

ESTRATÉGIAS E TÁTICAS NA INTERAÇÃO FORÍDEO-FORMIGA

Omar Bailez¹

¹ Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UENF), Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, Laboratório de Entomologia e Fitopatologia. Av. Alberto Lamego, 2000, Parque Califórnia, Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil. CEP: 28013-602
E-mail: omarbailez@gmail.com

RESUMO

Os forídeos são moscas de pequeno tamanho que se caracterizam por utilizar os mais variados recursos para sua sobrevivência. Muitas espécies são saprófagas, mas existem também espécies fungívoras, herbívoras, predadoras, parasitas e parasitoides. As espécies parasitoides despertaram grande interesse nas últimas décadas quando estudos demonstraram que poderiam ser importantes aliadas no controle de formigas que causam danos ao homem. Forídeos parasitoides atacam, entre outras, as formigas de fogo ou lava-pés do gênero *Solenopsis* e diversas espécies de formigas-cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex*. Estes forídeos geralmente provocam taxas de mortalidade relativamente baixas, mas eles podem também perturbar o comportamento das formigas e reduzir a eficiência da atividade de forrageamento. Essa característica aumenta o potencial desses insetos como agentes de controle biológico. Entretanto, o uso de forídeos em programas de manejo de formigas requer invariavelmente, em qualquer cenário, um conhecimento profundo da relação hospedeiro-parasitoide. Na relação forídeo-formiga, o parasitoide está submetido a uma pressão de seleção para melhorar suas capacidades de localização, escolha e ataque ao hospedeiro. Entretanto, a ação do parasitoide gera, por sua vez, uma pressão de seleção no hospedeiro para melhorar suas defesas. Desse modo, parasitoide e hospedeiro desenvolvem alternadamente estratégias contrapostas que irão evoluir progressivamente. O termo estratégia em diversas áreas do conhecimento é frequentemente utilizado de forma inapropriada para descrever atos que não formam parte do complexo processo de decisões que determinam a eficiência de uma estratégia. No entanto, a utilização de terminologia padronizada é um aspecto essencial para validar qualquer comparação de fenômenos. Neste trabalho são discutidos os conceitos de táticas e estratégias dentro do contexto do comportamento de ataque dos forídeos parasitoides e são analisadas as informações sobre comportamento de localização, escolha e aceitação do hospedeiro avaliando o peso destas variáveis sobre a eficiência da estratégia de parasitoidismo.

Palavras-chave: comportamento de ataque; hospedeiro; mosca; parasitoide; Phoridae.

ABSTRACT - STRATEGIES AND TACTICS IN PHORID-ANT INTERACTIONS

Phorids are small flies which explore a wide range of resources for survival. Most of the species are saprophages; but there are also mycophagous, herbivores, predators, parasites and parasitoids ones. Phorid parasitoids have aroused great interest in the recent decades when several studies demonstrated their importance on ant control. These flies may parasite fire ants (*Solenopsis invicta*) and several species of leaf-cutting ants. However, mortality ratios caused by these organisms are comparatively low; but, in turn, they can hinder ant performance, reducing its foraging efficiency. This feature increases the potential of these insects as biological control agents. On the other hand, using these parasitoids in pest management programs requires a thorough knowledge of the host-parasitoid relationships at diverse scenarios. When associated to ants, phorids are subjected to a selection pressure to improve certain abilities as host location, selection and attack. By contrast, such parasitoid action generates a backfire reaction from the host defense mechanism. Thus, both parasitoid and host develop opposing strategies that evolve gradually. The term strategy has frequently been used mistakenly in several areas of knowledge. It has been used to describe acts that do not take part in this complex process of decisions that determine strategy effectiveness. Moreover, a standardized terminology becomes an essential aspect to validate any comparison of phenomena. This paper discusses the concepts of tactics and strategies within the context of phorid parasitoid attack and analyzes information on other behaviors as host localization, choice and acceptance; evaluating the weight of these variables on parasitoidism.

Keywords: attack behavior; fly; host; parasitoid; Phoridae.

