

VARIAÇÃO DE HIDROCARBONETOS CUTICULARES DE *Atta
sexdens* EM DIFERENTES ÉPOCAS DO ANO (HYMENOPTERA:
FORMICIDAE)

JEAN CARLOS DOS SANTOS LIMA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
JULHO – 2018

VARIAÇÃO DE HIDROCARBONETOS CUTICULARES DE *Atta
sexdens* EM DIFERENTES ÉPOCAS DO ANO (HYMENOPTERA:
FORMICIDAE)

JEAN CARLOS DOS SANTOS LIMA

Dissertação apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestrado em Produção Vegetal.

Orientador: Prof^ª. Ana Maria Matoso Viana Bailez

CAMPOS DOS GOYTACAZES – RJ
JULHO – 2018

FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pelo autor.

L732

Lima, Jean Carlos dos Santos.

VARIAÇÃO DE HIDROCARBONETOS CUTICULARES DE *Atta sexdens* EM DIFERENTES ÉPOCAS DO ANO (HYMENOPTERA : FORMICIDAE) / Jean Carlos dos Santos Lima. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2018.

37 f. : il.

Bibliografia: 28 - 37.

Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) - Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, 2018.

Orientadora: Ana Maria Matoso Viana Bailez.

1. *Atta sexdens*. 2. Hidrocarbonetos Cuticulares. 3. Variação Química. 4. Plantio de Eucalipto. 5. Mata Atlântica. I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. II. Título.

CDD - 630

VARIAÇÃO DE HIDROCARBONETOS CUTICULARES DE *Atta
sexdens* EM DIFERENTES ÉPOCAS DO ANO (HYMENOPTERA:
FORMICIDAE)

JEAN CARLOS DOS SANTOS LIMA

Dissertação apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestrado em Produção Vegetal.

Aprovada em 17 de julho de 2018

Comissão Examinadora

Prof. Omar Eduardo Bailez (D.Sc., Biologia do Comportamento) - UENF

Prof. Vinicius Siqueira Gazal (D. Sc., Produção Vegetal) - UFRRJ

Fabíola Bonicenha Endringer (D. Sc., Ecologia e Recursos Naturais) - UENF

Prof^a. Ana Maria Viana Matoso Bailez (D.Sc., Biologia do Comportamento) –
UENF
(Orientador)

“A ciência nunca resolve um problema sem criar pelo menos outros dez”.

George Bernard Shaw

AGRADECIMENTOS

A Deus por mais uma etapa concluída;

Aos meus pais Manoel Jorge Lima e Maria Aparecida Aparecia A. dos S. Lima pelo apoio e incentivo;

À minha orientadora Ana Maria Matoso Viana Bailez pelos ensinamentos, confiança, conselhos e por todo apoio durante a minha formação;

À professora Maria Cristina Canela pelos ensinamentos, paciência e pelo espaço cedido no Laboratório de Química para a realização do meu trabalho;

Aos alunos do Laboratório de Química pela ajuda;

Ao professor Omar Bailez pelos ensinamentos, amizade e companheirismo;

Aos colegas de laboratório Anália Arêdes, Jonathan Guerrero e Renata Pereira pelo companheirismo e pelas contribuições nas coletas e trabalhos de campo;

Aos amigos e companheiros de laboratório; Anália, Jonathan, Fabíola Endringer, Amanda, Will, Arli, Fabíola Pimentel, Gabriela, Igor, Renata pela amizade e momentos de descontração;

Aos colegas e demais professores do LEF que de alguma forma contribuíram com companheirismo e ensinamentos;

Aos motoristas da UENF que contribuíram com os trabalhos de campo;

A FAPERJ pela concessão da bolsa;

Obrigado a todos que de alguma forma contribuíram.

SUMÁRIO

RESUMO	v
ABSTRACT	vii
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	4
2.1 Formigas Cortadeiras.....	4
2.2 Reconhecimento Colonial.....	6
2.3 Hidrocarbonetos Cuticulares.....	8
Objetivo Geral.....	12
3. MATERIAL E MÉTODOS	13
3.1 Coleta de Indivíduos.....	13
3.2 Extração de hidrocarbonetos cuticulares.....	14
3.3 Análise Qualitativa.....	16
3.4 Análise Quantitativa.....	16
3.5 Análise Estatística.....	17
4. RESULTADOS.....	18
4.1 Análise Qualitativa.....	18
4.2 Variação do perfil cuticular químico ao longo do ano.....	20
5. DISCUSSÃO.....	24
6. CONCLUSÕES.....	27
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28

RESUMO

LIMA, Jean Carlos dos Santos, M.Sc., Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Abril de 2018. Variação de Hidrocarbonetos Cuticulares de *Atta sexdens* em Diferentes Épocas do Ano (Hymenoptera: Formicidae). Orientador: Prof^a. Ana Maria Viana Matoso Bailez.

Em formigas-cortadeiras o reconhecimento colonial entre os indivíduos de uma mesma colônia permite a integração desta e impede que intrusos explorem os recursos da colônia. Dentre as diversas formas de reconhecimento, o químico é o mais importante. Sabe-se que os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) intermediam esse reconhecimento químico. Os HCs são compostos presentes na epicutícula dos insetos e os perfis dos hidrocarbonetos são específicos formando a identidade de cada espécie. Além disso, esse perfil é dinâmico e pode ser alterado pela dieta e pelo contato mútuo entre as operárias através de lambeduras. Dessa forma, cada colônia tem sua identidade química mesmo quando as colônias são de uma mesma espécie. O presente estudo tem como objetivo verificar se ao longo de um ano ocorre variação anual de HCs em operárias de *Atta sexdens* de colônias localizadas em monocultura (eucaliptal) e em área de vegetação natural (Mata Atlântica na Estação Ecológica de Guaxindiba). Foram selecionados quatro ninhos em cada área e de cada ninho foram coletadas das trilhas 45 operárias. Ao longo de um ano foram realizadas 4 amostras, nos meses de fevereiro, abril, agosto e dezembro. As operárias

coletadas foram armazenadas em potes e levados ao freezer por uma hora. Para preparação dos extratos foram retirados 15 tóraxes que foram colocados em 0,5 ml de pentano por 10 minutos. As amostras foram secas e ressuspendidas com 50 μ l de pentano, e o volume de 1 μ l das amostras foi injetado no cromatógrafo a gás com detector por ionização de chamas (GC-FID). Verificou-se que o perfil cuticular das operárias variou quantitativamente ao longo do ano e que o ambiente pode influenciar essa variação. As colônias do plantio de eucalipto tiveram uma maior diferenciação ao longo do ano do que as provenientes da Mata Atlântica, porém, os ninhos da Mata Atlântica variaram em uma maior proporção o perfil cuticular entre si a cada mês.

ABSTRACT

LIMA, Jean Carlos dos Santos, M.Sc., Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. July, 2018. Variation of Cuticular Hydrocarbons of *Atta sexdens* in Different Periods During an Year (Hymenoptera: Formicidae). Advisor: Prof^a. Ana Maria Viana Matoso Bailez.

In leaf-cutter ants, the nestmate recognition among members from the same nest permits the integration and avoid that foreigners explore resources of the nest. There are many ways of recognition but the chemical communication is the most important. The cuticular hydrocarbons (CHs) are responsible for this chemical recognition. The CHs are epicuticular compounds in insects and they are specific forming the chemical identity. Moreover, this chemical profile is dynamic and it can be altered by food or by mutual contact among workers through the allogrooming. This work aims to verify if occurs an annual variation of the CHs in *Atta sexdens* workers of the nests located in Eucalyptus crops and Atlantic Forest. It was selected four nests in each area and each nests, 45 workers were collected on the trails. During the year, we obtained four samples in February, April, August and December. The workers collected were stored in containers and dead through freezing during one hour. The extracts were prepared with 15 thorax in 0,5 mL of pentane for 10 minutes. These samples were dried, resuspended with 50 µl of pentane and 1 µl was injected in the Gas Chromatography Flame Ionization Detector (GC-FID). As result, we verified that the chemical profile changed

quantitatively during the year and the environment can influence this variation. The nests from the eucalyptus crops demonstrated a larger variation from the other environment, but, the nests from the Atlantic Forest diversified in a larger proportion the chemical profiles from each other in each month.

1. INTRODUÇÃO

A comunicação animal é um dos tópicos mais fascinantes da biologia evolutiva, pois envolve diferentes canais sensoriais e pode ocorrer em diferentes níveis de organização, tanto interespecífico, intraespecífico ou intracolônia (Bonelli et al., 2014). Para que ocorra a comunicação é necessária a produção de estímulos ou sinais de um emissor, a propagação desses estímulos através do meio e o consequente reconhecimento desses sinais por um receptor que irá desencadear e modificar o comportamento deste (Matthews e Matthews, 2010; Bonelli et al., 2014). Essa comunicação pode ocorrer por meios visuais (Tibbetts, 2002; Sheehan e Tibbetts, 2011), sonoros (Claridge, 2005; Medeiros, 2017), táteis (Sherman et al., 1997) ou químicos (Viana et al., 2001; Plowes et al., 2014).

Os insetos eussociais como formigas, cupins e algumas abelhas e vespas possuem sistemas de reconhecimento, que possibilitam a discriminação dos indivíduos da colônia de indivíduos externos (Hölldobler e Wilson, 1990). O reconhecimento químico é principalmente importante nos insetos sociais por permitir que atos altruísticos sejam direcionados apenas a indivíduos aparentados (Martin e Drijfhout, 2009). Mais de 100 glândulas exócrinas foram descritas em insetos sociais, sendo que mais da metade destas foram encontradas em formigas (Billen, 2004). Nas secreções dessas glândulas está codificada uma ampla gama de sinais e informações como alarme, fuga, reconhecimento de companheiras e indicação da qualidade ou localização da fonte de alimento (Howard e Blomquist, 2005). Além disso, existe uma variedade de órgãos quimiossensores que estão

presentes nas antenas de insetos, no aparelho bucal e em outras partes como tarso (Blomquist e Bagnères, 2010).

