

**TROFALAXIA ORAL ENTRE OPERÁRIAS DE *Acromyrmex
subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae)**

DENISE DOLORES OLIVEIRA MOREIRA

CAMPOS DOS GOYTACAZES-RJ
Novembro - 2007

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

**TROFALAXIA ORAL ENTRE OPERÁRIAS DE *Acromyrmex
subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae)**

DENISE DOLORES OLIVEIRA MOREIRA

“Tese 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 Doutor em Produção Vegetal”

Orientador: Prof^a. Dra. Ana Maria Matoso Viana-Bailez
Co-Orientador: Prof. Dr. Richard Ian Samuels

CAMPOS DOS GOYTACAZES-RJ
Novembro-2007

**TROFALAXIA ORAL ENTRE OPERÁRIAS DE *Acromyrmex
subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae)**

DENISE DOLORES OLIVEIRA MOREIRA

Tese 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 Doutor em Produção Vegetal.

Aprovada em 08 de novembro de 2007

Comissão examinadora:

Prof^a. Terezinha Maria Castro Della Lucia (D.Sc. Fitotecnia) - UFV

Prof^a. Maria Cristina Gaglianone (D.Sc. Entomologia) - UENF

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

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

“A minha mãe, Talita, DEDICO este trabalho e agradeço por dar-me, mesmo em
silêncio, toda força para viver e seguir em frente.
Pelo exemplo de pessoa, pelo seu caráter, pelo incentivo e amor incondicional”.

TE AMO DEMAIS

AGRADECIMENTOS

A DEUS, por iluminar o meu caminho na busca de um ideal.

Aos meus pais, Renato e Talita, que não pouparam esforços para minha formação, minha eterna gratidão.

À Universidade Estadual do Norte Fluminense, pela minha liberação, para a realização deste projeto.

À Professora Ana Maria Matoso Viana-Bailez, pela orientação, por sempre estar presente e acima de tudo pela nossa amizade.

Ao Professor Richard Ian Samuels, por todo apoio e ajuda na condução deste trabalho e pela amizade.

À Professora Terezinha M.C.Della Lucia, grande profissional, por ter sido a pessoa que me iniciou e incentivou nos estudos da Mirmecologia, pelos seus ensinamentos e ajuda nos momentos difíceis e pela nossa sólida amizade.

Ao Professor Milton Erthal Jr., pelas valiosas contribuições ao longo do trabalho e pela amizade que se formou entre nós.

Ao Professor Omar Eduardo Bailez, pela contribuição neste trabalho e pela amizade.

À Professora Marinete Carrara, pela ajuda sempre presente e pela amizade.

Aos Professores Gilberto S. Albuquerque e Maria Cristina Gaglianone, por aceitarem participar da banca e pelas críticas e sugestões.

Aos demais professores do Laboratório de Entomologia e Fitopatologia que, direta ou indiretamente, fizeram parte na minha formação.

A Arli de Fátima N. da Silva, minha “irmã” aqui em Campos, por sua presença, pelo incentivo, pelos seus conselhos e, principalmente, pela nossa grande amizade.

À família de Lucília Nogueira, por me ter adotado como “filha” e me ajudado. Agradeço também a todos os seus filhos, meus “irmãos” e amigos.

Aos meus irmãos, Nilcéa/Luiz, Castilho/Jorgete, Mirian/Jorge e Gualter/Cida, por serem meus amigos, carinhosos e, principalmente, por me terem dado sobrinhos maravilhosos.

Aos meus sobrinhos, Renata, Raquel, Gustavo, Guilherme, Elisa, Taísa, Rondson, Márlon, Ráisla, Thalitinha, Thamires e Gualtinho, por sempre me terem dado alegria.

A Ana Carolina, nossa princesinha, por ter trazido tanta alegria. Agradeço a Deus por tê-la colocado em nossa família. Valeu, Cláudio e Renata!

Aos meus sobrinhos emprestados, João, Felipe, Tomas, Carol, Lais, Álvaro, Mateus e Mariana, por sempre me darem alegria.

A Rita Maria Guimarães da Silva, Alexandre Almeida e Sr. Gilberto Miranda dos Santos, pela amizade e pela disponibilidade em ajudar.

Aos estagiários do LEF/Setor de Patologia de insetos, Felipe, Dáttilo, Natacha, Aline, Jaqueline, Paulo César e Paulo Anderson, pela amizade.

Aos colegas de curso, Andréa, Eliane, Euzileni, Jatinder, Lalá, Josi, Adriano, César Ronald e Juan Pablo, pelo convívio sempre agradável e pela amizade.

SUMÁRIO

RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	ix
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	5
2.1. Alimentação em insetos sociais.....	5
2.2. Trofalaxia em insetos sociais.....	9
2.3. Trofalaxia em formigas.....	12
2.4. <i>Acromyrmex subterraneus subterraneus</i>	14
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	17
3.1. <i>Coleta e manutenção das colônias de formigas cortadeiras</i>	17
3.2. <i>Separação das operárias em classes de tamanho</i>	18

3.3. BIOENSAIOS.....	19
a) <i>Alimentação das operárias ad libitum e estimativa do volume do papo.....</i>	19
b) <i>Descrição do comportamento de trofalaxia oral entre adultos da formiga cortadeira Acromyrmex subterraneus subterraneus.....</i>	21
c) <i>Ocorrência de trofalaxia entre operárias de classes diferentes.....</i>	21
d) <i>Número de eventos de trofalaxia realizado em função do tempo e da classe de operárias.....</i>	22
e) <i>Verificação da ocorrência trofalaxia oral em seis espécies de Attinis.....</i>	23
f) <i>Quantificação de números de eventos de trofalaxia oral em miniformigieiros na ausência da rainha.....</i>	24
g) <i>Quantificação de trofalaxia oral em miniformigieiros na presença da rainha.....</i>	25
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	27
4.1. <i>Quantidade de alimento ingerido pelas operárias de todas as classes....</i>	27
4.2. <i>Comportamento de trofalaxia por operárias de <i>A. subterraneus subterraneus</i></i>	29
4.3. <i>Ocorrência de trofalaxia entre operárias de classes diferentes.....</i>	32
4.4. <i>Número de trofalaxias realizadas em função da classe de operárias.....</i>	33
4.5. <i>Número de trofalaxia em seis espécies de Attini.....</i>	40
4.6. <i>Trofalaxia oral em miniformigieiros na ausência de rainha.....</i>	43
4.7. <i>Trofalaxia oral em miniformigieiros na presença da rainha.....</i>	46
5. RESUMOS E CONCLUSÃO.....	49
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	53

RESUMO

MOREIRA, Denise Dolores Oliveira, D.Sc. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, novembro de 2007. Trofalaxia oral entre operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). Professor Orientador: Ana Maria Matoso Viana-Bailez. Professor Co-Orientador: Richard Ian Samuels. Professor Conselheiro: Omar Eduardo Bailez

O objetivo principal deste trabalho foi verificar a ocorrência de trofalaxia em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. As operárias foram categorizadas em quatro classes de tamanho de acordo como a largura da cápsula cefálica (cc): C1 (cc=0,8 - 1,0 mm); C2 (cc = 1,2 - 1,5 mm); C3 (cc = 1,6 - 2,0 mm); e (cc= 2,1 - 2,4 mm). Para obter uma estimativa do volume de líquido ingerido, 30 operárias de cada uma das classes foram alimentadas *ad libitum* com uma solução de mel a 10% + corante azul de Evans a 1%. Verificou-se que a ingestão em μL por C1 foi de $0,13 \pm 0,05$; C2: $0,21 \pm 0,09$; C3: $0,52 \pm 0,20$ e C4: $1,03 \pm 0,16$. Para verificar a ocorrência de trofalaxia, 20 operárias de cada uma das classes denominadas operárias doadoras (OD), alimentadas *ad libitum* com a solução, foram colocadas, individualizadas, em placas de Petri com operárias receptoras (OR) durante 1 h. Verificou-se que todas as classes de operárias realizaram trofalaxia. Além disso, foram quantificadas a frequência, duração e latência do ato. O comportamento de trofalaxia foi filmado e os atos foram descritos. O ato de trofalaxia durou em média

2,3 ± 1,3 min, com um tempo médio de latência de 8,4 ± 5,6 min. Verificou-se ao longo de 150 min, a capacidade de as OD repassarem alimento. Operárias OD e OR de cada classe foram individualizadas em placas de Petri, como descrito acima, até o tempo máximo de 150 min, porém, a cada 30 min, as OR eram trocadas. O maior número de trofalaxias ocorreu com as primeiras OR, ou seja, nos primeiros 30 min. Em um outro experimento, foi verificado se a trofalaxia faz parte do repertório comportamental de outras seis espécies de Attini, que são: *Atta laevigata*, *Acromyrmex balzani*, *Acromyrmex rugosus rugosus*, *Acromyrmex sp.*, *Mycetophylax conformis* e *Mycocepurus goldii*. Vinte e cinco OD de cada espécie foram alimentadas *ad libitum* com a solução e colocadas com as OR de sua própria espécie, por 1 h. *Acromyrmex rugosus* foi a espécie que realizou maior porcentagem de trofalaxias (20%). Foram realizados experimentos em miniformigueiros com a finalidade de quantificar a trofalaxia. Para isso foram utilizados 10 miniformigueiros com volume aproximado de 300 mL de fungo. Em somente quatro deles, a rainha estava presente. Cada miniformigueiro sem a rainha recebeu 10 OD de cada uma das classes C2, C3 e C4, e os com rainha, 15 OD das mesmas classes anteriores, que foram introduzidas juntas, onde permaneceram por 10 h. Observou-se que a classe C1 foi a que menos realizou trofalaxia, independentemente da presença ou não da rainha. Concluiu-se que a espécie *A. subterraneus subterraneus* realiza trofalaxia e que todas as classes doam e recebem alimento. Em sistemas de miniformigueiros, as operárias da C1 foram as que menos realizaram trofalaxia, entretanto, a rainha não recebeu alimento via trofalaxia durante o período do experimento.

ABSTRACT

MOREIRA, Denise Dolores Oliveira, D.Sc. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, november 2007. Oral trophallaxis between workers of *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). Advisor: Ana Maria Matoso Viana-Bailez. Co-advisor: Richard Ian Samuels. Committee member: Omar Eduardo Baillez.

The principal aim of this study was to verify the occurrence of trophallaxis in *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. Worker ants were categorized into four size classes in accordance with the width of the head capsule (hc): C1 (hc=0.8 – 1.0 mm); C2 (hc = 1.2 – 1.5 mm); C3 (hc = 1.6 – 2.0 mm); and C4 (hc= 2.1 – 2.4 mm). In order to obtain an estimate of the volume of liquid ingested, 30 worker ants of each class were fed *ad libitum* with a 10% honey solution + 1% Evans blue dye. It was verified that C1 ingested $0.13\mu\text{L} \pm 0.05$; C2: $0.21\mu\text{L} \pm 0.09$; C3: $0.52\mu\text{L} \pm 0.20$ and C4: $1.03\mu\text{L} \pm 0.16$. The occurrence of trophallaxis in each class of ant was verified by placing a donor ant (DA), previously fed *ad libitum* was the above stated dye solution with a receptor ant (RA) for a one hour period in a Petri dish. It was verified that all classes performed trophallaxis, acting as either DA or RA. The frequency, duration and latency of the trophallactic act were also quantified. Trophallaxis was also filmed and the behavioral compounds of this act described.

Trophallaxis was observed from 2.3 min to 21.5 min after initial exposure, with a mean latency of 8.4 ± 5.6 min. The mean duration of a trophallactic event was 2.3 ± 1.3 min. The capacity of the DA of each class to transfer liquid to successive RA was determined over a 150 min period. Ants were placed in Petri dishes and the RA removed every 30 min and another RA placed in the dish. The results showed that the highest number of trophallactic events were recorded during the first 30 min. In a separate experiment, the occurrence of trophallaxis in six other species of Attini was investigated. These species were: *Atta laevigata*, *Acromyrmex balzani*, *Acromyrmex rugosus rugosus*, *Acromyrmex sp.*, *Mycetophylax conformis* e *Mycocepurus goldii*. Twenty-five DA of each species were fed *ad libitum* as stated above and placed with RA of the same species for a one-hour period. The species with the highest percentage of trophallactic events was *Acromyrmex rugosus* (20%). Experiments were also carried out using mini-colonies (300 mL of fungus), with (6 colonies) and without queen ants (4 colonies). Ten DA of classes 2, 3 and 4 were introduced into each mini-colony without a queen and 15 DAs of these classes were introduced into mini-colonies with queens present. The experimental period was 10 h, after which time the mini-colonies were frozen and ants dissected to observed the presence of dye in the intestines. It was noted that C1 RA had a low incidence of dye transfer, indicating low incidence of trophallaxis of this class, within mini-colonies with or without queens. It is interesting to not that the queens did not receive dye solution from the workers under the conditions of the experiment here. We can conclude that trophallaxis is an important component of *A. subterraneus subterraneus* behavioral repertoire.

1. INTRODUÇÃO

As formigas são consideradas insetos eusociais, pois apresentam cuidados com a prole, castas reprodutivas, superposição de gerações e divisão de trabalho. Estas características retratam parte do sucesso evolutivo que esta família apresenta e sua distribuição em quase todo o globo terrestre (Hölldobler e Wilson 1990; Krebs e Davis, 1996). Por tais peculiaridades que os insetos sociais apresentam supõe-se a existência de um processo de comunicação e de distribuição de alimento bastante eficiente. Evidencia-se que a trofalaxia é um importante e complexo comportamento que existe entre os insetos sociais, como em abelhas, vespas, cupins e formigas (Sleigh, 2002).

Hölldobler e Wilson (1990) e Jaffé (1993) referem-se à trofalaxia como uma regurgitação ou uma distribuição de alimento, quando o alimento líquido estocado no papo é regurgitado para companheiras de ninho, acompanhado de um complexo comportamento de antenação. Essa forma de transmissão de alimento é chamada trofalaxia estomodeal ou oral. O segundo tipo de trofalaxia é denominado abdominal ou ano-bucal e pode ocorrer entre larvas e adultos. A larva excreta, via ânus, o alimento digerido por seu sistema digestivo que é distribuído para as operárias (Wilson, 1971; Hölldobler e Wilson, 1990; Jaffé, 1993; Lopes *et al.*, 2005).

Cassil e Tschinkel (1996) afirmam que os adultos de formigas ingerem alimento somente na forma líquida, que constituem a fonte primária de nutrição na colônia. As operárias, após se alimentarem, estocam o alimento no papo, e esse é distribuído ou não às companheiras de ninho. Forti e Andrade (1999) afirmam que operárias de *A. sexdens* ingerem líquidos durante as atividades de corte de folha e preparação do substrato, comportamento já constatado por Littleddyke e Cherrett (1976) em *Atta cephalotes*; partículas sólidas e alimentos semi-sólidos são raspados ou lambidos pela glossa e armazenadas na cavidade infrabucal (Fowler *et al.*, 1991).

O canal alimentar nas formigas estende-se no comprimento total do corpo, sendo as maiores estruturas localizadas no gáster (Fowler *et al.*, 1991). Apresentam-se como parte do aparelho digestivo: boca, cavidade infrabucal, faringe, esôfago, papo, proventrículo, intestino médio, intestino posterior, papila retal, reto e ânus (Hölldobler e Wilson, 1990).

Paul e Roces (2003) investigaram a alimentação em algumas espécies de formigas e encontraram dois diferentes modos de ingestão. O primeiro evidencia a glossa funcionando como uma estrutura semelhante a um tubo, através do qual as operárias conseguem sugar o líquido. O outro modo apresenta-se como se a formiga lambesse o alimento.

Na trofalaxia oral, ocorre a transferência direta de alimentos líquidos, incluindo partículas suspensas e derivados, às companheiras de ninho, via regurgitação oral (Suárez e Thorne, 2000). Naug e Camazine (2002) corroboram com esta afirmação e citam também que a trofalaxia é um importante meio de transmissão de patógenos em insetos sociais. Já Sleight (2002) afirma que a trofalaxia além de ser uma troca nutricional, é também uma forma de comunicação, realizada com a função de proteger o ninho.

Acredita-se que muitas espécies de formigas troquem alimento, via trofalaxia (Wilson, 1971), entretanto, não existem estudos que descrevam este comportamento em formigas cortadeiras (*Atta* spp. e *Acromyrmex* spp.) e nas Attini em geral, apesar de pesquisas com espécies desses gêneros já terem sido realizadas, principalmente sobre suas interações sociais complexas (Wilson, 1980 a, b, 1983) e a relação simbiótica com pelo menos dois microorganismos (Currie, 2001).

O fato de a trofalaxia em Attini ser citada em alguns trabalhos, todavia não ter sido constatada e descrita nem demonstrada cientificamente em nenhum estudo, gera muitas controvérsias, e continua sendo um comportamento que necessita de esclarecimentos (Andrade, 1997; Forti *et al.*, 2000, Andrade *et al.*, 2002).

O papel da trofalaxia na nutrição da colônia pode ser menos importante do que se acreditava inicialmente, e sua função principal pode estar no reconhecimento das companheiras de ninho e na coesão da colônia (Soroker *et al.*, 1995, Boulay *et al.*, 1999). Entretanto, no caso das formigas cortadeiras (*Atta laevigata* e *Atta cephalotes*), o reconhecimento de companheiras de ninho parece estar relacionado aos feromônios de alarme e não como descrito para outras espécies de formigas, uma mistura (Gestalt) de odores dos hidrocarbonos presentes na cutícula (Hernández *et al.*, 2006).

Trofalaxia foi também observada em espécies interespecíficas: *Solenopsis geminata* que oferecia alimento a uma espécie mais agressiva, *S. invicta*, como uma forma de apaziguamento (Bhatkar e Kloft, 1977). O ato da trofalaxia com esse mesmo objetivo foi observado entre operárias dentro da mesma colônia, quando formigas. Ponerinae que se apresentavam como doadoras foram confrontadas com agressivas companheiras de ninho (Liebig *et al.*, 1997). Casos de “mirmecófilos” (artrópodos associados às colônias de formigas) que adquirem odores da colônia por trofalaxia interespecífica também têm sido citados (May, 1983).

Formigas cortadeiras são pragas de várias espécies de plantas no Brasil (Mariconi, 1970; Della Lucia *et al.*; 1993a; Hölldobler e Wilson, 1990; Della Lucia *et al.*, 2003. Como cortam folhas, reduzem a área fotossintética das plantas, diminuindo sua rodução ou ocasionando sua morte. Espécies de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* causam severos prejuízos aos setores agrícola e florestal dos países latino-americanos. Entretanto, é difícil quantificar os danos provocados por espécies deste gênero, devido à escassez de informações técnico-científicas quanto ao forrageamento, raio de ação, densidade de ninhos, comportamento, dentre outros importantes aspectos.

