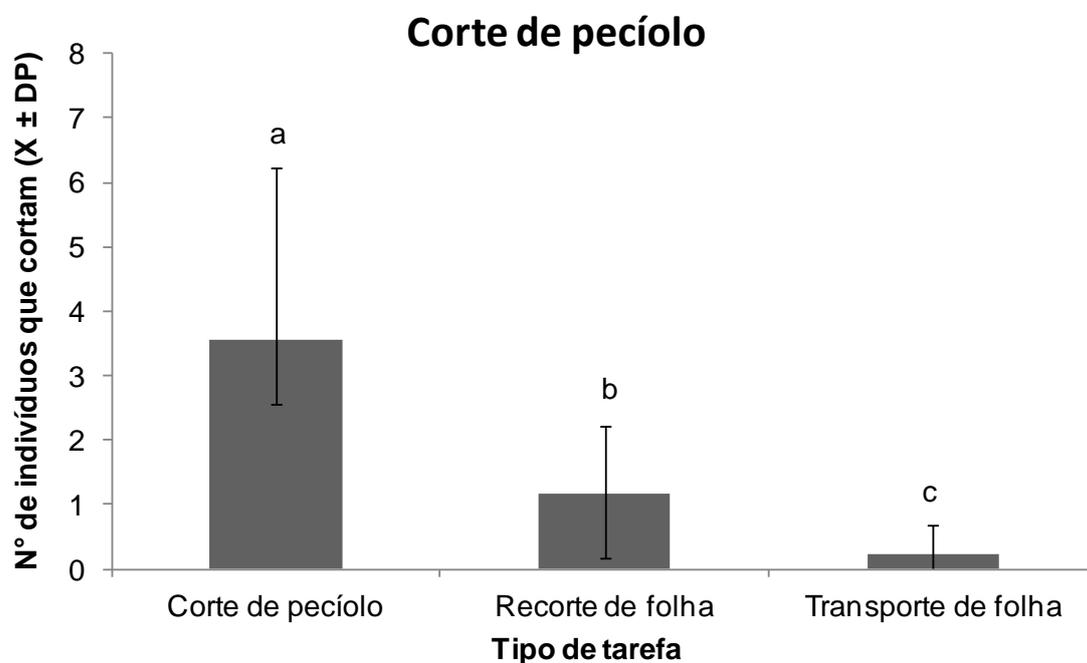


Figura 11. Número de indivíduos de *A. robusta* marcados durante o comportamento do corte de pecíolo que realizaram as tarefas do corte de pecíolo, recorte e transporte da folha. Letras diferentes diferem entre si pelo teste Kruskal – Wallis,  $p < 0,01$ .

No comportamento do recorte da folha, as forrageadoras que estavam recortando a folha embaixo da planta continuaram nessa tarefa, ocorreu diferença significativa das formigas no comportamento do recorte de folha (ANOVA  $F_{(2,360)} = 492,37$  e  $p < 0,01$ ) (Figura 12).

O mesmo ocorreu para o comportamento do transporte de folha, pois as forrageadoras continuaram nessa tarefa. Verificou-se diferença significativa na distribuição das formigas no comportamento do transporte de folha (ANOVA  $F_{(2,360)} = 117,94$  e  $p < 0,01$ ). No entanto, neste comportamento, as operárias que estavam recortando folhas embaixo do galho também transportaram a carga pela trilha (Figura 13).

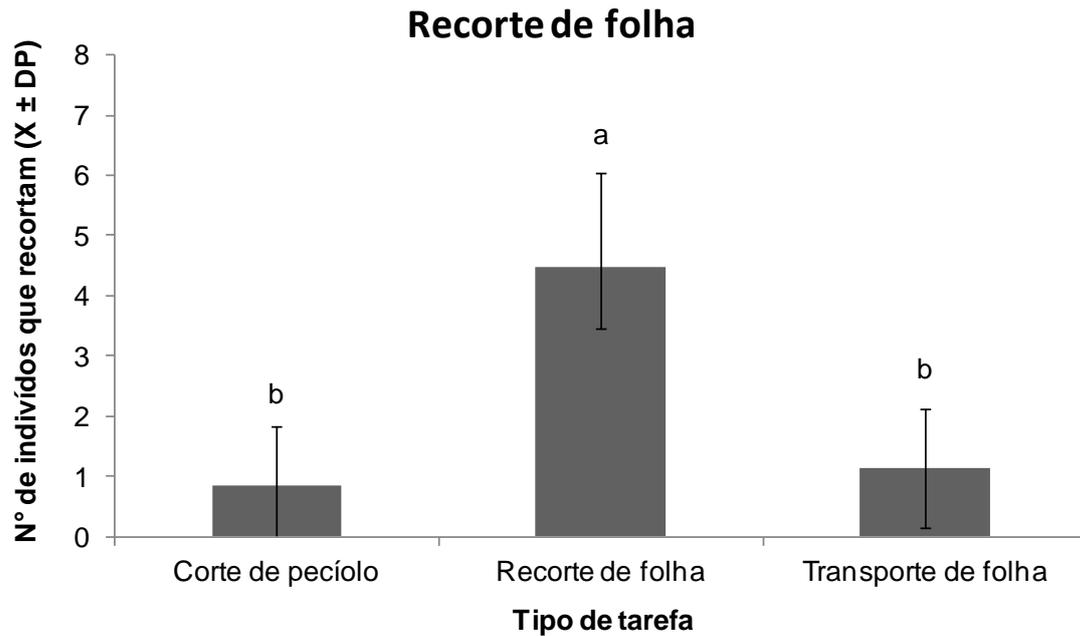


Figura 12. Número de indivíduos de *A. robusta* marcados durante o comportamento do recorte de folha que realizaram as tarefas do corte de pecíolo, recorte e transporte da folha. Letras diferentes diferem entre si pelo teste Kruskal – Wallis,  $p < 0,01$ .

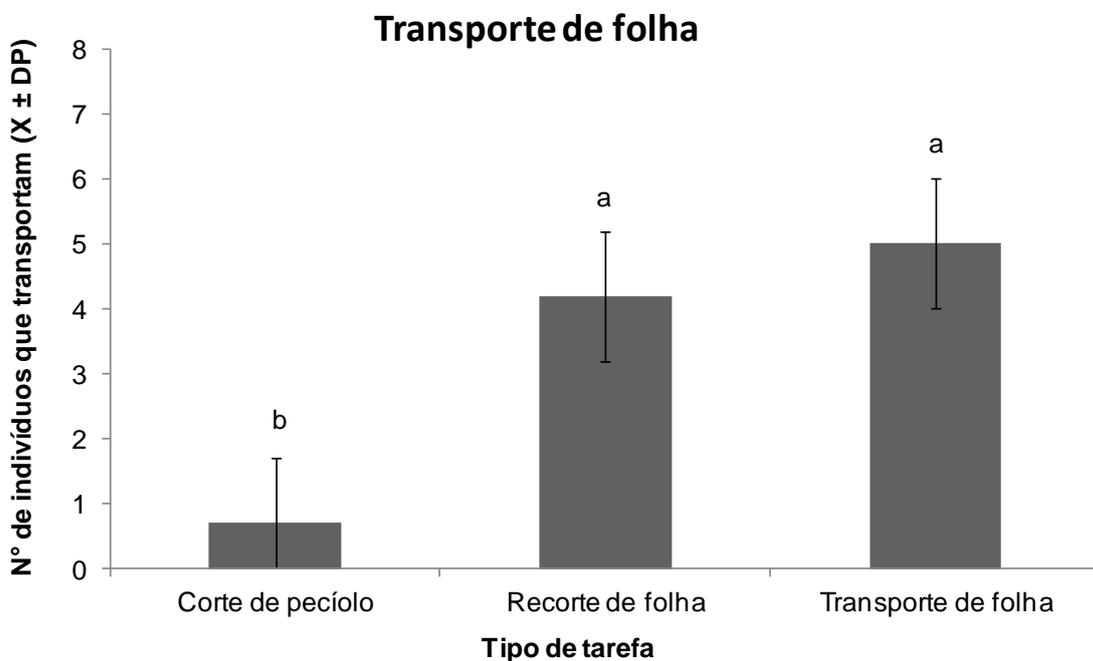


Figura 13. Número de indivíduos de *A. robusta* marcados durante o comportamento de transporte de folha que realizaram as tarefas do corte de pecíolo, recorte e transporte da folha. Letras diferentes diferem entre si pelo teste Kruskal – Wallis,  $p < 0,01$ .

#### 4. DISCUSSÃO

O forrageamento em grupo das formigas cortadeiras constitui um sistema auto-organizável, no qual a complexidade individual reflete em características ao nível da colônia e as interações entre os indivíduos podem gerar comportamentos coletivos altamente organizados (Souza *et al.*, 2011). No laboratório, as operárias de *A. robusta* ao explorar a planta *S. terebinthifolius* desempenharam as atividades de corte do pecíolo, recorte de folhas caídas e transporte de folhas para o ninho, tendo sido observado que cada operária mostra fidelidade ao tipo de tarefa executada. Esses comportamentos permaneceram sendo realizados pelo mesmo tipo de forrageadora. As que cortaram pecíolo em cima da planta não fizeram atividades de recorte e transporte de folhas. O mesmo foi verificado para as operárias que transportaram pedaços de folhas para o ninho que não foram observadas fazendo as outras tarefas. No entanto, as operárias que recortaram folhas embaixo do galho também transportaram a carga pela trilha. Modelos de auto-organização, como o de interação social procuram explicar a divisão de trabalho ao nível colonial utilizando comportamentos individuais (Duarte *et al.*, 2011). De acordo com o modelo de interação social de Pacala *et al.* (1996), a rentabilidade das tarefas realizadas pelos indivíduos modifica ao longo do tempo. Cada indivíduo desempenha uma única tarefa a qualquer momento, porém ele pode mudar em resposta à interação com outros indivíduos e às mudanças do ambiente (Pacala *et al.*, 1996).

Devido à complexa organização social das formigas, há necessidade de uma comunicação eficiente para a colônia funcionar plenamente (Vilela e Della Lucia, 2001). E isso permite que os indivíduos dividam as tarefas. As formigas cortadeiras são polimórficas e exercem funções específicas dentro da colônia de acordo com a casta. As operárias maiores (largura da cabeça > 2.0 mm) cortam e transportam o material vegetal (Wilson, 1980; Muscedere *et al.*, 2011). Na espécie *A. robusta*, durante o forrageamento da aroeira não ocorreu divisão de trabalho devido ao polimorfismo, as tarefas de recorte, corte e transporte foram realizadas pelas forrageadoras de diferentes classes de tamanho. Entretanto, na exploração do cacto a divisão de tarefas está ligada ao tamanho das operárias. Operárias que apresentaram maiores cápsulas cefálicas

cortaram a planta e as menores transportaram a carga pela trilha. Esta estratégia de forrageamento também ocorre nas espécies *A. laevigata* e *A. vollenweideri* (Vasconcelos e Cherrett, 1996; Röschard e Roces, 2003).

Além da diferenciação morfológica, a divisão de tarefas pode acontecer devido à idade (Hölldobler e Wilson, 1990; Waddington e Hughes, 2010; Mersch *et al.*, 2013). Para *A. robusta* não foi avaliada a idade, porém ao observar a cor da quitina das formigas havia forrageadoras novas (marrom claro) e velhas (marrom escuro). Nessas, um fenômeno analisado foi o desgaste das mandíbulas. Durante o forrageamento na planta de aroeira, as formigas pequenas da classe 1 tinham dentes mais gastos que as da classes 2. Geralmente, as operárias menores e mais velhas aumentam o repertório comportamental, ou seja, a realização de tarefas como a busca de recursos para a colônia. Com isso, o desgaste da mandíbula pode ocorrer principalmente nas menores formigas, devido o aumento das atividades (Seid e Traniello, 2006).

Dessa forma, o desgaste da mandíbula é outro fator que pode afetar a seleção de tarefas. Em *A. robusta* as operárias da classe 2 que recortaram as folhas, seguida das que cortaram o pecíolo possuíam dentes mais conservados do que as que transportaram a folha. As formigas com os dentes mais conservados começam recortando a folha e em seguida com pouco desgaste passa para a tarefa de corte do pecíolo e com os dentes muito gastos passam para a atividade de transporte da carga. De acordo com Schofield *et al.* (2011), as operárias que transportam a carga possuem mandíbulas mais gastas do que as que executam a tarefa de corte da folha. Esse desgaste pode afetar a seleção de tarefas, velocidade do corte e o custo energético. A mudança de comportamento pode ser pela idade ou auto-avaliação das formigas de realizar ou não tal tarefa, isso pode ser consequência da redução na eficiência do corte devido ao desgaste da mandíbula.