Os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) nos insetos são compostos principalmente por alcanos e alcenos de cadeias simples ou ramificadas (Martin & Drijfhout, 2009). Os HCs presentes na superfície da cutícula desses insetos desempenham um importante papel na comunicação social para identificar indivíduos de mesma espécie ou que pertençam a uma mesma colônia (Blomquist e Bagnères, 2010). A função destes compostos na cutícula é a de proteger os insetos da dessecação, evitando a perda de líquido para o ambiente e também a de servir como barreira eficiente contra microrganismos (Howard & Blomquist, 2005). O perfil de hidrocarboneto é diferente para cada espécie (Martin et al., 2008a), colônias (Dahbi et al., 1996; Martin et al. 2008b), castas (Monnin & Peeters, 1999; Liebig et al., 2000) e grupos que realizam tarefas diferentes (Wagner et al., 1998; Martin & Drijfhout 2009; Valadares, 2014).

Pesquisas sobre a evolução social e comportamento usam como modelo sociedades de insetos, tais pesquisas têm focado na evolução e no papel funcional da variabilidade dos hidrocarbonetos cuticulares (Teseo et al., 2014). Uma quantidade significativa de trabalhos é conduzida para entender como pistas químicas podem permitir a discriminação em nível de colônias e ainda conter informações sobre casta, idade e estado reprodutivo de indivíduos dentro das colônias (Monnin, 2006; Smith et al., 2008).

Fatores ambientais também influenciam no padrão de hidrocarbonetos. A variedade de hidrocarbonetos cuticulares pode ser influenciada pela dieta como estudado na espécie *Formica aquilona* (Sorvari et al. 2007) e *Linepithema humile* (Liang e Silverman, 2000), que verificaram que a dieta altera os perfis de hidrocarbonetos cuticulares e no reconhecimento colonial. Richard et al. (2004) verificaram através de experimentos com minicolônias sem rainha que as operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* apresentavam comportamentos agressivos entre si quando alimentadas por substratos foliares diferentes. Valadares et al. (2015) observaram também que a dieta influenciou o comportamento de operárias de *Atta sexdens rufopilosa*. Nowbahari et al. (1990) determinaram o perfil de hidrocarbonetos cuticulares de *Cataglyphis cursor* de várias localidades e constataram que perfis cuticulares eram de colônias geograficamente próximas. Na espécie de cupim, *Coptotermes formosanus*, Haverty et al. (1996) caracterizaram a variação na mistura de hidrocarbonetos

cuticulares entre sete colônias da mesma população para avaliar diferenças na sazonalidade, eles observaram que cada colônia poderia ser separada de outras pelas proporções de seus hidrocarbonetos, além de detectarem diferenças significativas entre os meses do ano nos compostos encontrados na cutícula das operárias e dos soldados desta espécie. Wagner et al. (2001) observaram que a combinação de alta temperatura com baixa umidade relativa era responsável por aumentar a proporção de n-alcenos cuticulares na espécie de formiga *Pogonomyrmex barbatus*.

Os trabalhos que estudaram a relação do impacto de fatores ambientais no perfil cuticular das formigas foram realizados em laboratório. Assim, esse trabalho tem por objetivo verificar as variações do perfil de hidrocarbonetos cuticulares da espécie de formiga cortadeira *Atta sexdens* provenientes de diferentes locais no seu habitat natural através de coletas em campo.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Formigas Cortadeiras

As colônias de insetos sociais são grupos de indivíduos que vivem juntos, reproduzindo-se como uma unidade, o qual denota um estágio de organização acima dos organismos solitários (Wilson, 1971).

As formigas tanto quanto os cupins e algumas vespas e abelhas são considerados insetos sociais. Todas as espécies de formigas são consideradas eussociais por apresentar cuidados parentais, sobreposição de várias gerações no mesmo ninho e divisão de trabalho entre castas reprodutivas e estéreis, por isso, a eussocialidade constitui a forma mais avançada de organização social (Hölldobler e Wilson, 1990).

As formigas são insetos da ordem Hymenoptera agrupados na família Formicidae (Hölldobler e Wilson, 1990) e são encontrados em grande quantidade na maior parte dos ecossistemas terrestres (Wilson, 1971). A família Formicidae é composta por 21 subfamílias, e dentre elas, a subfamília Myrmicinae tem o maior número de espécies, sendo mais de 1000 somente na região neotropical. Essa subfamília contém o maior número de espécies polimórficas (Bolton, 2003), e entre elas se destaca a tribo Attini. Entre as Attini destaca-se um grupo denominado formigas cortadeiras que utiliza material vegetal fresco para cultivar o fungo (Hölldobler e Wilson, 1990). As formigas cortadeiras ocorrem exclusivamente na região neotropical e compreendem dois gêneros: *Atta*, conhecidas popularmente como saúvas e *Acromyrmex*, conhecidas como quenquéns (Mariconi, 1970).

A tribo Attini é a única em que seus membros cultivam fungo simbiote como fonte de alimento (Weber, 1972). A relação mutualística dessas formigas ocorre com os fungos basidiomicetos de dois gêneros: *Leucoagaricus* e *Leucocoprinus* (Agaricaceae: Leucocoprinae) (Mueller et al., 2001; Bacci et al., 2008). As rainhas no voo nupcial carregam fragmentos do fungo simbiote na bolsa infrabucal (Scott et al., 2010). Após o acasalamento, a rainha que está apta a fundar o ninho, regurgita fragmentos de micélio e inicia o jardim de fungo da colônia (Schultz, 1999; Santos et al., 2004). As operárias coletam diversos materiais não para seu próprio consumo, mas sim para cultivar o fungo do qual se alimentam (Schultz, 1999).

Algumas espécies de formigas cortadeiras são consideradas as principais causadoras de danos econômicos por cortar grande quantidade de folhas e outras partes das plantas (Cramer, 1967; Fowler, 1989; Zanetti et al., 2002). Pela sua atividade como herbívoro e por sua capacidade de modificar as propriedades do solo, as formigas cortadeiras são organismos chave na maioria dos ecossistemas neotropicais, por participar do processo de regeneração de florestas (Vasconcelos e Cherret, 1997), pois aceleram os processos de decomposição de vegetais e participam na fragmentação da matéria orgânica, ciclagem de nutrientes e dispersão de sementes (Endringer, 2011; Hölldobler e Wilson, 2011).

Além disso, algumas dessas espécies de formigas cortadeiras são endêmicas, tornando-se importantes bioindicadores dessas regiões (Fowler, 1989). Embora a grande maioria das espécies de formigas cortadeiras cause danos econômicos, o conceito de que as formigas cortadeiras são potenciais pragas é bastante enfatizado.

2.2 Reconhecimento Colonial

Nos insetos sociais, o reconhecimento de companheiros de ninho permite a integração, impede a exploração de recursos por intrusos (Lloyd, 1981; Hölldobler e Wilson, 1990; Crozier e Pamilo, 1996; Singer, 1998). Uma das condições favoráveis à evolução e manutenção da sociabilidade é a capacidade de distinguir indivíduos aparentados de intrusos, pois permite que atos altruístas sejam direcionados a indivíduos de alto parentesco (Hamilton, 1987; Hölldobler, 1995; Starks, 2004).

A presença de intrusos geralmente desencadeia comportamentos defensivos (Hölldobler e Wilson, 1990; Vander Meer e Morel, 1998), pelo reconhecimento colonial, que forma o conceito de “identidade colonial” (Lemasne, 1952). Foi demonstrado que a discriminação se faz através de sinais químicos, levando a noção de odor colonial (Wilson, 1971; Howse, 1975; Hölldobler e Michener, 1980). Cada formiga carrega uma mistura química que é reconhecida por todas as companheiras do ninho. Essa mistura gera então um padrão “template” que constitui o odor referência memorizado. Quando uma formiga encontra algum indivíduo entrando em seu ninho, ela verifica o perfil químico desse indivíduo com o padrão memorizado. O comportamento subsequente é determinado: aceitar ou rejeitar o indivíduo (Errard e Hefetz, 1997).

A diferença individual de hidrocarbonetos presente em cada formiga se transforma em um odor único, um padrão para a colônia. Estudos com a formiga *Cataglyphis niger* demonstraram que a mistura dos hidrocarbonetos ocorre quando a formiga se lambe (self-grooming) e acaba armazenando estes hidrocarbonetos na glândula pós-faringeana. Quando ocorre trofalaxia, as formigas que passam alimento uma para a outra, trocam hidrocarbonetos armazenados nessa glândula. Os hidrocarbonetos também são trocados quando uma formiga lambe uma companheira (allogrooming), estas interações produzem uma mistura que fica armazenada na glândula pós-faringeana de cada indivíduo. Posteriormente, através de “self-grooming” essa mistura é distribuída na cutícula e forma um padrão do odor colonial padronizado (Soroker et al., 1995; Soroker e Hefetz, 2000; Morgan, 2008).

O odor colonial pode ser influenciado por fatores (Blomquist e Bagnères, 2010), hereditários (Thomas e Simmons, 2008; van Zweden et al., 2010), ambientais, podendo ser um fator derivado do ambiente, como alimento (Liang e

Silverman, 2000) material de ninho (Frouz e Jilková, 2008) e também pela rainha (Endler et al., 2004; Holman et al., 2010; Helanterä et al., 2014).

O isolamento de operárias pode demonstrar como ocorre o reconhecimento de companheiros. As espécies de formigas cortadeiras *Acromyrmex octospinosus* e *Ac. Echinator* apresentaram comportamentos agressivos com as companheiras de ninhada após certo período de isolamento (Richard et al., 2007). Resultado semelhante foi relatado por Silva et al., 2008; com operárias de *Ac. subterraneus subterraneus*.

O material vegetal utilizado como substrato para o fungo pelas formigas cortadeiras, também pode interferir o processo de reconhecimento, pois estudos relataram que o sesquiterpeno β -eudesmol, presente nas folhas de *Eucalyptus maculata* foi responsável pela agressão entre operárias de *A. sexdens rubropilosa* (Marsaro et al., 2004; Marinho et al.; 2008).