Acromyrmex subterraneus subterraneus (Forel, 1893), conhecida popularmente como “quenquém” ou “caiapó”, é pertencente à subfamília Myrmicinae e tribo Attini, que apresenta a característica de cortar folhas de

hortaliças, de plantas frutíferas, inclusive de videira, pessegueiro, laranjeira (Gonçalves, 1964; Mayhé-Nunes, 1991; Della Lucia *et al.*, 1993a), além de *Eucalyptus* spp., *Pinus* spp. e diversas espécies de plantas ornamentais, as quais servem de substrato para o fungo mutualístico que cultivam.

De acordo com Gomides *et al.* (1997), a cada dia as “quenquéns” vêm ocupando lugar de maior importância em áreas de pastagens e de reflorestamentos, pois em alguns casos podem superar em abundância as espécies de *Atta*.

Portanto, conhecendo *como e se* ocorre a trofalaxia em *A. subterraneus subterraneus*, poderia ser possível entender o fluxo de alimentos dentro da colônia e, posteriormente, como os formicidas se dispersam dentro da colônia via trofalaxia.

Objetivos gerais e específicos

Este trabalho teve como objetivo principal verificar a existência de trofalaxia entre operárias de *A. subterraneus subterraneus*. Com essa resposta, será possível inferir se a trofalaxia constitui importante agente na dispersão de alimentos e agroquímicos dentro da colônia, já que, atualmente, as iscas granuladas são os formicidas mais utilizados no seu controle e ainda não se conhece como é repassado para as companheiras de ninho.

Além do objetivo geral, consideramos os seguintes objetivos específicos:

- 1) quantificar o volume líquido retido no papo de cada classe de operárias;
- 2) descrever o comportamento das operárias doadoras e receptoras quando da realização da trofalaxia;
- 3) verificar a ocorrência desse fenômeno em outras seis espécies de Attini;
- 4) verificar, ao longo de um tempo determinado, a capacidade de uma operária doadora repassar alimento, via trofalaxia, para mais de uma receptora.
- 5) quantificar a frequência de trofalaxia entre operárias em sistemas de miniformigueiros e quais as classes de operárias irão se apresentar com mais frequência como receptoras na presença e ausência da rainha.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. *Alimentação em insetos sociais*

A atividade de busca de recursos nos insetos sociais consiste na coleta de alimentos (água, proteínas, carboidratos) e material para construção do ninho (polpa de madeira, barro, produtos florais). Dessa forma, a habilidade de forragear e retornar ao ninho constitui aspectos fundamentais na vida destes insetos.

Algumas espécies de insetos estocam alimento internamente, por curto período de tempo, mas estoques externos são característicos de insetos sociais. Muitos Hymenoptera solitários, como os Sphecidae e Pompiloidea, constroem células para guardar presas para suas larvas. Abelhas usam mel e pólen e secreções das glândulas hipofaríngea e mandibulares das operárias (Chapman, 1975).

Em cupins, o hábito alimentar varia de acordo com a espécie, mas a maioria alimenta-se de madeira nos mais variados estágios de decomposição, outras podem se alimentar de húmus, líquens, fungos cultivados no interior dos

ninhos, fezes de herbívoros, entre outros (Noirot e Noirot-Timothee, 1969; Wood, 1978).

Os cupins jovens, os soldados e todos os reprodutores são incapazes de se alimentar sozinhos e recebem dos operários alimentação estomodeal ou proctodeal. A alimentação estomodeal pode ser saliva, que é o único nutriente dos reprodutores funcionais (rei e rainha), ou alimento regurgitado. Os soldados são, em grande parte, nutridos com alimento regurgitado. De acordo com o alimento ingerido, os cupins são classificados como: a) *xilófagos*, que se alimentam de madeira e outros materiais celulósicos; b) *geófagos* ou *humívoros*, que ingerem grande quantidade de solo mineral, digerindo e absorvendo a matéria orgânica semidecomposta; c) *coletores*, que cortam pedaços de folhas e fragmentos de serapilheira e carregam para dentro do ninho, geralmente folhas mortas, e folhas vivas, especialmente de gramíneas; d) *cultivadores de fungos*, cupins da subfamília Macrotermitinae que apresentam simbiose com fungos do gênero *Termitomyces*, cujos operários mastigam o material vegetal que passa rapidamente pelo tubo digestivo e o expõem como uma bola, denominada “milosfera” (Lima e Costa-Leonardo, 2007). Após expelir, o operário deposita essa bola sobre o jardim de fungo, sendo este alimento essencial para os cupins (Chapman, 1975); e) *especializados*, que se alimentam de líquens, como *Hospitalitermes* e alguns *Constrictotermes*. Há ainda espécies que consomem esterco, carcaça de animais etc.

Em formigas, a dieta é muito variada, sendo a maioria das espécies onívoras, algumas carnívoras, enquanto outras se alimentam de seiva ou néctar de plantas ou de fungos. As guildas de formigas (grupo de espécies que explora a mesma classe de recursos ambientais de modo similar, mostrando padrões semelhantes de exploração de recursos) descritas por Delabie *et al.* (2000) e citadas por Macedo (2004) para a região de Floresta Atlântica, no sul da Bahia, principalmente para as formigas encontradas na serapilheira são: 1) **formigas onívoras**, são aquelas que utilizam várias fontes de alimentos, como carboidratos, proteínas e restos de animais mortos, espécies de *Solenopsis*, *Pheidole* e *Megalomyrmex*; 2) **predadoras especialistas**, que se alimentam de apenas um tipo de presa, como as espécies de *Amblyopone*, predadoras de cupins, de *Strumigenys*, que predam colêmbolas, e de *Thaumatomyrmex*, predadoras de miriápodes (ex: piolho de cobra, lacraia); 3) **predadoras**

generalistas, que se alimentam de várias espécies de presas, como as espécies de *Gnamptogenys*, predadoras de formigas e de outros insetos, de *Anochetus* e de *Hypoponera*; 4) **formigas legionárias ou formigas de correição**, predadoras generalistas ou especialistas, tais como as espécies de *Eciton*, *Labidus* (generalistas), *Neivamyrmex* e *Nomamyrmex* (especialistas); 5) **predadoras de solo**, que se estabelecem e forrageiam no solo e na serapilheira, como as espécies de *Pachycondyla* e de *Centromyrmex* (nidificam em cupinzeiros, provavelmente predam as formas jovens de *Syntermes*); 6) **subterrâneas dependentes de honeydew**, que se alimentam de secreções açucaradas de outros insetos, como as espécies de *Acropyga*; 7) **arborícolas dominantes**, que são onívoras, nidificando e forrageando eventualmente e temporariamente em plantas e na serapilheira, como as espécies de *Azteca* e *Crematogaster*; 8) **dominantes do solo ou serapilheira**, que forrageiam no solo ou na vegetação, sendo subdivididas em grandes predadoras generalistas (*Odontomachus* e *Ectatoma*) e onívoras verdadeiras (espécies de *Brachymyrmex*, *Camponotus*, *Paratrechina*, *Solenopsis* e *Wasmannia*); 9) **cultivadoras de fungo**, que cultivam e se alimentam de fungo, pertencentes, principalmente à tribo Attini.

Na região Neotropical, as formigas da tribo Attini estão associadas a processos ecológicos de grande importância, como o estabelecimento de ninhos e a regeneração de habitats (Vasconcelos e Cherrett, 1997), sendo que a maioria coleta material vegetal ou animal que é transportado ao ninho para ser inoculado ao fungo simbionte, utilizado como fonte principal de alimentação das larvas e, parcialmente, dos adultos (Hölldobler e Wilson, 1990). Os fragmentos de folhas cortados são submetidos a um processamento antes de ser incorporado ao fungo, quando são limpos de maneira sucessiva, cortados em pequenos tamanhos e, finalmente, passados às operárias menores. Este procedimento minimiza a entrada de organismos estranhos ou de substâncias antifúngicas (Delabie *et al.*, 2003).

Quanto à morfologia do sistema digestivo nas formigas, o canal alimentar estende-se no comprimento total do corpo, sendo as maiores estruturas localizadas no gáster (Fowler *et al.*, 1991). Apresentam-se como parte do aparelho digestivo: boca, cavidade infrabucal, faringe, esôfago, papo, proventrículo, intestino médio, intestino posterior, papila retal, reto e ânus (Hölldobler e Wilson, 1990).

De acordo com Caetano (1984), a faringe e o esôfago são um tubo simples e contínuo; o papo aparece como um saco amplo e quase sempre enrugado; o pescoço do proventrículo mostra-se como um tubo curto ligando o papo ao ventrículo, cuja forma é cilíndrica. Posterior ao ventrículo, está o intestino fino e, no final do tubo digestivo, aparece uma estrutura sacular muito ampla que é o reto. O papo nas formigas tem funções bastante importantes, principalmente como local de reserva de alimentos ingeridos.

Na boca, começa o sistema digestivo, que é dividido em três regiões: estomodeo, mesenteron e proctodeo. O estomodeo compreende a faringe, esôfago, papo e proventrículo; já o mesenteron é também denominado ventrículo ou estômago; e o proctodeo abrange o íleo e reto. Na passagem do papo para o estômago, está o proventrículo. A última parte do intestino anterior é formada pela válvula estomodeal, a qual impede o retorno do alimento do ventrículo ao papo (Caetano, 2002).

Paul e Roces (2003), investigando as técnicas de alimentação em algumas espécies de formigas, encontraram dois modos de ingestão nas espécies por eles estudadas. Em uma delas, a glossa funciona como uma estrutura semelhante a um tubo, através da qual as operárias conseguem sugar o líquido. Na outra forma considerada, é como se a formiga lambesse o alimento. Operárias das espécies que pertencem a subfamílias filogeneticamente mais avançadas, com um papo capaz de armazenar líquido, sugam o alimento líquido, como as Formicinae do gênero *Camponotus*.

As cortadeiras produzem o seu próprio alimento, pois cultivam um fungo mutualístico, utilizando para isso, material fresco que pode ser folha, flor, fruto ou semente de várias espécies de plantas. Poucas são as espécies que escapam ao corte de *Atta* e/ou *Acromyrmex*. Em *Atta sexdens rubropilosa* (Forel, 1908), após o forrageamento, as operárias generalistas (com tamanho de cápsula cefálica entre 1,3 e 1,6 mm) lambem e repicam as folhas em pedaços de 1 a 2 mm de diâmetro. Em seguida, operárias menores (cápsula cefálica = 0,8 a 1,2 mm) mastigam ao longo das bordas até a redução das folhas em uma polpa úmida, e inserem tais fragmentos no jardim de fungo (Andrade *et al.*, 2002).

Quinlan e Cherrett (1979) relataram que a seiva absorvida no corte das folhas representa 95% das necessidades nutricionais das operárias e 5% restante provêm do fungo mutualístico.

Hölldobler e Wilson (1990) relataram que a taxonomia do fungo cultivado pelas Attini é muito controversa, uma vez que ele não forma esporos (frutificações utilizadas na sua identificação). Entretanto, é aceito que o fungo cultivado por Attini é um basidiomiceto pertencente à espécie *Leucoagaricus gongylophorus*, (Leucocoprineae: Agaricaceae) Singer (Möller) (Singer, 1986). Acreditava-se que este fungo metabolizava grande quantidade de celulose, porém Siqueira *et al.* (1998) relatam que o fungo tem baixa atividade de celulase. Já Silva *et al.* (2006) afirmam que o fungo *L. gongylophorus* degrada polissacarídeos foliares e os reverte em nutrientes solúveis e assimiláveis tanto para si como para as formigas.

2.2. Trofalaxia em Insetos Sociais

O termo trofalaxia é proveniente de duas palavras gregas, “trophos”, que significa alimento, e “laxis”, troca, ou seja, troca de alimento.

O primeiro pesquisador a propor o nome trofalaxia foi William Morton Wheeler, em 1918. Ele considerou a trofalaxia como um fenômeno social, que inclui relações interespecíficas, parasíticas e ainda relação animal/planta (Wilson, 1971; Sleigh, 2002). Já Hölldobler e Wilson (1990) consideram a trofalaxia como sendo uma regurgitação ou uma distribuição de alimento. Portanto, a definição dada por Wheeler, em 1918, como troca de alimento fica controversa, uma vez que o receptor não oferece, aparentemente, nada em troca ao doador.

Wilson (1971) cita que o primeiro estudo de troca de alimentos em vespas foi realizado por Réaumur, em 1742. Tal estudo foi mais detalhado por Buysson e Janet, em 1903. Em cupins, no ano de 1893, existem estudos realizados por Grassi e Sandias e, em formigas, em 1918, por Wheeler, quando este comportamento recebeu a denominação de trofalaxia (Sleigh, 2002).

A trofalaxia proctodeal em vespas sociais ocorre quando a larva alimentada por um adulto secreta uma gota de fluido que é ingerida pelo adulto (Wilson, 1971). Vespas *Polistes dominulus* obtêm a proteína por meio da trofalaxia entre adulto-adulto e larva-adulto, entretanto, são poucos os indivíduos que saem para forragear e prover outras vespas via trofalaxia (Tibbetts e Reeve, 2000; Dapporto *et al.*, 2005). Resende *et al.* (2001) observaram o ritmo circadiano

para as várias atividades de busca de recursos (alimento glucídico, presas e material para construção do ninho) exercidas pelas operárias da vespa *Polibya occidentalis occidentalis*. A coleta de alimento glucídico foi a principal atividade das colônias dessa espécie. As vespas que coletavam presas e/ou material para construção do ninho foram identificadas pelo vôo diferenciado e pela visualização do recurso. Foi considerado que as vespas coletaram recurso glucídico quando, ao pousar no ninho, realizavam trofalaxia. Silva e Noda (2000) verificaram que vespas *Mischocyttarus cerberus styx* coletam néctar quando retornam ao ninho e realizam trofalaxia adulto-adulto ou larva-adulto, caracterizando assim que ela voltou com alimento líquido, armazenado no papo. Pietrobon (2005) observou que, na vespa *Polistes versicolor*, os comportamentos como coleta de alimento líquido, trofalaxia com adultos e larvas e verificação das células foram muito realizados. O'Donnell (1995) observou que até dois machos de *P. instabilis* fazem trofalaxia com uma mesma fêmea subordinada. Entretanto, diferentemente foi observado em *P. ferreri*, quando os machos são alimentados poucas vezes pelas fêmeas, que os atacam, forçando-os a se abrigar na face posterior do favo; os machos de *P. versicolor* são freqüentemente alimentados, pois recebem a secreção larval e presas trazidas pelas forrageadoras, além de raramente sofrerem agressão por parte das fêmeas (Sinzato *et al.*, 2003). Dados comportamentais sugerem, ainda, que a glândula salivar do tórax em *P. versicolor* está relacionada às atividades de forrageamento, trofalaxia adulto-adulto, larva-adulto, alimentação das larvas e construção do ninho. Estas atividades são realizadas por vespas em diferentes idades, subordinadas e dominantes (Rocha, 2004).

A trofalaxia é muito variável nas espécies de abelhas, refletindo a posição filogenética das espécies e a forma dos ninhos (Wilson, 1971). Em mamangava, um grupo social primitivo, as operárias colocam o pólen sobre o ovo ou larva e muito pouco contato ocorre entre larvas e adultos; por outro lado, entre adultos de *Apis mellifera*, ocorrem altas taxas de regurgitação. Os regurgitos podem ser água, mel e néctar, as rainhas e larvas recebem somente geléia real ou alimento para a prole, secretada pela glândula hipofaringeana.

Na abelha *A. mellifera*, as operárias doadoras preferiram alimentar as receptoras parentes (Moritz e Hillesheim, 1990). Trabalhos realizados por Schulz *et al.* (2002) com esta mesma espécie, com colméias privadas de alimento e

colméias bem alimentadas, mostram que operárias dessas colméias realizam trofalaxia na mesma proporção. Farina e Wainelboim (2005) verificaram que em *A. mellífera*, as operárias que seguem uma abelha dançando dentro da colméia podem receber alimento, entretanto, realizam contatos orais mais curtos e conseguem uma proporção mais baixa de recepções efetivas (26%) do que as não seguidoras (58%). Os contatos orais ocorrem frequentemente entre as abelhas que dançam e as seguidoras, mas sua duração breve sugere que as seguidoras podem apenas sondar o néctar que está chegando à colméia.

O tempo mínimo necessário para uma abelha doadora transferir o néctar a uma receptora, através da trofalaxia, foram assuntos de algumas pesquisas. Kuhnholz e Seeley (1997) excluíram como sendo trofalaxia, os contatos realizados com menos de 4 s, mas outros estudos têm considerados contatos que duraram somente 1 s como trofalaxia (Farina e Nunez, 1993). Farina e Wainelboim (2001) evidenciaram que aproximadamente 50% de contatos que duram um a dois s resultam em transferência do néctar. Concluíram que a definição de Kuhnholz e Seeley de 4 s, garante que todos os contatos observados eram transferências eficazes do alimento. Marco e Farina (2001) observaram que forrageadoras no retorno à colméia fazem poucas, mas longas transferências de néctar aos receptores (uma ou duas transferências por forrageadora), seguidas por um grande número de transferências curtas que talvez informem a qualidade do néctar e o odor.

Os cupins consomem dietas sólidas, normalmente disponíveis durante um longo período de tempo, que reduzem a necessidade da rápida comunicação com companheiros de ninho através da trofalaxia sob a presença da fonte do alimento. De acordo com Zhuzhikov (2001) e Fugita e Abe (2006), bactérias que fixam nitrogênio e que vivem no intestino médio dos cupins são transferidas através de trofalaxia proctodeal.

Suárez e Thorne (2000) constataram que, no cupim subterrâneo *Reticulitermes virginicus*, o alimento ingerido é transferido aos companheiros de ninho via trofalaxia. Esses autores examinaram o efeito da deterioração, da distância do material consumido e da quantidade de material transferido. E puderam constatar que o tipo de deterioração afetou significativamente a ingestão do alimento, mas não afetou a quantidade de material transferido aos receptores. As distâncias estudadas não afetaram o consumo do alimento, entretanto, os

forrageadores que visitaram fontes de alimento distantes transferiram mais alimento do que aqueles que forrageavam numa fonte de alimento mais próxima.