O comportamento de forrageamento pode variar dentro de uma mesma espécie em função do ambiente e da capacidade de adaptação da formiga a estes (Lopes, 2007). Em uma mesma colônia no laboratório, a estratégia de forrageamento pode ser alterada dependendo da planta explorada. Na exploração de *C. fernambucensis*, as operárias de *A. robusta* marcadas e observadas individualmente repetiram as mesmas tarefas. As forrageadoras

com as cápsulas cefálicas maiores das classes 2, 3, 4, e 5 cortaram mais de uma vez o cladódio e em seguida passaram a carga para as menores das classes 1 e 2 carregar para o ninho. O cladódio possui uma parte externa mais consistente e necessita de operárias com mandíbulas maiores e fortes para a eficiência do corte desse tipo de recurso (Endringer *et al.*, 2012). No transporte, do recurso não há necessidade de formigas grandes, pois a carga é um fardo pequeno dessa forma, as menores fizeram essa atividade. Segundo Hölldobler e Wilson (1990), operárias que executam a tarefa da busca de alimento frequentemente são as mais velhas e maiores do ninho. No entanto, no presente trabalho, formigas do mesmo ninho de vários tamanhos exploraram os diferentes recursos, ou seja, as menores operárias também desempenharam a atividade forrageamento. Esses resultados demonstraram que o polimorfismo da colônia é um fator importante para que as colônias possam buscar maior diversidade de plantas. Além disso, permite à colônia ter a plasticidade às mudanças dos recursos disponíveis.

Esta plasticidade comportamental das Attini as permite realizar ajustes complicados do seu comportamento tanto em nível individual como coletivo para utilizar a estratégia mais adequada e explorar eficientemente diferentes fontes de recursos. Obstáculos na trilha de *A. colombica* alteraram o comportamento em nível individual e coletivo. Ao nível individual, restrições na altura da trilha provocaram uma diminuição do tamanho da carga transportada. Entretanto, ao nível coletivo provocou um aumento da proporção de forrageadoras com carga (Dussutour *et al.*, 2009). A estratégia de forrageamento em *A. vollenweideri* depende da distância do ninho à vegetação explorada. Quando a distância entre o ninho e a planta é maior que 28m ocorre o transporte em cadeias, ou seja, o transporte do fragmento acontece com divisão de tarefas entre duas a cinco operárias até chegar com a carga ao ninho. Entretanto, quando o local da planta explorada está até 10m do ninho, a mesma operária corta e transporta sua própria carga (Röschard e Roces, 2003).

As forrageadoras de *A. robusta* do mesmo ninho mostraram ter a capacidade de modificar o comportamento adaptando a estratégia de forrageamento ao tipo de material vegetal explorado e maximizando a coleta e transporte dos recursos usados. Devido a essa flexibilidade comportamental na

busca de recursos pelas operárias de *A. robusta*, estudos comportamentais e ecológicos que permitam aprofundar os conhecimentos sobre o forrageamento dessa espécie são importantes para compreender o papel dessas no seu ambiente natural, a restinga.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alcock, J. (2011). *Comportamento Animal: uma abordagem evolutiva*. 9. ed. Porto Alegre: Artmed. 624p.

Azevedo, D.L.O. (2009). *O papel das rotas e da obtenção de informações sobre a eficiência no forrageamento de *Dinoponera quadriceps* em ambiente natural*. Dissertação (Mestrado em Psicobiologia), Natal - RN, Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN, 83p.

Della Lucia, T.M.C., Fowler, H.G., Moreira, D.D.O. (1993b). Espécies de Formigas Cortadeiras no Brasil. *In*: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *As formigas cortadeiras*. Viçosa: Folha de Viçosa, p. 26-31.

Duarte, A., Weissing, F.J., Pen, I., Keller, L. (2011). An Evolutionary Perspective on Self-Organized Division of Labor in Social Insects. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42: 91-110.

Dussutour, A., Deneubourg, J.L., Beshers, S., Fourcassi, V. (2009). Individual and collective problem-solving in a foraging context the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Animal Cognition*, 12: 21-30.

Elizalde, L., Farji-Brener A. (2012). To be or not to be faithful: flexible fidelity to foraging trails in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*. *Ecological Entomology*, 37: 370-376.

Endringer, F.B. (2011). *Comportamento de forrageamento da formiga *Atta robusta* Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae)*. Dissertação (Mestrado

em Produção Vegetal), Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, 66p.

Endringer, F.B., Viana-Bailez, A.M., Bailez, O.E., Teixeira, M.C., Lima, V.L.S., Souza, J.H. (2012). Load capacity of workers of *Atta robusta* during foraging (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 59: 1-10.

Filho, J.C.M. (2007). *Modelos computacionais para o processo de forrageamento e facilitação social em cupins*. Dissertação (Mestrado em Física Aplicada), Viçosa - MG, Universidade Federal de Viçosa - UFV, 83p.

Helanterä, H., Ratnieks, F.L.W. (2008). Geometry explains the benefits of division of labour in a leafcutter ant. *Proceedings of the Royal Society B*, 275: 1255-1260.

Hölldobler, B., Wilson, E.O. (1990). *The ants*. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts. 732 p.

Lanan, M. (2014). Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 20: 53-70.

Lopes, B.C. (2007). Ecologia do forrageio por *Cyphomyrmex morschi* Emery (Hymenoptera, Formicidae) em vegetação de restinga no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24: 52-56.

Mersch, D.P., Crespi, A., Keller, L. (2013). Tracking individuals shows spatial fidelity is a key regulator of ant social organization. *Science*, 340: 1090-1093.

Muscedere, M.L., Berglund, J.L., Traniello, J.F.A. (2011). Polymorphism and division of labor during foraging cycles in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Formicidae; Attini). *Journal of Insect Behavior*, 24: 94-105.

Norton, V., Stevens-Wood, B., Harris, W.E. (2014). Flexibility of individual load-mass selection in relation to foraging trail gradient in the leaf-cutter ant *Acromyrmex octospinosus*. *Journal of Insect Behavior*, 27: 370-384.

Oster, G.F., Wilson, E.O. (1978). *Caste and Ecology in Social Insects*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 352 p.

Pacala, S.W., Gordon, D.M., Godfray, H.C.J. (1996). Effects of social group size on information transfer and task allocation. *Evolutionary Ecology*, 10: 127-165.

Röschard, J., Roces, F. (2003). Cutters, carriers and transport chains: Distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux*, 50: 237-244.

Schofield, R.M.S., Emmett K.D., Niedbala, J.C., Nesson, M.H. (2011). Leaf-cutter ants with worn mandibles cut half as fast, spend twice the energy, and tend to carry instead of cut. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65: 969-982.

Schofield, R.M.S., Nesson, M.H., Richardson, K.A., Wyeth, P. (2003). Zinc is incorporated into cuticular “tools” after ecdysis: The time course of the zinc distribution in “tools” and whole bodies of an ant and a scorpion. *Journal of Insect Physiology*, 49: 31-44.

Seid, M.A., Traniello, J.F.A. (2006). Age-related repertoire expansion and division of labor in *Pheidole dentata* (Hymenoptera: Formicidae): a new perspective on temporal polyethism and behavioral plasticity in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 631-644.

Souza, D.J., Santos, J.F.L. Della Lucia, T.M.C. (2011). Organização social das formigas cortadeiras. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *Formigas-Cortadeiras da bioecologia ao manejo*. Viçosa: UFV. p. 126-140.

Vasconcelos, H.L., Cherrett, J.M. (1996). The effect of wilting on the selection of leaves by the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 78: 215-220.

Vilela, E.F., Della Lucia, T.M.C. (2001). *Feromônios de insetos: Biologia, química e emprego no manejo de pragas*. Ed. Holos, Ribeirão Preto. 206p.

Waddington, S.J., Hughes, W.O.H. (2010). Waste management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex echinator*: the role of worker size, age and plasticity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, DOI 10.1007/s00265-010-0936-x.

Wilson, E.O. (1980). Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*) - I. The overall pattern in *A. sexdens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 143-156.

Wilson, E.O. (1985). The sociogenesis of insect colonies. *Science*, 228: 1489-1495.

Wilson, E.O. (1990). *Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Federal Republic of Germany, 104p.

### **CAPÍTULO 3: FEROMÔNIO DE TRILHA DA FORMIGA *Atta robusta* (BORGMEIER, 1939) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE): GLÂNDULA, CONCENTRAÇÃO E PERSISTÊNCIA**

#### **1. INTRODUÇÃO**

A comunicação química em insetos sociais, além de representar o principal meio de obtenção de informação, é uma das bases da integração da sociedade (Viana-Bailez *et al.*, 2011). Na comunicação entre as formigas cortadeiras os feromônios são essenciais (Vilela e Della Lucia, 2001). Pela ação dessas substâncias, organismos da colônia são capazes de realizar diversas atividades coletivas, como exemplo a formação de trilhas para o forrageamento (Hölldobler e Wilson, 1990).

As trilhas ou pistas são caminhos livres de obstáculos que podem aumentar a locomoção dos indivíduos (Shepherd, 1982; Rockwood e Hubbell, 1987; Howard, 2001). Essas minimizam o tempo de viagem para a busca de alimento (Rockwood e Hubbell 1987). Dessa forma, aumentam a eficiência do forrageamento (Shepherd, 1982).

Na atividade de forrageamento das cortadeiras, as interações entre os indivíduos resultam na formação de trilhas físicas no ambiente por onde circulam as operárias garantindo a posse do recurso alimentar (Souza *et al.*, 2011). Essas trilhas conectam o ninho com a fonte alimentar e são marcadas quimicamente com odores chamados de feromônio de trilha que servem de orientação a outros indivíduos da colônia (Vilela e Della Lucia, 1987; Viana-Bailez *et al.*, 2011). O feromônio de trilha e recrutamento é produzido pela glândula de veneno, localizada no final do abdômen, na extremidade do gáster (Wilson, 1971; Nascimento e Sant`Ana, 2001).

A marcação de uma trilha é realizada para orientar os outros indivíduos da colônia sobre a direção da fonte de alimento, um novo sítio de moradia, o retorno ao ninho ou para exploração de novas áreas (Tumlinson *et al.*, 1972; Nascimento e Sant`Ana, 2001). Quando a busca pelo local de forrageamento é bem sucedida, o feromônio é depositado no caminho de volta para o ninho e este rastro feromonal se intensifica na medida em que mais operárias acrescentam feromônio, fornecendo uma memória positiva. O rastro feromonal

declina quando ocorre o término do forrageamento, pois as forrageadoras deixam de reforçá-lo em seu retorno e o feromônio existente evapora, fornecendo uma memória negativa (Vilela e Della Lucia, 1987). Os principais componentes deste feromônio nas espécies de *Acromyrmex* e *Atta* são o 4-metilpirrol-2-carboxilato de metila e a 3-etil-2,5-dimetilpirazina. Na maioria das espécies do gênero *Atta* o principal componente feromonal é o pirrol (Billen, 1991).

Devido à remarcação com o feromônio de trilha pelas operárias durante o forrageamento, as trilhas são persistentes, estáveis e facilmente detectadas pelas outras forrageadoras do mesmo ninho (Hermann *et al.*, 1970). Entretanto, dependendo da concentração inicial do feromônio, pode evaporar até abaixo de um limiar detectável pelas formigas, se não ocorrer a remarcação (Bossler e Wilson, 1963). E o limiar de resposta das operárias pode modificar de acordo com a condição do ambiente (Von Thienen *et al.*, 2014).

No ambiente de restinga, encontra-se a formiga *Atta robusta* endêmica das restingas dos estados do Rio de Janeiro (Fowler, 1995) e Espírito Santo (Teixeira *et al.*, 2003). Esse ecossistema é bastante diversificado em fisionomia, florística e estrutura. E pode ser dividido em dois componentes básicos: mata de restinga e restinga aberta (Henriques *et al.*, 1987). A mata de restinga possui árvores que podem alcançar até 20 m de altura, bromélias e cactos. E a área de restinga aberta é caracterizada pela baixa cobertura de vegetação (menos de 20%) e estão distribuídas em agrupamentos vegetacionais, possuindo pequenos arbustos, palmeiras, bromélias, cactos, e intercaladas com áreas abertas de areia (Henriques *et al.*, 1987; Assumpção e Nascimento, 2000).

No norte do estado do Rio de Janeiro, a restinga de São João da Barra se divide em quatro unidades fisionômicas: Formação Praial, Formação Praial com Moitas, Formação de *Clusia* e Formação Mata de Restinga. Através do Índice de Valor de Cobertura, foram determinadas as espécies dominantes em cada formação (Assumpção e Nascimento, 2000). Os ninhos de *Atta robusta* se encontram principalmente na Formação Mata de Restinga (área de mata de restinga) e Formação Praial com Moitas (área de restinga aberta) (Endringer, 2011). Na área de mata de restinga as trilhas são construídas na areia, e em alguns locais por estarem protegidas pelas plantas, o acúmulo de folhas e

poucas rajadas de ventos faz com que as pistas permaneçam visíveis. Entretanto, na área de restinga aberta no solo arenoso e com fortes ventos as trilhas são efêmeras (observações pessoais).