Nesse contexto, parasitas sociais conseguem alterar o sistema de detecção de intrusos produzindo ou capturando os hidrocarbonetos cuticulares utilizados no reconhecimento colonial (Blomquist e Bagnères, 2010). Alguns desses parasitas sociais conseguem usar uma camuflagem química, que são sinais de reconhecimento adquiridos de seu hospedeiro ou mimetismo químico, que são sinais de reconhecimento sintetizados pelo hospedeiro ou uma combinação de ambos (Lenoir et al., 2001). Um exemplo disso são as baratas do gênero *Attaphilla* que ocorrem regularmente em colônias de formigas cortadeiras. Nehring et al., (2016) encontraram que espécies de baratas desse gênero compartilham as substâncias químicas de suas espécies hospedeiras *Atta colombica* e *Acromyrmex octospinosus* e copiam o perfil cuticular específico da colônia hospedeira.

2.3 Hidrocarbonetos Cuticulares (HCs)

As substâncias que fazem a mediação do reconhecimento entre indivíduos estão presentes na cutícula das formigas e a maioria pertence a uma classe química denominada hidrocarbonetos (Vilela e Della Lucia, 2001).

Os hidrocarbonetos são apolares e estruturalmente, suas cadeias apresentam apenas hidrogênio e carbono. Os hidrocarbonetos podem ser saturados, os alcanos ou insaturados, os alcenos e alcinos, por apresentarem dupla e tripla ligação, respectivamente em sua estrutura (Blomquist, 2010). Os hidrocarbonetos estão presentes nos lipídios cuticulares e nas glândulas exócrinas dos insetos e são encontrados na epicutícula. Muitos estudos apontam as principais funções dos HCs, sua ação contra a dessecação evitando a perda de água, funcionando como uma barreira eficiente contra microrganismos e também na forma de feromônios, atuando no reconhecimento e na identidade individual dos membros da sociedade de insetos (Lockey, 1988; Howard e Blomquist, 2005; Blomquist, 2010).

A capacidade dos insetos de suportar a dessecação foi reconhecida e estudada no século XIX por volta da década de 30, devido à presença de uma camada epicuticular (Wigglesworth, 1933; Chibnall et al., 1934; Blount et al., 1937). Na década de 60, a importância dos hidrocarbonetos foi estabelecida. O primeiro estudo completo e de análise de hidrocarbonetos em um inseto ocorreu com a barata, *Periplaneta americana*, mediante o uso de cromatografia gasosa de fase líquida (GLC) (Baker et al., 1963). Os três maiores componentes de hidrocarbonetos neste inseto, n-pentacosano, 3-metilpentacosano e (Z,Z)-6,9-heptacosadieno, representam as três maiores classes de hidrocarbonetos em insetos: n-alcanos, alcanos metil ramificados e alcenos. Os HCs compreendem compostos com cadeias de comprimento que variam de 21 a 31 ou 33 carbonos, os hidrocarbonetos com menos de 20 carbonos, geralmente têm função de feromônios ou compostos defensivos e sua volatilidade os torna inadequados como compostos cuticulares (Blomquist e Bagnères, 2010).

Estudos bioquímicos têm demonstrado que os HCs são sintetizados internamente nos oenócitos associados a células da epiderme ou células da periferia dos corpos gordurosos. A proteína lipoforina transporta os HCs via hemolinfa até a cutícula (Lockey, 1960; Blomquist e Dillwith, 1985; Blomquist e

Bagnères, 2010) sob forte influência genética (Beye et al., 2004). Os perfis de HCs são determinados pelos genótipos dos insetos (Lockey, 1991).

A mistura de hidrocarbonetos presentes na cutícula de formigas, vespas e cupins compreende compostos essenciais que servem como pistas de reconhecimento de companheiros de uma colônia (Howard e Blomquist, 2005). Autores sugeriram que os hidrocarbonetos cuticulares exercem um importante papel no reconhecimento do indivíduo (Bonavita-Cougordan et al., 1991; Dietemann et al., 2003). Nas formigas, os hidrocarbonetos cuticulares são essenciais na comunicação química entre indivíduos de uma colônia e na discriminação de indivíduos que não pertencem à colônia (Hölldobler e Wilson, 1990; Howard e Blomquist, 2005; Nunes et al., 2008). Muitos estudos relatam agressividade em operárias de colônias diferentes e distantes e atribui-se esse comportamento à diferença nos perfis cuticulares: *Camponotus vagus* (Bonavita-Cougourdan et al., 1987), *Cataglyphis cursor* (Nowbahari et al., 1990), *Cataglyphis iberica* (Dahbi et al., 1996), *Formica japonica* (Akino et al., 2004), *Pachycondyla villosa* (Lucas et al., 2005), *Linepithema humile* (Torres et al., 2007), *Formica xerophila* (Tanner, 2008), *Cerapachys biroi* (Teseo et al., 2014), *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Viana et al., 2001), *Atta sexdens rubropilosa* (Valadares, 2014) e outros.

Análises realizadas em espécies de insetos sociais mostraram que geralmente, os perfis de hidrocarbonetos são específicos (Howard, 1993; Vander Meer e Morel, 1998; Howard e Blomquist, 2005). Com isso, tem a quimiotaonomia, que é uma das áreas de pesquisa de semioquímicos, onde através dos hidrocarbonetos cuticulares é possível saber se dois insetos pertencem ou não ao mesmo táxon enquanto a quimiosistemática procura saber se um grupo em particular está relacionado de alguma forma com insetos de outro grupo (Howard, 1993). Muitas vezes uma análise morfológica de organismos pode levar a uma identificação errada, o que torna as análises envolvendo hidrocarbonetos algo de grande importância. Por exemplo, os HCs que atuam como feromônios sexuais em espécies de *Drosophila* são largamente utilizados como chaves taxonômicas (Mas e Jallon, 2005; Ishii et al., 2002; Kim et al., 2004). Muitos trabalhos comprovaram que os HCs são uma importante ferramenta para identificação auxiliar a taxonômica em coleópteros (Golden et al., 1992; Page et al., 1997); dípteras (Urech et al., 2005; Hernández-Ortiz, 2015), hemípteras (Juarez e Blomquist, 1993; Calderón-Fernández, 2011), homópteros (Lazzari et

al., 1991; Raboudi et al., 2005), isópteros (Howard et al., 1982; Aldrich et al., 2007) e himenópteros como abelhas (Smith, 1990; Santos e Nascimento, 2015) e em formigas (Nelson et al., 1980; Lucas et al., 2002; Antonialli Jr et al., 2008; Martin et al., 2008; Fox et al., 2012).

A mistura de hidrocarbonetos pode ser composta por diferentes substâncias e em diferentes proporções. Uma mesma espécie de formiga produz os mesmo tipos de hidrocarbonetos, mas o que diferencia uma colônia de outra são as proporções entre as diferentes substâncias, além disso, o odor colonial é dinâmico, muda constantemente a proporção relativa dos diferentes HCs (Dabihe Lenoir, 1998). Esse dinamismo é responsável pela identidade química de cada colônia.

O perfil de hidrocarbonetos pode ser fortemente influenciado por diversos outros fatores (Campos et al., 2012), tais como genéticos (Ferveur, 2005; Dronnet et al., 2006), idade e sexo (Chen et al., 1990; Cuvillier et al., 2001; Thomas e Simmons, 2008).

O fungo simbiote também parece ser um dos fatores que afetam o processo de reconhecimento das formigas cortadeiras. Viana et al. (2001) propõem que o fungo simbiote das formigas pode influenciar no processo de reconhecimento, pois operárias de *Acromyrmex subterraneus* conseguem distinguir fungos de sua própria colônia de fungos provenientes de outras colônias.

A especificidade de algumas tarefas nas castas de uma colônia de insetos pode ser influenciada pelo perfil de hidrocarbonetos (Wagner et al., 1998; Kaib et al., 2000; Ferreira-Caliman et al., 2010). Campos et al. (2012) constataram que na espécie de formiga *Camponotus textor* os hidrocarbonetos cuticulares variaram quantitativamente e qualitativamente entre as castas. Valadares e Nascimento (2016) verificaram que o perfil químico de *A. sexdens* varia apenas quantitativamente entre as subcastas.

A dieta também influencia na variedade de hidrocarbonetos e o perfil químico da espécie ou colônia. Sorvari et al. (2007) constataram que oferecer diferentes dietas aos pequenos formigueiros de *Formica aquilona* influenciava o seu perfil de hidrocarbonetos HCs, tornando esse perfil mais distinto dos formigueiros que recebiam a mesma dieta, os ninhos com os perfis químicos mais distintos eram mais agressivos entre si. Liang e Silverman (2000) também verificaram que diferentes dietas alteram os perfis de HCs e o reconhecimento colonial da formiga argentina *Linepithema humile*. Richard et al. (2004) verificaram

através de experimentos com minicolônias sem rainha de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* que as operárias demonstravam comportamentos agressivos entre si quando eram alimentadas por substratos foliares diferentes. Valadares et al. (2015) também observaram que a dieta influenciava no comportamento de operárias de *Atta sexdens rufopilosa*, que eram mais agressivas entre si quando recebiam diferentes dietas.

Objetivo Geral

Analisar a variação do perfil de hidrocarbonetos de formigas cortadeiras em área de plantio comercial de eucalipto e em área de vegetação natural em diferentes épocas do ano.

Objetivos específicos

- Verificar se ocorre variação do perfil cuticular de operárias de *Atta sexdens* em distintas épocas do ano;
- Verificar se as colônias de *Atta sexdens* coletadas em Mata Atlântica e em monocultura de eucalipto diferem no perfil de hidrocarbonetos cuticulares no mesmo período do ano.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Coleta de Indivíduos

Foram realizadas quatro coletas de operárias de *Atta sexdens* de ninhos localizados em um plantio comercial de eucalipto da espécie híbrida *Eucalyptus urograndis* e em um fragmento de Mata Atlântica situado na Estação Estadual Ecológica de Guaxindiba, do município de São Francisco do Itabapoana (Fig. 1).



Figura 1. Imagem por satélite das duas localidades de coleta de operárias de *Atta sexdens*. A) Plantio comercial de eucalipto situado na Fazenda Lucahe (41°04'65"O e 21°44'67"S). B) Fragmento de Mata Atlântica situado na Estação E. E. de Guaxindiba(41°10'10"O e 21°37'15"S). Fonte: Google Maps.