INTRODUÇÃO

Os forídeos são moscas de pequeno tamanho que pertencem à família Phoridae. Aproximadamente 3.000 espécies se distribuem em 229 gêneros. Segundo estimativas o número real nesta família deve ultrapassar 20.000 (Brown 1992, 2004). Este grupo de insetos evidencia uma notável capacidade de adaptação a uma grande diversidade de recursos, pois é uma das famílias com mais ampla diversidade de hábitos larvais (Disney 1994). As espécies mais conhecidas (*e.g.*, *Megaselia scalaris*) são essencialmente saprófagas que se alimentam de tecidos em decomposição. Por essa característica algumas destas espécies são de grande importância em medicina forense (Sukontason *et al.* 2002, Disney & Manlove 2005). Outros forídeos se adaptaram a outras formas de alimentação e assim podem ser encontradas espécies fungívoras, herbívoras, parasitas, predadoras, ou ainda parasitoides (Brown 1992, Jess *et al.* 2007, Erler *et al.* 2009).

Os forídeos parasitoides atacam majoritariamente miriápodes, aracnídeos e insetos. Entre os insetos já foram registrados hospedeiros de forídeos nas ordens Lepidoptera, Coleoptera, Isoptera e Hymenoptera (Brown 1993). Na ordem Hymenoptera foram relatadas ocorrências de forídeos parasitoides em vespas, abelhas e com maior frequência em formigas (Brown 1992, Disney 1994, Feener & Brown 1997). Forídeos parasitoides despertaram grande interesse nas duas últimas décadas após ter sido analisado seu importante papel nas interações entre espécies de formigas competidoras e seu potencial como agentes de controle biológico desses insetos (Feener 1981, Porter *et al.* 1995b, Porter 2000)

As formigas de fogo ou lava-pés, *Solenopsis invicta* Buren e *Solenopsis richteri* Forel, são espécies polimórficas originárias da América do Sul que, depois de introduzidas acidentalmente nos Estados Unidos em inícios do século passado, adquiriram *status* de praga. Estas formigas provocaram enormes prejuízos econômicos e danos às populações e ameaçaram a diversidade da fauna nativa (Adams & Lofgren 1981, Adams *et al.* 1983, Porter & Savignano 1990, Banks *et al.* 1991, Pimentel *et al.* 2005).

O método de controle utilizado contra as formigas de fogo nos EUA baseou-se, num primeiro

momento, no uso intensivo de inseticidas como o DDT (dicloro-difenil-tricloroetano); entretanto essa estratégia de manejo não resultou no controle efetivo da praga. Anos depois o problema agravou-se com a rápida expansão da área geográfica de incidência da praga, acompanhada de um aumento da densidade de ninhos (Summerlin *et al.* 1977, Porter *et al.* 1988, Klassen 1989). A explicação de maior consenso para esse fenômeno foi que, ao mesmo tempo em que as formigas de fogo ganharam resistência, ocorreu uma intensa redução das populações de espécies nativas. Nesse contexto, a formiga de fogo teria tido importantes vantagens competitivas frente às espécies nativas devido à ausência de inimigos naturais (Porter *et al.* 1997). Frente a esse diagnóstico, considerou-se a possibilidade de introduzir inimigos naturais trazidos do local de origem das formigas de fogo para reduzir a capacidade de competição destas formigas nas áreas infestadas.

Na América do Sul, forídeos parasitoides se encontram entre os principais inimigos naturais das formigas lava-pés (Porter & Alonso 1999) e algumas dessas espécies apresentam grande potencial para auxiliar programas de controle biológico (Porter *et al.* 1995a, Gilbert & Morrison 1997). Geralmente esses parasitoides provocam taxas de mortalidade relativamente baixas, inferiores ao três por cento (Morrison 2012). Entretanto, eles também podem modificar o comportamento das operárias e reduzir a atividade de forrageamento (Feener 1981, Feener & Brown 1992, Reed *et al.* 2015). Os forídeos parasitoides de formigas de fogo se agrupam essencialmente no gênero *Pseudacteon* (Patrock *et al.* 2009). Métodos de criação em laboratório foram desenvolvidos para algumas espécies desse gênero, o que já possibilitou liberações em massa de seis espécies de *Pseudacteon* como agentes de controle biológico nos Estados Unidos (Vogt *et al.* 2003, Porter *et al.* 2013). Várias espécies deste gênero podem atacar um mesmo hospedeiro (Calcaterra *et al.* 2005). Nestes casos pode ser constatada uma diversidade comportamental que determina diversas táticas de ataque e estratégias de parasitoidismo (Hölldobler & Wilson 1990).