Estudos sobre a comunicação química das formigas cortadeiras, além de contribuir para o conhecimento das espécies, podem colaborar com a utilização de estratégias alternativas para o controle. Pelo fato, da formiga cortadeira *A. robusta* não causar dano econômico, nenhum estudo havia sido realizado sobre os ferômonios dessa espécie. Portanto, os objetivos deste trabalho foram verificar se o conteúdo da glândula de veneno é o responsável pelo comportamento de seguimento de trilha em *A. robusta*, qual a concentração deste desencadeia este comportamento e a persistência do extrato da glândula de veneno em laboratório comparando as forrageadoras retiradas das fitofisionomias Formação Mata de Restinga com as da Formação Praial com Moitas.

## **2. METODOLOGIA**

### **2.1. Considerações éticas**

A coleta dos animais foi permitida pelo Instituto Chico Mendes de Biodiversidade (ICMBio), sob as licenças nº 31687-5, 31687-6 e 31687-7.

### **2.2. Coleta de dados**

Para a realização dos experimentos coletaram-se as maiores forrageadoras (exceto as operárias máximas ou soldados) de *A. robusta* nas trilhas de ninhos localizados na restinga de São João da Barra (21° 44'S; 41° 02'O), região norte do Estado do Rio de Janeiro. As formigas foram retiradas de duas fitofisionomias, Formação Mata de Restinga (área de mata de restinga) e da Formação Praial com Moitas (área de restinga aberta). Em laboratório, efetuaram-se os experimentos na Unidade de Mirmecologia, do Laboratório de Entomologia e Fitopatologia do Centro de Ciências e Tecnologia Agrônômica, da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, no município de Campos dos Goytacazes - RJ.

### 2.3. Preparação de extratos

O gáster das forrageadoras maiores foi separado e a glândula de veneno retirada, com ajuda de pinça, tesoura cirúrgica e microscópio estereoscópico com aumento de 50 vezes. As glândulas foram lavadas com acetona e colocadas em frasco contendo 1 ml de diclorometano ultrapuro (UP), em seguida, macerada com microbastão de vidro. Foram elaborados extratos com: 0,5; 1; 3; 5; 10 e 15 glândulas/mL. As concentrações de glândulas foram estabelecidas com base em resultados obtidos de *Atta sexdens rubropilosa* por Gazal *et al.* (2009) e através da realização de pré - testes. Os extratos foram mantidos em freezer a 10 °C até serem utilizados.

### 2.4. Teste da concentração do extrato

O experimento utilizou como base a metodologia desenvolvida por Moreira e Della Lucia (1993), com *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. Dez operárias de *A. robusta* retiradas da trilha de forrageamento foram colocadas em bandejas plásticas (40 x 25 x 7 cm de altura) contendo talco inerte e inodoro nas paredes para evitar escapes. Após, uma circunferência de papel filtro (12,5 cm Ø) dividida a lápis em quatro seções iguais, foi impregnada uniformemente ao longo de seu perímetro com 0,1 mL de extrato. O volume do extrato correspondeu a um estímulo de 0,05; 0,1; 0,3; 0,5; 1 ou 1,5 equivalente/glândulas de veneno (100 µl). Em outra bandeja plástica foi realizado o teste controle com papel filtro impregnado com 0,1 mL de diclorometano. Os discos foram colocados nas bandejas 10 minutos depois de serem impregnados com os extratos ou com o solvente (controle).

A resposta das formigas a cada extrato e ao solvente foi estimada através do número de formigas que percorreram pelo menos 1/4 da circunferência durante 3 minutos de observação. Realizou-se 10 repetições (com formigas diferentes) para cada concentração de extrato e para o controle. A análise dos dados foi realizada por meio do teste não paramétrico de Kruskal-Wallis.

## 2.5. Teste de persistência do feromônio de trilha

A concentração com melhor resultado do teste anterior foi utilizada para testar a persistência do feromônio de trilha. Os testes foram realizados seguindo a mesma metodologia do bioensaio 2.4., sendo que o extrato foi oferecido em diferentes tempos após a impregnação do papel filtro. Tanto o extrato quanto o solvente diclorometano (controle) foram colocados na bandeja com formigas 10 minutos, ½, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 12, 24, 36 e 72 horas após a impregnação. A análise dos dados foi realizada por meio do teste não paramétrico de Kruskal-Wallis.

## 3. RESULTADOS

As substâncias contidas na glândula de veneno desencadearam o comportamento de seguimento de trilha na espécie *A. robusta*. Em todas as concentrações o extrato diferiu do controle, ou seja, as forrageadoras das áreas de restinga aberta e mata de restinga apresentaram, em todas as concentrações, o comportamento de seguimento de trilha no papel filtro impregnado com extrato da glândula de veneno, enquanto o mesmo não foi observado no controle. A concentração de 0,3 equivalente/glândula de veneno (100 µl) foi a que teve maior número de operárias respondendo ao estímulo (Kruskal-Wallis,  $p \leq 0,002$ ) (Figuras 1 e 2). Dessa forma, pode-se afirmar que a glândula de veneno é responsável pela produção do feromônio de trilha nessa espécie.

A concentração de 0,3 equivalente/glândula de veneno (100 µl) foi utilizada nos experimentos de persistência do extrato da glândula de veneno.

Com relação à persistência do extrato, verificou-se que 81,1% das operárias responderam após 10 min de evaporação. Com 30 min. de evaporação do extrato apenas 25,5% das formigas seguiram a trilha, ou seja, de 10 para 30 min. ocorreu uma diminuição de 55,6%. O extrato da glândula de veneno de formigas da área de restinga aberta tem um tempo de persistência muito curto e volatiliza rapidamente (Figura 3). Já o extrato, preparado a partir de glândula de forrageadoras da mata de restinga continuou ativo por mais tempo (Figura 4).

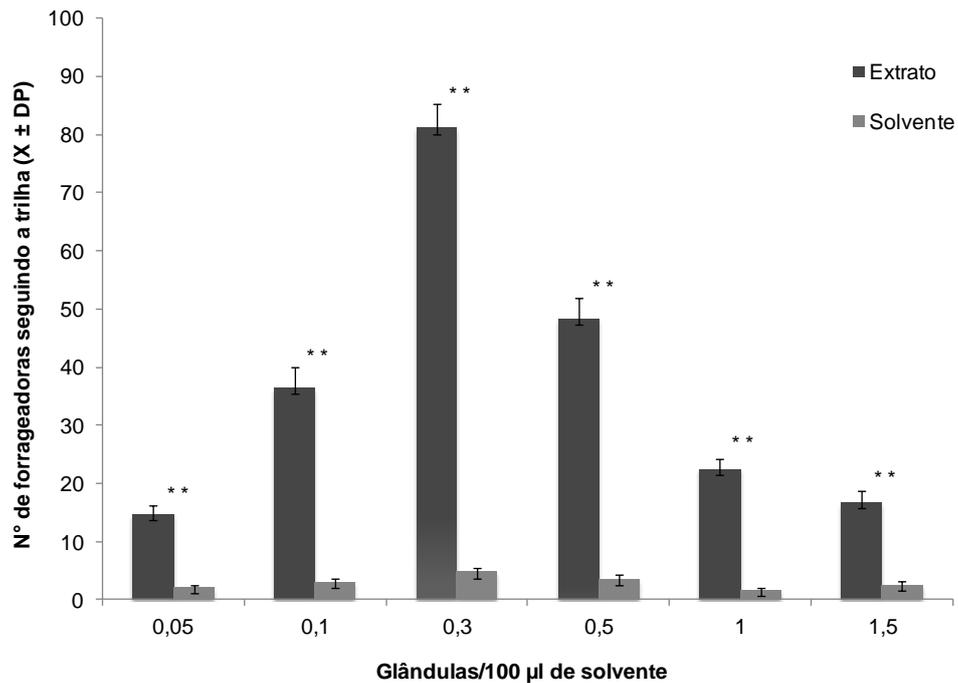


Figura 1. Número de forrageadoras de *A. robusta* da área de restinga aberta que seguiram trilhas com concentrações do extrato de 0,05; 0,1; 0,3; 0,5; 1 e 1,5 equivalente/glândulas de veneno (100 µl) no laboratório. Diferença significativa pelo teste de Kruskal-Wallis, \*\* $p \leq 0,002$ .

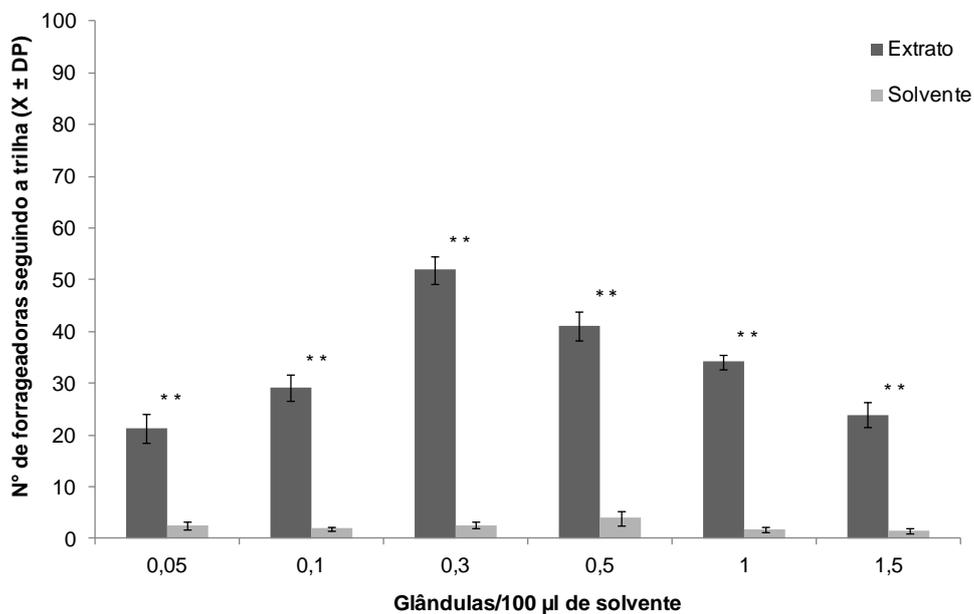


Figura 2. Número de forrageadoras de *A. robusta* da área de mata de restinga que seguiram trilhas com concentrações do extrato de 0,05; 0,1; 0,3; 0,5; 1 e 1,5 equivalente/glândulas de veneno (100 µl) no laboratório. Diferença significativa pelo teste de Kruskal-Wallis, \*\* $p \leq 0,002$ .

Nos experimentos com as forrageadoras da área de restinga aberta, entre 36 e 72 horas de evaporação do extrato, as operárias passaram a não mais diferir o extrato do solvente, ou seja, não ocorre a percepção do estímulo pelas formigas com resposta de seguimento de trilha (Figura 3). Já, as formigas da área de mata de restinga seguiram a trilha até 72 horas de evaporação do extrato (Figura 4).

Apesar da diminuição no seguimento de trilha com maior tempo de evaporação do extrato, após 30 min. de evaporação do extrato houve maior número de operárias da área de mata de restinga seguindo as trilhas quando comparadas com as da área de restinga aberta (Figuras 3 e 4).

As forrageadoras de *A. robusta* retiradas das duas fitofisionomias estudadas seguiram por menor tempo as trilhas com o extrato da glândula de veneno que outras espécies de cortadeiras. *A. robusta* por nidificar exclusivamente no ecossistema de restinga, ambiente com fortes ventos, pode diminuir o tempo de persistência do extrato da glândula de veneno comparado com outras cortadeiras.

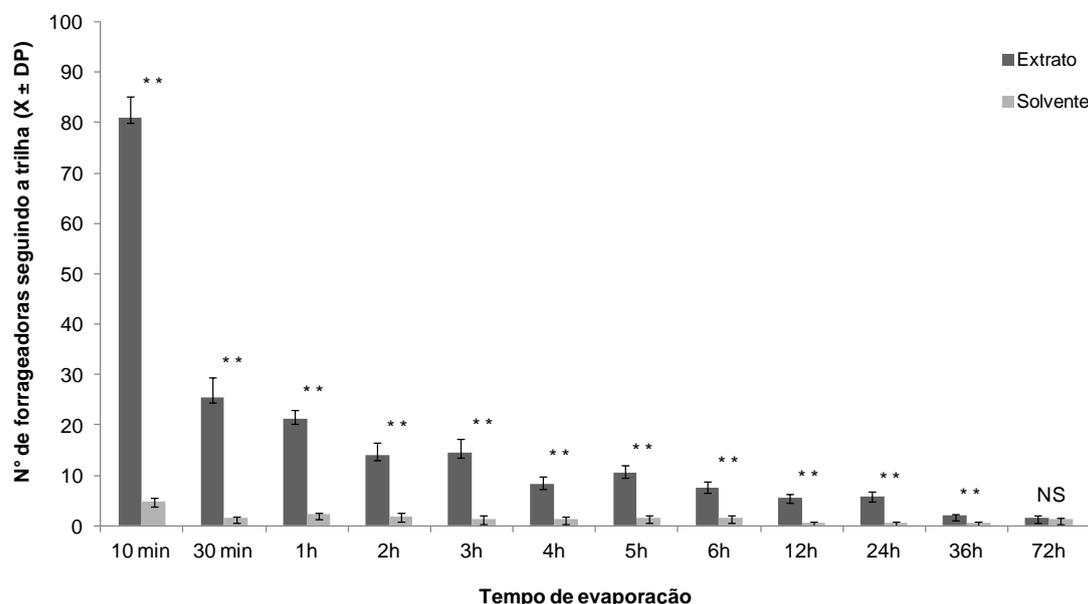


Figura 3. Número de forrageadoras de *A. robusta* da área de restinga aberta que responderam a diferentes tempos de evaporação do extrato (0,3 equivalente/glândula de veneno 100 µl) e do solvente no laboratório. Teste de Kruskal-Wallis, \* \* $p \leq 0,0012$ . NS= não significativo.