Em cada coleta foram coletados 45 operárias de forma aleatória ao longo da trilha de 4 ninhos (Figura 2). As coletas foram iniciadas às 18 horas com término às 20 horas. As formigas foram coletadas com uso de pinças e armazenadas em recipientes esterilizados e devidamente etiquetados. As coletas foram realizadas em diferentes épocas do ano nos meses de fevereiro, abril, agosto e dezembro.

3.2 Extração de hidrocarbonetos cuticulares

As operárias coletadas foram armazenadas em potes e levadas ao freezer durante uma hora até o processo de extração (Figura 2). Depois foram preparados os extratos cuticulares apenas com o tórax para reduzir a

contaminação com o conteúdo de glândulas de outras partes do corpo da formiga, como cabeça e abdomen. Para extração dos hidrocarbonetos cuticulares utilizou-se como solvente o pentano. De cada amostra foram preparados três extratos com 15 tóraxes que foram imersos em vials contendo 0,5mL de pentano por 10 minutos (Figura 2). As formigas foram retiradas após o tempo de 10 minutos e o solvente foi evaporado com auxílio de um balão com gás inerte (argônio), de acordo com a metodologia empregada por Valadares (2016) com modificações. Os extratos secos foram conservados em freezer a 4°C até o momento da realização das análises cromatográficas.

A análise química dos extratos cuticulares foi realizada em cooperação com o Laboratório de Química da UENF (LCQUI/CCT) utilizando-se cromatografia gasosa com detector por ionização de chamas (GC-FID) com as seguintes especificações:

- Coluna DB-5 de 30 m; 0,25 mm de d.i. e 0,25 µm de espessura do filme;
- Gás de arrastre: Hidrogênio (H₂).

Os programas de aquecimento utilizados foram:

- Temperatura inicial da coluna: 80°C (1 min);
- Temperatura final da coluna: 280°C (10 min);
- Gradiente de aquecimento: 10°C/min (44 min);
- Temperatura do injetor: 250°C;
- Temperatura do detector: 250°C.



Figura 2. Metodologia empregada para coleta e armazenamento das formigas: A) Coletas nas trilhas. B) Formigas armazenadas em potes de plástico esterelizados e levados ao freezer durante uma hora. C) Vial com 15 tóraxes de operárias e solvente.

Para comparar os espectros de substâncias cuticulares das diferentes colônias de *Atta sexdens* nas duas áreas estudadas foram realizadas análises qualitativas e quantitativas dos perfis cuticulares.

3.3 Análise Qualitativa

Para análise qualitativa foi feita a determinação das substâncias que compõem o perfil cuticular das formigas através da cromatografia gasosa acoplada à espectrometria de massa. Os extratos foram analisados em Cromatógrafo a Gás modelo GC-2010 acoplado a Espectrômetro de Massas modelo GCMS-QP2010 Plus (Shimadzu®). As condições da análise cromatográfica foram: Coluna DB-5 de 30 m de comprimento, 0,25 de diâmetro e 0,25 um de espessura do filme, hélio como gás de arraste; ionização por impacto de elétrons (IE) 70 eV e obtenção do fragmentograma de íons totais (TIC), foram submetidos a pressão interna da coluna de 95 kPa; fluxo de gás na coluna 1,62 mL/min; temperatura inicial da coluna 80 °C (1 min), temperatura final da coluna 230 °C, temperatura do injetor 200 °C; temperatura do detector 300 °C. A identificação dos compostos foi baseada em comparação ao espectro de massas da biblioteca do GC-MS. Também foi utilizado um cromatograma de padrões para o auxílio na identificação através da comparação do tempo de retenção.

3.4 Análise Quantitativa

Os extratos secos foram ressuspensos com 50 µl pentano e 1 µl dessa amostra foi injetada no cromatógrafo a gás de acordo com as especificações já relatadas acima. Foram feitos três cromatogramas para cada ninho, sendo 4 ninhos em cada área e 4 coletas durante o ano (fevereiro, abril, agosto e dezembro).

Foram selecionados 10 picos identificados através da espectrometria de massa e foi calculada a proporção relativa da superfície de cada pico. Os picos

selecionados foram os mesmos tanto dos cromatogramas provenientes baseando-se no mesmo tempo de retenção de cada composto.

3.5 Análise Estatística

Para comparar os perfis químicos cuticulares das operárias de formigas de cada local e em cada período foi realizada uma análise discriminante. Para isto consideraram 10 picos que foram comuns a todas as amostras.

4. RESULTADOS

4.1 Análise Qualitativa

Vinte e um picos foram detectados nos cromatogramas (tabela 1) e dez foram selecionados para realizar as comparações quantitativas entre colônias de duas áreas das distintas épocas do ano (Fig. 3).

O perfil cuticular das operárias das duas áreas é composto majoritariamente por hidrocarbonetos de cadeia longa indo de 21 a 36 carbonos. Não foi possível identificar todos os compostos dos extratos provenientes de amostras de plantio de eucalipto e de Mata Atlântica (Fig. 3).

Tabela 1. Hidrocarbonetos cuticulares de operárias de *Atta sexdens* de ninhos localizados em plantios de eucalipto (E) e Mata Atlântica (M). Os picos de 1 a 10 foram selecionados para comparações quantitativas das amostras e esses picos correspondem aos da figura 4A.

Comp. Selecionado	Componente	M	E
	n-Ácido Hexadecanoico	X	
	2-bromo-2-metil-butano	X	
	Ácido Oleico	X	
	1,1-Tricosene	X	
	2,6,10,14-tetrametil-heptadecano	X	
	Nitrous Acid, Butyl Ester		X
	6-Dodecenol		X
	Ácido dodecanóico, 2-iodo		X
	1-Tridecin-4-ol		X
1	2,6,10,14-tetrametil-heptadecano		X
2	Não Identificado	X	X
	Não Identificado	X	X
3	Tetracosano	X	X
	Não Identificado		X
4	Hexacosano		X
	8-hexil-pentadecano	X	X
	1-Eicosino		X
5	Heptacosano	X	X
6	Nonacosano	X	X
	3,7,11-trimetil-dodecadien-1-ol	X	
7	Tritriacontano	X	X
	2,6,10-trimetil-dodecano	X	X
8	Tetratriacontano	X	X
	2,6,10,15-tetrametil-heptadecano	X	X
9	Pentatriacontano	X	X
	2,2-dimetil-1-decanol	X	
10	Hexatriacontano	X	X

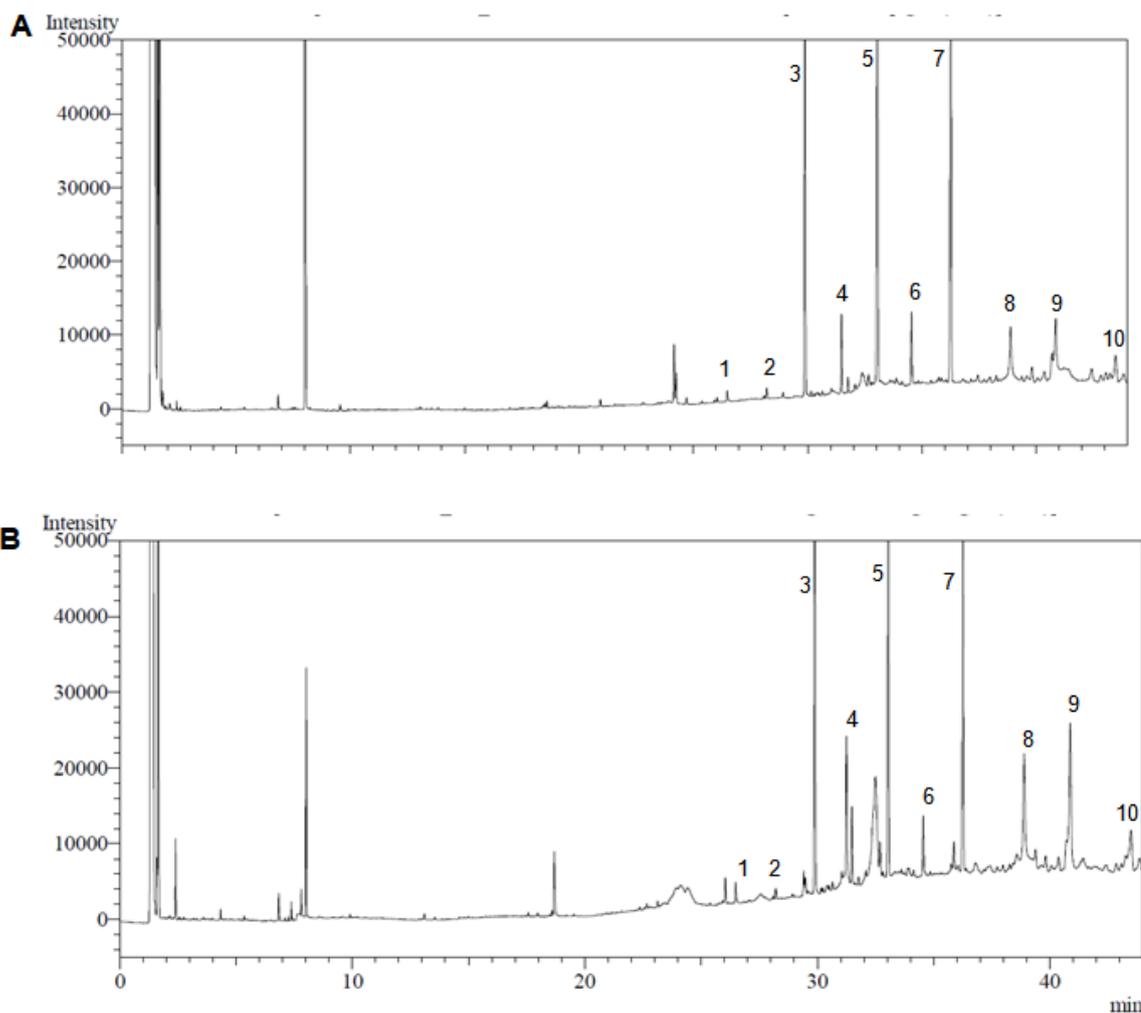


Figura 3. Cromatogramas do extrato cuticular de operárias de *Atta sexdens* com os 10 picos selecionados para a análise quantitativa. A) Cromatograma referente à amostra de eucalipto. B) Cromatograma referente à amostra de mata atlântica.