Outras formigas de grande importância econômica são as cortadeiras. Na América do Sul,

atacam plantios e provocam enormes perdas à agricultura (Souza *et al.* 2011). Estas formigas pertencem à tribo Attini e se agrupam em dois gêneros, *Atta* e *Acromyrmex*. A sua ocorrência se dá exclusivamente no continente americano, em todos os países situados entre Argentina e Estados Unidos, com exceção do Chile (Weber 1972).

O método de controle de cortadeiras baseia-se, principalmente, no uso de iscas com inseticidas (Zanetti *et al.* 2014, Brito *et al.* 2016). Este método é relativamente eficiente, mas a substância mais utilizada para elaborar o princípio ativo, a sulfluramida, foi incluída em 2009, no anexo B pela Convenção de Estocolmo sobre Poluentes Orgânicos Persistentes. Devido a isso, crescentes restrições ao uso desse produto estão surgindo no mercado internacional. As substâncias incluídas no anexo B são consideradas toxicologicamente preocupantes para a saúde humana e para o meio ambiente e devem ter uso restrito com perspectivas de ser eliminadas do mercado (Boaretto & Forti 1997, Canizares & Zini 2009, Tatagiba-Araujo *et al.* 2012).

Assim como as formigas de fogo, as cortadeiras contam entre seus inimigos naturais, distintas espécies de forídeos parasitoides que provocam taxas médias de parasitismo que variam de 2% a 5% (Bragança 2011, Elizalde & Folgarait 2011, Roger 2016). A simples presença de parasitoides nas trilhas pode provocar nas formigas abandono da carga, retorno antecipado ao ninho ou suspensão do forrageamento, quando estas adotam posturas de defesa, ameaça ou ataque ao forídeo (Feener & Moss 1990, Orr 1992, Feener & Brown 1993, Tonhasca 1996, Bragança *et al.* 1998, Bragança *et al.* 2002). A falta de métodos alternativos ao controle químico utilizado atualmente tem reforçado o interesse pelos forídeos parasitoides como potenciais agentes de controle biológico (Guillade & Folgarait 2014).

As cortadeiras são hospedeiras de pelo menos 40 espécies de forídeos parasitoides, que se agrupam essencialmente nos gêneros *Eibesfeldtphora* (= gênero *Neodohrniphora*, Disney *et al.* 2009), *Apocephalus* e *Myrmosicarius* (Disney *et al.* 2006, Bragança 2011, Elizalde & Folgarait 2011, 2012). Algumas espécies de cortadeiras podem ser

exploradas por pelo menos três espécies de forídeos de forma simultânea, apesar de que a distribuição das populações ao longo do ano apresenta variações entre espécies (Silva *et al.* 2008). Pesquisas que procuraram determinar a abundância e diversidade destes inimigos naturais das formigas-cortadeiras já foram realizadas no Brasil (Tonhasca 1996, Bragança *et al.* 1998, 2002, Silva *et al.* 2008, Galvão 2016). Estudos realizados sobre estes forídeos procuraram aprofundar os conhecimentos sobre biologia e comportamento, principalmente nas espécies dos gêneros *Eibesfeldtphora* e *Apocephalus* (Tonhasca 1996, Erthal & Tonhasca 2000, Silva *et al.* 2007, 2008, Gazal *et al.* 2009). Métodos de criação de forídeos parasitoides de cortadeiras já estão sendo aprimorados (Guillade & Folgarait 2014). Em experimentos realizados em laboratório, estabeleceram-se taxas de parasitismo, especificidade comportamental, e mecanismos que regulam o comportamento de ataque (Bragança *et al.* 1998, Silva *et al.* 2007, 2008, Gazal *et al.* 2009).

Neste trabalho são discutidos os conceitos de tática e estratégia no contexto do comportamento de ataque de parasitoides a seus hospedeiros. Ainda, são analisadas as informações sobre comportamento de localização, escolha e aceitação do hospedeiro, avaliando o peso destas variáveis sobre a eficiência da estratégia de parasitoidismo.

MATERIAL E MÉTODOS

A análise da literatura esteve principalmente focada em aspectos relacionados ao comportamento dos forídeos, com ênfase no comportamento de ataque. Este material foi classificado e os artigos selecionados foram utilizados como base para a discussão do possível efeito de algumas características do comportamento de ataque na eficiência das estratégias de parasitismo adotadas pelo forídeos.