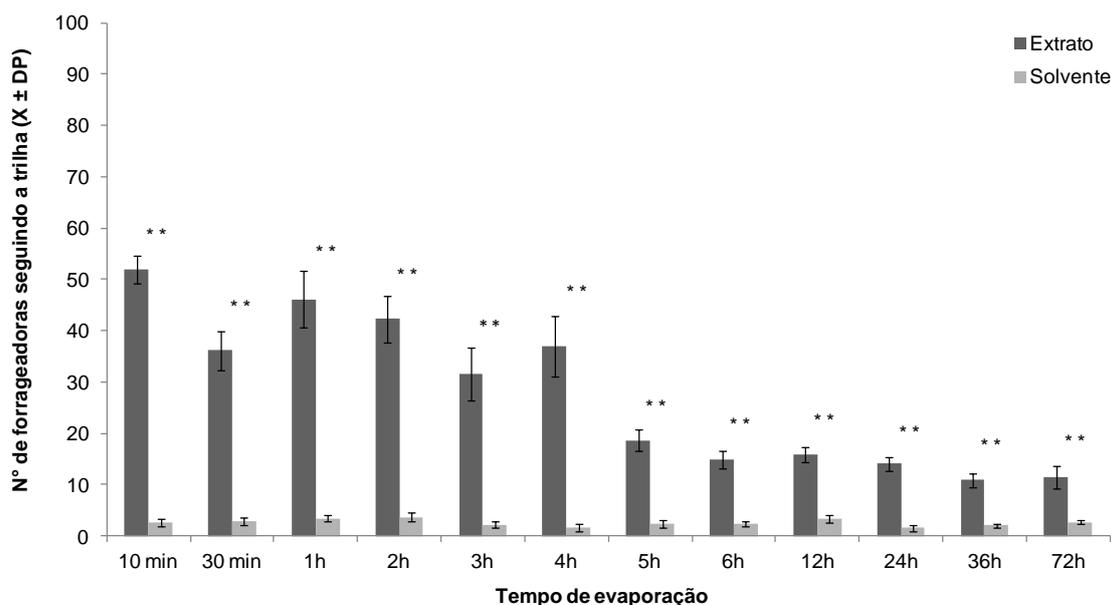


Figura 4. Número de forrageadoras de *A. robusta* da área de mata de restinga que responderam a diferentes tempos de evaporação do extrato (0,3 equivalente/glândula de veneno 100 µl) e do solvente no laboratório. Teste de Kruskal-Wallis, \* \*p ≤ 0,0011.

#### 4. DISCUSSÃO

As operárias de *A. robusta* apresentaram o comportamento de seguimento de trilha, em uma trilha artificial impregnada com extrato da glândula de veneno. Desta forma, essa glândula é responsável pela produção do feromônio de trilha nessa espécie. Esse resultado corrobora com os resultados de Tumlinson *et al.* (1971), Cross *et al.* (1979) e Moreira e Della Lucia (1993), para outras formigas cortadeiras.

No momento em que foi oferecido às operárias o papel filtro com o extrato da glândula de veneno, essas se movimentaram com as antenas para o alto e algumas exibiram o comportamento de ficar paradas com as pernas elevadas movendo o abdômen de um lado para o outro (como um pêndulo), isso pode ser um tipo de marcação química. Em seguida, observou-se a percepção do feromônio de trilha pelas forrageadoras devido ao seguimento da trilha química preparada com o extrato. Operárias, ao seguirem uma trilha química, movem-se através do vapor criado pela difusão do feromônio no ar

(Wilson, 1971). As forrageadoras de *A. robusta* ergueram as antenas para acompanhar a propagação dos odores no ar.

Neste estudo, estímulos de 0,05; 0,1; 0,3; 0,5; 1,0 e 1,5 equivalente/glândulas de veneno (100 µl) provocaram o seguimento de trilha das forrageadoras, entretanto o estímulo de 0,3 equivalente/glândula de veneno (100 µl) foi o que ocasionou maior resposta das operárias. Esse mesmo resultado foi observado em *A. subterraneus subterraneus* (Moreira e Della Lucia, 1993). E nas espécies *Monomorium bicolor* (Mashaly *et al.*, 2010) e *Linepithema humile* (Choe *et al.*, 2012), as substâncias do feromônio de trilha em baixa concentração aumentam o comportamento de seguimento das forrageadoras em uma trilha artificial. Entretanto, na cortadeira *A. sexdens rubropilosa*, operárias seguiram uma trilha no laboratório em maior concentração, com um estímulo de 1,0 equivalente /glândula de veneno (100 µl) (Gazal *et al.*, 2009). Geralmente, o seguimento de trilha das formigas está em uma concentração mais baixa do feromônio. E cada espécie tem seu limiar de resposta à determinada concentração (Von Thienen *et al.*, 2014).

Alguns fatores, incluindo o nível individual, colonial e o ambiente podem afetar a maneira como os feromônios são inseridos no meio (Czaczkes *et al.*, 2015). Em experimento com a espécie *L. humile* protegido de fatores abióticos como luz e chuva, formigas depositaram quantidades de feromônios por semanas. Entretanto, com a exposição do vento as trilhas ficaram perceptíveis por um tempo menor (Suckling *et al.*, 2010). Em experimentos com ninhos de laboratório de *A. subterraneus subterraneus*, o extrato da glândula de veneno apresenta uma duração de 96 horas (Moreira e Della Lucia, 1993). Para *A. robusta*, essa duração foi menor, de 36 e 72 horas, respectivamente para as formigas retiradas das áreas de restinga aberta e mata de restinga. Esses resultados são consistentes com a biologia de *A. robusta*, pois as trilhas principalmente da área de restinga aberta são contruídas na areia e em um ambiente com fortes ventos, tornando-as efêmeras. Provavelmente, essas características do ambiente podem diminuir o tempo de persistência do extrato da glândula de veneno. Nesse substrato, devidos os ninhos da área mata de restinga possuírem maior proteção das plantas contra os fortes ventos e as trilhas físicas ficarem visíveis, a persistência do extrato é maior quando

comparada com a área de restinga aberta. Com isso, as forrageadoras da mata responderam mais e por maior tempo ao extrato.

Assim, o extrato da glândula de veneno de *A. robusta* demonstra ser mais volátil que de outras cortadeiras, o que provavelmente está associado ao ambiente. Na restinga, com o solo arenoso exposto a fortes ventos, as trilhas são efêmeras e a persistência dos odores é menor. Possivelmente isso implica numa contínua deposição do ferômonio de trilha pelas forrageadoras havendo maior gasto de energia para manter essas pistas na areia. Dessa forma, os limiares de resposta das formigas podem variar de acordo com as condições ambientais (Von Thienen *et al.*, 2014).

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Assumpção, J., Nascimento, M.T. (2000). Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de Restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 14: 301-315.

Billen J. (1991). Ultrastructural organization of the exocrine glands in ants. *Ethology, Ecology and Evolution*, 1: 67-73.

Bosser, W.H., Wilson, E.O. (1963). The analysis of olfactory communication among animals. *Journal of Theoretical Biology*, 5: 443-469.

Choe, D-H., Villafuerte, D.B., Tsutsui, N.D. (2012). Trail Pheromone of the Argentine Ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae). *PLoS ONE*, 7(9): e45016. doi:10.1371/journal.pone.0045016.

Cross, J.H., Byler, R.C., Ravid, U., Silverstein, R.M., Robinson, S.W.; Baker, P.M., Oliveira, J.S., Jutsum, A.R., Cherrett, J.M. (1979). The major component of the trail pheromone of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* Forel: 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine. *Journal of Chemical Ecology*, 5: 187-203.

Czaczkes, T.J., Grüter, C., Ratnieks, F.L.W. (2015). Trail pheromones: an integrative view of their role in social insect colony organization. *Annual Review of Entomology*, 60: 581-599.

Endringer, F.B. (2011). *Comportamento de forrageamento da formiga Atta robusta Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae)*. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal), Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, 66p.

Fowler, H.G. (1995). The population status of the endangered Brazilian endemic leaf - cutting ant *Atta robusta* (Hymenoptera: Formicidae). *Biological Conservation*, 74: 147-150.

Gazal, V.S., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M. (2009). Mechanism of host recognition in *Neodohrniphora elongata* (Brown) (Diptera: Phoridae). *Animal Behaviour*, 78: 1177-1182.

Henriques, R.P.B., Araújo, D.S.D., Hay, J.D. (1987). Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 2: 173-189.

Hermann, H.R., Moser, J.C., Hunt, A.N. (1970). The hymenopterous poison apparatus. X. Morphological and behavioral changes in *A. texana* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 63: 1551-1558.

Hölldobler, B., Wilson, E.O. (1990). *The ants*. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts. 732p.

Howard, J.J. (2001). Costs of trail construction and maintenance in the leaf - cutting ant *Atta columbica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 348–356.

Mashaly, A.M.A., Ali, A.S., Ali, M.F. (2010). Source, optimal dose concentration and longevity of trail pheromone in two *Monomorium* ants (Formicidae: Hymenoptera). *Journal of King Saud University (Science)*, 22: 57-60.

Moreira, D.D.O., Della Lucia, T.M.C. (1993). Duração do feromônio de trilha de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* e a sua capacidade de atração em diferentes concentrações. *Revista Árvore*, 17: 202-212.

Nascimento R.R., Sant'Ana, A.E. (2001). Isolamento e identificação dos semioquímicos de insetos sociais. In: Vilela, E.F., Della Lucia, T.M.C. (eds.) *Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas*. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos, p. 65-71.

Rockwood, L., Hubbell, S.P. (1987). Host-plant selection, diet diversity and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia*, 74: 55-61.

Shepherd, J.D. (1982). Trunk trails and the searching strategy of a leaf - cutter ant *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11: 77-84.

Souza, D.J., Santos, J.F.L. Della Lucia, T.M.C. (2011). Organização social das formigas cortadeiras. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *Formigas-Cortadeiras da bioecologia ao manejo*. Viçosa: UFV. p. 126-140.

Suckling, D.M., Peck, R.W., Stringer, L.D., Snook, K., Banko, P.C. (2010). Trail pheromone disruption of Argentine ant trail formation and foraging. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 122–128.

Teixeira, M.C., Schoederer, J.H., Mayhé-Nunes, A.J. (2003). Geographic distribution of *Atta robusta* Borgmeier (Hymenoptera: Formicidae). *Neotropical Entomology*, 32: 719-721.

Tumlinson, J.H., Moser, J.C., Silverstein, R.M., Brownleer, R.G., Ruth, J.M.A. (1972). A volatile trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta Texana*. *Journal of Insect Physiology*, 18: 809-814.

Tumlinson, J.H.; Silverstein, R.M.; Moser, J.C.; Brownlee R.G.; Ruth, J.M. (1971). Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. *Nature*, 234: 348-349.

Viana-Bailez, A.M., Bailez, O., Malaquias, K.S. (2011). Comunicação química em formigas-cortadeiras. *In: Della Lucia, T.M.C. (ed.) Formigas-Cortadeiras da bioecologia ao manejo*. Viçosa: UFV. p. 141-164.

Vilela, E.F., Della Lucia, T.M.C. (1987). Parte I: Ação biológica dos feromônios. *In: Vilela, E.F., Della Lucia, T.M.C. (eds.) Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas*. Viçosa: Imprensa Universitária. p. 1-43.

Vilela, E.F., Della Lucia, T.M.C. (2001). *Feromônios de insetos: Biologia, química e emprego no manejo de pragas*. Ed. Holos, Ribeirão Preto. 206p.

Von Thienen, W., Metzler, D., Choe, D-H., Witte, V. (2014). Pheromone communication in ants: a detailed analysis of concentration-dependent decisions in three species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68: 1611–1627.