4.2 Variação do perfil cuticular químico ao longo do ano

As figuras 4 e 5 representam a separação de amostras de acordo com o período do ano.

A análise discriminante dos perfis cuticulares das quatro colônias permitiu verificar como o perfil muda ao longo do ano, tanto para formigas provenientes do plantio de eucalipto ($F_{(24,15)} = 7,6523$ $p \leq 0,0001$) quanto para formigas provenientes da Mata Atlântica ($F_{(24,15)} = 2,4862$ $p \leq 0,0356$). As elipses representam o limite de confiança ($p = 0.05$).

Nas amostras do plantio de eucalipto verificou-se que ao longo do ano ocorre alteração do perfil químico de todos os ninhos com pouca variação entre ninhos do mesmo período de amostragem. Na função 1 o pico 5 (heptacosano)

(correlação de 0,0518) foi o que mais contribuiu para a discriminação entre os períodos. Na função 2, o pico 9 (pentatriacontano) (correlação de 0,0312) foi o que mais contribuiu para a discriminação (Figura 4).

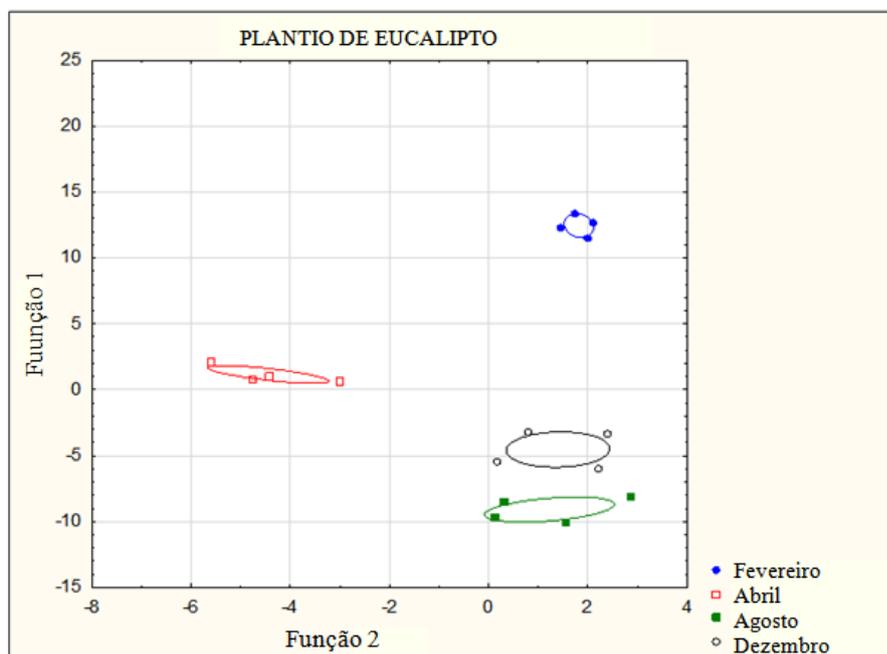


Figura 4. Análise discriminante dos extratos cuticulares de operárias de *Atta sexdens* de ninhos localizados em plantio de eucalipto coletados em fevereiro, abril, agosto e dezembro de 2017.

A análise discriminante do perfil cuticular de operárias da Mata Atlântica, também prova uma variação do perfil cuticular ao longo do ano. Entretanto, não se constata uma separação dos grupos de amostras de dezembro e fevereiro.

Na função 1 o pico 9 (pentatriacontano) (correlação de 0,2832) foi o que mais contribuiu para a discriminação. Na função 2, o pico 8 (tetratriacontano) (correlação de 0,4908) (Figura 5).

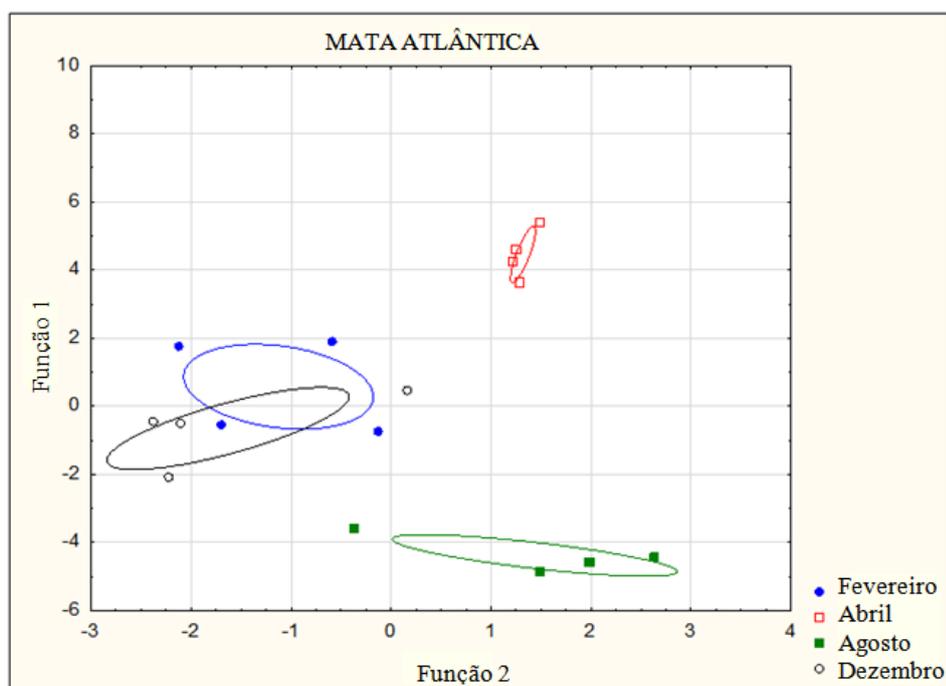


Figura 5. Análise discriminante dos extratos cuticulares de operárias de *Atta sexdens* de ninhos localizados na Mata Atlântica coletados em fevereiro, abril, agosto e dezembro de 2017.

Para analisar a diferença entre estações secas e chuvosas, apenas os dados de agosto e dezembro da mata e do eucaliptal foram confrontados (Fig. 6).

A análise discriminante dos dados demonstrou que apesar de o perfil de cada grupo discriminar-se claramente, o perfil cuticular das operárias tanto da mata atlântica quanto do plantio de eucalipto variou de forma similar. No mês de agosto, os perfis químicos dos ninhos da Mata Atlântica e do plantio de eucalipto são similares. Na função 1 o pico 7 (tritriacontano) (correlação de 0,2611) foi o que mais contribuiu para a discriminação, na função 2 foi o pico 4 (hexacosano) (correlação de 0,1642) (Fig. 6). Desse modo, enquanto que a separação dos grupos do plantio de eucalipto ocorre principalmente por diferenças quantitativas de tritriacontano, a discriminação dos perfis de HC de formigas da Mata Atlântica ocorre entre períodos principalmente por diferenças quantitativas de hexacosano.

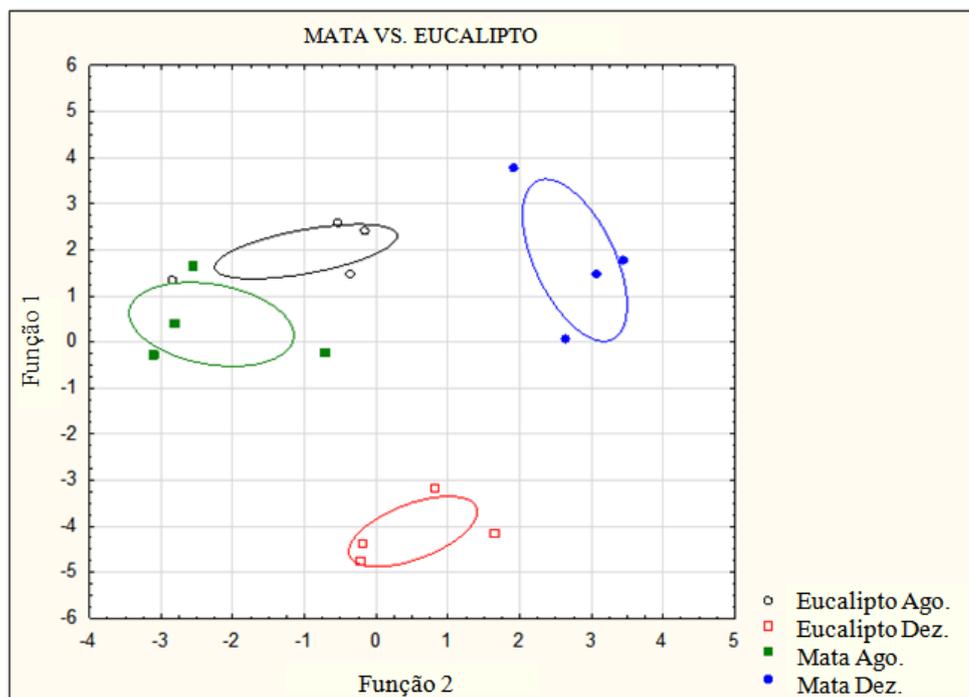


Figura 6. Análise discriminante dos extratos cuticulares de operárias de *Atta sexdens* de ninhos localizados no plantio de eucalipto e na Mata Atlântica coletados em agosto e dezembro de 2017.

5. DISCUSSÃO

Os dados de HC dos ninhos provenientes da área com pouca variedade de recursos vegetais como é a monocultura de eucaliptos, apresentaram uma menor dispersão a cada mês, que aqueles da Mata Atlântica. Apesar de os ninhos se discriminarem ao longo do tempo, a proximidade entre eles na representação gráfica das funções discriminantes demonstra que ocorre pouca variação entre os perfis químicos desses ninhos. Richard et al. (2004) verificaram através de minicolônias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* ao oferecerem as mesmas dietas, as minicolônias apresentavam perfil químico semelhante. Valadares e Nascimento (2015) alimentaram duas colônias de *Atta sexdens* com folhas e pétalas de rosa e outras duas com *Lagerstroemia* sp. durante 60 dias e depois, as quatro colônias receberam flores e folhas de *Hibiscus* sp. por 60 dias.