Em uma primeira etapa foi realizada uma pesquisa utilizando a base de dados do Portal de Periódicos da Capes/MEC (<http://periodicos.capes.gov.br/>) em diversas áreas do conhecimento sobre o uso em pesquisa do termo estratégia; posteriormente realizou-se um levantamento extenso de bibliografia em revistas científicas através dos sites Capes Periódicos, *Web of*

Science e *Scopus* sobre a importância dos forídeos de forma geral entre os anos 1970 e 2016. As palavras-chave utilizadas na busca foram: *phoridae*, *behavioural strategies*, *attack behavior*, *parasitoids*, *tactics* e *ants*.

Finalmente se realizou uma análise minuciosa de artigos de periódicos obtidos das principais revistas de entomologia e de comportamento animal sobre forídeos parasitoides que atacam formigas de distintas tribos.

INTERAÇÃO PARASITOIDE-HOSPEDEIRO

Após a emergência, o acasalamento dos forídeos acontece de forma rápida, em algumas espécies no local onde se encontram os hospedeiros (Porter *et al.* 1997). Depois de acasalada, a fêmea procura e escolhe um hospedeiro apropriado entre as formigas da casta operária. A maioria das espécies geralmente deposita só um ovo em cada formiga atacada. O ovo é quase sempre inserido no interior do corpo da formiga com ajuda de um ovipositor quitinoso. Ao eclodir a larva se alimenta dos tecidos e antes de completar a fase larval provoca, inexoravelmente, a morte da formiga (Porter *et al.* 1995b).

Conhecer quais sinais do hospedeiro representam estímulos significativos para o forídeo e interpretar o papel desses sinais nas distintas fases da interação forídeo-formiga possibilitaria prever a ocorrência de certos eventos comportamentais e o correto entendimento dessa relação (Gazal *et al.* 2009). As principais interações na relação forídeo-formiga acontecem durante os comportamentos de procura, localização e ataque ao hospedeiro.

A localização do hospedeiro muitas vezes é possível graças a sinais químicos, visuais, ou auditivos do hospedeiro. Forídeos como *Apocephalus miricauda* e *Pseudacteon tricuspis* Borgmeier, localizam o hospedeiro com base em sinais químicos liberados pelas formigas (Morrison & King 2004, Ngumbi & Fadamiro 2015). *Neodohniphora curvinervis*, *N. declinata* e *Pseudacteon crawfordi*, utilizam essencialmente estímulos visuais (Feener 1987, Feener & Brown 1993, Tonhasca 1996). O uso combinado de estímulos parece ser o mecanismo utilizado por *Apocephalus paranaponerae* e

Neodohniphora elongata, pois o encontro e aceitação do hospedeiro parecem ser facilitados por sinais químicos e visuais da formiga hospedeira (Morehead & Feener 2000, Gazal *et al.* 2009). Hidrocarbonos cuticulares do hospedeiro seriam também utilizados por forídeos do gênero *Pseudacteon* no reconhecimento a curta distância e na aceitação do hospedeiro (Mathis & Tsutsui 2016).

As fêmeas acasaladas de forídeos mostram geralmente as mesmas sequências de atos ao atacar distintos hospedeiros. Local de oviposição, tática de aproximação e escolha do hospedeiro se repetem ainda quando atacam distintas espécies hospedeiras. Os forídeos podem procurar o hospedeiro na entrada dos ninhos, nas trilhas, nos locais de forrageamento ou nos locais onde as formigas depositam o lixo (Bragança 2011). Uma vez escolhido o hospedeiro, a fêmea do parasitoide oviposita no gáster, no tórax ou na cabeça da formiga. O local de oviposição varia de acordo com a espécie de forídeo (Morrison *et al.* 1997, Elizalde & Folgarait 2012).

O eventual uso de forídeos em programas de manejo de formigas exigiria um entendimento profundo da biologia do forídeo e da formiga, assim como uma clara compreensão da relação parasitoide-hospedeiro. Além disso, seria imprescindível verificar se espécies não-alvo estariam sendo afetadas, para prever possíveis efeitos ambientais colaterais (Porter & Alonso 1999).