Wilson, E.O. (1971). *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 548p.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Na RPPN Caruara a espécie de formiga *A. robusta* apresenta maior densidade de ninhos no ambiente preservado, na mata de restinga, mas em qualquer das fitofisionomias a localização dos ninhos de *A. robusta* é dependente da cobertura vegetal. A distribuição espacial dos ninhos foi aleatória, provavelmente pelo fato dos recursos também se distribuírem aleatoriamente no ambiente e por as formigas buscarem diversos recursos na restinga por longas trilhas. A população de *A. robusta* nessa restinga é formada em sua maioria por ninhos intermediários e jovens. Possivelmente, essa estrutura etária é resultado do processo de recuperação da cobertura vegetal após o encerramento das atividades produtivas da Fazenda Caruara. Assim, após a categoria de unidade de conservação RPPN Caruara, com o reflorestamento poderá favorecer o crescimento dos ninhos.

Além da ecologia populacional de *A. robusta*, verificou-se o comportamento de forrageamento desta espécie em laboratório. Durante o forrageamento ocorre divisão de tarefas entre as operárias quando exploraram plantas *Schinus terebinthifolius* Raddi (aroeira) e *Cereus fernambucensis* Lem. (cacto). Entretanto, a colônia utiliza de diferentes estratégias para cada tipo de planta explorada.

Na aroeira, foram encontradas formigas de vários tamanhos de cápsula cefálica das classes 1, 2, 3 e 4 realizando as tarefas de recorte da folha, corte do pecíolo e transporte da folha. Assim, a divisão de trabalho não está relacionada ao tamanho das operárias, mas sim ao desgaste dos dentes da mandíbula. Isto é a capacidade de cada operária de realizar determinada tarefa. As operárias que transportaram a folha possuíram dentes mais gastos que as que recortaram e cortaram a folha. Esse desgaste dos dentes pode ser devido à idade ou ao uso intenso e as formigas podem primeiramente cortar as folhas com os dentes sem desgaste e depois passa a realizar a tarefa de transporte com o desgaste dos dentes.

No forrageamento do cacto, as operárias dividiram as atividades de acordo com o tamanho. As formigas que executaram a atividade de corte do cladódio pertenciam às classes 2, 3, 4 e 5 e as que transportaram às classes 1 e 2. As operárias da classe 2 exerceram as duas tarefas, corte e transporte do

cladódio, mas a média do tamanho da cápsula cefálica foi maior no corte do que no transporte. Dessa forma, no cacto a divisão de trabalho das operárias ocorre devido ao polimorfismo, as que cortaram foram maiores e as que transportaram menores. O cladódio por ter a parte externa dura necessita de mandíbulas maiores e fortes para a eficiência do corte.

As forrageadoras do mesmo ninho mostraram ter flexibilidade de modificar o comportamento adaptando a estratégia de forrageamento ao tipo de material vegetal explorado otimizando a coleta e transporte dos recursos utilizados.

Ainda sobre a ecologia comportamental dessa espécie de formiga verificou-se que o conteúdo da glândula de veneno é responsável pelo comportamento de seguimento de trilha. Com isso, essa glândula é responsável pela produção do feromônio de trilha nessa espécie.

As forrageadoras provenientes das duas fitofisionomias (restinga aberta e mata) apresentaram o comportamento de seguimento de trilha no papel filtro impregnado com extrato da glândula de veneno em relação ao controle, e o estímulo de 0,3 equivalente/glândula de veneno (100 µl) foi o que provocou maior resposta das operárias das duas fitofisionomias.

Desta forma, estímulo de 0,3 equivalente/glândula de veneno (100 µl) foi utilizado para avaliar a duração do extrato da glândula de veneno das duas fitofisionomias. As formigas da área de mata de restinga responderam mais o extrato da glândula de veneno comparada com as da área de restinga aberta após o tempo de 30 minutos de evaporação. E a duração do seguimento de trilha para as forrageadoras da área de restinga aberta e mata de restinga foi respectivamente, entre 36 e 72 horas. Esses resultados são consistentes com a biologia de *A. robusta*, pois as trilhas principalmente da área de restinga aberta são contruídas na areia e com fortes ventos, tornando-as efêmeras. Provavelmente, essas características do ambiente podem diminuir o tempo de percepção do extrato da glândula de veneno. Os ninhos da área mata de restinga estão mais protegidos pelos arbustos contra os fortes ventos e as trilhas físicas são visíveis, e nelas a persistência do extrato é maior quando comparada com a área de restinga aberta.

A plasticidade comportamental que permite a essas formigas adaptarem o comportamento tanto a nível de indivíduo como de colônia de acordo com

mudanças no habitat tornam ainda mais importantes os estudos ecológicos e comportamentais para compreender o papel dessas formigas no ecossistema de restinga.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Albuquerque, E.Z., Diehl-Fleig, E., Diehl, E. (2005). Density and distribution of nests of *Mycetophylax simplex* (Emery) (Hymenoptera, Formicidae) in areas with mobile dunes on the northern coast of Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 49: 123-126.

Alcock, J. (2011). *Comportamento Animal: uma abordagem evolutiva*. 9. ed. Porto Alegre: Artmed. 624p.

Assumpção, J., Nascimento, M.T. (1998). Fitofisionomia de uma restinga no extremo norte do litoral fluminense: um novo elemento no mosaico? *Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros*. São Paulo: ACIESP. 3: 158-164.

Assumpção, J., Nascimento, M.T. (2000). Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de Restinga no complexo lagunar Grussaí / Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 14: 301-315.

Azevedo, D.L.O. (2009). *O papel das rotas e da obtenção de informações sobre a eficiência no forrageamento de *Dinoponera quadriceps* em ambiente natural*. Dissertação (Mestrado em Psicobiologia), Natal - RN, Universidade Federal do Rio Grande do Norte - UFRN, 83p.

Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R. (1996). Dispersal, Dispersion and Migration in Space and time. *In: Begon, M.; Harper, J.L.; Townsend, C.R. (eds.) Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3 ed. Blackwell Scientific: Oxford. p. 173-207.

Billen J. (1991). Ultrastructural organization of the exocrine glands in ants. *Ethology, Ecology and Evolution*, 1: 67-73.

Bolton, B. (2003). Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 71: 1-370.

Bosser, W.H., Wilson, E.O. (1963). The analysis of olfactory communication among animals. *Journal of Theoretical Biology*, 5: 443-469.

Brandão, C.R.F., Mayhé-Nunes, A. (2001). A new fungus-growing ant genus *Mycetagroicus* gen. n., with the description of three new species and comments on the monophyly of the Attini (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 38: 639-665.

Brown, C., Kingsolver, R. (2013). Biology 6C, Exercise 3C. *Estimating Population Size & Distribution*. Parts of this lab adapted from General Ecology Labs, Dr. Chris Brown, Tennessee Technological University and Ecology on Campus, Dr. Robert Kingsolver, Bellarmine University. 73-81p. Disponível no link <<http://facultyfiles.deanza.edu/gems/heyerbruce/3cEstimatingPopulationSizeDi.pdf>>. Acessado em 29 de julho de 2013.

Caldeira, A.M., Zanetti, R., Moraes, J.C., Zanuncio, J.C. (2005). Distribuição espacial de saúveiros (Hymenoptera: Formicidae) em eucaliptais. *Cerne*, 11: 34-39.

Cantarelli, E.B., Costa, E.C., Zanetti, R., Pezzutti, R. (2006). Plano de amostragem de *Acromyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae) em áreas de pré-plantio de *Pinus* spp. *Ciência Rural*, 36: 385-390.

Cereto, C.E. (2008). *Formigas em restinga na região da Lagoa Pequena, Florianópolis, SC: levantamento taxonômico e aspectos ecológicos*. Monografia (Bacharel em Ciências Biológicas), Florianópolis - SC, Universidade Federal de Santa Catarina - UFSC, 95p.

Choe, D-H., Villafuerte, D.B., Tsutsui, N.D. (2012). Trail Pheromone of the Argentine Ant, *Linepithema humile* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae). *PLoS ONE*, 7(9): e45016. doi:10.1371/journal.pone.0045016.

Cross, J.H., Byler, R.C., Ravid, U., Silverstein, R.M., Robinson, S.W.; Baker, P.M., Oliveira, J.S., Jutsum, A.R., Cherrett, J.M. (1979). The major component of the trail pheromone of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* Forel: 3-ethyl-2,5-dimethylpyrazine. *Journal of Chemical Ecology*, 5: 187-203.

Czaczkes, T.J., Grüter, C., Ratnieks, F.L.W. (2015). Trail pheromones: an integrative view of their role in social insect colony organization. *Annual Review of Entomology*, 60: 581-599.

Della Lucia, T.M.C. (2003). Hormigas de importancia económica en la region neotropical. In: Fernandez, F. (org.), *Introducción a las hormigas de la region neotropical*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. 1: 337-349.

Della Lucia, T.M.C., Fowler, H.G., Araújo, M.S. (1993a). Castas de formigas cortadeiras. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *As formigas cortadeiras*. Viçosa: Folha de Viçosa. p. 43-53.

Della Lucia, T.M.C., Fowler, H.G., Moreira, D.D.O. (1993b). Espécies De Formigas Cortadeiras No Brasil. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *As formigas cortadeiras*. Viçosa: Folha de Viçosa, p. 26-31.

Della Lucia, T.M.C., Oliveira, P.S. (1993). Forrageamento. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *As formigas cortadeiras*. Viçosa: Folha de Viçosa. p. 84-105.

Duarte, A., Weissing, F.J., Pen, I., Keller, L. (2011). An Evolutionary Perspective on Self-Organized Division of Labor in Social Insects. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42: 91-110.

Dussutour, A., Deneubourg, J.L., Beshers, S., Fourcassi V. (2009). Individual and collective problem-solving in a foraging context the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Animal Cognition*, 12: 21-30.

Elizalde, L., Farji-Brener, A. (2012). To be or not to be faithful: flexible fidelity to foraging trails in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*. *Ecological Entomology*, 37: 370-376.

Endringer, F.B. (2011). *Comportamento de forrageamento da formiga Atta robusta Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae)*. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal), Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, 66p.

Endringer, F.B., Viana-Bailez, A.M., Bailez, O.E., Teixeira, M.C., Lima, V.L.S., Souza, J.H. (2012). Load capacity of workers of *Atta robusta* during foraging (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 59: 1-10.

Erthal Jr., M. (2004). *Enzimas digestivas presentes no intestino da formiga cortadeira Acromyrmex subterraneus Forel, 1893 (Hymenoptera: Formicidae) e no seu fungo mutualístico*. Tese (Doutorado em Produção Vegetal), Campos dos Goytacazes - RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - UENF, 138p.

Farji-Brenner, A.J., Illes, A.E. (2000). Do leaf-cutting ant nests make “bottom-up” gaps in Neotropical rain forests? A critical review of the evidence. *Ecology Letters*, 3: 219-227.

Filho, J.C.M. (2007). *Modelos computacionais para o processo de forrageamento e facilitação social em cupins*. Dissertação (Mestrado em Física Aplicada), Viçosa - MG, Universidade Federal de Viçosa - UFV, 83p.

Forti, L.C., Camargo, R.S., Matos, C.A.O., Andrade, A.P.P., Lopes, J.F. (2004). Aloetismo em *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel (Hymenoptera, Formicidae), durante o forrageamento, cultivo do jardim de fungo e devolução dos materiais forrageados. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48: 59-63.

Fowler, H.G. (1995). The population status of the endangered Brazilian endemic leaf-cutting ant *Atta robusta* (Hymenoptera: Formicidae). *Biological Conservation*, 74: 147-150.

Fowler, H.G., Della Lucia, T.M.C., Moreira, D.D.O. (1993). Posição taxonômica das formigas cortadeiras. *In*: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *As formigas cortadeiras*. Viçosa: Folha de Viçosa. p. 4-25.

Fowler, H.G., Pagani, M.I., Silva, O.A., Forti, L.C., Silva V.P., Vasconcelos, H.L. (1989). A pest is a pest is a pest? The dilemma of Neotropical leaf-cutting ants: keystone taxa of natural ecosystems. *Environmental Management*, 13: 671-675.

Gazal, V.S., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M. (2009). Mechanism of host recognition in *Neodohrniphora elongata* (Brown) (Diptera: Phoridae). *Animal Behaviour*, 78: 1177-1182.

Gonçalves, C.R., Nunes, A.M. (1984). Formigas das praias e restingas do Brasil. *In*: Lacerda, L.D., Araújo, D.S.D., Cerqueira R., Turcq, E.B. (eds.) *Restingas: Origem, estruturas e processos*. Rio de Janeiro: Universidade Federal Fluminense. p. 373-378.

Henriques, R.P.B., Araújo, D.S.D., Hay, J.D. (1987). Descrição e classificação dos tipos de vegetação da restinga de Carapebus, Rio de Janeiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 2: 173-189.