Cabrera e Rust (1999), utilizando papel impregnado com Rubidium (Rb), mostraram que, no cupim da madeira seca *Incisitermes minor*, os soldados e alados não se alimentaram do papel tratado-Rb, sugerindo que esta casta não se alimenta diretamente da madeira e são completamente dependentes das ninfas para suas necessidades nutritivas. As ninfas de 3º e 4º instar receberam uma quantidade maior de Rb, pois ficam próximas das ninfas de 5º e 6º, que se alimentaram com Rb, o que sugere haver uma hierarquia da trofalaxia nesta espécie. Suárez e Thorne (2000), em seu trabalho, utilizaram traços de cobalto radioativo 60, combinado com tinta azul incorporada à dieta para investigar a taxa, a quantidade, e o padrão da distribuição de líquidos alimentar nos cupins das seguintes espécies *Reticulitermes flavipes*, *R. virginicus* e de *Zootermopsis nevadensis* subsp. *Nevadensis*. Detectaram, assim, que existe trofalaxia nas espécies estudadas e a quantidade de isótopo transferida do doador ao grupo receptor variou geralmente de 5 a 30% do isótopo adquirido inicialmente pelo doador. A transferência de uma quantidade detectável de alimento nas três espécies ocorreram somente após 6-12 h da introdução de doadores nas colônias. O isótopo adquirido por trofalaxia foi distribuído subseqüentemente pelos receptores entre outros cupins companheiros.

2.3. Trofalaxia em formigas

Cassil e Tschinkel (1996) afirmam que os adultos de formigas ingerem restritamente alimento na forma líquida, sendo estes líquidos a fonte primária de nutrição da colônia. Partículas sólidas e alimentos semi-sólidos são raspados ou lambidos pela glossa e armazenadas na cavidade infrabucal (Fowler *et al.*, 1991). Assim, o alimento líquido estocado no papo é regurgitado para companheiras de ninho acompanhado de um complexo comportamento de antenação (Hölldobler e Wilson, 1990; Jaffé, 1993) e distribuído na colônia.

Em algumas espécies de formigas, verificou-se que, durante o ato de trofalaxia, ocorre transferência de odores coloniais. Todos os membros da colônia

adquirem uma mistura uniforme de substâncias que faz distinguir seus companheiros de ninho. Além das operárias repassarem o alimento líquido, repassam também compostos sintetizados por cada adulto, estocado na glândula pós-faringeana. Após a trofalaxia e durante o “grooming”, essa mistura é espalhada sobre a superfície do corpo das formigas, que adquirem o odor da colônia, e que faz a distinção de companheiros de ninho dos outros indivíduos estranhos à colônia (Godzinska, 2004). Dhabí *et al.* (1999) relatam que a trofalaxia restabelece o odor uniformemente entre formigas separadas previamente, além de ter papel fundamental no estabelecimento do odor da colônia, principalmente entre as espécies que possuem ninhos satélites.

Em Ponerinae, o primeiro relato de trofalaxia entre adultos foi realizado por Hashimoto *et al.* (1995), quando operárias solicitaram alimento à rainha, aos machos e às operárias, mas receberam alimento somente das operárias. Em *Camponotus fellah*, formigas isoladas da colônia realizaram trofalaxia por um longo período (300 s), e as formigas não isoladas gastaram somente uma média de 42 s (Boulay *et al.*, 2000a). Neste caso, a trofalaxia por longo período foi considerada importante para restabelecer vínculos sociais mediante troca de hidrocarbonetos específicos da colônia. Os eventos de trofalaxia entre adulto e larvas de *Solenopsis invicta* ocorreram com curta duração, com um tempo médio de somente 11 s, e executados de uma maneira estritamente uniforme, otimizando a ingestão larval (Cassill e Tschinkel, 1996). Já em *Ponera coarctata*, os indivíduos que não forrageavam mostraram-se agressivos quando demandavam nutrientes das companheiras de ninho, através da trofalaxia (Liebig *et al.*, 1997).

De acordo com Hölldobler e Wilson (1990), existem também insetos denominados mirmecófilos que recebem alimentos das operárias via trofalaxia. Estes se alimentam de secreções das formigas, tanto na forma larval como adulta. Trata-se de um fenômeno é interessante, uma vez que os insetos intrusos provavelmente mimetizam a mesma linguagem química das formigas para serem aceitos por elas. *Formica* sp. regurgita alimento para larva do estafilínideo *Atemeles* sp. que vive em seu ninho. Possivelmente, uma glândula localizada em pares sobre a superfície dorsal de cada segmento da larva seja a fonte do falso odor de identificação da prole intrusa. O mesmo comportamento de alimentação ocorre com o besouro *Atemeles publicollis*. *Lamechusa strumosa* é outro besouro

que é alimentado pela hospedeira *Formica sanguinea*, sendo que este alimento é repassado por regurgitação (Hölldobler e Wilson, 1990).

Cammaerts (1992) constatou que operárias de *Lasius flavus* regurgitam alimento para o besouro *Claviger testaceus* em resposta à lambida de secreções do besouro. Esta regurgitação ocorre tipicamente com as mandíbulas das operárias e antenas imóveis, em uma posição em forma de U. De acordo com Cammaerts (1996), ao contrário do que foi indicado na literatura, os movimentos antenais do besouro mirmecófilo, *Claviger testaceus*, não são expressivos para que a formiga *L. flavus* regurgite alimento para ele. A regurgitação do besouro é desencadeada por secreções de glândulas cefálicas (Claviger's labral) e abdominal de Wasmann. Estas secreções contêm um alomônio que provoca a regurgitação e são liberadas quando os besouros são picados nas peças bucais pelas formigas.

Com relação às formigas cortadeiras, não existem estudos que descrevem a troca de alimento, via trofalaxia, nem em *Atta* spp., *Acromyrmex* spp., nem nas Attini em geral, que apresentam 13 gêneros e 202 espécies descritas (Fernández e Ospina, 2003), apesar de várias pesquisas com espécies desses gêneros já terem sido realizadas, principalmente sobre suas complexas interações sociais (Hölldobler e Wilson, 1990).

2.4. *Acromyrmex subterraneus subterraneus*

As formigas cortadeiras são consideradas as principais pragas no Brasil, pois são poucas as espécies de vegetais que escapam do seu ataque. De acordo com Hölldobler e Wilson (1990), estas são os herbívoros dominantes dos Neotrópicos, consumindo mais vegetação do que qualquer outro grupo de animais de diversidade taxonômica comparável.

Somente no Brasil, ocorrem 20 espécies e nove subespécies taxonômicas aceitas de *Acromyrmex*. Sua ocorrência abrange desde a Califórnia até a Patagônia, incluindo Cuba e Trinidad. Na América do Sul, só não ocorrem no Chile (Della Lucia, 2003). Operárias de *A. subterraneus subterraneus* causam danos em árvores de espécies florestais desde a muda até três anos de idade,

portanto, na fase mais susceptível da árvore e aquela em que necessita de maiores cuidados.

No Brasil, esta espécie é freqüentemente encontrada nos estados de São Paulo, Amazonas, Ceará, Rio Grande do Norte, Minas Gerais, Mato Grosso, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul e Rio de Janeiro (Gonçalves, 1961; Mayhé-Nunes, 1991).

Acromyrmex subterraneus subterraneus é conhecida popularmente como “quenquém” ou “caiapó”. Suas operárias cultivam fungo e cortam folhas para servir de substrato ao crescimento deste, que depois servirá de alimento para as formigas em todas as fases de sua vida. Os ninhos são grandes, cujo monte de terra solta pode atingir dois metros de diâmetro, independentemente da idade da colônia. Sob o monte de terra, encontram-se duas ou três câmaras de diâmetro iguais ou superiores a 80 cm, quase sempre largas e achatadas (Della Lucia e Moreira, 1993). Não é raro encontrar ninhos de 17 a 20 m² de área de terra solta, contendo uma ou mais rainhas (Moreira e Della Lucia, 1993).

Os ninhos do gênero *Acromyrmex* geralmente apresentam poucas panelas, cuja terra solta aparece ou não na superfície do solo (Gonçalves, 1964). Algumas espécies cultivam seu fungo superficialmente coberto com folhas secas ou terra, enquanto outras o constroem subterrâneo, sem que se perceba a terra escavada, somente o olheiro de entrada da colônia. Há algumas espécies de “quenquéns”, cujos formigueiros apresentam duas ou mais panelas, atingindo, no máximo dez.

Em coletas de campo, já foram observadas colônias de *A. subterraneus subterraneus* que se localizavam a mais ou menos 40 cm da superfície, apresentando somente uma câmara com 40 L de fungo. Interessante é que sempre o fungo desta subespécie está aderido a raízes de plantas, muitas vezes dificultando a sua coleta. Entretanto, já houve casos em que havia mais de uma câmara de fungo, localizadas lado a lado, ou seja, no mesmo nível (observações pessoais). Portanto, há uma grande variação na arquitetura dos ninhos, provavelmente, em função do clima e da época do ano. Já em ninhos jovens, o fungo está a mais ou menos 10 cm da superfície do solo, e quase sempre aderido a raízes. Geralmente, os ninhos jovens apresentam somente uma câmara contendo o fungo, rainha(s) e prole.

As operárias de *A. subterraneus subterraneus* cortam folhas de várias espécies de vegetais, entre eles eucalipto, alfeneiro, acalifa, roseira, cedro, mogno, frutíferas, capim etc., causando grandes prejuízos aos setores agrícolas, florestais e zootécnicos no Brasil.

De acordo com Della Lucia *et al.* (1993b), as operárias de *Acromyrmex* spp. apresentam tamanhos variados e desempenham funções diferentes, porém a divisão de castas ainda não foi estudada. Existe um grupo de operárias mínimas que estão mais envolvidas nos cuidados com o fungo, no recolhimento dos ovos do gáster da rainha e nos cuidados com a prole. Outro grupo faz a exploração e recrutamento para o corte das folhas, corte e o transporte do material vegetal até o interior do ninho. Fazem parte ainda das atividades desempenhadas por essas operárias a escavação e o descarte do lixo, bem como a defesa da colônia.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Coleta e manutenção das colônias de formigas cortadeiras

Para a realização dos bioensaios, foi necessária a manutenção de colônias de *A. subterraneus subterraneus*, *Atta laevigata* e *Mycetophylax conformis* em laboratório.

As colônias de *A. subterraneus subterraneus* foram coletadas na localidade de Bom Jardim, RJ (22° 09' 07" S e 42° 25' 10" W); *A. sexdens rubropilosa* e *A. laevigata* foram provenientes de Viçosa, MG (20°45' 14" S e 42° 52' 55" W). Os ninhos de *M. conformis* foram coletados em São João da Barra, RJ (21°38' 25" S e 41°03' 04" W).

Todas as colônias foram levadas para a Unidade de Mirmecologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, localizada em Campos dos Goytacazes, RJ e acondicionadas em salas com umidade e temperatura controladas e mantidas conforme Della Lucia *et al.* (1993c). Diariamente, *A. subterraneus subterraneus* e *A. laevigata* receberam folhas de espécies atrativas ao corte, entre as quais, acalifa (*Acalypha wilkesiana*) e/ou ligustro (*Ligustrum*

japonicum). Já os ninhos da espécie *M. conformis* receberam somente flocos de cereais.

Para as outras espécies de Attini, as operárias foram coletadas diretamente do campo (*Acromyrmex rugosus rugosus*, *Acromyrmex balzani*, *Acromyrmex sp.*, *Mycocepurus goeldii*) oriundas de colônias localizadas em Campos dos Goytacazes, RJ (21° 45'15" S e 41° 19'28" W).

3.2. Separação das operárias em classes de tamanhos

Para a realização dos testes com *A. subterraneus subterraneus*, foi necessário separar as operárias em classes, levando-se em consideração o seu tamanho e sua localização e/ou função na colônia, segundo a qualificação das operárias de *Atta sexdens* por Wilson (1980 a, b). Assim, após cinco observações diretamente nas colônias dos atos comportamentais das operárias, procurou-se retirar aquelas que apresentassem tamanhos e funções distintas, fazendo com que o polimorfismo fosse considerado. Obtiveram-se operárias com os seguintes tamanhos de cápsulas cefálicas:

C1 (cc=0,8 - 1,0 mm), operárias que se encontram no jardim de fungo, sendo as menores formigas da colônia;

C2 (cc = 1,1 – 1,5 mm), operárias que se localizam na trilha, área de forrageamento e também no jardim de fungo;

C3 (cc = 1,6 – 2,0 mm), operárias que ficam na área de forrageamento cortando folhas e

C4 (cc= 2,1 – 2,4 mm), as maiores formigas das colônias que têm as funções de cortar e/ou transportar as folhas.

3.3. Bioensaios

a) Alimentação das operárias *ad libitum* e estimativa do volume do papo

Para saber o volume máximo que cada classe de operária seria capaz de ingerir, com a finalidade de determinar o volume do líquido ingerido e o que seria repassado para outras formigas de cada uma das classes de tamanho, estas foram colocadas em placas de Petri de 9,5 cm de diâmetro para se alimentar, individualmente, *ad libitum* com 50 µL da solução de azul de Evans ($C_{34}H_{24}N_6Na_4O_{14}S_4$) a 1% e mel a 10%.

As formigas (n=15) ingeriam a solução, e não voltava mais a ela, quando estavam alimentadas *ad libitum*. A partir daí, todas as operárias alimentadas foram denominadas operárias doadoras (OD) e as não alimentadas de Azul de Evans, operárias receptoras (OR.)

Esta solução se apresentou bastante atrativa para as formigas (Figura 1), devido à presença do mel, além disso, o corante não foi absorvido pelo sistema digestivo, facilitando assim a sua utilização em estudos de trofalaxia (Erthal *et al.*, 2004). Em testes preliminares, observou-se que o azul de Evans não causou qualquer alteração nas operárias quanto à sua sobrevivência e seu comportamento.

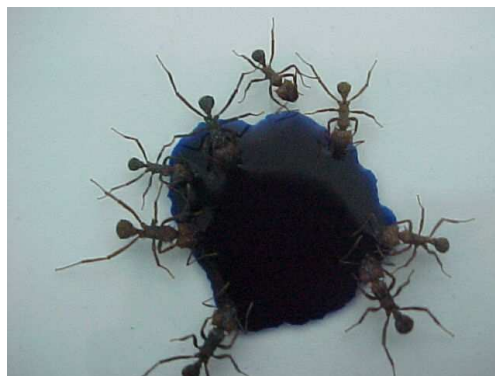


Figura 1. Operárias de *A. subterraneus subterraneus* alimentando-se com a solução de azul de Evans a 1% e mel a 10%.

Para estimar o volume do papo e intestino de cada operária, após alimentação *ad libitum*, as formigas eram dissecadas e cada papo e/ou intestino, dependendo do teste, eram colocados em um tubo Eppendorf com 1 mL de água destilada. Então, o tubo foi homogeneizado com um bastão plástico e centrifugado em 10.000 X g por 10 m. A absorbância do sobrenadante foi lida em 610 nanômetros, utilizando-se um espectrofotômetro (Pharmacia). Uma curva padrão com volumes conhecidos de solução de azul de Evans a 1% foi confeccionada para estimar o volume contido no papo de cada operária, por meio da equação de regressão (Figura 2). Como controle, foram utilizadas formigas (N=5) alimentadas somente com solução de mel a 10%. Os dados do volume contido no papo de cada operária foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($P < 0,05$).

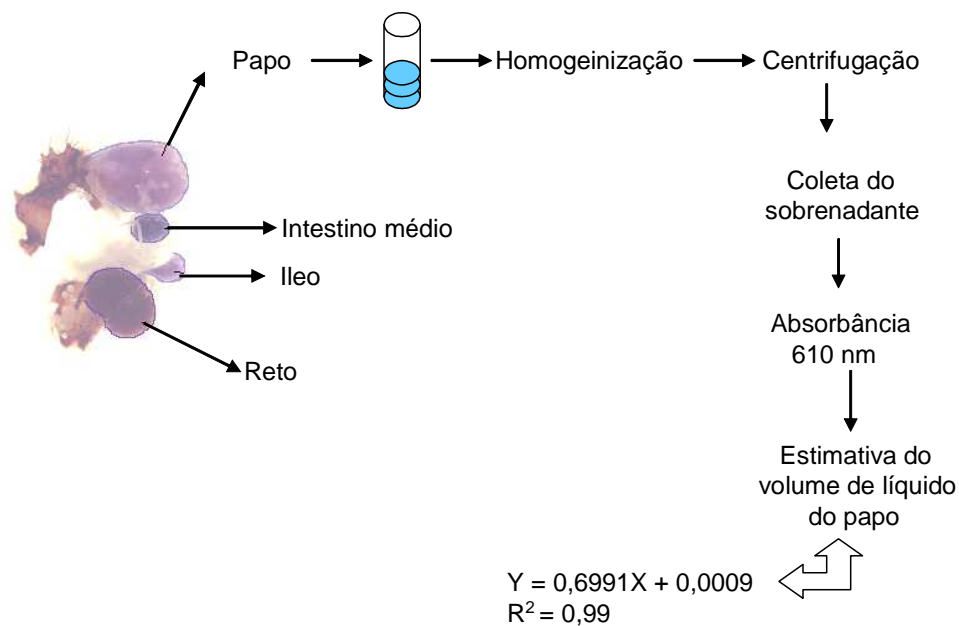


Figura 2. Etapas seguidas para obtenção do volume (μL) de solução de azul de Evans a 1% e mel a 10% presente no papo e/ou intestino de operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* após alimentação *ad libitum*.

b) *Descrição do comportamento de trofalaxia oral entre adultos da formiga cortadeira **Acromyrmex subterraneus subterraneus***

Neste bioensaio, procurou-se descrever todos os atos comportamentais envolvidos na trofalaxia, além de quantificar sua frequência, duração do ato e latência. Denominou-se frequência o número de vezes que o evento trofalaxia acontecia. Duração, o tempo a partir do qual a OD e OR se encontravam e iniciavam a trofalaxia, até o seu término. A latência seria o tempo gasto até que o ato de trofalaxia fosse inicializado, quando se colocavam pares de operárias, OD e OR, em placas de Petri.

Foram utilizadas, neste teste, operárias de *A. subterraneus subterraneus* da classe C4, as quais foram obtidas de três colônias mantidas em laboratório de acordo com os procedimentos de Della Lucia *et al.* (1993c).

A frequência de eventos de trofalaxia, duração e a latência foram observadas mantendo-se 50 pares de OD e OR individualizadas em placa de Petri por uma hora, onde cada OD estava alimentada *ad libitum* como descrito no Item 3.3.a.