ESTRATÉGIA VS. TÁTICA

A utilização de terminologias padronizadas é uma condição essencial na análise de qualquer fenômeno. Entretanto, o termo estratégia é, com frequência, utilizado de forma inapropriada em diversas áreas do conhecimento. Muitas vezes é utilizado para descrever simples atos de escolha, e em outras como sinônimos de tática. Entretanto, as táticas são consideradas componentes das estratégias (Brockmann 2001, Plaistow *et al.* 2004, Andales *et al.* 2006, Mintzberg *et al.* 2006). Segundo o xadrezista Tartakower Savielly, a tática representa a escolha sobre como executar uma ação quando há várias opções, enquanto a estratégia representa uma sequência de atos que tende a criar opções quando

aparentemente não há o que fazer.

A tática representa ações variáveis de curta duração, oportunistas e condicionais para resolver situações imediatas. A estratégia surge geralmente quando não há possibilidade de ação e ela conduz a uma situação que produz efeitos ao longo prazo. Deste modo, as estratégias geralmente visam gerar oportunidades e as táticas como aproveitar estas. A estratégia está associada ao que fazer e a tática ao como fazer. As táticas primam pela eficácia e as estratégias pela eficiência. A estratégia representa um padrão de ações não necessariamente deliberado (Mintzberg *et al.* 2006).

TÁTICAS E ESTRATÉGIAS DE PARASITOIDISMO EM FORÍDEOS

Na relação forídeo-formiga o parasitoide sofre uma pressão de seleção que leva a melhorar suas capacidades para encontrar, escolher e atacar o maior número de hospedeiros adequados (Vinson 1976, Godfray 1994, Elizalde & Folgarait 2012). Isto, por sua vez, gera uma pressão ambiental no hospedeiro que pode provocar mudanças de comportamento, morfologia e fisiologia que melhoram as defesas contra esse parasitoide (Gross 1993). Assim, hospedeiro e parasitoide, alternadamente, ganham e perdem, caracterizando um processo dinâmico no qual duas estratégias contrapostas evoluem progressivamente provocando oscilações desconexas de ambas as populações (Hassell 2000). Para o hospedeiro as táticas representam os atos, ou sequências destes, que promovam o fracasso das ações do forídeo.

Táticas

As táticas dos forídeos parasitoides correspondem a atos comportamentais variáveis que aumentam a eficácia do encontro e do ataque do hospedeiro. De maneira geral estas podem ser moduladas de acordo com a situação. As táticas podem ou não formar parte de uma estratégia. As táticas se manifestam através de atos comportamentais que constituem sequências de decisões (*e.g.*, táticas de localização, de seleção ou

de ataque ao hospedeiro). Duas táticas de procura do hospedeiro podem ser distinguidas, independentemente da estratégia adotada pelo forídeo (Elizalde & Folgarait 2012). Algumas espécies usam a tática de emboscada ou de senta e espera que consiste em esperar pousado sobre algum substrato a passagem de um hospedeiro. Ao perceber um hospedeiro o parasitoide o persegue, o inspeciona e, se for apto, o ataca. Após, posa-se novamente à espera da passagem de outro hospedeiro (Feener & Brown 1993). Outra tática é conhecida como procura ativa (Elizalde & Folgarait 2012). Neste caso os forídeos efetuam voos exploratórios regulares procurando ativamente pelos hospedeiros (Tonhasca 1996, Silva *et al.* 2008, Gazal *et al.* 2009). Na tática de emboscada o maior investimento por hospedeiro corresponderia ao tempo gasto. Na tática de procura ativa o maior investimento seria energético.

A procura ativa pode ser adotada quando há abundância de hospedeiros distribuídos a distâncias variáveis. Esta tática é frequentemente constatada em forídeos do gênero *Myrmosicarius* (Elizalde & Folgarait 2012) e exige dos parasitoides voos longos e rápidos; neste caso, o intenso gasto de reservas pode provocar no forídeo uma vida mais efêmera (Porter & Gilbert 2004).

A tática de emboscada resulta efetiva quando há baixa disponibilidade de hospedeiros no ambiente. Esta permite ao forídeo maximizar o investimento energético numa fase de baixa probabilidade de sucesso de encontro de hospedeiros (Hölldobler & Wilson 1990). Esta tática deve formar parte de estratégias de parasitoidismo que preveem mecanismos para aumentar a eficácia da escolha e de ataque ao hospedeiro. Esta tática pode ser visualizada em parasitoides de formigas cortadeiras que utilizam como hospedeiros operárias maiores e menos abundantes (Feener & Brown 1993, Tonhasca 1996, Bragança *et al.* 2002, Gazal *et al.* 2009, Elizalde & Folgarait 2011).