Durante o período com diferentes dietas, as colônias tiveram perfis químicos distintos, quando receberam a mesma dieta, as diferenças químicas foram reduzidas. No nosso trabalho, as amostras de cada período de plantio de eucalipto apresentaram menor dispersão que as amostras de Mata Atlântica. Provavelmente, as diferenças maiores dos perfis de HCs dos ninhos de Mata Atlântica ocorrem pela maior disponibilidade e variedade da vegetação.

A variação em alguns períodos do ano do perfil cuticular da formiga *Atta sexdens* ocorreu tanto no plantio de eucalipto quanto na Mata Atlântica, provavelmente o substrato vegetal parece não ser o único responsável por tal discriminação. Os perfis químicos das colônias do eucaliptal tiveram maior variação ao longo do tempo. Por ser o eucalipto praticamente o único recurso a ser forrageado pelas operárias neste ambiente sugere-se que as variações químicas ao longo do tempo possa afetar também o perfil químico das operárias.

Araujo et al. (2010) observaram que a quantidade de óleos essenciais na espécie de eucalipto *Eucalyptus urograndis* variava de acordo com as estações, no período de verão havia uma maior perda de óleo do que o correspondente ao inverno. Estudos também relatam que substâncias químicas em plantas podem alterar o padrão de HCs em operárias de formigas-cortadeiras. Marinho et al. (2008) observaram que o contato de operárias de *A. sexdens rubropilosa* com o sesquiterpeno β -eudesmol encontrado nas folhas de *E. maculata* alterava o padrão de reconhecimento entre operárias e desencadeava comportamentos agressivos dessas operárias com seus companheiros de ninho. Porém, na literatura há uma escassez de estudos que correlacionem o impacto dessas mudanças químicas do substrato foliar no perfil químico cuticular de formigas cortadeiras em seu ambiente natural. Sabe-se que as operárias conseguem distinguir compostos prejudiciais à colônia nos substratos foliares, ocasionando uma preferência por folhas frescas, secas ou outras partes da planta.

O perfil químico dos ninhos da Mata Atlântica variou ao longo do ano. Porém, a discriminação não ocorreu entre as amostras dos meses de dezembro e fevereiro. Os dados dos ninhos de cada período de amostragem se dispersaram mais que os dados de ninhos do eucaliptal. Supomos que tal fato possa ocorrer devido à maior disponibilidade de espécies de plantas na Mata Atlântica, que possibilita que cada ninho possa forragear espécies diferentes, evitando que determine de forma acentuada o perfil químico cuticular das operárias. Mesmo assim, com uma maior disponibilidade de alimentos, as formigas-cortadeiras selecionam poucas espécies para o seu forrageio. Berish (1986), na Costa Rica, observou que mesmo com aproximadamente 300 espécies de vegetais disponíveis para forrageio, *Atta cephalotes* forrageou menos de 10 espécies. Endringer (2011) determinou que a espécie *Atta robusta* ao longo de um ano forrageia recursos de 32 táxons na restinga, porém, a maior proporção correspondeu a um reduzido número de espécies.

Outro ponto importante a ser considerado, são as variações do ambiente ao longo do ano. Neste estudo, os meses de abril e agosto, as colônias apresentaram perfis químicos cuticulares bem discriminados do que os demais. Esses meses correspondem à estação de seca na região norte do Rio de Janeiro (outono e inverno). Nessa mesma região, Endringer (2011) observou o comportamento de forrageio da formiga *Atta robusta* e verificou que ao longo do

ano, essa espécie forrageava preferencialmente folhas frescas, porém, em períodos como outono, em que ocorria uma maior incidência de folhas secas, a *A. robusta* forrageava este recurso em uma proporção maior do que em outras épocas, assim como ao período correspondente à primavera, demonstrou um maior forrageio de flores.

Na Mata Atlântica, as colônias de fevereiro e dezembro apresentaram perfil químico mais próximo e ao comparar período de estação seca e chuvosa da mata atlântica e do eucaliptal, as colônias apresentaram semelhança estatística no mês de agosto. Os meses de fevereiro e dezembro, na Mata Atlântica corresponderam a períodos chuvosos, assim como o mês de agosto corresponde a um período seco. Wirth et al. (1997) ao estudarem diferenças sazonais na atividade de forrageio da formiga cortadeira *A. colombica*, constataram que períodos chuvosos, impediam a formação de trilhas, entretanto, esse período era o de maior incidência de folhas frescas, o que favorece também a atividade de corte. Assim como, os autores também constataram que na estação seca, havia uma diminuição no forrageio de folhas verdes em contraste a um alto forrageio de outros tipos de material vegetal. No período de seca houve maior transporte de flores e folhas amarelas. De alguma forma, estas mudanças ambientais participam nesse processo de distinção de perfil químico demonstrado nos resultados da colônia mata atlântica e eucaliptal.

6. CONCLUSÕES

- Em formigueiros da espécie *Atta sexdens* no campo, os perfis químicos cuticulares das formigas variam ao longo do ano;
- Em área de monocultura de *Eucalyptus urograndis*, os perfis cuticulares das colônias apresentam uma menor variação quando comparados aos ninhos de mata atlântica;
- As variações químicas no perfil cuticular podem ser influenciadas pelas mudanças ambientais ao longo do ano;
- Colônias de *A. sexdens*, localizadas em área de Mata Atlântica e plantio de eucalipto apresentam alterações quantitativas no perfil cuticular das operárias.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Akino, T., Yamamura, K., Wakamura, S., Yamaoka, R. (2004). Direct behavioral evidence for hydrocarbons as nestmate recognition cues in *Formica japonica* (Hymenoptera: Formicidae). *Applied Entomology and Zoology*, 39(3), 381–387.

Araujo, Fabíola Oliveira Lino de et al. Constituintes químicos e efeito ecotoxicológico do óleo volátil de folhas de *Eucalyptus urograndis* (Mirtaceae) (2010). *Quím. Nova* [online], vol.33, n.7 [cited 2018-09-15], pp.1510-1513.

Bagnères, A. G. & Blomquist, G. J. (2010). Site of synthesis, mechanism of transport and selective deposition of hydrocarbon. Em: Blomquist, G. J. & Bagnères, A. G. Eds. *Insect Hydrocarbons: Biology, biochemistry and Chemical Ecology*. Cambridge University Press.

Bacci, J.M., Solomon, E.E., Silva-Pinhati A.C.O, Mueller U.G., Martins V.G., Carvalho, A.O.R., Vieira L.G.E. (2008) Phylogeny of leafcutter ants in the genus *Atta fabricius* (Formicidae: Attini) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Mol Phyl Evol.* 52:427–437.

Baker, G. L., Vroman, H. E., & Padmore, J. (1963). Hydrocarbons of the American cockroach. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 13(5), 360-365.

Billen, J. (2004) Morphology of exocrine glands in social insects with special emphasis on the contribution by Italian researchers. *Insectes Soc. Life*5:69–75.

Berish, C. W. (1986). Leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*) select nitrogen-rich forage. *American Midland Naturalist*, 268-276.

Beye, M., Neumann, P., Moritz, R.F.A. (2004) Nestmate recognition and the genetic gestalt in the mound-building ant *Formica polyctena*. *Insectes Soc.* 44, 49–58.

Blomquist, G. J., Dillwith, J.W. (1985) Cuticular lipids. In *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, vol. 3 (eds G. A. Kerkut & L. I. Gilbert), pp. 117–154. Oxford, UK: Pergamon Press.

Blomquist, G.J., Bagnères, A.G., (2010) Structure and analysis of insect hydrocarbons. In: Blomquist, G. H. (Ed). *Insect Hydrocarbons*. Cambridge University Press, Cambridge, 19-34 pp.

Blount, B. K., Chibnall, A. C., & El Mangouri, H. A. (1937). The wax of white pine chermes. *Biochemical Journal*, 31(8), 1375.

Bolton, B. (2003). *Synopsis and classification of Formicidae*. American Entomological Institute.

Bonavita-Cougourdan, A., J. L. Clément, and Cl Lange. "Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop." *Journal of Entomological Science* 22.1 (1987): 1-10.

- Bonavita-Cougourdan A., Theraulaz G., Bagnères A.G., Roux M., Pratte M. (1991) Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus*. *Christ. Comp. Biochem. Physiol.* 100B:667–80.
- Bonelli, M., Lorenzi, M. C., Christidès, J. P., Dupont, S., & Bagnères, A. G. (2014). Population Diversity in Cuticular Hydrocarbons and mtDNA in a Mountain Social Wasp. *J. chem. Ecol.*, 41(1), 22–31.
- Calderón-Fernández, G. M., Girotti, J. R., & Juárez, M. P. (2011). Cuticular hydrocarbons of *Triatoma dimidiata* (Hemiptera: Reduviidae): intraspecific variation and chemotaxonomy. *Journal of medical entomology*, 48(2), 262-271.
- Campbell P., Pasch B., Pino J.L., Crino O.L., Phillips M., Phelps S.M. (2010) Geographic variation in the songs of neotropical singing mice: testing the relative importance of drift and local adaptation. *Evolution* 64:1955–1972
- Campos, M.C.G.C., Campos, M.L.G., Turatti, I.C., Nascimento, F.S. (2012) Cuticular hydrocarbon variation of castes and sex in the weaver ant *Camponotus textor* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*. 59: 1025-1035.
- Chen, C. S., Mulla, M. S., March, R. B., & Chaney, J. D. (1990). Cuticular hydrocarbon patterns in *Culex quinquefasciatus* as influenced by age, sex, and geography. *Bulletin of the Society for Vector Ecology*, 15(2), 129-139.
- Chibnall, A. C., Piper, S. H., Pollard, A., Williams, E. F., & Sahai, P. N. (1934). The constitution of the primary alcohols, fatty acids and paraffins present in plant and insect waxes. *Biochemical Journal*, 28(6), 2189.
- Choe, J.C., Crespi, B J. (1997) The evolution of social behavior in insects and arachnids. *Proc. R. Soc. Lond.*, New York: Cambridge University Press.
- Cramer, H.H. (1967). Plant protection and world crop production. *Pflanzenschutz Nachrichten* 20:1 - 524.
- Crozier, R.H., Pamilo, P. (1996). Evolution of Social Insect Colonies: Sex Allocation and Kin Selection. Oxford University Press, Oxford.
- Cuvillier-Hot, V., Cobb, M., Malosse, C., & Peeters, C. (2001). Sex, age and ovarian activity affect cuticular hydrocarbons in *Diacamma ceylonense*, a queenless ant. *Journal of Insect Physiology*, 47(4-5), 485-493.
- Dahbi, A., Cerdá, X., Hefetz, A., & Lenoir, A. (1996). Social closure, aggressive behavior, and cuticular hydrocarbon profiles in the polydomous ant *Cataglyphis iberica* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Chemical Ecology*, 22(12), 2173-2186.
- Dale, J., Lank, D.B., Reeve, H.K. (2001) Signaling individual identity versus quality: a model and case studies with ruffs, queleas, and house finches. *Am. Nat.* 158, 75–86.
- Della Lucia, T. M. C. "Formigas cortadeiras: da bioecologia ao manejo." *da UFV* (2011).