O comportamento de trofalaxia foi observado, com uma lupa manual de aumento, e filmado, utilizando-se um estereomicroscópio com uma câmara de vídeo acoplada a um computador e as imagens foram gravadas com software Geovision. Foram observados pares de OD x OR por 10 vezes para confirmar a frequência de eventos

O volume líquido recebido pela receptora e o volume retido no papo das OD foram estimados, após a ocorrência da trofalaxia, sendo as OD e OR dissecadas e o volume da solução medido, utilizando-se a metodologia descrita no Item 3.3.a.

c) *Ocorrência de trofalaxia entre operárias de classes diferentes*

Para a realização deste bioensaio, uma OD foi colocada numa placa de Petri com uma OR para verificar a ocorrência de trofalaxia entre cada classe, conforme Figura 3. As OD foram marcadas com tinta acrílica no tórax e

alimentadas *ad libitum* conforme o item a. Após se alimentarem, foram individualizadas com OR em placas de Petri para realizarem trofalaxia. Após uma hora juntas, as OR foram dissecadas sob microscópio estereoscópico para verificar ou não a presença do corante no intestino.

Foram realizadas 20 repetições para cada combinação de classe. Não foi quantificado, neste bioensaio, o volume contido no papo e/ou intestino das OR.

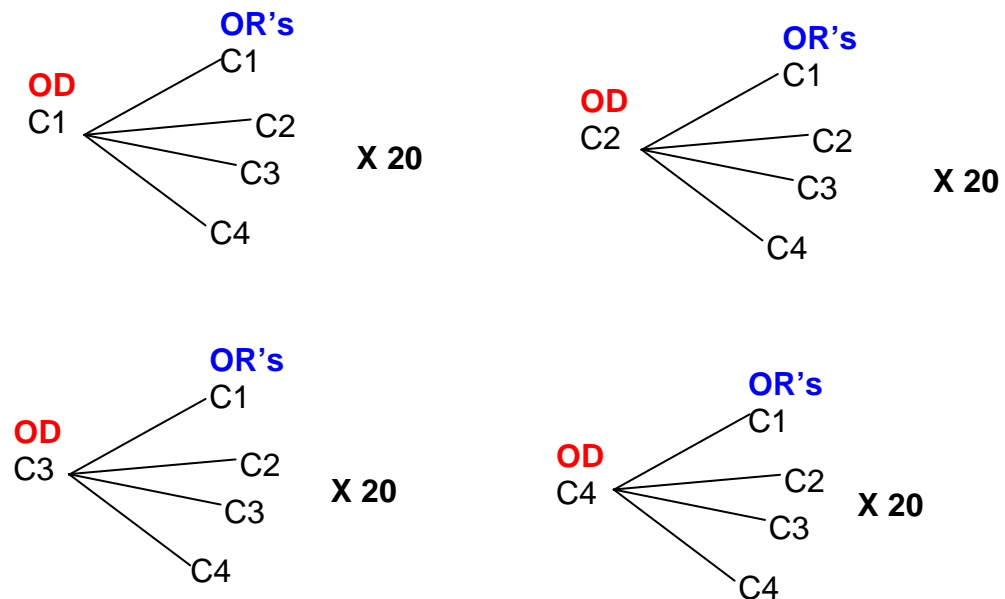


Figura 3. Combinações de operárias doadoras e operárias receptoras, colocadas em placas de Petri para quantificação da trofalaxia

d) *Número de eventos de trofalaxia realizado em função do tempo e da classe de operárias*

Esse bioensaio consistiu em quantificar o número de eventos de trofalaxia ao longo de 150 min que seriam realizadas por uma mesma OD.

OD's utilizadas neste experimento foram alimentadas *ad libitum* e tiveram o tórax pintado, para diferenciá-la das OR's. Todas as classes foram utilizadas como OD e OR, de tal maneira que operárias foram colocadas, duas a duas (OD x OR) em placa de Petri, seguindo as mesmas combinações da Figura 3.

Após 30 minutos juntas, a OR era trocada por outra de classe idêntica, até completar os 150 min. Para verificar a ocorrência da trofalaxia, após cada tempo, as OR eram dissecadas para a verificação ou não do corante no papo.

Foram realizados um total de 30 repetições para cada classe de OD com cada classe de OR.

e) *Verificação da ocorrência trofalaxia oral em seis espécies de Attinis*

Neste bioensaio, procurou-se verificar se a trofalaxia também fazia parte do repertório comportamental de outras espécies de Attini. Para a realização deste experimento, foram utilizadas operárias de pelo menos duas colônias de cada espécie de formiga.

As espécies estudadas foram *Atta laevigata*, *Acromyrmex rugosus*, *Acromyrmex balzani*, *Acromyrmex sp.*, *Mycocepurus goeldii* e *Mycetophylax conformis*, que são facilmente encontradas no entorno da cidade de Campos dos Goytacazes. As primeiras quatro espécies são aquelas que cortam folhas e cultivam fungo. As duas últimas são formigas que cultivam fungo, entretanto não são cortadeiras. Utilizam, para o cultivo do fungo, material vegetal e animal seco, carcaças de insetos, fezes etc. (Dela Lucia, 2003).

Procurou-se, neste bioensaio, nas espécies polimórficas, escolher as maiores operárias da colônia, como doadora e receptora, já que são as operárias envolvidas no corte e transporte do vegetal e são as que provavelmente têm maiores chances de entrarem em contato com alimento líquido. Para isso, todas as OD e OR tiveram suas cápsulas cefálicas medidas (Tabela 1).

Tabela 1. Tamanho de cápsula cefálica (milímetros) das operárias doadoras e receptoras das seis espécies de Attinis

Média da cápsula cefálica		
Espécie	Operária receptora	Operária doadora
<i>Atta laevigata</i>	2,8 ± 0,4	2,8 ± 0,6
<i>Acromyrmex balzani</i>	2,1 ± 0,3	2,4 ± 0,1
<i>Acromyrmex rugosus rugosus</i>	1,5 ± 0,2	1,5 ± 0,2
<i>Acromyrmex sp.</i>	1,2 ± 0,1	1,2 ± 0,1
<i>Mycetophylax conformis</i>	0,7 ± 0,0	0,7 ± 0,0
<i>Mycocepurus goeldii</i>	0,7 ± 0,1	0,7 ± 0,1

Foram realizadas 25 repetições e, em que cada uma, uma OD ficava junto com uma OR, numa placa de Petri, durante 1 h. As operárias da espécie *A. laevigata* foram alimentadas com solução com suco de tangerina, mel 10% e azul de Evans a 10%, por ser mais atrativo para essas espécies.

Após o término do bioensaio, cada OR foi dissecada, sob microscópio estereoscópico, e verificada a presença do corante no trato digestivo de cada uma delas.

f) *Quantificação de números de eventos de trofalaxia oral em miniformigieiros na ausência da rainha*

A partir de dois formigueiros de *A. subterraneus subterraneus* com 12 L de fungo cada, foram preparados seis miniformigieiros, cada um contendo aproximadamente 300 mL de fungo e operárias de todas as castas (Figura 4), que foram colocados em potes plásticos e mantidas em salas de criação adequadas para seu desenvolvimento (Della Lucia *et al.*, 1993c).



Figura 4. Montagem de miniformigieiros de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (A) colônia-mãe , (B) miniformigieiros.

A utilização de miniformigueiros para a realização de bioensaios com formigas cortadeiras já é uma fato na mirmecologia, onde, após estabelecidos, apresentam todas as características comportamentais de uma colônia (Loeck *et al.*, 1991, 1994; Jaccoud *et al.*, 1999). Além do mais, tais miniformigueiros podem sobreviver quatro meses ou mais, desde que periodicamente se reponham novas operárias (Jaccoud *et al.*, 1999).

Os miniformigueiros permaneceram por quatro dias na sala de criação para se estabelecerem e, após esse período, foram introduzidas dez operárias (OD) de cada uma das classes (C2, C3 e C4) alimentadas de acordo com o item 3.3.a, marcadas anteriormente com tinta no tórax, para posterior identificação. A C1 não foi utilizada com OD.

Dez horas após a introdução das OD nos miniformigueiros, estes foram congeladas a -15°C , a fim de facilitar o manuseio. O tempo de permanência das OD foi determinado por ser insuficiente para o esvaziamento total do papo, de acordo com Erthal *et al.*, 2004. Após o fim do teste, todas as OR dos miniformigueiros, foram separadas em quatro classes de tamanho, contabilizadas e dissecadas sob microscópio estereoscópico para constatar, visualmente, a presença ou não do corante no intestino.

Para estimar a quantidade de líquido restante nos intestinos das OD que estavam dentro de quatro miniformigueiros, estas foram retiradas e tiveram o intestino dissecado e o volume de corante restante do intestino dissecado e o volume restante foi estimado como no item 3.3.a. Como controle, para se estimar o volume de corante restante do intestino das operárias fora dos miniformigueiros, dez formigas de cada casta foram alimentadas *ad libitum* e individualizadas em placas de Petri e deixadas em escotofase total por 10 h e, após esse período, o volume foi também estimado.

O número de trofalaxias foi analisado por meio de ANOVA e a comparação das médias foi realizada pelo teste de Tukey a 5% de significância.

g) Quantificação de trofalaxia oral em miniformigueiros na presença da rainha

Este bioensaio seguiu a metodologia utilizada no bioensaio anterior, entretanto, não houve quantificação do alimento do intestino das operárias

doadoras após a trofalaxia. Foram utilizados quatro miniformigueiros, sendo que todos apresentavam uma rainha e o volume do fungo de cada um também foi de aproximadamente 300 mL.

As rainhas e todas as OR dos quatro miniformigueiros foram dissecadas sob microscópio estereoscópico para constatar, visualmente, a presença ou não do corante no intestino.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Quantidade de alimento ingerido pelas operárias de todas as classes

As operárias de *A. subterraneus subterraneus* alimentaram-se de um volume da solução de azul de Evans a 1% e mel a 10%, que variou de 0,13 a 1,03 μ l, para operárias das C1 e C4, respectivamente (Tabela 2).

A capacidade de armazenamento das operárias maiores foi similar ao valor encontrado em maiores operárias (máximas) de *Solenopsis invicta*, que foi aproximadamente 1,5 μ L (Howard e Tschinkel, 1981). Roces (2003) mostrou que *Atta sexdens* (Myrmicinae) tem taxas baixas de entrada de líquidos quando comparado às de *Camponotus rufipes* (Formicinae), adaptados para alimentação de néctar e de *honeydew*. Apesar de ingerir líquidos durante a manipulação da folha e de gongilídeos no jardim de fungo, as formigas cortadeiras não têm o trato intestinal adaptado para armazenar volumes grandes do líquido (Caetano, 1990).

Não houve diferença no volume ingerido e retido no papo das operárias das Classes 1 e 2. Isto pode ser devido ao fato de que essas operárias não diferem muito em tamanho. São formigas que estão mais envolvidas com os cuidados com o fungo (Hughes *et al.*; 2003; Forti *et al.*, 2004).

Já as operárias da Classe 4 têm a capacidade de se alimentarem de quase o dobro de volume em relação às operárias da Classe 3. Caetano (1984) mostrou que o papo é maior em soldados, seguido pelas operárias cortadeiras e jardineiras em quatro espécies de *Atta*. De acordo com esse mesmo autor, o papo nas formigas funciona como meio de transporte de alimento para o interior do ninho, sendo uma região de armazenamento e não uma região de digestão e absorção. Além disso, as formigas forrageadoras, quando estão cortando folhas, lambem a superfície e a borda dos fragmentos e ingerem quantidades significativas de seiva e água das plantas (Littledyke e Cherret, 1976; Andrade, 1997; Forti *et al.*, 2000).

Tabela 2. Média e desvio padrão do volume (μL) de solução de azul de Evans a 1% e mel a 10%, encontrada no papo de operárias de *A. subterraneus subterraneus* (n=20). (CC): cápsula cefálica; (CO): classes de operárias utilizadas no trabalho e local onde normalmente se encontrava cada classe na colônia: F= fungo; T + AF = trilha e área de forrageamento; CF = cortando folhas e TF = transportando folhas (n=30).

CO	Local	CC (mm)	Volume (μL) (média \pm desvio padrão)
C1	F	0,8 a 1,0	0,13 \pm 0,05 ^c
C2	T + AF	1,2 a 1,5	0,21 \pm 0,09 ^c
C3	CF	1,6 a 2,0	0,52 \pm 0,20 ^b
C4	CF +TF	2,1 a 2,4	1,03 \pm 0,16 ^a

Médias de volume seguidos por letras diferentes na coluna, diferem estatisticamente pelo teste de Tukey ($p < 0,05$)

De acordo com Josens (2002), em operárias maiores de *Camponotus mus*, quando alimentadas com solução de sacarose a 60%, a taxa de entrada de alimento até seu trato digestivo aumenta significativamente com o tamanho da formiga, e operárias maiores ingerem cerca de 50% do seu peso quando comparadas com operárias menores.

Em relação às quatro classes de tamanho escolhidas para a realização deste trabalho, Forti *et al.* (2004) também dividiram em classes as operárias de *A. subterraneus brunneus*, as quais realizavam trabalhos como forrageamento, transporte de material, mastigação do fragmento após repicagem, incorporação do fragmento no fungo etc. Os autores constataram também que pelo menos duas castas realizavam algumas tarefas iguais dentro do ninho. Neste trabalho, essas tarefas foram muito semelhantes às encontradas em castas iguais de operárias de *A. subterraneus subterraneus*.

Pode-se concluir com este teste que, apesar de as formigas cortadeiras não serem especializadas em alimentação de líquidos, as operárias dessa espécie foram capazes de se alimentar de líquido e em quantidades consideráveis, proporcionalmente ao tamanho de cada classe.

A ingestão de líquidos é um acontecimento comum em operárias que são mantidas em colônias de laboratório. Esse comportamento já foi observado em operárias de outras espécies, como de *Atta sexdens rubropilosa*, *A. laevigata* e *Acromyrmex spp.*, quando suas colônias são supridas com água, onde as operárias de todas as castas se aglomeram ao redor da fonte para suprir suas necessidades ou as da colônia (observação pessoal).

4.2. Comportamento de trofalaxia por operárias de *A. subterraneus subterraneus*

O comportamento de trofalaxia em *A. subterraneus subterraneus* ocorre quando formigas receptoras e doadoras se encontram e fazem primeiramente o contato via antenação. A formiga doadora abre suas mandíbulas, expondo a glossa, a qual uma gota do líquido encontra-se aderida. Após esse ato, a receptora abre suas mandíbulas e também, com sua glossa, lambe a solução do aparato bucal da doadora (glossa e mandíbula). O ato de lambe as mandíbulas resulta em uma maior exposição da glossa da doadora, que mantém contato antenal com a formiga receptora, enquanto esta última toca a antena levemente, mas intensamente a glossa e as mandíbulas da doadora (Filme 1: www.uenf.br/index.html/Mirmecologia). Este comportamento foi observado pelo menos 10 vezes para confirmar a seqüência de eventos. Além dos

comportamentos acima citados, foi observado também que uma formiga doadora pode realizar trofalaxia, simultaneamente, com até duas operárias receptoras (Filme 2: www.uenf.br/index.html/Mirmecologia).

A receptora toca intensamente a glossa da formiga doadora com suas antenas para, provavelmente, estimular a doadora a regurgitar. Entretanto, quando isso ocorre, os movimentos antenais da formiga são lentos. Bonavita-Cougourdan (1983) descreveu comportamento similar de antenação em *Camponotus vagus* durante o ato da trofalaxia. Isto sugere que este padrão comportamental pode ser comum entre espécies, facilitando a trofalaxia interespecífica, como visto por Bhatkar e Kloft (1977).

Após um evento de trofalaxia, aproximadamente 25% do volume total do papo da formiga doadora é passado à formiga receptora, sendo 48% retido no aparelho digestivo (Tabela 2). O déficit de aproximadamente 27% da capacidade total de armazenamento pode ser explicado pelo fluxo rápido do líquido devido à ingestão, chegando ao intestino médio (0.5 min), ao reto (15 min) (Erthal *et al.*, 2004). Estes resultados mostram que as formigas cortadeiras podem transferir uma porcentagem relativamente elevada de líquido às companheiras de ninho, quando comparada, por exemplo, com os cupins, que transferem em média 1-2% do que se alimentam (Suárez e Thorne, 2000). Porcentagens elevadas de transferência das doadoras às receptoras foram vistas também para *Linepithema humili*, indicando que este padrão é comum entre Hymenoptera.

A latência média da trofalaxia foi de $8,4 \pm 5,6$ min ($n=12$) com uma variação de 2,3 a 21,5 min. Esta troca de alimento ocorre após um período relativamente curto de latência em *A. subterraneus subterraneus*, quando comparada aos períodos da latência em cupins (6-12 h), refletindo provavelmente as diferenças em hábitos de alimentação de Hymenoptera e Isoptera (Suárez e Thorne, 2000). Os cupins consomem dietas sólidas normalmente disponíveis durante um longo período de tempo, reduzindo a necessidade de comunicação rápida com companheiros de ninho por trofalaxia sob a presença da fonte do alimento. Já no caso das formigas cortadeiras, as fontes para o forrageamento são efêmeros, ou seja, são disponíveis por um determinado período de tempo, após o qual, a colônia necessita encontrar outro sítio para forragear.

Tabela 2. Capacidade de adultos de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* se alimentarem de solução de corante, média dos volumes obtidos por formigas receptoras e média retida por formigas doadoras após a trofalaxia.

	Volume μL (média \pm desvio padrão)
Volume Total ingerido após alimentação <i>ad libitum</i> (n=30)	1,03 \pm 0,16
Volume recebido por receptoras (n=19)	0,26 \pm 0,15
Volume retido por formigas doadoras (n=19)	0,49 \pm 0,23

A duração média da trofalaxia para *A. subterraneus subterraneus* foi de 136 s ($1,3 \pm 2,3$ min; n= 13), com o evento mais curto em 21 s e o evento de trofalaxia mais longo com duração de 304 s. Esta variação no tempo de trofalaxia poderia ser dependente do estado nutricional da formiga receptora. No caso de *Ponera coarctata*, observou-se que os indivíduos que não forrageavam se tornavam agressivos quando solicitavam nutrientes das companheiras de ninho, através da trofalaxia (Liebig *et al.*, 1997). Em *C. fellah*, operárias quando isoladas da colônia realizaram trofalaxia por um longo período (300 s) e as formigas não isoladas gastaram somente uma média de 42 s (Boulay *et al.*, 2000 b). Neste caso, a trofalaxia por longo período foi considerada importante para restabelecer vínculos sociais mediante a troca de hidrocarbonos específicos da colônia. Os eventos de trofalaxia entre adultos e larvas de *S. invicta* ocorreram com curta duração, com um tempo médio de somente 11 s, executado de uma maneira estritamente uniforme, que sugere a otimização da ingestão larval (Cassill e Tschinkel, 1996).