Helanterä, H., Ratnieks, F.L.W. (2008). Geometry explains the benefits of division of labour in a leafcutter ant. *Proceedings of the Royal Society B*, 275: 1255-1260.

Hermann, H.R., Moser, J.C., Hunt, A.N. (1970). The hymenopterous poison apparatus. X. Morphological and behavioral changes in *A. texana* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 63: 1551-1558.

Hölldobler, B., Wilson, E.O. (1990). *The ants*. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts. 732p.

Howard, J.J. (2001). Costs of trail construction and maintenance in the leaf-cutting ant *Atta columbica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 348–356.

Krebs, C.J. (1989). *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, New York, 654p.

Lanan, M. (2014). Spatiotemporal resource distribution and foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 20: 53-70.

Leal, I.R., Oliveira, P.S. (2000). Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. *Insectes Sociaux*, 47: 376-382.

Licht, H.H.F., Boomsma, J.J. (2010). Forage collection, substrate preparation, and diet composition in fungus-growing ants. *Ecological Entomology*, 35: 259-269.

Lopes, B.C. (2007). Ecologia do forrageio por *Cyphomyrmex morschi* Emery (Hymenoptera, Formicidae) em vegetação de restinga no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24: 52-56.

Lugo, A.E., Farnsworth, E.G., Pool, D., Jerez, P., Kaufman, G. (1973). The impact of the leaf cutter ant *Atta colombica* on the energy flow of a tropical wet forest. *Ecology*, 54: 1292-1301.

Mariconi, F.A.M. (1965). Aspectos ecológicos e bionômicos das saúvas da região oriental do Estado de São Paulo. *Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"*, 22: 213-232.

Mariconi, F.A.M. (1970). *As saúvas*. Agronômica Ceres. São Paulo. 167p.

Mashaly, A.M.A., Ali, A.S., Ali, M.F. (2010). Source, optimal dose concentration and longevity of trail pheromone in two *Monomorium* ants (Formicidae: Hymenoptera). *Journal of King Saud University (Science)*, 22: 57-60.

Mersch, D.P., Crespi, A., Keller, L. (2013). Tracking individuals shows spatial fidelity is a key regulator of ant social organization. *Science*, 340: 1090-1093.

Moreira, D.D.O., Della Lucia, T.M.C. (1993). Duração do feromônio de trilha de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* e a sua capacidade de atração em diferentes concentrações. *Revista Árvore*, 17: 202-212.

Moreira, D.D.O., Erthal Jr., M., Samuels, R.I. (2011). Alimentação e digestão em formigas-cortadeiras. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *Formigas-Cortadeiras da bioecologia ao manejo*. Viçosa: UFV. p. 204-225.

Moutinho, P., Nepstad, D.C., Davidson, E.A. (2003). Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazônia. *Ecology*, 84: 1265-1276.

Mueller, U.G., Rehner, S.A., Schultz, T.R. (1998). The evolution of agriculture in ants. *Science*, 281: 2034-2038.

Muscedere, M.L., Berglund, J.L., Traniello, J.F.A. (2011). Polymorphism and division of labor during foraging cycles in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Formicidae; Attini). *Journal of Insect Behavior*, 24: 94-105.

Nascimento R.R., Sant'Ana, A.E. (2001). Isolamento e identificação dos semioquímicos de insetos sociais. In: Vilela, E.F., Della Lucia, T.M.C. (eds.) *Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas*. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos. p. 65-71.

Nickele, M.A., Oliveira, E.B., Reis-Filho, W., Lede, E.T., Ribeiro, R.D. (2010). Distribuição espacial de formigueiros de *Acromyrmex crassispinus* (Forel)

(Hymenoptera: Formicidae) em plantios de *Pinus taeda*. *Neotropical Entomology*, 39: 862-872.

Nickele, M.A., Reis-Filho, W., Oliveira, E.B., Lede, E.T. (2009). Densidade e tamanho de formigueiros de *Acromyrmex crassispinus* em plantios de *Pinus taeda*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44: 347-353.

North, R.D., Jackson, C.W., Howse, P.E. (1997). Evolutionary aspects of ant fungus interactions in leaf-cutting ants. *Trends in Ecology and Evolution*, 12: 386-389.

Norton, V., Stevens-Wood, B., Harris, W.E. (2014). Flexibility of individual load-mass selection in relation to foraging trail gradient in the leaf-cutter ant *Acromyrmex octospinosus*. *Journal of Insect Behavior*, 27: 370-384.

Oster, G.F., Wilson, E.O. (1978). *Caste and Ecology in Social Insects*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 352 p.

Pacala, S.W., Gordon, D.M., Godfray, H.C.J. (1996). Effects of social group size on information transfer and task allocation. *Evolutionary Ecology*, 10: 127-165.

Pinto, R. (2006). *Amostragem e distribuição espacial de colônias de formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae) em Eucaliptais*. Tese (Doutorado em Entomologia), Viçosa - MG, Universidade Federal de Viçosa – UFV, 66p.

Poole, R.W. (1974). *An Introduction to quantitative Ecology*. McGraw-Hill, New York, 532p.

Ribeiro, M.M.R., Marinho, C.G.S. (2011). Seleção e forrageamento em formigas-cortadeiras. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *Formigas-Cortadeiras da bioecologia ao manejo*. Viçosa: UFV. p. 189-203.

Rockwood, L., Hubbell, S.P. (1987). Host-plant selection, diet diversity and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia*, 74: 55-61.

Röschard, J., Roces, F. (2003). Cutters, carriers and transport chains: Distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux*, 50: 237-244.

Schofield, R.M.S., Emmett K.D., Niedbala, J.C., Nesson, M.H. (2011). Leaf-cutter ants with worn mandibles cut half as fast, spend twice the energy, and tend to carry instead of cut. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65: 969-982.

Schofield, R.M.S., Nesson, M.H., Richardson, K.A., Wyeth, P. (2003). Zinc is incorporated into cuticular “tools” after ecdysis: The time course of the zinc distribution in “tools” and whole bodies of an ant and a scorpion. *Journal of Insect Physiology*, 49: 31-44.

Seid, M.A., Traniello, J.F.A. (2006). Age-related repertoire expansion and division of labor in *Pheidole dentata* (Hymenoptera: Formicidae): a new perspective on temporal polyethism and behavioral plasticity in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60: 631-644.

Shepherd, J.D. (1982). Trunk trails and the searching strategy of a leaf - cutter ant *Atta colombica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11: 77-84.

Silveira, J.D. (1964). *Brasil: a terra e o homem*. São Paulo: Companhia Editora Nacional. 305p.

Sossai, M.F. (2005). *Distribuição e amostragem de ninhos de formigas cortadeiras em talhões de eucalipto em Três Marias, Minas Gerais e Monte Dourado, Pará*. Tese (Doutorado em Entomologia), Viçosa - MG, Universidade Federal de Viçosa - UFV, 103p.

Souza, D.J., Santos, J.F.L. Della Lucia, T.M.C. (2011). Organização social das formigas cortadeiras. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *Formigas-Cortadeiras da bioecologia ao manejo*. Viçosa: UFV. p. 126-140.

Suckling, D.M., Peck, R.W., Stringer, L.D., Snook, K., Banko, P.C. (2010). Trail pheromone disruption of Argentine ant trail formation and foraging. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 122–128.

Taylor, L.R. (1984). Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Annual Review of Entomology*, 29: 321-357.

Teixeira, M.C. (2007). *Dispersão de sementes por Atta robusta Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae) na restinga da Ilha de Guriri*. Tese (Doutorado em Entomologia), Viçosa – MG, Universidade Federal de Viçosa - UFV, 72p.

Teixeira, M.C., Santos, I.A., Schoederer, J.H. (2008). *Atta robusta*: endemismo, extinção ou ausência de estudos? In: Vilela, E.F., Santos, I.A., Schoederer, J.H., Serrão, J.E., Campos, L.A.O., Lino-Neto, J. (eds.) *Insetos Sociais da Biologia à Aplicação*. Viçosa: UFV. p. 359-367.

Teixeira, M.C., Schoederer, J.H. (2003). The effect of plant cover on *Atta robusta*: (Hymenoptera: Formicidae) distribution in restinga vegetation. *Sociobiology*, 41: 615-623.

Teixeira, M.C., Schoederer, J.H., Mayhé-Nunes, A.J. (2003). Geographic distribution of *Atta robusta* Borgmeier (Hymenoptera: Formicidae). *Neotropical Entomology*, 32: 719-721.

Townsend, C.R., Begon, M., Harper, J.L. (2006). *Fundamentos em Ecologia*. 2º ed., Porto Alegre, ARTMED. 592p.

Tumlinson, J.H., Moser, J.C., Silverstein, R.M., Brownlee, R.G., Ruth, J.M.A. (1972). A volatile trail pheromone of the leaf-cutting ant, *Atta texana*. *Journal of Insect Physiology*, 18: 809-814.

Tumlinson, J.H.; Silverstein, R.M.; Moser, J.C.; Brownlee R.G.; Ruth, J.M. (1971). Identification of the trail pheromone of a leaf-cutting ant, *Atta texana*. *Nature*, 234: 348-349.

Vasconcelos, H.L., Cherrett, J.M. (1996). The effect of wilting on the selection of leaves by the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 78: 215-220.

Vasconcelos, H.L., Cherrett, J.M. (1997). Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seeding establishment. *Journal of Tropical Ecology*, 13: 357-370.

Viana-Bailez, A.M., Bailez, O., Malaquias, K.S. (2011). Comunicação química em formigas-cortadeiras. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.) *Formigas-Cortadeiras da bioecologia ao manejo*. Viçosa: UFV. p. 141-164.

Vilela, E.F., Della Lucia, T.M.C. (1987). Parte I: Ação biológica dos feromônios. In: Vilela, E.F., Della Lucia, T.M.C. (eds.) *Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas*. Viçosa: Imprensa Universitária. p. 1-43.

Vilela, E.F., Della Lucia, T.M.C. (2001). *Feromônios de insetos: Biologia, química e emprego no manejo de pragas*. Ed. Holos, Ribeirão Preto. 206p.

Von Thienen, W., Metzler, D., Choe, D-H., Witte, V. (2014). Pheromone communication in ants: a detailed analysis of concentration-dependent decisions in three species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68: 1611–1627.

Waddington, S.J., Hughes, W.O.H. (2010). Waste management in the leaf-cutting ant *Acromyrmex echinator*: the role of worker size, age and plasticity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, DOI 10.1007/s00265-010-0936-x.

Weber, N.A. (1972). Gardening ants: the attines. *Memoirs of the American Philosophical Society*, 92: 1-146.

Wilson, E.O. (1971). *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 548p.

Wilson, E.O. (1980). Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*) - I. The overall pattern in *A. sexdens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 143-156.

Wilson, E.O. (1985). The sociogenesis of insect colonies. *Science*, 228: 1489-1495.

Wilson, E.O. (1990). *Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Federal Republic of Germany, 104p.

**APÊNDICE I:** Cálculo do Índice de dispersão ou Razão variância/média ( $I$ ) e do Índice de dispersão de Morisita ( $I_\delta$ ) para estimar a distribuição espacial dos ninhos de *A. robusta* das fitofisionomias da RPPN Caruara.

**Índice de dispersão ou Razão variância/média ( $I$ ):**

$$I = \frac{S^2}{\bar{X}} = \frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})^2}{xi (n - 1)} /_{n-1}$$

Em que:

$S^2$  = variância amostral,

$\bar{X}$  = média amostral,

xi = n° de indivíduos na amostra,

n = n° de amostras (parcelas).

O Índice tem como critério de distribuição espacial:

$I = 1$ , distribuição aleatória;

$I > 1$ , distribuição agregada;

$I < 1$ , distribuição regular.

Para testar a significância do valor de  $I$  observado utilizou-se o teste qui-quadrado:

$$\chi^2 = I(n - 1)$$

O teste para o índice de dispersão  $I$  é um teste de  $\chi^2$  bicaudal com  $N-1$  graus de liberdade (utiliza os dois lados de distribuição) da seguinte forma:

Os valores altos significativos serão indicativos de distribuição agregada, enquanto que valores baixos significativos serão indicativos de distribuição uniforme. E os valores de  $\chi^2$  que não forem significativos indicarão a distribuição aleatória. Assim:

Se  $\chi^2_{\text{observado}} > \chi^2_{\text{tabela, superior}}$  = valor significativamente maior, população com distribuição agregada.

Se  $\chi^2_{\text{observado}} < \chi^2_{\text{tabela, inferior}}$  = valor significativamente menor, população com distribuição uniforme.

Se  $\chi^2_{\text{tabela, inferior}} < \chi^2_{\text{observado}} < \chi^2_{\text{tabela, superior}}$  = valor não difere do esperado ao acaso, população com distribuição aleatória.