Outras ações que podem também ser entendidas como táticas, desde que possam ser moduladas, são a escolha do sítio de ataque, do modo de aproximação, do local de oviposição no corpo e do tamanho ou da cor do hospedeiro (Wuellner *et al.* 2002, Silva *et al.* 2008, Mathis *et al.* 2011).

Estratégias

As estratégias de parasitoidismo de forídeos representam conjuntos de táticas e características morfológicas e fisiológicas que foram selecionadas ao longo da evolução e que contribuem com o sucesso reprodutivo do parasitoide.

As características morfológicas podem estar representadas por adaptações que favorecem aumentos de eficácia na localização ou no ataque ao hospedeiro (e.g., presença de receptores químicos específicos ou ovipositores adaptados ao hospedeiro) (Porter & Pesquero 2001, Plowes *et al.* 2009). As características fisiológicas poderiam se manifestar através de adaptações que aumentam a eficácia do parasitismo (e.g. número de ovos produzidos ou resistência dos ovos e larvas a reações imunológicas do hospedeiro) (Gross 1993).

Quando um forídeo detecta sinais do hospedeiro, se desencadeia uma sequência comportamental que pode ser decomposta em três fases: procura, inspeção e ataque (Feener & Brown 1997, Gazal *et al.* 2009). Nessas três fases deveriam ser considerados o tempo investido, o consumo energético e o risco de sobrevivência. Estes irão variar em cada fase de acordo com a estratégia utilizada (Wajnberg *et al.* 2012, Denis *et al.* 2013).

A estratégia de parasitoidismo deve conduzir a sequências de ações que aumentem as chances de encontrar hospedeiros para produzir descendência fértil equacionando de forma eficiente o tempo investido, o custo energético e o risco de sobrevivência. As fases de inspeção e ataque podem ser determinantes de altos graus de eficiência do parasitoidismo (Gazal *et al.* 2009). Os forídeos em geral ovipositam um ovo por hospedeiro e isto exige repetidos contatos com diversos hospedeiros a fim de garantir abundante descendência. Entretanto, o comportamento de defesa do hospedeiro representa um elemento crítico a superar pelo forídeo, devido aos múltiplos riscos que derivam desses contatos (Feener & Brown 1997). Para reduzir riscos, a estratégia deve prever táticas de ataque que favoreçam lances seguros (Gross 1993). Processos demorados de escolha do momento do ataque ao hospedeiro elevam a eficácia e reduzem os riscos, mas esse maior tempo investido pode reduzir a eficiência do parasitoidismo (Erthal & Tonhasca 2000).

ESTRATÉGIAS DO HOSPEDEIRO

As formigas, frente ao parasitoidismo de forídeos, podem adotar distintas ações que em conjunto caracterizam estratégias diferenciadas que favorecem como resultado final uma redução nas chances de oviposição do parasitoide ou de sua consequência (Strand & Pech 1995, Wuelner *et al.* 2002).

Escape

As formigas podem adotar estratégias de escape ao parasitoide por meio de uma soma de ações. As formigas podem alterar o ritmo de atividade para evitar exposição ao ataque nos períodos de máxima atividade do parasitoide. A adoção de camuflagens também dificulta a sua localização. O comportamento de tanatose reduz o ataque dos forídeos. Transitar por trilhas menos abertas reduz a exposição ao ataque. Táticas de fuga e de ocultamento são outras reações ao ataque dos forídeos que podem contribuir para um aumento da eficiência da estratégia de escape ao parasitoidismo (Bragança *et al.* 2009, Bragança 2011, Folgarait 2013).

Defesa

Posturas de contra-ataque podem ser parte de uma estratégia de defesa que procura dificultar a oviposição (Feener & Brown 1997, Morrison *et al.* 1997, Wuelner *et al.* 2002.). Em formigas-cortadeiras existe também uma defesa específica que é constatada quando formigas mínimas (casta operária de menor tamanho), transportadas sobre as folhas carregadas pelas forrageadoras, adotam posturas ameaçadoras (Bragança *et al.* 2002, Elizalde & Folgarait 2012). Estas formigas apresentam um comportamento ativo de ataque ao forídeo que inibe ou reduz a eficiência de ataques do parasitoide sobre a forrageadora (Feener 1990, Folgarait 2013).