Em *A. subterraneus subterraneus*, 38% das formigas doadoras, individualizadas com as receptoras, realizaram trofalaxia durante o período de uma hora. Observaram-se freqüências elevadas de trofalaxia (máximo de 42,4%) nesta espécie, em sistemas de miniformigueiros sem rainha. As freqüências encontradas para *Lasioglossum erthrurum* e *Cataglyphis iberica* foram 22% e 33%, respectivamente (Kukuk e Crozier, 1990; Dahbi *et al.*, 1999).

Os resultados deste trabalho mostram que a trofalaxia é um evento freqüente entre operárias de *A. subterraneus subterraneus*. Além desse estudo,

outros, como o papel da trofalaxia na divisão dos recursos alimentares, comunicação, integração da colônia e dispersão de inseticida em toda a colônia, estão sendo investigados.

4.3. Ocorrência de trofalaxia entre operárias de classes diferentes

Todas as operárias foram capazes de doar para todas as classes e receber alimento de todas as classes (Figura 5). Entretanto, quando a OD foi da classe C2, ocorreu diferença significativa ($\chi^2=4,10$; $p < 0,05$) entre a porcentagem de trofalaxia realizada pelas receptoras C2 e C3. É bem provável que fatores intrínsecos das operárias estejam ligados a este caso, já que não houve diferença quando operárias de C1, C3 e C4 foram doadoras. A frequência da trofalaxia provavelmente está ligada ao estado nutricional de cada formiga. Entretanto, neste experimento todas as receptoras foram tratadas igualmente.

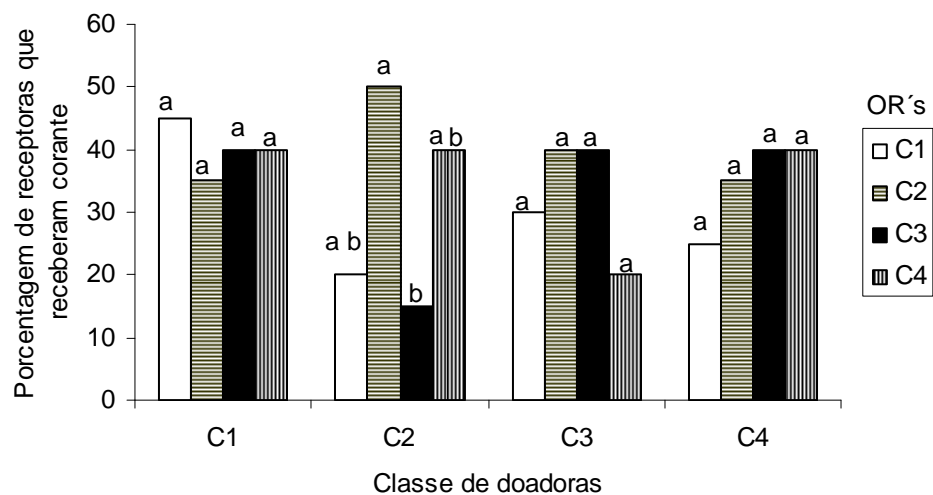


Figura 5. Porcentagem de operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* que receberam alimento através de trofalaxia oral. (n=20 para cada classe). Colunas seguidas por mesma letra, dentro de cada classe de doadoras, não diferem entre si pelo teste do Qui-Quadrado

Hashimoto *et al.* (1995) demonstraram a ocorrência de trofalaxia em espécies de Ponerini, sendo que operárias receptoras solicitavam alimento à rainha, machos e operárias, mas recebiam alimento via, trofalaxia, somente das operárias.

A transferência de alimentos verificada em todas as classes tem papel importante na dinâmica nutricional da colônia e reconhecimento das companheiras de ninho, uma vez que todas as classes recebem e doam alimento. Isto é interessante para a colônia, pois se somente uma classe de tamanho de operárias conseguir se alimentar de dieta líquida, este poderá ser distribuído para vários companheiros de ninho de diferentes castas, formando uma rede de distribuição de alimento. Além disso, como a trofalaxia é o principal modo de estabelecer o odor “Gestalt” da colônia, ela permite que haja homogeneização dos hidrocarbonos, mantendo uma mistura epicuticular uniforme (Silva e Brandeburgo, 2005). Isto permite que a colônia se reconheça e se mantenha integrada.

Littledyke e Cherrett (1976) e Quinland e Cherrett (1979) constataram que operárias obtêm seus nutrientes líquidos da seiva vegetal ou do fungo. Em trabalho mais recente, Andrade (1997) constatou que operárias de *A. sexdens rubropilosa* ingerem seiva e água também a partir do corte de folhas. Observou ainda que a ingestão é maior ou menor de acordo com a atividade que as operárias desempenham na colônia. Formigas generalistas e forrageadoras ingeriram maior quantidade de líquido quando forrageavam, já as jardineiras ingeriram maior quantidade de corante durante a preparação do substrato (Forti e Andrade, 1999).

4.4. Número de trofalaxias realizadas em função da classe de operárias

Verificou-se que as operárias das quatro classes de tamanho transferem alimento para mais de uma companheira de ninho e que estas transferências podem ocorrer ao longo de pelos menos 150 min (Figura 6-10). O maior número de trofalaxias ocorreu nos primeiros 30 min (Figura 10). É bem provável que esta maior taxa de trofalaxia, nos primeiros 30 minutos, esteja ligada à maior

quantidade de alimento que a OD tem armazenado em seu papo. Pode ser que quanto maior o volume de líquido dentro do papo, maior seja a taxa de trofalaxia. Em *Monomorium floricola*, quando operárias foram expostas a dois inseticidas diferentes, observou-se que a trofalaxia entre operárias ocorreu de 30 até 180 min, estando estas formigas contaminadas com pelo menos um dos inseticidas (Zarzuela 2005). Os resultados aqui encontrados, indicam que operárias de *A. subterraneus subterraneus* tenderam, também, a realizar trofalaxia ao longo de um determinado tempo e não somente no início do teste.

À medida que o papo vai se esvaziando, por causa de trofalaxias realizadas ou pela passagem do líquido para outros compartimentos do intestino, essa taxa tende a diminuir. Após o alimento passar pelo proventrículo e ir para o intestino médio, esse não retorna mais ao papo, fazendo com que as doadoras tenham um tempo limitado para realizar a trofalaxia após se alimentarem.

Cassil e Tschinkel (1999a) mostraram que, quando operárias e larvas de *S. invicta* realizam trofalaxia, a taxa de repasse de sacarose decresce ao longo das horas de acordo com a concentração da solução, ou seja, nas primeiras horas, sempre a solução mais concentrada foi a mais repassada às larvas, diminuindo significativamente a taxa de trofalaxia durante as primeiras quatro horas.

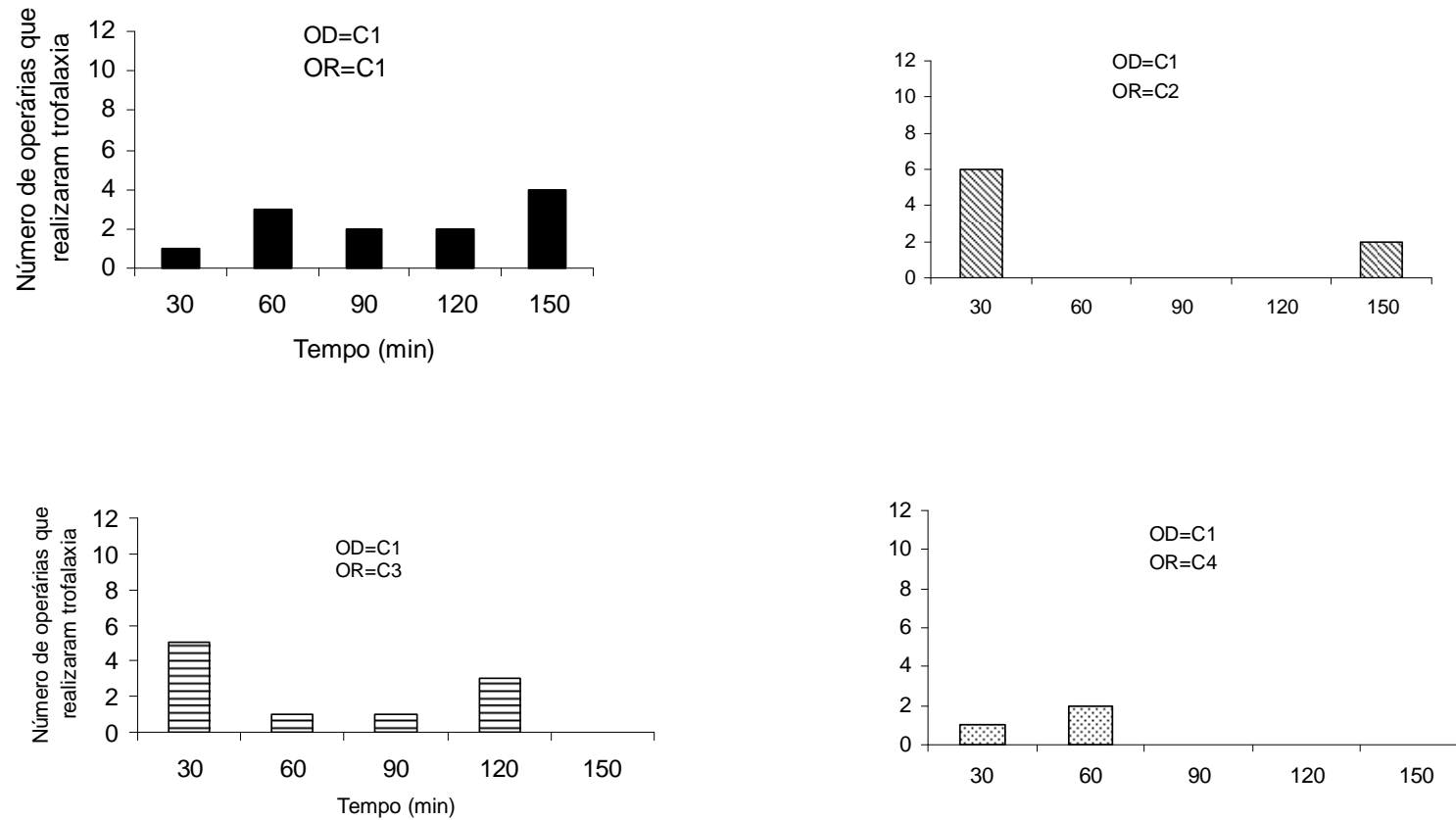


Figura 6. Número total de operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* que recebeu corante, via trofalaxia, aos 30-60-90-120 e 150 min, tendo como operária doadora a classe 1. (n=150).

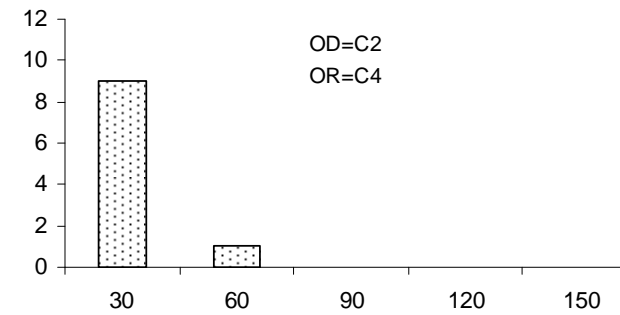
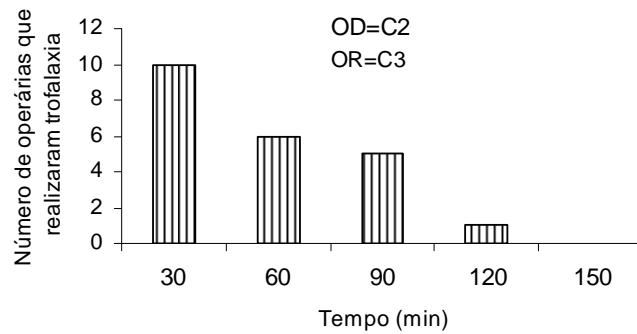
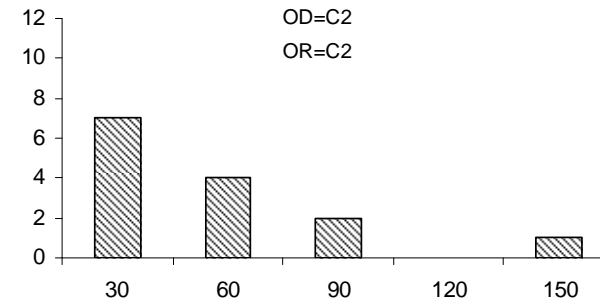
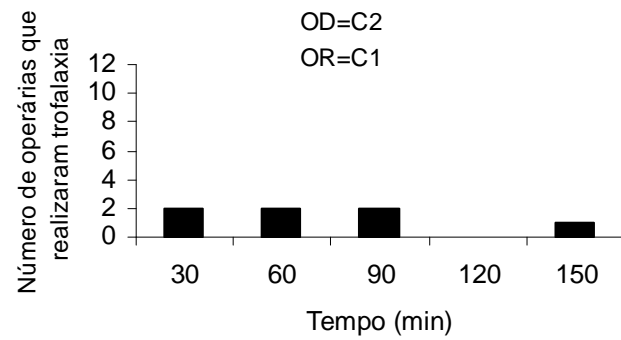


Figura 7. Número total de operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* que recebeu corante, via trofalaxia, aos 30-60-90-120 e 150 min, tendo como operária doadora a classe 2. (n=150).

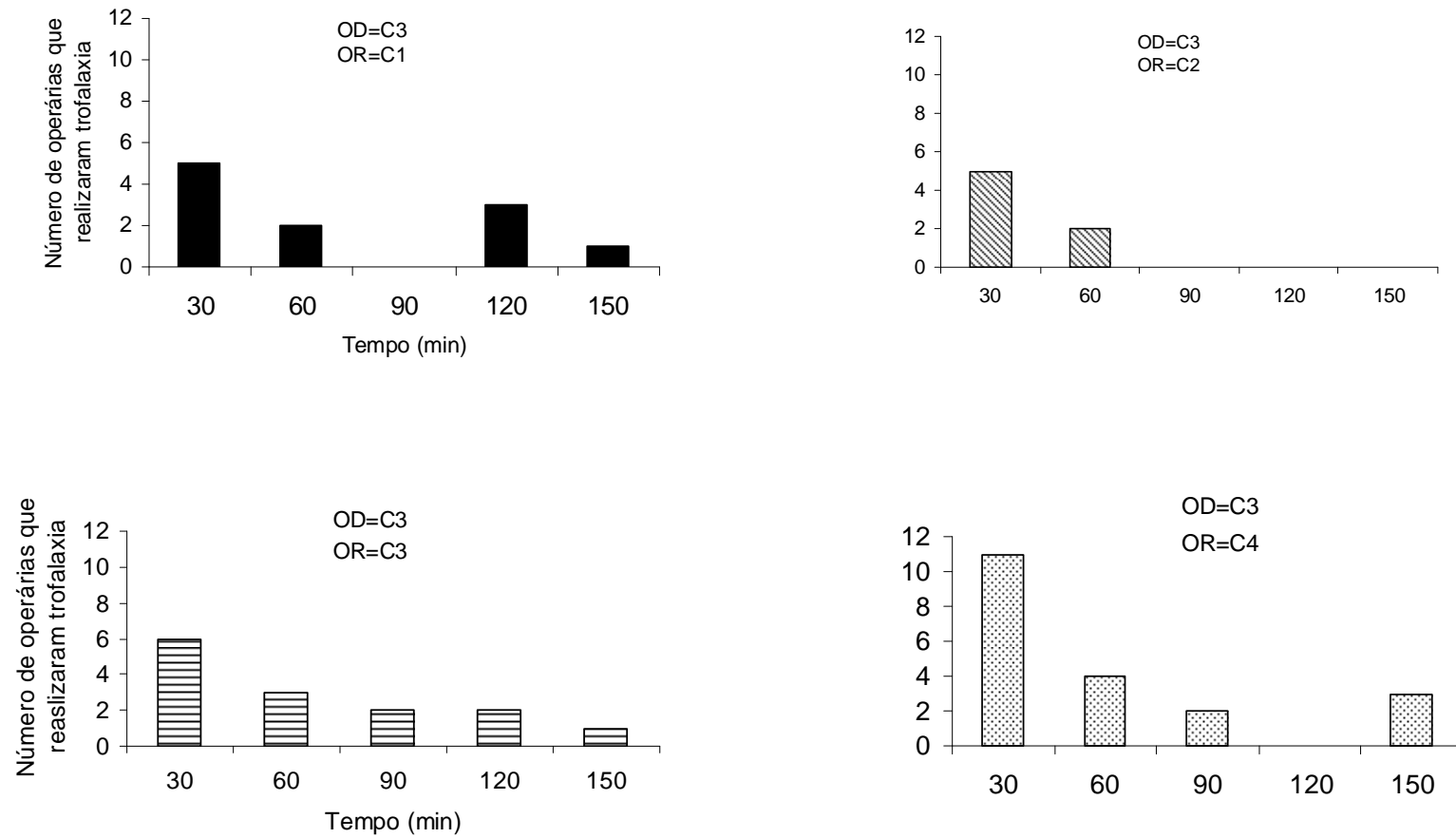


Figura 8. Número total de operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* que recebeu corante, via trofalaxia, aos 30-60-90-120 e 150 min, tendo como operária doadora a classe 3. (n=150).