Cálculo do Índice de dispersão ou Razão variância/média ( $I$ ) na fitofisionomia Restinga Inicial:

Nº de parcelas	1	2	3	4	5	6	7	8
Nº de ninhos	2	2	3	0	0	1	1	0

$$\bar{x} = \frac{\text{Nº de ninhos}}{\text{Nº de parcelas}} = \frac{2 + 2 + 3 + 0 + 0 + 1 + 1 + 0}{8} = 1,125$$

$$S^2 = \frac{(2 - 1,125)^2 + (2 - 1,125)^2 + (3 - 1,125)^2 + (0 - 1,125)^2 + (0 - 1,125)^2 + (1 - 1,125)^2 + (1 - 1,125)^2 + (0 - 1,125)^2}{8 - 1}$$

$$S^2 = 1,267$$

$$I = \frac{S^2}{\bar{x}} = \frac{1,267}{1,125} = I = 1,12$$

Para testar a significância do valor de  $I$  observado utilizou-se o teste qui-quadrado.

$$\chi^2_{\text{observado}} = I(n - 1)$$

$$\chi^2_{\text{observado}} = 1,12(8 - 1)$$

$$\chi^2_{\text{observado}} = 7,84$$

$$\chi^2_{\text{esperado}} = n - 1$$

$$\chi^2_{\text{esperado}} = 8 - 1$$

$$\chi^2_{\text{esperado}} = 7 \text{ graus de liberdade}$$

Na tabela de  $\chi^2$  bicaudal abaixo para 7 graus de liberdade encontramos:

$$\text{Limite inferior do } \chi^2_{\text{esperado}} = 2,167$$

$$\text{Limite superior do } \chi^2_{\text{esperado}} = 14,067$$

Tabela de  $\chi^2$  bicaudal para um intervalo de confiança de 95%:

Graus de liberdade	Limite inferior	Limite superior
1	0,004	3,841
2	0,103	5,991
3	0,352	7,815
4	0,711	9,488
5	1,145	11,070
6	1,635	12,592
7	2,167	14,067
8	2,733	15,507
9	3,325	16,919
10	3,940	18,307

Assim, com o teste  $\chi^2$  confirma que a distribuição espacial dos ninhos de *A. robusta* na fitofisionomia Restinga Inicial é do tipo Aleatória:

$$\chi^2_{\text{tabela, inferior}} < \chi^2_{\text{observado}} < \chi^2_{\text{tabela, superior}}$$

$$\chi^2_{2,167} < \chi^2_{7,84} < \chi^2_{14,067} = \text{Distribuição aleatória}$$

Cálculo do Índice de dispersão ou Razão variância/média (*I*) na fitofisionomia Restinga Média:

Nº de parcelas	1	2	3	4	5	6	7	8
Nº de ninhos	2	2	0	0	1	1	2	5

$$\bar{x} = \frac{\text{Nº de ninhos}}{\text{Nº de parcelas}} = \frac{2 + 2 + 0 + 0 + 1 + 1 + 2 + 5}{8} = 1,625$$

$$S^2 = \frac{(2 - 1,125)^2 + (2 - 1,125)^2 + (0 - 1,125)^2 + (0 - 1,125)^2 + (1 - 1,125)^2 + (1 - 1,125)^2 + (2 - 1,125)^2 + (5 - 1,125)^2}{8 - 1}$$

$$S^2 = 2,552$$

$$I = \frac{S^2}{\bar{x}} = \frac{2,552}{1,625} = I = 1,57$$

Para testar a significância do valor de  $I$  observado utilizou-se o teste qui-quadrado.

$$\chi^2_{\text{observado}} = I(n - 1)$$

$$\chi^2_{\text{observado}} = 1,57(8 - 1)$$

$$\chi^2_{\text{observado}} = \mathbf{10,99}$$

$$\chi^2_{\text{esperado}} = n - 1$$

$$\chi^2_{\text{esperado}} = 8 - 1$$

$$\chi^2_{\text{esperado}} = 7 \text{ graus de liberdade}$$

Na tabela de  $\chi^2$  bicaudal abaixo para 7 graus de liberdade encontramos:

**Limite inferior do  $\chi^2_{\text{esperado}} = 2,167$**

**Limite superior do  $\chi^2_{\text{esperado}} = 14,067$**

Tabela de  $\chi^2$  bicaudal para um intervalo de confiança de 95%:

Graus de liberdade	Limite inferior	Limite superior
1	0,004	3,841
2	0,103	5,991
3	0,352	7,815
4	0,711	9,488
5	1,145	11,070
6	1,635	12,592
7	2,167	14,067
8	2,733	15,507
9	3,325	16,919
10	3,940	18,307

Assim, com o teste  $\chi^2$  confirma que a distribuição espacial dos ninhos de *A. robusta* na fitofisionomia Restinga Média é do tipo Aleatória:

$$\chi^2_{\text{tabela, inferior}} < \chi^2_{\text{observado}} < \chi^2_{\text{tabela, superior}}$$

$$\chi^2_{2,167} < \chi^2_{10,99} < \chi^2_{14,067} = \text{Distribuição aleatória}$$

Cálculo do Índice de dispersão ou Razão variância/média (*I*) na fitofisionomia Restinga Avançada:

Nº de parcelas	1	2	3	4	5	6	7	8
Nº de ninhos	3	2	6	4	2	1	4	1

$$\bar{X} = \frac{\text{Nº de ninhos}}{\text{Nº de parcelas}} = \frac{3 + 2 + 6 + 4 + 2 + 1 + 4 + 1}{8} = 2,875$$

$$S^2 = \frac{(3 - 1,125)^2 + (2 - 1,125)^2 + (6 - 1,125)^2 + (4 - 1,125)^2 + (2 - 1,125)^2 + (1 - 1,125)^2 + (4 - 1,125)^2 + (1 - 1,125)^2}{8 - 1}$$

$$S^2 = 2,981$$

$$I = \frac{S^2}{\bar{X}} = \frac{2,981}{2,875} = I = 1,03$$

Para testar a significância do valor de *I* observado utilizou-se o teste qui-quadrado.

$$\chi^2_{\text{observado}} = I(n - 1)$$

$$\chi^2_{\text{observado}} = 1,03 (8 - 1)$$

$$\chi^2_{\text{observado}} = 7,21$$

$$\chi^2_{\text{esperado}} = n - 1$$

$$\chi^2_{\text{esperado}} = 8 - 1$$

$$\chi^2_{\text{esperado}} = 7 \text{ graus de liberdade}$$

Na tabela de  $\chi^2$  bicaudal abaixo para 7 graus de liberdade encontramos:

**Limite inferior do  $\chi^2$  esperado = 2,167**

**Limite superior do  $\chi^2$  esperado = 14,067**

Tabela de  $\chi^2$  bicaudal para um intervalo de confiança de 95%:

Graus de liberdade	Limite inferior	Limite superior
1	0,004	3,841
2	0,103	5,991
3	0,352	7,815
4	0,711	9,488
5	1,145	11,070
6	1,635	12,592
7	2,167	14,067
8	2,733	15,507
9	3,325	16,919
10	3,940	18,307

Assim, com o teste  $\chi^2$  confirma que a distribuição espacial dos ninhos de *A. robusta* na fitofisionomia Restinga Avançada é do tipo Aleatória:

$$\chi^2_{\text{tabela, inferior}} < \chi^2_{\text{observado}} < \chi^2_{\text{tabela, superior}}$$

$$\chi^2_{2,167} < \chi^2_{7,21} < \chi^2_{14,067} = \text{Distribuição aleatória}$$

**Índice de dispersão de Morisita ( $I_\delta$ ):**

$$I_\delta = \sum_{i=1}^N \frac{n_i (n_i - 1)}{n (n - 1)} \times N$$

Em que:

$n_i$  = nº de indivíduos na i-ésima amostra,

$n$  = nº total de indivíduos em toda a amostra,

$N$  = nº de amostras (parcelas).



Para testar a significância do  $I_\delta$  utilizou-se a estatística F:

$$F_{\text{calculado}} = \frac{1,11(9 - 1) + 8 - 9}{8 - 1}$$

$$8 - 1$$

$$F_{\text{calculado}} = 1,12$$

$$F_{\text{tabelado}} = n - 1$$

$$F_{\text{tabelado}} = 8 - 1$$

$F_{\text{tabelado}} = 7$  graus de liberdade no numerador e  $\infty$  no denominador.

Na tabela F a 1% ( $p = 0,01$ ):

Distribuição de F de Snedecor  $\alpha = 1\%$

$S_1 \backslash S_2$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	20	30	120	$\infty$
1	4052	4999	5403	5625	5764	5850	5928	5982	6022	6056	6209	6261	6339	6366
2	98,50	99,00	99,17	99,25	99,30	99,33	99,36	99,37	99,39	99,40	99,45	99,47	99,49	99,50
3	34,12	30,82	29,46	28,71	28,24	27,91	27,67	27,49	27,35	27,23	26,69	26,50	26,22	26,13
4	21,20	18,00	16,69	15,98	15,52	15,21	14,98	14,80	14,66	14,55	14,02	13,84	13,56	13,46
5	16,26	13,27	12,06	11,39	10,97	10,67	10,46	10,29	10,16	10,05	9,55	9,38	9,11	9,02
6	13,75	10,92	9,78	9,15	8,75	8,47	8,26	8,10	7,98	7,87	7,40	7,23	6,97	6,88
7	12,25	9,55	8,45	7,85	7,46	7,19	6,99	6,84	6,72	6,62	6,16	5,99	5,74	5,65
8	11,26	8,65	7,59	7,01	6,63	6,37	6,18	6,03	5,91	5,81	5,36	5,20	4,95	4,86
9	10,56	8,02	6,99	6,42	6,06	5,80	5,61	5,47	5,35	5,26	4,81	4,65	4,40	4,31
10	10,04	7,56	6,55	5,99	5,64	5,39	5,20	5,06	4,94	4,85	4,41	4,25	4,00	3,91
11	9,65	7,21	6,22	5,67	5,32	5,07	4,89	4,74	4,63	4,54	4,10	3,94	3,69	3,60
12	9,33	6,93	5,95	5,41	5,06	4,82	4,64	4,50	4,39	4,30	3,86	3,70	3,45	3,36
13	9,07	6,70	5,74	5,21	4,86	4,62	4,44	4,30	4,19	4,10	3,66	3,51	3,25	3,17
14	8,86	6,51	5,56	5,04	4,69	4,46	4,28	4,14	4,03	3,94	3,51	3,35	3,09	3,00
15	8,68	6,36	5,42	4,89	4,56	4,32	4,14	4,00	3,89	3,80	3,37	3,21	2,96	2,87
16	8,53	6,23	5,29	4,77	4,44	4,20	4,03	3,89	3,78	3,69	3,26	3,10	2,84	2,75
17	8,40	6,11	5,18	4,67	4,34	4,10	3,93	3,79	3,68	3,59	3,16	3,00	2,75	2,65
18	8,29	6,01	5,09	4,58	4,25	4,01	3,84	3,71	3,60	3,51	3,08	2,92	2,66	2,57
19	8,18	5,93	5,01	4,50	4,17	3,94	3,77	3,63	3,52	3,43	3,00	2,84	2,58	2,49
20	8,10	5,85	4,94	4,43	4,10	3,87	3,70	3,56	3,46	3,37	2,94	2,78	2,52	2,42
21	8,02	5,78	4,87	4,37	4,04	3,81	3,64	3,51	3,40	3,31	2,88	2,72	2,46	2,36
22	7,95	5,72	4,82	4,31	3,99	3,76	3,59	3,45	3,35	3,26	2,83	2,67	2,40	2,34
23	7,88	5,66	4,76	4,26	3,94	3,71	3,54	3,41	3,30	3,21	2,78	2,62	2,35	2,26
24	7,82	5,61	4,72	4,22	3,90	3,67	3,50	3,36	3,26	3,17	2,74	2,58	2,31	2,21
30	7,56	5,39	4,51	4,02	3,70	3,47	3,30	3,17	3,07	2,98	2,55	2,39	2,11	2,01
40	7,31	5,18	4,31	3,83	3,51	3,29	3,12	2,99	2,89	2,80	2,37	2,20	1,92	1,80
60	7,08	4,98	4,13	3,65	3,34	3,12	2,95	2,82	2,72	2,63	2,20	2,03	1,73	1,60
120	6,85	4,79	3,95	3,48	3,17	2,96	2,79	2,66	2,56	2,47	2,03	1,86	1,53	1,38
$\infty$	6,63	4,61	3,78	3,32	3,02	2,80	2,64	2,51	2,41	2,32	1,88	1,70	1,32	1,00

$$F_{\text{tabelado}} = 2,64$$

Assim, na fitofisionomia Restinga Inicial a distribuição é aleatória:

$$F_{\text{calculado}} = 1,12 < F_{\text{tabelado}} = 2,64 = \text{o } I_\delta \text{ não é significativo, logo aceita } H_0 =$$

**Distribuição é aleatória.**

Cálculo do Índice de dispersão de Morisita ( $I_\delta$ ) na fitofisionomia Restinga

Média:

Nº de parcelas	1	2	3	4	5	6	7	8
Nº de ninhos	2	2	0	0	1	1	2	5

$$I_{\delta} = [2 (2-1)] + [2 (2-1)] + [0 (0-1)] + [0 (0-1)] + [1 (1-1)] + [1 (1-1)] + [2 (2-1)] + [5 (5-1)]$$

x 8

$$13 (13-1)$$

$$I_{\delta} = 1,33$$

Para testar a significância do  $I_{\delta}$  utilizou-se a estatística F:

$$F_{\text{calculado}} = \frac{1,33 (13 - 1) + 8 - 13}{8 - 1}$$

$$8 - 1$$

$$F_{\text{calculado}} = 1,56$$

$$F_{\text{tabelado}} = n - 1$$

$$F_{\text{tabelado}} = 8 - 1$$

$F_{\text{tabelado}} = 7$  graus de liberdade no numerador e  $\infty$  no denominador.