Dietemann, V., Peeters, C., Liebig, J., Thivet, V. (2003). Cuticular hydrocarbons mediate discrimination of reproductives and nonreproductives in the ant *Myrmecia gulosa*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100: 10341-10346.

Dronnet, S., Lohou, C., Christides, J. P., & Bagnères, A. G. (2006). Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *Journal of Chemical Ecology*, 32(5), 1027.

Endler, A., Liebig J. & Hölldobler B., 2006. Queen fertility, egg marking and colony size in the ant *Camponotus floridanus*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 59:490–499

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.

Errard, C., & Hefetz, A. (1997). Label familiarity and discriminatory ability of ants reared in mixed groups. *Insectes Sociaux*, 44(3), 189-198.

Ferveur, J. F. (2005). Cuticular hydrocarbons: their evolution and roles in *Drosophila* pheromonal communication. *Behavior genetics*, 35(3), 279.

Ferreira-Caliman, M. J., Nascimento, F. S., Turatti, I. C., Mateus, S., Lopes, N. P., & Zucchi, R. (2010). The cuticular hydrocarbons profiles in the stingless bee *Melipona marginata* reflect task-related differences. *Journal of insect physiology*, 56(7), 800-804.

Fielder A.M. (1904) Power of recognition among Ants. *Biol. Bull.* 7, 227-250.

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. *Environ. Manag.* 13:671-675.

Fox, E.G.P., Pianaro, A., Solis, D.R., Delabie, J.H.C., Vairo, B. C., Machado, A.M.; Bueno, O.C. (2012). Intraspecific and Intracolony Variation in the Profile of Venom Alkaloids and Cuticular Hydrocarbons of the Fire Ant *Solenopsis saevissima* Smith (Hymenoptera:Formicidae), 2012. *Psyche*, vol. 2012, 10 p., 2012.

Frouz, J., & Jilková, V. (2008). The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 11(11), 191-199.

Golden, K.L., Meinke, L.J., Stanleysamuelson, D.W. (1992) Cuticular hydrocarbon discrimination of *Diabrotica* (Coleoptera, Chrysomelidae) sibling species. *Annals of the Entomological Society of America*, 85(5), 561–570.

Haverty, M. I., Grace, J. K., Nelson, L. J., & Yamamoto, R. T. (1996). Intercaste, intercolony, and temporal variation in cuticular hydrocarbons of *Copotermes*

- formosanus shiraki* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Chemical Ecology*, 22(10), 1813-1834.
- Helanterä, H., Martin, S. J. & Ratnieks, F. L. W., 2014. Recognition of nestmate eggs in the ant *Formica fusca* is based on queen derived cues. *Current Zoology*, 60, pp.131–136.
- Hernández, J. V., López, H., & Jaffe, K. (2002). Nestmate recognition signals of the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Journal of Insect Physiology*, 48(3), 287-295.
- Hernández-Ortiz, V., Canal, N. A., Salas, J. O. T., Ruíz-Hurtado, F. M., & Dzul-Cauich, J. F. (2015). Taxonomy and phenotypic relationships of the *Anastrepha fraterculus* complex in the Mesoamerican and Pacific Neotropical dominions (Diptera, Tephritidae). *ZooKeys*, (540), 95.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. (1990) *The ants*. The Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts, 732 p.
- Hölldobler, B. (1995). The chemistry of social regulation: multicomponent signals in ant societies. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 92:19–22.
- Hölldobler, B., & Michener, C. D. (1980). Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera. *Mechanisms of identification and discrimination in social Hymenoptera.*, 35-58.
- Hölldobler, B., Wilson E.O. (2011). *The leafcutter ants. Civilization by instinct*. New York: W. W. Norton & Co. Ltd., 2010. Paperback. 160 pp.
- Holman, L., Jørgensen, C., Nielsen, J. & d'Etorre, P., 2010. Identification of an ant queen pheromone regulating worker sterility. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1701), pp.3793–3800.
- Howard R.W., McDaniel C.A., Nelson D.R., Blomquist G.J., Gelbaum, L.T., Zalkow, L.H. (1982) Cuticular hydrocarbons of *Reticulitermes virginicus* (Banks) and their role as potential species and caste recognition cues. *J. chem. Ecol.* 8, 1227-1239.
- Howard R.W. (1993) Cuticular hydrocarbons and chemical communication. In *Insect Lipids: Chemistry, Biochemistry and Biology*, ed. DW Stanley Samuelson, DR Nelson, pp. 179–226. Lincoln: Univ. Neb. Press
- Howard, R.W., Blomquist, G.J. (2005). Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annu. Rev. Entomol.* 50:371–393.
- Howse, P. E. (1975). Chemical defences of ants, termites and other insects: some outstanding questions. In *Le Masne, G.: Pheromones and defensive secretions in social insects. The proceedings of a symposium held on 18th, 19th and 20th September, 1975, at the University of Dijon.* (pp. 23-40). International Union for the Study of Social Insects (French Section).
- Ishii, K., Hirai, Y., Katagiri, C. and Kimura, M. T. (2002). Sexual isolation and cuticular hydrocarbons in *Drosophila elegans*. *Heredity*, 87, 392–399.

- Junior, W. A., Suárez, Y. R., Izida, T., Andrade, L. H. C., & Lima, S. M. (2008). Intra-and interspecific variation of cuticular hydrocarbon composition in two *Ectatomma* species (Hymenoptera: Formicidae) based on Fourier transform infrared photoacoustic spectroscopy. *Genetics and Molecular Research*, 7(2), 559-566.
- Kaib, M., Eisermann, B., Schoeters, E., Billen, J., Franke, S., & Francke, W. (2000). Task-related variation of postpharyngeal and cuticular hydrocarbon compositions in the ant *Myrmecaria eumenoides*. *Journal of Comparative Physiology A*, 186(10), 939-948.
- Kim, Y. K., Phillips, D. R., Chao, T. and Ehrman, L. (2004). Developmental isolation and subsequent adult behavior of *Drosophila paulistorum*. VI. Quantitative variation in cuticular hydrocarbons. *Behav. Genet.*, 34, 385–394.
- Lazzari, S. M. N., Swedenborg, P. D., & Jones, R. L. (1991). Characterization and discrimination of three Rhopalosiphum species (Homoptera: Aphididae) using cuticular hydrocarbons and cuticular surface patterns. *Comparative biochemistry and physiology: B: Comparative biochemistry*.
- Lemasne, G. (1952). Les échanges alimentaires entre adultes chez la fourmi *Ponera eduardi* Forel. *COMPTES RENDUS HEBDOMADAIRES DES SEANCES DE L ACADEMIE DES SCIENCES*, 235(23), 1549-1551.
- Lenoir, A., D'Ettoire, P., Errard, C. and Hefetz, A. (2001). Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annu. Rev. Entomol.*, 46, 573–599.
- Liang, D., & Silverman, J. (2000) "You are what you eat": diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the Argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwissenschaften*, 87(9), 412-416.
- Lima, C. A., Della Lucia, T. M., Ribeiro, M. M., & Viana-Bailez, A. M. M. (2006). role of seasonality on load transport and polymorphism in the grass-cutting ant *Atta bisphaerica* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*.
- Lloyd, J. E. (1981). Sexual selection: individuality, identification, and recognition in a bumblebee and other insects. *The Florida Entomologist*, 64(1), 89-118.
- Lockey, K.H. (1960). The thickness of some insect epicuticular wax layers. *Journal of Experimental Biology*, 37(2), 316-329.
- Lockey, K.H. (1988). Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 89(4), 595-645.
- Lockey, K.H. (1991) Insect hydrocarbon classes implications for chemotaxonomy. *Insect Biochem.*, 21, 91–97.
- Lucas, C., Pho, D. B., Jallon, J. M., & Fresneau, D. (2005). Role of cuticular hydrocarbons in the chemical recognition between ant species in the

Pachycondyla villosa species complex. *Journal of insect physiology*, 51(10), 1148-1157.

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

Marinho, C. G. S., Della Lucia, T. M. C., Ribeiro, M. M. R., Magalhães, S. T. V., Guedes, R. N. C. & Jham, G. N. 2008. Interference of β -eudesmol in nestmate recognition in *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Bulletin of Entomological Research*, 98(05), pp.467–473.

Marsaro Jr., A. L., Souza, R. C., Della Lucia, T. M. C., Fernandes, J. B., Silva, M. F. G. F. & Vieira, P. C. 2004. Behavioral changes in workers of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* induced by chemical components of *Eucalyptus maculata* leaves. *Journal of Chemical Ecology*, 30, pp. 1771–1780.

Martin, S. J., Helanterae, H., & Drijfhout, F. P. (2008). Evolution of species-specific cuticular hydrocarbon patterns in Formica ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95(1), 131-140.

Martin, S., & Drijfhout, F. (2009). A review of ant cuticular hydrocarbons. *Journal of chemical ecology*, 35(10), 1151.

Martin, S. J., Vitikainen, E., Helanterä, H., & Drijfhout, F. P. (2008). Chemical basis of nest-mate discrimination in the ant *Formica exsecta*. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 275(1640), 1271–1278.