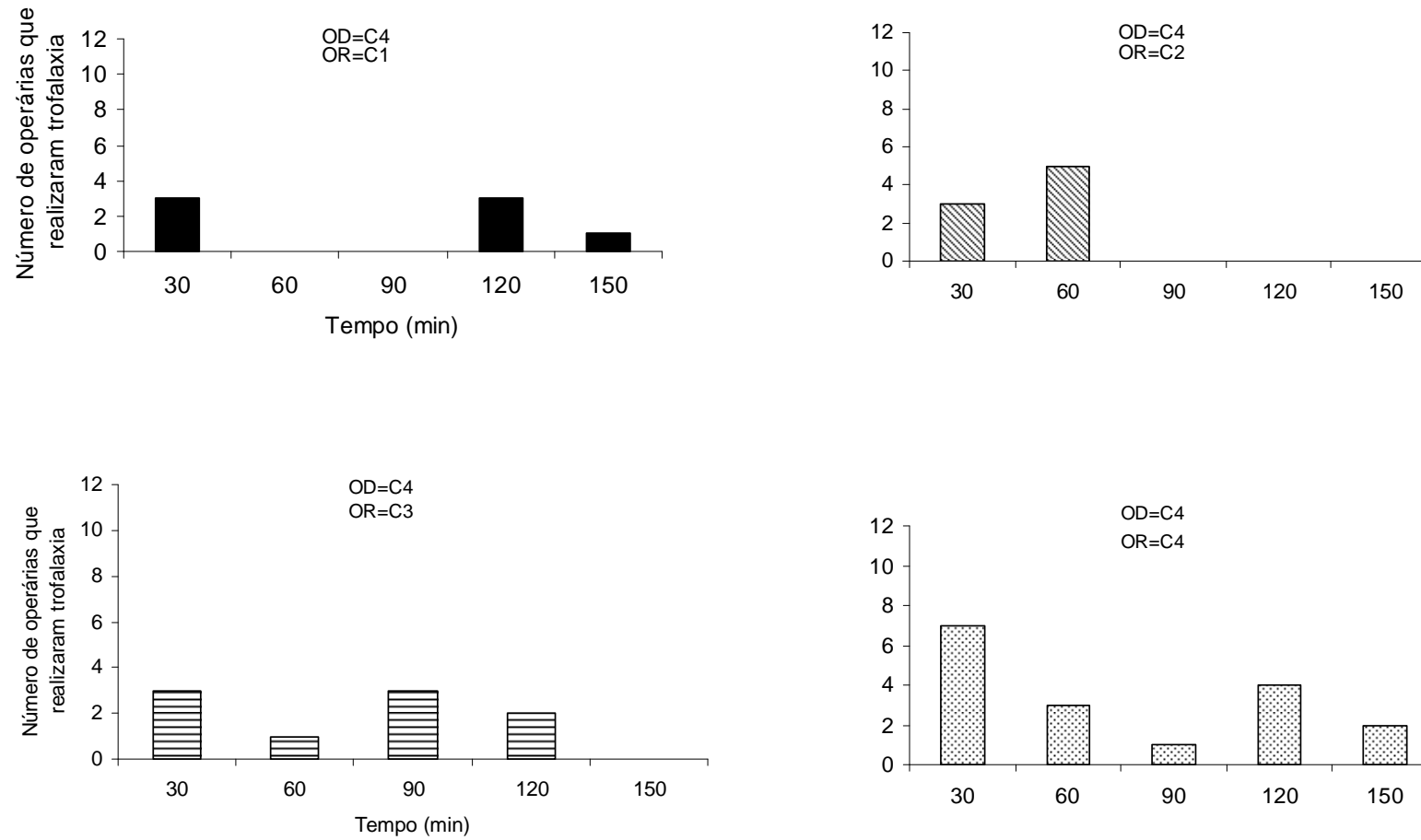


Figura 9. Número total de operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* que recebeu corante, via trofalaxia, aos 30-60-90-120 e 150 min, tendo como operária doadora a classe 4. (n=150).

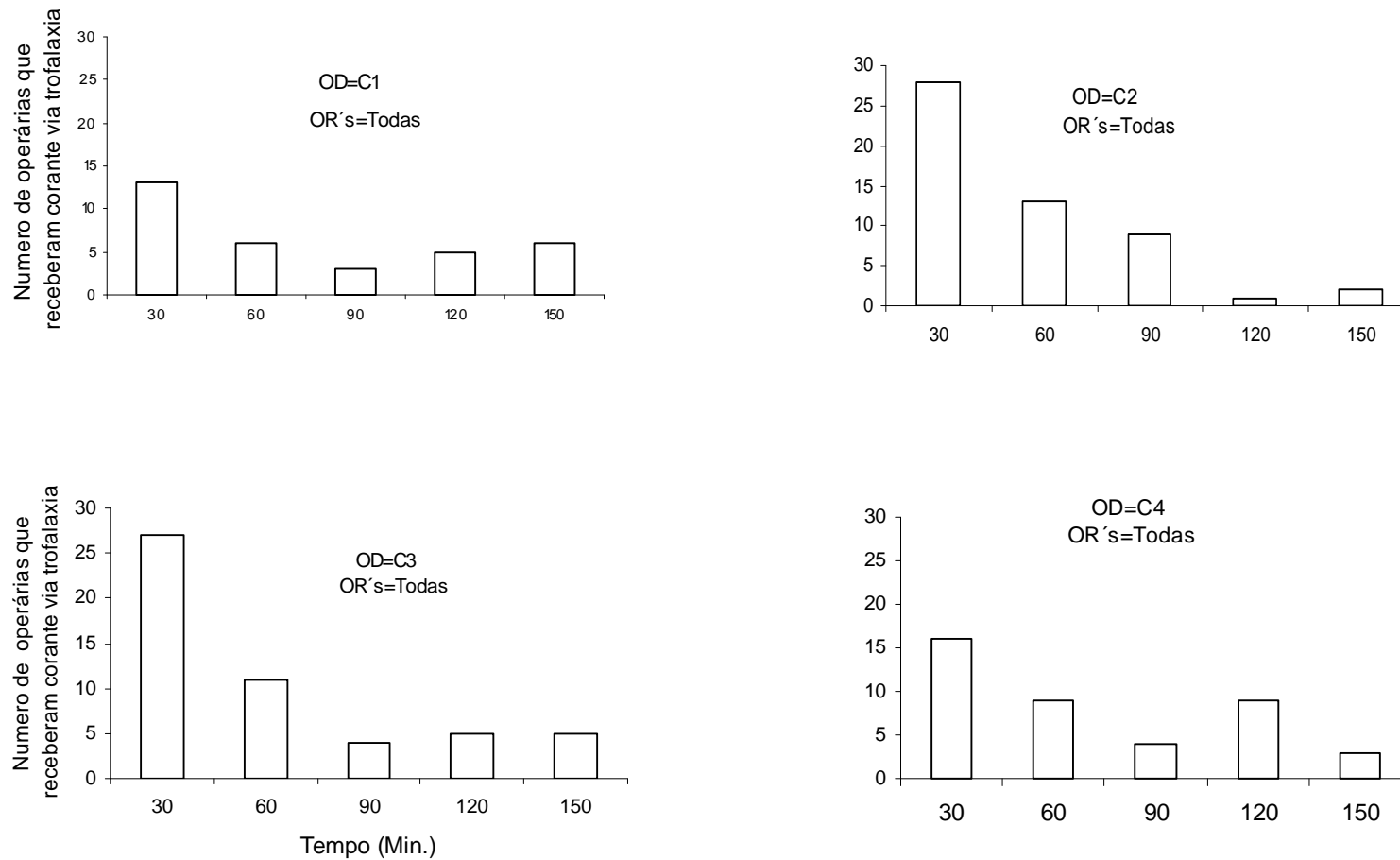


Figura 10. Número total de operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* que recebeu corante, via trofalaxia, aos 30-60-90-120 e 150 min (n=15 para cada quadro)

Os maiores valores totais de trofalaxia, ao longo dos 150 min, foram quando C2 e C3 foram doadoras, com 53 e 52 operárias recebendo alimento, respectivamente. As OD podem não transferir o alimento nos primeiros 30 min, podendo passar por períodos de até 60 min sem doar, para depois efetuar novas trofalaxias (Figuras 6 a 9). Isto, provavelmente, é determinado pela frequência de solicitação das receptoras e também pela necessidade de alimentação dos indivíduos. Enquanto existe alimento no papo, as operárias parecem estar sempre disponíveis para doar e, possivelmente, o que vai fazer com que haja ou não a trofalaxia é a demanda das OR. Outra possibilidade é que, provavelmente, as forrageadoras tenham que repassar, via trofalaxia, o alimento rapidamente. Em uma única noite, as forrageadoras fazem várias viagens para coleta de folhas. Quando entram em contato com a seiva, ficam supridas (Littlelydyke e Cherret, 1976; Quinlan e Cherrett, 1979; Andrade, 1997; Forti *et al.*, 2000). Isto, provavelmente, faz com que as operárias, a cada volta à colônia, necessitem compartilhar o alimento que está no papo, repassando líquido, via regurgitação, para outras companheiras de ninho.

Suárez e Thorne (2000) denominaram trofalaxia em cascata, quando um cupim doador transfere alimento para vários outros receptores, sendo que esses indivíduos iniciam uma doação secundária para vários outros indivíduos. Encontraram ainda a transferência direta, quando um cupim doador transfere para vários receptores e esses não repassam para outros indivíduos. Possivelmente, este mecanismo de passagem de alimento em cascata também ocorra em *A. subterraneus subterraneus*. Novos estudos poderão esclarecer sobre esta dinâmica de distribuição de alimento, o que permitirá visualizar a dispersão de substâncias dentro do ninho, visando ao controle desta praga.

4.5. Número de trofalaxia em seis espécies de *Attini*

Constatou-se que todas as espécies estudadas realizaram trofalaxia. Verificou-se que as operárias de *A. rugosus* foram as que realizaram maior frequência de trofalaxias (20%). As espécies *A. laevigata*, *A. balzani* e *Mycocetopus goeldii* realizaram 12%, sendo *Acromyrmex* sp. e *Mycetophylax conformis*, as espécies que menos realizaram (4%).

Schneider *et al.* (2000) relatam que em *Atta sexdens* somente foram observadas trofalaxias entre larvas e operárias. Em trabalhos realizados por Andrade (1997) e Forti *et al.* (2000) com *A. sexdens rubropilosa*, é sugerido que a trofalaxia seja a maior responsável pela intoxicação dentro da colônia, visto que as operárias lambem os pellets de iscas e, provavelmente, repassam-nas para as outras operárias, apesar da trofalaxia não ter sido medida nesses trabalhos. Por outro lado, Andrade *et al.* (2002) afirmam que a trofalaxia em *A. sexdens* ocorre com pouca frequência ou não é importante na intoxicação da colônia tratada com iscas granuladas.

Diversos comportamentos altruístas podem se desenvolver entre os animais, entre eles, está a distribuição de alimentos obtidos por alguns, como acontece na trofalaxia das formigas e no comportamento de regurgitação coletiva. Em formigas, as operárias, após se alimentarem, estocam o alimento no papo e esse é distribuído ou não a companheiras de ninho (Hölldobler e Wilson, 1990; Jaffé, 1993). Ainda não se sabe o que estimula as operárias a doarem ou receberem o alimento. Durante o ato de trofalaxia, todos os membros da colônia envolvidos com este comportamento adquirem uma mistura uniforme de substâncias, utilizada para distinguir seus companheiros de ninho. Além de as operárias repassarem o alimento líquido, repassam também compostos sintetizados por cada adulto, que fica estocado na glândula pós-faríngea.

Após a trofalaxia e durante o “grooming”, essa mistura é espalhada sobre a superfície do corpo das formigas, que adquirem o odor da colônia, podendo distinguir seus companheiros de ninho de outros indivíduos estranhos à colônia (Godzinska, 2004). Dahbi *et al.* (1999) relatam que a trofalaxia restabelece o odor uniformemente entre formigas separadas previamente, além de ter papel fundamental no estabelecimento do odor da colônia, principalmente entre espécies que possuem ninhos satélites.

O alimento, após ser coletado pelas formigas, é ingerido e se desloca para a cavidade infrabucal, onde permanece por algum tempo, sendo aproveitado ou eliminado. Nas dobras cuticulares e espinhos presentes nesta cavidade e na metade anterior da faringe, há a retenção de partículas sólidas. Em operárias de *A. sexdens rubropilosa*, as partículas retidas estão entre 1 μm e 2 μm de diâmetro. Ainda de acordo com o mesmo autor, no final da faringe, tem-se a

abertura da glândula pós-faringeana onde ocorrem dobras irregulares e pêlos de vários comprimentos. O alimento líquido, ao passar por essa região, sofre uma separação dos compostos solúveis em água e em lipídeos. Os primeiros deslocam-se para o papo e os compostos lipídicos penetram nos dutos da glândula pós-faringeana, onde são absorvidos e transferidos para a hemolinfa, para ser distribuído para todo o corpo da formiga. A outra parte do alimento ingerido vai para o papo (Bueno, 2005).

A partir deste trabalho, verificou-se que a trofalaxia é um fenômeno que ocorre entre as attines, mas estudos complementares deverão ser feitos a fim de verificar a ocorrência e distribuição desse comportamento nas outras espécies dessa tribo.

A importância das espécies estudadas realizarem trofalaxia se dá pelo fato de as formigas em contato com o alimento terem a capacidade de distribuí-lo de forma mais rápida, minimizando assim a ausência de alimento entre os indivíduos. Além disso, é bem provável que o odor do ninho seja também repassado via trofalaxia.

Observou-se que algumas das espécies estudadas parecem estar mais adaptadas para tal comportamento. A diferença encontrada a respeito da taxa de trofalaxia entre as espécies pode ter ocorrido pelo fato de a metodologia utilizada não ter sido adequada para todas as espécies ou, talvez, do tempo que permaneceram juntas. De acordo com Cassil e Tschinkel (1999b), em insetos sociais a nutrição da colônia depende do volume e da qualidade do alimento distribuído, ingerido e assimilado pelos seus membros.

Este trabalho foi realizado com quatro gêneros da tribo Attini, e seis espécies. A tribo conta atualmente com 210 espécies catalogadas (Bolton 1995; Brandão e Mayhé-Nunes, 2001) e 13 gêneros (Fernández e Ospina, 2003). Pelos resultados encontrados, pode-se inferir que a trofalaxia nessas seis espécies estudadas é um fato, apesar de ter havido baixa taxa de trofalaxia em algumas espécies. É bem provável que formigas que cultivam fungo, de uma maneira geral, apresente o comportamento de partilhar alimento, sendo que a frequência do ato vai depender da espécie de formiga.

4.6. Trofalaxia oral em miniformigueiros na ausência de rainha

Quando 30 operárias das classes C2, C3 e C4 foram doadoras verificou-se que existe diferença no recebimento de alimento líquido via trofalaxia entre a C1 e as outras tres classes de tamanho de *A. subterraneus subterraneus* em sistema de miniformigueiros (ANOVA, $F= 10,68$; $p < 0,05$) (Figura 11).

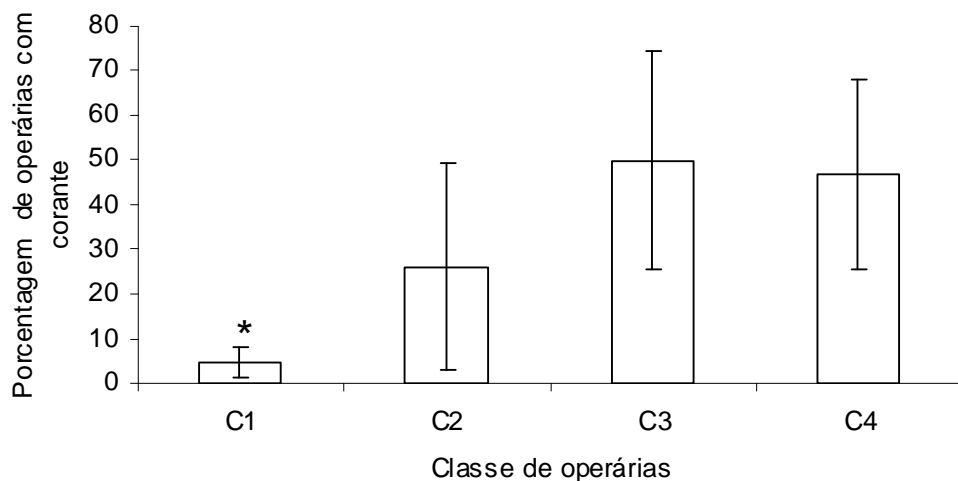


Figura 11. Porcentagem média e desvio padrão de operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus*, de quatro classes de tamanho que apresentaram o intestino corado, após 10 h em contato com 30 operárias alimentadas *ad libitum* com solução de mel a 10% e corante azul de Evans a 1% em miniformigueiros sem rainha (n= 6 colônias).
* Difere estatisticamente pelo teste de Tukey ($p < 0,05$)

Através do teste Tukey foi possível constatar que as classes C2, C3 e C4 recebem alimento via trofalaxia igualmente, entretanto, diferiram estatisticamente de C1. Apesar da C1 ser a classe de operárias mais abundante nos miniformigueiros (Tabela 3), foi a que recebeu menor porcentagem de corante via trofalaxia. É bem provável que a menor taxa de trofalaxia encontrada nas operárias da C1 esteja relacionada ao local onde essas operárias ficam, que é no jardim de fungo, além de sempre estarem ocupadas com a tarefa de incorporação do substrato. (Wilson, 1980; Della Lucia *et al.*, 1993b; Holdobler e Wilson, 1990). Este ensaio mostrou que todas as classes realizam trofalaxia, entretanto as taxas de recebimento de alimento diferem entre elas.

Tabela 3 – Número e porcentagem de formigas de quatro classes de tamanho, com intestino corado após 10 horas em contato com 30 operárias doadoras em miniformigueiros sem rainha. (Col.= colônia; N = número total de formigas de cada classe no miniformigueiro; C=formigas com corante; % C = porcentagem de formigas em relação ao número de formigas da classe

Col	Classe 1			Classe 2			Classe 3			Classe 4		
	N	C	% C	N	C	% C	N	C	% C	N	C	% C
1	109	0	0	63	7	11,1	49	21	42,8	44	16	36,4
2	41	4	9,7	36	15	41,7	25	18	72	20	14	70
3	109	5	4,6	73	10	13,7	77	25	32,5	20	6	30
4	65	4	6,1	38	25	65,8	18	16	88,9	18	14	77,8
5	45	2	4,4	69	5	7,2	35	11	31,4	18	6	33,3
6	46	1	2,2	72	11	15,3	71	22	31	40	13	32,5

As maiores operárias (C3 e C4) são as que executam no campo as tarefas de corte e transporte do material vegetal para o ninho. Essas castas de formiga são constituídas de indivíduos que têm maior contato com a seiva das folhas e que apresentam maior habilidade para estocar e repassar dieta líquida (vide resultados p. 29).

Segundo Wilson (1971), as trocas de alimento por trofalaxia são mais comuns para as espécies de formigas que se nutrem com dieta líquida. Entre as formigas cortadeiras, sabe-se que grande parte das necessidades energéticas das operárias são supridas pela ingestão de seiva (Littledyke e Cherret, 1976; Andrade, 1997; Forti *et al.*, 2000), o que pode justificar a taxa de trofalaxia observada nas formigas maiores. Por outro lado, as formigas mínimas estão geralmente empenhadas no cuidado com as larvas, rainha e jardim de fungo e, desta forma, podem estar alimentando-se do fungo mutualístico, normalmente farto e acessível para todos os indivíduos da colônia.