Na tabela F a 1% ( $p = 0,01$ ):

Distribuição de F de Snedecor  $\alpha = 1\%$

$S_1 \backslash S_2$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	20	30	120	$\infty$
1	4052	4999	5403	5625	5764	5859	5928	5982	6022	6056	6209	6261	6339	6366
2	98,50	99,00	99,17	99,25	99,30	99,33	99,36	99,37	99,39	99,40	99,45	99,47	99,49	99,50
3	34,12	30,82	29,46	28,71	28,24	27,91	27,67	27,49	27,35	27,23	26,69	26,50	26,22	26,13
4	21,20	18,00	16,69	15,98	15,52	15,21	14,98	14,80	14,66	14,55	14,02	13,84	13,56	13,46
5	16,26	13,27	12,06	11,39	10,97	10,67	10,46	10,29	10,16	10,05	9,55	9,38	9,11	9,02
6	13,75	10,92	9,78	9,15	8,75	8,47	8,26	8,10	7,98	7,87	7,40	7,23	6,97	6,88
7	12,25	9,55	8,45	7,85	7,46	7,19	6,99	6,84	6,72	6,62	6,16	5,99	5,74	5,65
8	11,26	8,65	7,59	7,01	6,63	6,37	6,18	6,03	5,91	5,81	5,36	5,20	4,95	4,86
9	10,56	8,02	6,99	6,42	6,06	5,80	5,61	5,47	5,35	5,26	4,81	4,65	4,40	4,31
10	10,04	7,56	6,55	5,99	5,64	5,39	5,20	5,06	4,94	4,85	4,41	4,25	4,00	3,91
11	9,65	7,21	6,22	5,67	5,32	5,07	4,89	4,74	4,63	4,54	4,10	3,94	3,69	3,60
12	9,33	6,93	5,95	5,41	5,06	4,82	4,64	4,50	4,39	4,30	3,86	3,70	3,45	3,36
13	9,07	6,70	5,74	5,21	4,86	4,62	4,44	4,30	4,19	4,10	3,66	3,51	3,25	3,17
14	8,86	6,51	5,56	5,04	4,69	4,46	4,28	4,14	4,03	3,94	3,51	3,35	3,09	3,00
15	8,68	6,36	5,42	4,89	4,56	4,32	4,14	4,00	3,89	3,80	3,37	3,21	2,96	2,87
16	8,53	6,23	5,29	4,77	4,44	4,20	4,03	3,89	3,78	3,69	3,26	3,10	2,84	2,75
17	8,40	6,11	5,18	4,67	4,34	4,10	3,93	3,79	3,68	3,59	3,16	3,00	2,75	2,65
18	8,29	6,01	5,09	4,58	4,25	4,01	3,84	3,71	3,60	3,51	3,08	2,92	2,66	2,57
19	8,18	5,93	5,01	4,50	4,17	3,94	3,77	3,63	3,52	3,43	3,00	2,84	2,58	2,49
20	8,10	5,85	4,94	4,43	4,10	3,87	3,70	3,56	3,46	3,37	2,94	2,78	2,52	2,42
21	8,02	5,78	4,87	4,37	4,04	3,81	3,64	3,51	3,40	3,31	2,88	2,72	2,46	2,36
22	7,95	5,72	4,82	4,31	3,99	3,76	3,59	3,45	3,35	3,26	2,83	2,67	2,40	2,34
23	7,88	5,66	4,76	4,26	3,94	3,71	3,54	3,41	3,30	3,21	2,78	2,62	2,35	2,26
24	7,82	5,61	4,72	4,22	3,90	3,67	3,50	3,36	3,26	3,17	2,74	2,58	2,31	2,21
30	7,56	5,39	4,51	4,02	3,70	3,47	3,30	3,17	3,07	2,98	2,55	2,39	2,11	2,01
40	7,31	5,18	4,31	3,83	3,51	3,29	3,12	2,99	2,89	2,80	2,37	2,20	1,92	1,80
60	7,08	4,98	4,13	3,65	3,34	3,12	2,95	2,82	2,72	2,63	2,20	2,03	1,73	1,60
120	6,85	4,79	3,95	3,48	3,17	2,96	2,79	2,66	2,56	2,47	2,03	1,86	1,53	1,38
$\infty$	6,63	4,61	3,78	3,32	3,02	2,80	2,64	2,51	2,41	2,32	1,88	1,70	1,32	1,00

$$F_{\text{tabelado}} = 2,64$$

Assim, na fitofisionomia Restinga Média a distribuição é aleatória:

$$F_{\text{calculado}} = 1,56 < F_{\text{tabelado}} = 2,64 = \text{o } I_{\delta} \text{ não é significativo, logo aceita } H_0 =$$

**Distribuição é aleatória.**

Cálculo do Índice de dispersão de Morisita ( $I_{\delta}$ ) na fitofisionomia Restinga Avançada:

N° de parcelas	1	2	3	4	5	6	7	8
N° de ninhos	3	2	6	4	2	1	4	1

$$I_{\delta} = [3 (3-1)] + [2 (2-1)] + [6 (6-1)] + [4 (4-1)] + [2 (2-1)] + [1 (1-1)] + [4 (4-1)] + [1 (1-1)]$$

$$\frac{\text{-----} \times 8}{23 (23-1)}$$

$$I_{\delta} = 1,01$$

Para testar a significância do  $I_{\delta}$  utilizou-se a estatística F:

$$F_{\text{calculado}} = \frac{1,01 (23 - 1) + 8 - 23}{8 - 1}$$

$$8 - 1$$

$$F_{\text{calculado}} = 1,03$$

$$F_{\text{tabelado}} = n - 1$$

$$F_{\text{tabelado}} = 8 - 1$$

$F_{\text{tabelado}} = 7$  graus de liberdade no numerador e  $\infty$  no denominador.

Na tabela F a 1% ( $p = 0,01$ ):

Distribuição de F de Snedecor  $\alpha = 1\%$

$S_1 \backslash S_2$	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	20	30	120	$\infty$
1	4052	4999	5403	5625	5764	5850	5928	5982	6022	6056	6209	6261	6339	6366
2	98,50	99,00	99,17	99,25	99,30	99,33	99,36	99,37	99,39	99,40	99,45	99,47	99,49	99,50
3	34,12	30,82	29,46	28,71	28,24	27,91	27,67	27,49	27,35	27,23	26,69	26,50	26,22	26,13
4	21,20	18,00	16,69	15,98	15,52	15,21	14,98	14,80	14,66	14,55	14,02	13,84	13,56	13,46
5	16,26	13,27	12,06	11,39	10,97	10,67	10,46	10,29	10,16	10,05	9,55	9,38	9,11	9,02
6	13,75	10,92	9,78	9,15	8,75	8,47	8,26	8,10	7,98	7,87	7,40	7,23	6,97	6,88
7	12,25	9,55	8,45	7,85	7,46	7,19	6,99	6,84	6,72	6,62	6,16	5,99	5,74	5,65
8	11,26	8,65	7,59	7,01	6,63	6,37	6,18	6,03	5,91	5,81	5,36	5,20	4,95	4,86
9	10,56	8,02	6,99	6,42	6,06	5,80	5,61	5,47	5,35	5,26	4,81	4,65	4,40	4,31
10	10,04	7,56	6,55	5,99	5,64	5,39	5,20	5,06	4,94	4,85	4,41	4,25	4,00	3,91
11	9,65	7,21	6,22	5,67	5,32	5,07	4,89	4,74	4,63	4,54	4,10	3,94	3,69	3,60
12	9,33	6,93	5,95	5,41	5,06	4,82	4,64	4,50	4,39	4,30	3,86	3,70	3,45	3,36
13	9,07	6,70	5,74	5,21	4,86	4,62	4,44	4,30	4,19	4,10	3,66	3,51	3,25	3,17
14	8,86	6,51	5,56	5,04	4,69	4,46	4,28	4,14	4,03	3,94	3,51	3,35	3,09	3,00
15	8,68	6,36	5,42	4,89	4,56	4,32	4,14	4,00	3,89	3,80	3,37	3,21	2,96	2,87
16	8,53	6,23	5,29	4,77	4,44	4,20	4,03	3,89	3,78	3,69	3,26	3,10	2,84	2,75
17	8,40	6,11	5,18	4,67	4,34	4,10	3,93	3,79	3,68	3,59	3,16	3,00	2,75	2,65
18	8,29	6,01	5,09	4,58	4,25	4,01	3,84	3,71	3,70	3,51	3,08	2,92	2,66	2,57
19	8,18	5,93	5,01	4,50	4,17	3,94	3,77	3,63	3,52	3,43	3,00	2,84	2,58	2,49
20	8,10	5,85	4,94	4,43	4,10	3,87	3,70	3,56	3,46	3,37	2,94	2,78	2,52	2,42
21	8,02	5,78	4,87	4,37	4,04	3,81	3,64	3,51	3,40	3,31	2,88	2,72	2,46	2,36
22	7,95	5,72	4,82	4,31	3,99	3,76	3,59	3,45	3,35	3,26	2,83	2,67	2,40	2,34
23	7,88	5,66	4,76	4,26	3,94	3,71	3,54	3,41	3,30	3,21	2,78	2,62	2,35	2,26
24	7,82	5,61	4,72	4,22	3,90	3,67	3,50	3,36	3,26	3,17	2,74	2,58	2,31	2,21
30	7,56	5,39	4,51	4,02	3,70	3,47	3,30	3,17	3,07	2,98	2,55	2,39	2,11	2,01
40	7,31	5,18	4,31	3,83	3,51	3,29	3,12	2,99	2,89	2,80	2,37	2,20	1,92	1,80
60	7,08	4,98	4,13	3,65	3,34	3,12	2,95	2,82	2,72	2,63	2,20	2,03	1,73	1,60
120	6,85	4,79	3,95	3,48	3,17	2,96	2,79	2,66	2,56	2,47	2,03	1,86	1,53	1,38
$\infty$	6,63	4,61	3,78	3,32	3,02	2,80	2,64	2,51	2,41	2,32	1,88	1,70	1,32	1,00

$F_{\text{tabelado}} = 2,64$

Assim, na fitofisionomia Restinga Avançada a distribuição é aleatória:

$F_{\text{calculado}} = 1,03 < F_{\text{tabelado}} = 2,64 = o I_{\delta}$  não é significativo, logo aceita  $H_0 =$

**Distribuição é aleatória.**

**APÊNDICE II:** Localização em coordenadas geográficas (WGS 84 – UTM) dos ninhos de *A. robusta* registrados nas fitofisionomias da RPPN Caruara.

Fitofisionomias da RPPN Caruara						
N° de ninho	Restinga Inicial		Restinga Média		Restinga Avançada	
	Y	X	Y	X	Y	X
1	7586780	287078	7587447	287017	7592977	289724
2	7587270	286899	7587371	287073	7592969	289715
3	7588545	286560	7587166	287165	7592929	289504
4	7588601	286536	7587700	286847	7592746	288714
5	7587674	287209	7591612	288469	7592765	288817
6	7587399	287299	7591478	288361	7592347	288870
7	7587091	287332	7591481	288577	7592351	288916
8	7588175	287645	7591143	288446	7592381	288980
9	7588904	286940	7592179	288996	7592444	289172
10	—	—	7592256	289194	7592459	289214
11	—	—	7592252	289242	7592500	289349
12	—	—	7592266	289278	7592852	288735
13	—	—	7592257	289365	7592914	288823
14	—	—	—	—	7593035	288877
15	—	—	—	—	7593238	288903
16	—	—	—	—	7588954	289033
17	—	—	—	—	7589058	289011
18	—	—	—	—	7588293	288391
19	—	—	—	—	7592466	289562
20	—	—	—	—	7592450	289467
21	—	—	—	—	7592365	289208
22	—	—	—	—	7592338	289153
23	—	—	—	—	7587851	290114