Resistência

Outra estratégia possível seria aquela orientada a ganhar resistência ao parasitoidismo. Esta estratégia consistiria em evitar os efeitos do ataque e não o ataque

em si. O investimento maior da formiga neste caso seria canalizado no desenvolvimento de mecanismos fisiológicos de inibição do desenvolvimento da larva de parasitoide (Feener & Brown 1997). Adaptações que promovem o encapsulamento da larva mediante mecanismos imunológicos formariam, por exemplo, parte desta estratégia (Salt 1970, Vinson & Iwantsch 1980). Entretanto, frente a esta estratégia, os parasitoides poderiam também responder com modificações comportamentais ou fisiológicas que representem soluções adaptativas à resposta imunológica do hospedeiro. A adoção do ectoparasitoidismo (oviposição sobre o corpo do hospedeiro), ataque a imaturos, ocupação inicial de órgãos com menor resposta imune, destruição da cápsula, e minimização da resposta imune injetando vírus junto a seus ovos, poderiam ser algumas das respostas do parasitoide (Gross 1993).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O parasitoidismo é uma forma de vida que se desenvolve geralmente de forma acidental e prospera quando a espécie parasitada é abundante. Os insetos sociais de forma geral, e as formigas em particular, representam grupos de enorme sucesso ecológico. O comportamento social altamente complexo destas sociedades de insetos seria a principal causa desse sucesso.

A complexa relação forídeo parasitoide-formiga se apoia, em primeira instância, na abundância das formigas e na sua ampla distribuição geográfica. Estes hospedeiros apresentam uma organização social complexa com indivíduos que realizam atividades sobre esquemas de divisão de tarefas, envolvendo especialização de funções. Estas características conferem à sociedade das formigas uma multiplicidade de opções do ponto de vista comportamental frente às mais variadas situações ambientais, incluídas as que surgem das relações com predadores, parasitas e parasitoides. Essa complexidade biológica confere as formigas uma grande plasticidade comportamental que representa, por sua vez, um desafio maior para os parasitoides. Desse modo, a relação forídeo-formiga exige do parasitoide uma capacidade de adaptação equivalente para responder à variada gama de

respostas que o hospedeiro pode apresentar. Desta forma as estratégias observadas em distintos gêneros e espécies de parasitoides podem ser indicadores da destacada capacidade de adaptação dos forídeos aos desafios altamente complexos que podem apresentar seus hospedeiros, as formigas.

REFERÊNCIAS

- Adams, C. T., & Lofgren, C. S. 1981. Red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae): frequency of sting attacks on residents of Sumter County, Georgia. *Journal of Medical Entomology*, 18(05), 378–382. DOI: 10.1093/jmedent/18.5.378
- Adams, C. T., Banks, W. A., Lofgren, C. S., Smittle, B. J., & Harlan, D. P. 1983. Impact of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae), on the growth and yield of soybeans. *Journal of Economic Entomology*, 76(05), 1129–1132. DOI: 10.1093/jee/76.5.1129
- Andales, A., Derner J., Ahuja, L., & Hart, R. 2006. Strategic and tactical prediction of forage production in Northern Mixed-Grass Prairie. *Rangeland Ecology & Management*, 59(06), 576–584. DOI: 10.2111/06-001R1.1
- Banks, W. A., Adams, C. T., & Lofgren, C. S. 1991. Damage to young citrus trees by the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology*, 84(01), 241–246. DOI: 10.1093/jee/84.1.241
- Boaretto, M. A. C., & Forti, L. C. 1997. Perspectivas no controle de formigas cortadeiras. *Série Técnica IPEF*, 11(30), 31–46.
- Bragança, M. A. L. 2011. Parasitóides de formigas cortadeiras. In: T. M. C. Della Lucia (Ed.), *Formigas cortadeiras: da bioecologia ao manejo*. pp. 321–343. Viçosa: Editora da UFV.
- Bragança, M. A. L., Tonhasca, A. J., & Della Lucia, T. M. C. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Nedohrniphora* sp.. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89(03), 305–311. DOI: 10.1046/j.1570-7458.1998.00413.x
- Bragança, M. A. L., Tonhasca, A. J., & Moreira, D. D. O. 2002. Parasitism characteristics of two phorid fly species in relation to their host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *Neotropical Entomology*, 31(02), 241–244. DOI: 10.1590/S1519-566X2002000200010
- Bragança, M. A. L., Tonhasca, A. J., & Della Lucia, T. M. C. 2009. Características biológicas e comportamentais de *Nedohrniphora elongata* Brown (Diptera, Phoridae), um parasitoide da saúva *Atta sexdens rubropilosa* Forel (Hymenoptera, Formicidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(04), 600–606.
- Britto, S. L., Forti, L. C., Oliveira, M. A., Zanetti, R., Wilcken, C. F., Zanoncio, J. C., Loeck, A. E., Caldato, N., Nagamoto, N. S., Lemes, P. G., & Camargo R. S. 2016. Use of alternatives to PFOS, its salts and PFOSF for the control of leaf-cutting ants *Atta* and *Acromyrmex*. *International Journal of research in Environmental Studies*, 3, 11–92.