Della Lucia *et al.* (2003) encontraram maior taxa de contato glossa-glossa (comportamento similar à trofalaxia), quando a colônia de *Atta sexdens*

rubropilosa estava sem rainha. Estudos em outras espécies de formigas, relatam que, durante o ato de trofalaxia, todos os membros da colônia adquirem uma mistura uniforme de substâncias, utilizadas para distinguir seus companheiros de ninho. Após a trofalaxia e durante o “grooming”, essa mistura é espalhada sobre a superfície do corpo das formigas, que adquirem o odor da colônia, podendo distinguir seus companheiros de ninho de outros (Soroker *et al.*, 1994; Soroker e Hefetz, 2000). Possivelmente, os indivíduos que realizam trabalhos fora do ninho necessitem restabelecer o odor colonial com maior frequência do que os indivíduos que permanecem dentro do ninho, realizando para isso, um maior número de trofalaxia.

O volume médio da solução de azul de Evans a 1% encontrado nos intestinos das 10 operárias receptoras de cada casta foi de $0,48 \pm 0,16$ μ l para C4; $0,28 \pm 0,12$ μ l para C3; e $0,21 \pm 0,04$ μ l para C2. Já o restante da solução encontrada no intestino das doadoras capturadas, após ficarem 10 h dentro de miniformigueiros, foi de $0,17 \pm 0,13$ μ l para C4 (n=40); $0,12 \pm 0,10$ μ l para C3 (n=36); $0,07 \pm 0,06$ μ l para C2 (N=40). Observou-se e um decréscimo de mais da metade do volume ingerido nas operárias que forneceram alimento, o que mostra que grandes quantidades de substâncias líquidas são repassadas às operárias receptoras.

Boulay *et al.* (2004) constataram que não há diferença na taxa de trofalaxia, quando operárias de *Camponotus fellah* ficam isoladas por 10 dias e, depois, são reintroduzidas na colônia, o que resultou em intensa trofalaxia e “grooming”, na ausência ou presença da rainha.

Em formigas, as taxas de trofalaxia são variáveis, possivelmente pela posição filogenética e hábitos alimentares (Wilson, 1971). Existem espécies de formigas especializadas em coletar somente alimento na forma líquida, como por exemplo, aquelas que se alimentam de *honeydew*. Por outro lado, temos as cortadeiras que apesar de também ingerirem alimento na forma líquida indiretamente, pela seiva coletada no corte de vegetal ou pedaços de fungo, que são oferecidos às larvas, para que estas os processem e os devolvam na forma líquida às operárias adultas (Lopes *et al.*, 2005),

Hölldobler e Wilson (1990) afirmaram que, em todas as subfamílias de formigas, as larvas apresentam alguma forma de secreção oral que é repassada aos adultos, com exceção das Dolichoderinae.

4.7. Trofalaxia oral em miniformigueiros na presença da rainha

Em relação à trofalaxia oral na presença da rainha, observou-se que nenhuma das rainhas recebeu alimento via trofalaxia, pois, na dissecação, não apresentavam corante no seu aparelho digestivo. Isto provavelmente ocorreu devido ao pouco tempo de exposição das operárias doadoras, por 10 h. Na espécie *Cataglyphis ibérica*, a trofalaxia envolvendo a rainha é raro e não parece ser crucial na troca de odor (Dahbi *et al.*, 1999). As rainhas, provavelmente, são os últimos indivíduos a receber alimento com corante, na distribuição geral de alimento dentro da colônia. Pelo conhecimento sobre a dinâmica de distribuição de líquidos por trofalaxia em colônias de formigas, sabe-se que alguns indivíduos recebem alimentos mais facilmente do que doam (Wilson, 1971).

O alimento, neste bioensaio, foi distribuído igualmente entre as classes, ou seja, para as operárias das classes C2, C3 e C4 que receberam corante dentro das colônias (Figura 12).

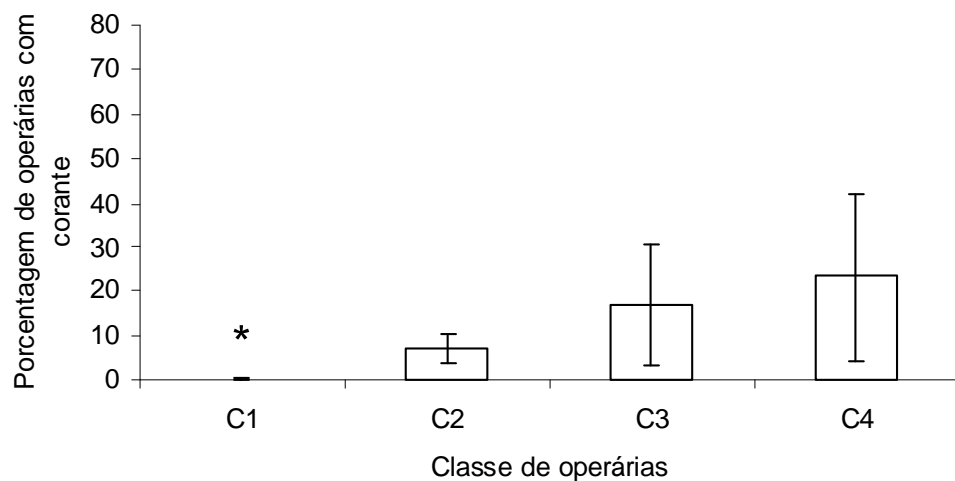


Figura 12. Porcentagem média e desvio padrão de operárias de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* de quatro classes de tamanho, com intestino corado após 10 h em contato com 30 operárias alimentadas *ad libitum* com solução de mel a 10% e corante azul de Evans a 1% em miniformigueiros com rainha (n=4 colônias).

* Difere estatisticamente pelo teste de Tukey ($p < 0,05$)

Operárias C1 foram as que tiveram menor porcentagem de intestinos corados. Semelhantemente ao observado no bioensaio sem a presença da

rainha, foi demonstrado que, neste processo de distribuição de alimento entre as operárias, estes indivíduos são os últimos a receberem corante, provavelmente pela sua localização e atividades que realizam dentro do ninho (Tabela 4).

A diferença no número total de operárias em formigueiros com e sem rainha, provavelmente ocorreu devido às condições das colônias de onde foram retirados os miniformigueiros, apesar de não estarem com aspectos visíveis diferentes, tanto as que formaram miniformigueiros com ou sem rainha, respectivamente.

Tabela 4. Número e porcentagem de formigas de quatro classes de tamanho, com intestino corado, após 10 h em contato com 30 operárias doadoras em miniformigueiros com a presença da rainha. (Col.= colônia; C=formigas com corante; % C = porcentagem de formigas em relação ao número de formigas da classe.

Col	Classe 1			Classe 2			Classe 3			Classe 4		
	N	C	% C	N	C	% C	N	C	% C	N	C	% C
1	258	01	0,4	95	10	10,5	46	17	36,9	54	26	48,1
2	401	00	0,0	96	08	8,3	94	14	14,9	88	24	27,3
3	320	00	0,0	151	11	7,3	89	06	6,7	43	03	7,0
4	387	02	0,5	182	05	2,7	156	15	9,6	86	09	10,5

Diante dos resultados desse trabalho, será possível quantificar a seiva absorvida pelas formigas durante o corte e sua distribuição na colônia e a distribuição desta na colônia. Poder-se-á prever que daqui para frente, os estudos da trofalaxia em espécies de Attini serão abordados de maneira diferente, levando-se em consideração que é um comportamento freqüente, pelo menos na espécie *A. subterraneus subterraneus*. Além disso, é bem provável que ocorra também em outras espécies que cultivam fungo e que não tenham sido avaliadas neste trabalho.

Algumas perspectivas sobre novas estratégias de controle das espécies de formigas talvez possam aparecer. A maioria das estratégias de controle

químico mata as formigas por contato e ingestão, o que não é suficiente para o controle da população em uma determinada área (Zarzuela, 2005). O controle só é eficiente se toda a colônia e principalmente a rainha forem eliminadas e não somente poucos indivíduos.

Hoje em dia o produto mais utilizado para o controle das formigas cortadeiras são as iscas tóxicas. Tudo indica que foi em 1926 que se pensou em controlar formigas cortadeiras com iscas, entretanto, somente em 1957, as primeiras iscas foram produzidas em escala industrial e com registro no Ministério da Agricultura (Mariconi, 1970).

Como a atuação da isca é por contato e ingestão, as formigas, para se intoxicarem, necessitam entrar em contato com a isca, umidecê-las com sua saliva, onde o tóxico que contêm nas iscas passam para o intestino das formigas. Após esse acontecimento, é bem provável que a trofalaxia atue na dispersão do princípio ativo no interior da colônia. Portanto, é um processo lento pois necessita um gasto de energia em umidecer esse produto e depois repassá-lo.

Encontra-se no mercado, indicado principalmente para formigas urbanas, formicidas na formulação gel. Esse gel é diretamente ingerido pelas operárias que o levam para a colônia de origem e o repassam para as operárias do interior da colônia. Acredita-se também que, para as formigas cortadeiras, esta seja uma formulação promissora, já é um produto mais fácil de ser ingerido e, conseqüentemente, de ser repassado via oral para companheiras de ninho.

5. RESUMO E CONCLUSÕES

Formigas cortadeiras são pragas de várias espécies de plantas no Brasil, pois cortam folhas de diferentes espécies, sendo que poucas escapam ao seu ataque. Com a desfolha da planta, sua área fotossintética fica reduzida, diminuindo a produção ou ocasionando a morte da planta. Espécies de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex*, vulgarmente conhecidas como “quenquéns”, causam severos prejuízos aos setores agrícola e florestal. *Acromyrmex subterraneus subterraneus* conhecida como “quenquém” corta flores de hortaliças, de plantas frutíferas, *Eucalyptus* spp., *Pinus* spp. e de diversas espécies de plantas ornamentais, as quais servem de substrato para o fungo mutualístico que cultivam. A trofalaxia é um importante e complexo comportamento intraespecífico entre os insetos sociais, tais como, abelhas, vespas, cupins e formigas. Além de ser uma troca nutricional, também é uma forma de comunicação, realizada com a função de proteger o ninho. Em formigas, as operárias, após se alimentarem, estocam o alimento no papo e esse é distribuído ou não para as companheiras de ninho. Este trabalho teve como finalidade verificar a ocorrência de trofalaxia em *Acromyrmex subterraneus subterraneus*. Além disso, verificaram-se vários aspectos comportamentais, como: a) o volume de líquido ingerido por cada classe de tamanho de operárias;

b) a capacidade de distribuição de alimento por operárias doadoras (OD) ao longo de 150 min; c) a ocorrência de trofalaxia em seis espécies de Attini (*Atta laevigata*, *Acromyrmex balzani*, *Acromyrmex rugosus rugosus*, *Acromyrmex* sp., *Mycetophylax conformis* e *Mycocepurus goeldii*); d) a descrição do ato comportamental da trofalaxia entre OD e operária receptora (OR); a quantificação do volume de solução que é repassado pelas OD para OR via trofalaxia; e) a quantificação da trofalaxia em miniformigueiros na ausência e presença da rainha, ou seja, qual seria a classe que realizaria mais trofalaxia. As operárias de *A. subterraneus subterraneus*, dependendo da sua atividade dentro da colônia, foram separadas e agrupadas de acordo com os tamanhos de cápsula cefálica, como a seguir: C1 (cc=0,8 a 1,0); C2 (cc = 1,2 - 1,5); C3 (cc = 1,6 - 2,0); e C4 (cc= 2,1 - 2,4) mm). Com a finalidade de se obter o volume líquido que cada classe conseguisse armazenar no papo, 30 operárias de todas as classes foram alimentadas *ad libitum* com solução de mel 10% e corante azul de Evans a 1%. Operárias da C4, as maiores operárias dentro da colônia, foram as que armazenam uma maior quantidade da solução, ou seja, C4 = $1,03 \pm 0,16$, seguido por C3 = $0,52 \pm 0,20$, C2 = $0,21 \pm 0,09$ e C1 = $0,13 \pm 0,05$. Para a verificação da trofalaxia na espécie, 20 operárias (OD) de todas as classes, com o papo cheio da solução, foram individualizadas em placas de Petri com OR. Verificou-se que operárias de todos os tamanhos realizaram trofalaxia. Para verificar se uma OD seria capaz de passar alimento, via trofalaxia, para mais de uma OR, utilizou-se a mesma metodologia acima. Entretanto, a cada 30 min, as OR eram trocadas, até perfazerem um total de 150 min. As OR foram dissecadas para verificar a presença do corante no intestino. A passagem de alimento pode ocorrer ao longo de 150 min; entretanto, o maior número de trofalaxias ocorreu nos primeiros 30 min, em todas as classes. O estado nutricional das receptoras é provavelmente um fator relevante para que ocorra ou não a trofalaxia. Além disso, com o passar do tempo, o alimento estocado no papo das OD passa através do proventrículo e não retorna mais para o papo, fazendo com que diminua a proporção de trofalaxias ao longo do tempo. Nas seis espécies de Attini estudadas, todas as OD foram alimentadas *ad libitum* e colocadas individualizadas com as OR numa placa de Petri por 1 h. Verificou-se que ocorreu trofalaxia em proporções diferentes para seis espécies. Operárias receptoras e doadoras fazem primeiramente o contato via antenação, sendo que

a OD abre suas mandíbulas, expõe a glossa, na qual uma gota do líquido é regurgitada. Após esse ato, a receptora abre suas mandíbulas e, também com sua glossa, lambe a solução do aparato bucal da doadora, isto é, glossa e mandíbula. Enquanto isso, as operárias doadoras mantêm um delicado contato antenal com a formiga receptora, que toca a antena levemente mas intensamente na glossa e nas mandíbulas da formiga doadora. Verificou-se que o volume recebido pelas OR que realizaram trofalaxia foi de $0,26 \pm 0,15 \mu\text{L}$ e o volume restante da solução nas operárias doadoras foi de $0,49 \pm 0,23 \mu\text{L}$, para operárias C4. Além disso, verificou-se que 38% de operárias realizaram trofalaxia e que o ato pode durar de 2,3 a 21,5 min após o seu início, com uma latência média de $8,4 \pm 5,6$ min e duração média de $2,3 \pm 1,3$ min. Em outro bioensaio, foi verificada a porcentagem de operárias que realizaram trofalaxia em miniformigueiros, na ausência e na presença da rainha, e a quantidade de líquido repassado para cada classe e o que restava nas OD. Para isso, foram utilizados 10 miniformigueiros com aproximadamente 300 mL de fungo cada um, com seis sem apresentarem as rainhas. Cada miniformigueiro recebeu 10 operárias de cada uma das três classes, totalizando 30 OD, que permaneceram nos miniformigueiros por 10 h, em salas com temperatura, umidade e fotofase controladas. Após esse tempo, todas as formigas foram separadas por classe e dissecadas para verificar a presença ou não do corante no intestino. Observou-se que tanto na presença quanto na ausência da rainha, operárias da Classe 1, que estavam dentro da colônia, foram as que menos realizaram trofalaxia. Nas colônias com rainha, observou-se que nenhuma delas recebeu alimento via trofalaxia, pois, na dissecação, não apresentavam corante no seu aparelho digestivo. Isto pode ter acontecido devido ao curto tempo de presença das OD nos miniformigueiros, que foi de 10 h, e também à quantidade de operárias em cada miniformigueiro, que foi grande. O volume médio da solução de azul de Evans encontrado nos intestinos das 10 operárias de cada casta, que permaneceram em bandeja, foi de $0,48 \pm 0,16 \mu\text{l}$ para C4; $0,28 \pm 0,12 \mu\text{l}$ para C3; e $0,21 \pm 0,04 \mu\text{l}$ para C2. Já o restante da solução encontrada no intestino das OD capturadas, após ficarem 10 h dentro de miniformigueiros, foi de $0,17 \pm 0,13 \mu\text{l}$ para C4 (N=40) ; $0,12 \pm 0,10 \mu\text{l}$ para C3 (N=36); $0,07 \pm 0,06 \mu\text{l}$ para C2 (N=40). Observou-se que houve um decréscimo de mais da metade do volume ingerido pelas operárias que forneceram alimento, mostrando, com isso, que as

substâncias líquidas são repassadas às operárias receptoras desta espécie em quantidades muito grandes. A importância da trofalaxia está na distribuição de alimento líquido que é repassado para as OR. Esta informação se torna importante, uma vez que, quando se pensa em controlar formigas cortadeiras, o que mais se utiliza atualmente são as iscas granuladas, que são levadas para o interior da colônia, entregues às operárias mínimas, que as manipulam, lambendo e incorporando ao fungo. É provável que operárias que se alimentem de fungo contaminado (hifas) repassem esse alimento a outras companheiras de ninho, fazendo com que haja intoxicação da colônia.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andrade, A.P.P. (1997). Comportamento forrageiro e aprendizagem de operárias de *Atta sexdens rubropilosa* (Forel, 1908) (Hymenoptera:Formicidae) em condições de campo e laboratório. (Tese Mestrado) – Botucatu – SP, Instituto de Biociências – UNESP, 100p.
- Andrade, A.P.P.de, Forti, L.C., Moreira, A.A., Boaretto, M.A.C., Ramos, V.M., Matos, C.A.O. de (2002). Behavior af *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera:Formicidae) workers during the preparation of the leaf substrate for symbiont fungus culture. *Sociobiology*, 40:293-306.
- Bhatkar A.P. and Kloft W.J. (1977). Evidence, using radioactive phosphorus, of interspecific food exchange in ants. *Nature*, 265: 140-42.
- Bolton, B. (1995). A new general catalogue of the ants of the word. Cambridge, Harvard University Press, 504 p.