Mas, F., & Jallon, J. M. (2005). Sexual isolation and cuticular hydrocarbon differences between *Drosophila santomea* and *Drosophila yakuba*. *Journal of chemical ecology*, 31(11), 2747-2752.

Matthews, R. W. e Matthews, J. R. (2010). *Insect behavior* (2ª edição). Dordrecht, Holanda: Springer.

Medeiros, Jeniffer da Câmara. Comunicação acústica em *Neoponera villosa* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). 2017. 82f. Tese (Doutorado em Psicobiologia) - Centro de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Natal, 2017.

Monnin, T. & Peeters, C., 1999. Dominance hierarchy and reproductive conflicts among subordinates in a monogynous queenless ant. *Behavioral Ecology*, 10, pp. 323-332.

Monnin, T. (2006). Chemical recognition of reproductive status in social insects. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 515-530).

Morgan D. (2008) Chemical sorcery for sociality: Exocrine secretions of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 11, pp. 79–90.

Mueller, U. G., Schultz, T. R., Currie, C. R., Adams, R. M., & Malloch, D. (2001). The origin of the attine ant-fungus mutualism. *The Quarterly Review of Biology*, 76(2), 169–197.

Nehring, V., Dani, F. R., Calamai, L., Turillazzi, S., Bohn, H., Klass, K. D., & d'Ettorre, P. (2016). Chemical disguise of myrmecophilous cockroaches and its implications for understanding nestmate recognition mechanisms in leaf-cutting ants. *BMC ecology*, 16(1), 35.

Nowbahari E., Lenoir A., Clément J. L., Lange C., Bagnères A. G. and Joulie C. (1990) Individual, geographical and experimental variation of cuticular hydrocarbons of the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae): their use in nest and subspecies recognition. *Biochem. Syst. Ecol.* 18, 63-73.

Nunes, T. M., Nascimento, F. S., Turatti, I. C., Lopes, N. P., & Zucchi, R. (2008). Nestmate recognition in a stingless bee: does the similarity of chemical cues determine guard acceptance?. *Animal Behaviour*, 75(3), 1165-1171.

Page, M., Nelson, L. J., Blomquist, G. J., & Seybold, S. J. (1997). Cuticular hydrocarbons as chemotaxonomic characters of pine engraver beetles (*Ips* spp.) in the grandicollis subgeneric group. *Journal of Chemical Ecology*, 23(4), 1053-1099.

Plowes, N. J., Colella, T., Johnson, R. A., & Hölldobler, B. (2014). Chemical communication during foraging in the harvesting ants *Messor pergandei* and *Messor andrei*. *Journal of Comparative Physiology A*, 200(2), 129-137.

Porter, S. D., & Tschinkel, W. R. (1987). Foraging in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae): effects of weather and season. *Environmental Entomology*, 16(3), 802-808.

Richard, F.J., Hefetz, A., Christides, J.-P., Errard, C., (2004) Food influence on colonial recognition and chemical signature between nestmates in the fungus-growing ant *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. *Chemoecology*, 14(1), pp.9–16.

Richard, F.-J., Poulsen, M., Hefetz, A., Errard, C., Nash, D.R. & Boomsma, J.J. (2007). The origin of the chemical profiles of fungal symbionts and their significance for nestmate recognition in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(11), pp.1637–1649.

Santos, A. B., & do Nascimento, F. S. (2015). Cuticular hydrocarbons of orchid bees males: interspecific and chemotaxonomy variation. *PloS one*, 10(12), e0145070.

Santos A.V., Dillon R.J., Dillon V.M., Reynolds S.E., Samuels R.I. (2004) Occurrence of the antibiotic producing bacterium *Burkholderia* sp. in colonies of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *FEMS Microbiol Lett.* 239:319–323.

Schultz T.R. (1999) Ants, plants, and antibiotics. *Nature*. 398: 747–748.

Scott J.J., Budsberg K.J., Suen G., Wixon D.L., Balser T.C., Currie C.R. (2010) Microbial community structure of leafcutter ant fungus gardens and refuse dumps. *Plos one*. 5(3): 1–12.

- Sheehan, M.J.; Tibbetts, E.A. (2012) Specialized Face Learning Is Associated with Individual Recognition in Paper Wasps. *Science*, 334: 1272-1275.
- Sherman, P.W., Reeve H.K., & Pfennig D.W. (1997) Recognition systems. In: Krebs J, Davies, N. B. (eds) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, Oxford, 464 pp.
- Singer, T. L. (1998). Roles of hydrocarbons in the recognition systems of insects. *American Zoologist*, 38(2), 394-405.
- Smith, A. A., Hölldobler, B., & Liebig, J. (2008). Hydrocarbon signals explain the pattern of worker and egg policing in the ant *Aphaenogaster cockerelli*. *Journal of chemical ecology*, 34(10), 1275-1282.
- Smith, R. K. (1990). Chemotaxonomy of honey bees (*Apis mellifera* L.). Part 1: European and African workers. *Bee Science*, 1(1), 23-32.
- Soroker, V., Vienne, C. & Hefetz, A., 1995. Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Chemical Ecology*, 21(3), pp.365–378.
- Soroker, V. & Hefetz, A., 2000. Hydrocarbon site of synthesis and circulation in the desert ant *Cataglyphis niger*. *Journal of Insect Physiology*, 46: pp.1097-1102.
- Sorvari, J., Theodora, P., Turillazzi, S., Hakkarainen, H. & Sundström, L. (2007) Food resources, chemical signaling, and nest mate recognition in the ant *Formica aquilonia*. *Behavioral Ecology*, 19(2), pp.441-447.
- Starks, P.T. (2004) (Ed.) Recognition Systems: from components to conservation. *Annales Zoologici Fennici* volume 41: 689:690.
- Tanner, Colby J. Aggressive group behaviour in the ant *Formica xerophila* is coordinated by direct nestmate contact. *Animal Behaviour*, v. 76, n. 4, p. 1335-1341, 2008.
- Teseo, S., Lecoutey, E., Kronauer, D. J., Hefetz, A., Lenoir, A., Jaisson, P., & Châline, N. (2014). Genetic distance and age affect the cuticular chemical profiles of the clonal ant *Cerapachys biroi*. *Journal of chemical ecology*, 40(5), 429-438.
- Tibbetts, E.A. (2002) Visual signals of individual identity in the paper wasp *Polistes fuscatus*. *Proc. R. Soc. Lond*, 269: 1423-1428.
- Thomas, M. L., & Simmons, L. W. (2008). Sexual dimorphism in cuticular hydrocarbons of the Australian field cricket *Teleogryllus oceanicus* (Orthoptera: Gryllidae). *Journal of insect physiology*, 54(6), 1081-1089.
- Thomas, M. L., & Simmons, L. W. (2008). Cuticular hydrocarbons are heritable in the cricket *Teleogryllus oceanicus*. *Journal of evolutionary biology*, 21(3), 801-806.
- Torres, C. W., Brandt, M., & Tsutsui, N. D. (2007). The role of cuticular hydrocarbons as chemical cues for nestmate recognition in the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *Insectes sociaux*, 54(4), 363-373.

- Urech, R., Brown, G. W., Moore, C. J., & Green, P. E. (2005). Cuticular hydrocarbons of buffalo fly, *Haematobia exigua*, and chemotaxonomic differentiation from horn fly, *H. irritans*. *Journal of chemical ecology*, 31(10), 2451-2461.
- Valadares, L. 2014. Variações no perfil de hidrocarbonetos cuticulares das operárias de *Atta sexdens rubropilosa* (Myrmicinae: Attini). Dissertação (Mestrado em Ciências). Universidade de São Paulo - Riberão Preto, SP. P. 71.
- Valadares, L., Nascimento, D. & Nascimento, F.S., (2015) Foliar substrate affects cuticular hydrocarbon profiles and intraspecific aggression in the leafcutter ant *Atta sexdens*. *Insects*, 6(1), pp.141–151.
- Valadares, L., & Nascimento, F. S. do. (2016). Chemical cuticular signature of leafcutter ant *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae) worker subcastes. *Revista Brasileira de Entomologia*, 60(4), 308–311.
- van Zweden, J. S., Brask, J. B., Christensen, J. H., Boomsma, J. J., Linksvayer, T. A., & d'ETTORRE, P. (2010). Blending of heritable recognition cues among ant nestmates creates distinct colony gestalt odours but prevents within-colony nepotism. *Journal of evolutionary biology*, 23(7), 1498-1508.
- Vander Meer, R.K., Morel, L. (1998). Nestmate recognition in ants, pp. 79–103, in R. K. Vander Meer, M. Breed, M. Winston and K. E. Espelie (eds.). *Pheromone Communication in Social Insects*. Westview, Boulder, CO.
- 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(2), 215-220.
- Vasconcelos, R. O., Simões, J. M., Almada, V. C., Fonseca, P. J., & Amorim, M. (2010). Vocal Behavior During Territorial Intrusions in the Lusitanian Toadfish: Boatwhistles Also Function as Territorial 'Keep-Out' Signals. *Ethology*, 116(2), 155-165.
- Vilela, E. F., & Della Lúcia, T. M. C. (2001). Feromônios de insetos: biologia, química e aplicação. 2ª, *Holos Editora–Ribeirão Preto*, 206p.
- Wagner, D., Brown, M. J., Broun, P., Cuevas, W., Moses, L. E., Chao, D. L., & Gordon, D. M. (1998). Task-related differences in the cuticular hydrocarbon composition of harvester ants, *Pogonomyrmex barbatus*. *Journal of Chemical Ecology*, 24(12), 2021-2037.
- Weber, N.A. (1972) Gardening ants: the attines. *Memoirs of the American Philosophical Society* 92:1-146.
- Wigglesworth, V. B. (1933). The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Triatomidae, Hemiptera); with special reference to the function of the oenocytes and of the dermal glands. *QJ microsc. Sci*, 76, 269-318.
- Wilson, E.O. (1971) *The insects societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 548 p.

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

Wirth, R., Beyschlag, W., Ryel, R. J., & Hölldobler, B. (1997). Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 13(5), 741-757.

Zanetti, R., Carvalho, G. A., Santos, A., Souza-Silva, A. L. A. N., & Godoy, M. S. (2002). Manejo integrado de formigas cortadeiras. *Lavras: UFLA*, 16.