- Bonavita-Cougourdan A. (1983). Activité antennaire et flux trophallactique chez la fourmi *Camponotus vagus* Scop. (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 30: 423-442.
- Boulay R., Quagebeur M., Godzinska E.J., Lenoir A. (1999). Social isolation in ants: Evidence of its impact on survivorship and behaviour in *Camponotus fellah*. *Sociobiology*, 33: 111-124.
- Boulay, R., Hefetz A., Sorokert, V., Lenoir, A. (2000a). *Camponotus fellah* colony integration: worker individuality necessitates frequent hydrocarbon exchanges. *Animal Behavior*, 59: 1127-1133.
- Boulay R., Soroker V., Godzinska E.J., Hefetz A., Lenoir A. (2000b). Octopamine reverses the isolation-induced increase in trophallaxis in the carpenter ant *Camponotus fellah*. *Journal of Experimental Biology*, 203: 513-520.
- Boulay, R., Katzav-Gozansk, I., Hefetz, A. e Lenoir, A. (2004). Odour convergence and tolerance between nestmates through trophallaxis and grooming in the *Camponotus fellah*. *Insectes Sociaux*, 51: 55-61.
- Brandão, C.R.F. e A. Mayhé-Nunes. (2001). A new fungus growing ants genus *Mycetagroicus* gen.n. with the description of three new species and comments on the monophyly of Attini (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 38(3B):639-665.
- Bueno, O.C. (2005). Alimentação em formigas: subsídios para o controle. XVII Simpósio de Mirmecologia, 6-11 nov. 2005, Campos Grande MS, p. 39-42.
- Cabrera, B.J., Rust, M.K. (1999). Caste differences in feeding and trophallaxis in the western drywood termite, *Incisitermes minor* (Hagen) (Isoptera, Kalotermitidae). *Insectes Sociaux*, 46 (3): 244-249.
- Caetano F.H. 1990. Morphology of the digestive tract and associated excretory organs of ants. In: (Vander Meer, K. and Jaffé K., Eds). *Applied Mymecology A World Perspective*, Westview Press, Boulder. pp. 119-132.

- Caetano, F.H. (1984). Morfologia comparada do trato digestivo de formigas da subfamília Myrmicinae (Hymenoptera:Formicidae). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 35:257-305.
- Caetano, F.H., Jaffé, K e Zara, F.J. (2002). *Formigas: Biologia e Anatomia*. Ed. Topázio, Araras, SP, 131p.
- Cammaerts, R. (1992) . Factors affecting the regurgitation behaviour of the ant *Lasius flavus* (Formicidae) to the guest beetle *Claviger testaceus* (Pselaphidae). *Behavioural Processes*, 38(3): 297-312.
- Cammaerts, R. (1996). Stimuli inducing the regurgitation of the workers of *Lasius flavus* (Formicidae) upon the myrmecophilous beetle *Claviger testaceus* (Pselaphidae). *Behavioural Processes*, 28 (1-2): 81-96.
- Cassil, D.L. e Tschinkel. W.R. (1999a). Task selection by workers of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 45: 301-310.
- Cassil, D.L. e Tschinkel. W.R. (1999b). Regulation of diet in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Behavior*, 12(3): 307-328.
- Cassill D.L., Tschinkel W.R. (1996). A duration constant for worker-to-larva trophallaxis in fire ants. *Insectes Sociaux*, 43: 149-166.
- Chapman, R.F. (1975). *The insects: Structure and function*. Ed. London, 819p.
Cupins (Insecta: Isoptera). *Biota Neotropica*, 7(2): 243-250.
- Currie C.R. (2001). A community of ants, fungi, and bacteria: A multilateral approach to studying symbiosis. *Annual Review Microbiology* , 55: 357– 380.
- Dahbi, A., Hefetz, A., Cerda, X. e Lenoir, A. (1999).Trophallaxis Mediates Uniformity of Colony Odor in *Cataglyphis iberica* ants (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, 12(4):559-567.

- Dapporto, L., Palagi, E., Turellazi, S. (2005). Sociality outside the nest: helpers in pre-hibernating clusters of *Polistes dominulus*. *Annales Zoologici Fennici*, 42: 135-139.
- Delabie, J.H.C., Ospina, M., Zabala, G. (2003). *Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción*. In: Fernández, F (ed.). *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. p.167-180.
- Della Lucia, T.M.C., Fowler, H.G. e Moreira, D.D.O. (1993a). Espécies de formigas cortadeiras no Brasil. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.). *As Formigas cortadeiras*. pg. 26- 31. Ed. Folha de Viçosa, 262p.
- Della Lucia, T.M.C., Fowler, H.G., Araújo, M.S. (1993b). Castas de formigas cortadeiras. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.). *As formigas cortadeiras*, pg. 43-48. Ed. Folha de Viçosa, 262p.
- Della Lucia, T.M.C., Vilela, E.F., Anjos, N., Moreira, D.D.O. (1993c). Criação de formigas cortadeiras em laboratório. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.), *As formigas cortadeiras*, pg. 151-162. Ed. Folha de Viçosa, 262p.
- Della Lucia, T.M.C., Moreira, D.D.O. (1993). Caracterização dos Ninhos. In: Della Lucia, T.M.C. (ed.), *As formigas cortadeiras*, pg. 32-42. Ed. Folha de Viçosa, 262p.
- Della Lucia, T.M.C.; Peternelli, E.F.O.; Lacerda, F.G.; Peternelli, L.A., Moreira, D.D.O. (2003). Colony behavior of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera:Formicidae) in the absence of the queen under laboratory conditions. *Behavioural Processes*, 64: 49-55.
- Della Lucia, T.M.C. (2003). Hormigas de importancia económica en la región Neotropical. In: Fernández, F (ed.). *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. p.337-349

- Erthal Jr. M., Silva C.P., Samuels R.I. (2004). Digestive enzymes of leaf cutting ants, *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae: Attini): Distribution in the gut of adult workers and partial characterization. *Journal of Insect Physiology*, 50: 881-891.
- Farina, W.M., Nunez, J.A. (1993). Trophallaxis in honey bees: transfer delay and daily modulation. *Animal Behavior*, 45: 1227–1231.
- Farina, W.M., Wainelboim, A.J. (2001). Thermographic recordings show that honeybees may receive nectar from foragers even during short trophallactic contacts. *Insectes Sociaux*, 48: 360–362.
- Farina, W.M., Wainelboim, A.J. (2005). Trophallaxis within the dancing context: a behavioral and thermographic analysis in honeybees (*Apis mellifera*). *Apidologie*, 36:43-47.
- Fernández, F., Ospina, M. (2003). *Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical*. In: Fernández, F (ed.). *Introducción a las hormigas de la Región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. p.49-64.
- Forti, L.C., Andrade, A.P.P. de (1999). Ingestão de líquidos por *Atta sexdens* (L.) (Hymenoptera:Formicidae) durante a atividade forrageira e na preparação do substrato em condições de laboratório. *Naturalia*, 24: 61-63.
- Forti, L.C., Andrade, A.P.P. de, Ramos, V.M. (2000). *Biologia e comportamento de Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera:Formicidae): implicações no seu controle. Série Técnica, IPEF, 13(33): 103-114.
- Forti, L.C., Camargo, R.S., Matos, C.A.O. de, Andrade, A.P.P. de, 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(1): 59-63.

- Fowler, H.G. Forti, L.C.; Brandão, C.R.F.; Delabie, J.H.C., Vasconcelos, H.L. (1991). *Ecologia nutricional de formigas*. In: Pannizi, A.R., Parra, J.R.P. (eds.). *Ecologia Nutricional de Insetos e suas Implicações no Manejo de Pragas*. São Paulo, Manole, 360p.
- Fujita, A. , Abe, T. (2006). Atmospheric nitrogen assimilation by a wood-feeding termite, *Reticulitermes speratus* (Isoptera : Rhinotermitidae). *Sociobiology*, 47(1): 175-188.
- Godzinska, E.W. (2004). Earth: Planet of the ants. *Social Animals*, pg 10-13.
- Gomides, C.H.F., Della Lucia, T.M.C., Araújo, F.S., Moreira, D.D.O. (1997). Velocidad de forrajeo y área foliar transportada por la hormiga *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera : Formicidae). *Revista de Biología Tropical*, 45(4): 1663-1667.
- Gonçalves, C.R. (1961). O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomologica*, 4(1-4):113-180.
- Gonçalves, C.R. (1964). As formigas cortadeiras. *Boletim do Campo*, 20 (181): 7-23.
- Hashimoto, Y., Yamauchi, K., Hasegawa, E. (1995). Unique habits of stomodeal trophallaxis in the Ponerine ant *Hypoponera* sp. *Insectes Sociaux*, 42(2): 137-144.
- Hernández J.V., Gotífa W., Osio A., Cabrera A., Lopez H., Sainz C., Jaffe K. (2006). Leaf-cutter ant species (Hymenoptera: *Atta*) differ in the types of cues used to differentiate between self and others. *Animal Behavior*, 71(4): 945-952.
- Hölldobler B., Wilson E.O. (1990). *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 732 pp.

- Howard D.F. and Tschinkel W.R. (1981). Internal distribution of liquid food in isolated workers of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal Insect Physiology*, 27: 67-74
- Hughes, W.O.H., Sumner, S., Van Borm, S., Boomsma, J.J. (2003). Worker caste polymorphism has a genetic basis in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. *PNAS* 100(16): 93-94-9397.
- Jaccoud, D.B., Hugles, W.O.H., Jackson, C.W. (1999). The epizootiology of a *Metarhizium* infection in mini-nests of the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93: 51-61.
- Jaffé K. (1993). *El mundo de las hormigas*. Editorial Equinoccio, Universidad Simon Bolivar, Venezuela, 183 pp.
- Josens, R.B. (2002). Néctar feeding and body size in the ant *Camposotus mus*. *Insectes Soc.* 49: 326-330.
- Krebs, J.R., Davies, N.B. (1996). *Introdução à Ecologia Comportamental*. Ed. Atheneu. 420p.
- Kukuk, P.F., Crozier R.H. (1990). Trofalaxia in a communal halictine bee *Lasioglossum (Chilalictus) erythrurum*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87: 5402-5404.
- Kuhnholz, S., Seeley, T.D. (1997). The control of water collection in honey bee colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 407–422.
- Liebig J., Heinze J., Hölldobler B. (1997). Trofalaxia and aggression in the ponerine ant, *Ponera coarctata*: Implications for the evolution of liquid food exchange in the Hymenoptera. *Ethology*. 103: 707-722.
- Lima, J.T. e Costá-Leonardo, A.M. (2007). Recursos alimentares explorados pelos cupins(Insecta: Isoptera). *Biota Neotropica*, 7(2): 243-250.

- Littleddyke, M., Cherrett, J.M. (1976). Direct ingestion of plant sap from cut leaves by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera, Attini). *Bulletin of Entomological Research*, 66: 205-217.
- Loeck, A.E., Rosenthal, M., Brancher, N., Gusmão, L.G., Botton, M. (1991). Nova metodologia para estudos de biologia e comportamento de formigas saúvas em laboratório. *Resumo do Congresso Brasileiro de Entomologia*, 13, Recife, Brasil, p.74.
- Loeck, A.E., Rosenthal, M.D., Gusmão, L.G. (1994). Mini formigueiro: método de criação de formigas cortadeiras na ausência da rainha. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 23: 359-362.
- Lopes, J.F.S, Hughes, W.O.H, Camargo, R.S., Forti, L.C. (2005). Larval isolation and brood care in *Acromyrmex* leaf-cuttinf ants. *Insectes Sociaux*, 52: 333-338.
- Macedo, L.P.M. de. (2004). Diversidade de formigas edáficas (Hymenoptera: Formicidae) em fragmento da mata Atlântica do estado de São Paulo. Piracicaba, (Tese de doutorado). Piracicaba – SP, Esalq. 126p.
- Mariconi, F.A. (1970). *As saúvas*. Ed. Agron. Ceres, 367p.
- Marco, R.J., Farina, W.M. (2001). Changes in food source profitability affect the trophallactic and dance behavior of forager honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral ecology and sociobiology*, 50(5): 441-449.
- May R.M. (1983). Beetles disguised as ants. *Nature*, 302 : 480.
- Mayhé-Nunes, A.J. (1991). Estudo de *Acromyrmex* (Hymenoptserá, Formicidae) com ocorrência constatada no Brasil: Subsídios para uma análise filogenética.. (Tese Mestrado) – Viçosa - MG, UFV. 122p.

- Moreira, D.D.O. e Della Lucia, T.M.C. (1993). Duração do feromônio de trilha de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* e sua capacidade de atração em diferentes concentrações. *Revista Arvore*, 17(2): 202-212.
- Moritz, R.F.A., Hillesheim, E. (1990). Trophallaxis and genetic variance of kin recognition in honeybees, *Apis mellifera* L. *Animal Behavior*, 40: 641-647.
- Naug, D., Camazine, S. (2002). The role of colony organization on pathogen transmission in social insects. *Journal of Theoretical Biology*, 215: 427-439.
- Noirot, C. E., Noirot-Timotheé, C. (1969). The digestive system. In: Krishna, K. E., Weesner, F.M. (eds). *Biology of termites*, new York and London, Academic Press, 589p.
- O'Donnell, S.O. (1995). Division of labor in post-emergence colonies of the primitively eusocial wasp *Polistes instabilis* de Saussure (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Sociaux*, 42: 17-29.
- Paul, J., Roces, F. (2003). Fluid intake rates in ants correlate with their feeding habits. *Journal of Insect Physiology*, 49: 347–357.
- Pietrobon, T.A.O. (2005). Glândula Ectomandibular e comportamento de *Polistes versicolor* (Olivier) (Hymenoptera, Vespidae). (Tese Doutorado). Rio Claro – SP, UNESP. 156p.
- Quinlan, R.J., Cherrett, J.M. (1979). The role of the fungus in the diet of the leafcutting ant *Atta cephalotes*. *Ecological Entomology*, 4: 151-160.
- Resende, J.J., Santos, G.M.M., Bichara Filho, C.C., Gimenes, M. (2001). Atividade diária de busca de recursos pela vespa social *Polybia occidentales occidentalis* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). *Revista Brasileira de Zoociencias*, 3(1): 105-115.

- Rocha, T. (2004). Caracterização histoquímica e determinação do ciclo secretor da glândula salivar do tórax de *Polistes versicolor* (Olivier, 1791) (Hymenoptera, Vespidae). (Tese de Mestrado). Rio Claro – SP. Instituto de Biociências, UNESP.
- Roces J. P.F. (2003). Fluid intake in ants correlates with their feeding habits. *Journal of Insect Physiology*, 49: 347-357
- Schneider, M.O., Bueno, O.C., Hebling, M.J.A., Pagnocca, F.C. (2000). Observations on brood care behavior of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. (Hymenoptera, Formicidae). In: *Anais do International Congress of Entomology*, 21, Foz do Iguaçu, Brasil. p. 895.
- Schulz , D.J., Vermiglio, M.J., Huang, Z.Y., Robinson, G.E. (2002). Effects of colony food shortage on social interactions in honey bee colonies. *Insectes Sociaux*, 49: 50-55.
- Schultz, T.R., Meier, R. (1995). A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera:Formicidae:Attini) based on morphological characters of the larvae. *Systematic Entomology*, 20:337-370.
- Silva, M.C. da, Brandeburgo, M.A.M. (2005). Efeitos da octopamina em formigas carpinteiras *Camponotus atriceps* (Hymenoptera, Formicidae). www.propp.uff.br/revistaeletronica/edicao2005_2/b/efeitos.pdf, 10p.
- Silva, A., Bacci Jr., M., Pagnocca, F.C., Bueno, O.C., Hebling, M.J.A. (2006). Production of polysaccharidases in different carbon source by *Leucoagaricus gongylophorus* Moller (Singer), the symbiotic fungus of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* Linnaeus. 2006. *Current Microbiology*, 53: 68-71.
- Silva, E.R. da, Noda, S.C.M. (2000). Aspectos da atividade forrageadora de *Mischocyttarus cerberus styx* Richards, 1940 (Hymenoptera, Vespidae): duração das viagens, especialização individual e ritmos diário e sazonal. *Revista Brasileira de Zoociências*, 2(1): 7-20.

- Singer, R. 1986. The Agaricales in modern taxonomy. In: Fisher, P.J., Stradling, D.J., Pegler, D.N. (eds). Leaf cutting ants, their fungus gardens and the formation of basidiomata *Leucoagaricus gongylophorus*. *Mycologist* 8(3): 541-546.
- Sinzato, D. M. S.; Prezoto, F.; Del-Claro, K. 2003. The role of males in a neotropical paper wasp, *Polistes ferreri* Saussure, 1853 (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae). *Revista Brasileira de Zoociências*, 5(1): 89-100.
- Siqueira, CG., Bacci Jr., M. e Pagnocca F.C. (1998). Metabolism of plant polysaccharides by *Leucoagaricus gongylophorus* the cymbiotic fungus of leaf-cutting ant *Atta sexdens*. *Applied and Environmental Microbiology*, 64: 4820-4822.
- Sleig, C. (2002). Brave new worlds: trophallaxis and the origin of society in the early twentieth century. *Journal of History of the Behavioral Sciences*, 38(2): 133-156.
- Soroker V., Vienne C. and Hefetz A. (1994). Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal Chemical Ecology*, 21: 365- 378
- Soroker, V., Hefetz, A . (2000). Hydrocarbon site of synthesis and circulation in the desert ant *Cataglyphis niger*. *Journal of Insect Physiology*, 46: 1097-1102
- Suárez, M.E., Throne, B.L. (2000). Rate, amount, and distribution pattern of alimentary fluid transfer via trophallaxis in three species of termites (Isoptera:Rhinotermitidae, Termopsidae). *Annals of the Entomological Society of América*, 93(1): 145-155.
- Tibbetts, E.A., Reeve, H.K. (2000) .Aggression and resource sharing among foundresses in the social wasp *Polistes dominulus*: testing transactional theories of conflict. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48:344–352.

- Vasconcelos, H.L., Cherrett, JM. (1997). Leaf-cutting ants and early forest regeneration in central Amazonia: effects of herbivory on tree seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*, Cambridge, 13: 357-370.
- Wilson E.O. (1971). *The Insect Societies*. Belknap Press, Cambridge, Mass., USA, 548 pp.
- Wilson E.O. (1980 a). 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. (1980 b). Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*) II. The ergonomic optimizing of leaf cutting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 157-165.
- Wilson E.O. (1983). Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*) IV. Colony ontogeny of *A. cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14: 55-60.
- Wood, T.G. (1978). *The effects of clearing and grazing on the termites fauna (Isoptera) of tropical savannas and woodlands*. In: Vanek, J. (Ed.). *Progress in Soil Zoology*, Prague academia, p. 409-418.
- Zarzuela, M.F.M. de (2005). Controle químico de *Monomorium floricola* (Hymenoptera: Formicidae) por meio de produtos microencapsulados. Tese MS, Unesp, Rio Claro, 55p.
- Zhuzhikov , D.P. (2001). Autocoprophagy is a precursor of proctodeal trophallaxis in cocktoaches and termites. *Zoologichesky Zhurnal*, 80 (4): 403-411.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)