- Brockmann, H. J. 2001. The evolution of alternative strategies and tactics. *Advances in the Study of Behavior*, 30, 1–51. DOI: 10.1016/S0065-3454(01)80004-8
- Brown, B. 1992. Generic revision of phoridae of the nearctic region and phylogenetic classification of phoridae, sciadoceridae, and ironomyiidae (Diptera: Phoridae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 124, S164. DOI: 10.4039/entml24164fv
- Brown, B. 1993. Taxonomy and preliminary phylogeny of the parasitic genus *Apocephalus*, subgenus *Mesophora* (Diptera: Phoridae). *Systematic Entomology*, 18(03), 191–230. DOI: 10.1111/j.1365-3113.1993.tb00662.x
- Brown, B. 2004. Revision of the subgenus *Udamochiras* of *Melaloncha* bee-killing flies (Diptera: Phoridae: Metopininae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 140(01), 1–42. DOI: 10.1111/j.1096-3642.2004.00086.x
- Calcaterra, L. A., Porter, S. D., & Briano, J. A. 2005. Distribution and abundance of fire ant decapitating flies (Diptera: Phoridae: *Pseudacteon*) in three regions of southern South America. *Annals of the Entomological Society of America*, 98(01), 85–95. DOI: 10.1603/0013.8746 (2005)
- Canizares, E. M. P. N., & Zini, A. C. 2009. A Convenção de Estocolmo e a indústria da celulose e papel – Parte I. *O Papel*, 70, 51–63.
- Denis D., van Baaren, J., Pierre, J. S., & Wajnberg, E. 2013. Evolution of a physiological trade-off in a parasitoid wasp: how best to manage lipid reserves in a warming environment. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 148(01), 27–38. DOI: 148:27-38. <http://dx.doi.org/10.1111/eea.12075>
- Disney, R. H. L. 1994. *Scuttle flies: The Phoridae*. London: Chapman and Hall: p. 467.
- Disney, R. H. L., & Manlove, J. D. 2005. First occurrences of the Phorid, *Megaselia abdita*, in forensic cases in Britain. *Medical and Veterinary Entomology*, 19(04), 489–491. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2915.2005.00593.x>
- Disney, R. H. L., Elizalde, L., & Folgarait, P. J. 2006. New species and revision of *Myrmosicarius* (Diptera: Phoridae) that parasitize leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 47(03), 771–809.
- Disney, R. H. L., Elizalde, L., & Folgarait, P. J. 2009. New species and new records of scuttle flies (Diptera: Phoridae) that parasitize leaf-cutter and army ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 54(02), 601–632.
- Elizalde, L., & Folgarait, P. J. 2011. Biological attributes of Argentinian phorid parasitoids of leaf-cutting ants, *Acromyrmex* and *Atta*. *Journal of Natural History*, 45, 2701–2723. DOI: 10.1080/00222933.2011.602478
- Elizalde, L., & Folgarait, P. J. 2012. Behavioral strategies of phorid parasitoids and responses of their hosts, the leaf-cutting ants. *Journal of Insect Science*, 135(01), 1–26. DOI: 10.1673/031.012.13501
- Erler, F., Polat, H., Demir, H., Cetinc, H., & Erdemira, T. 2009. Control of the mushroom phorid fly, *Megaselia halterata* (Wood), with plant extracts. *Pest Management Science*, 65(02), 144–149. DOI: 10.1002/ps.1658
- Erthal, M. J., & Tonhasca, A. J. 2000. Biology and oviposition behavior of the phorid *Apocephalus atrophilus* and the response of its host, the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95(01), 71–75. DOI: 10.1046/j.1570-7458.2000.00643.x
- Feener, D. H. Jr. 1981. Competition between ant species: outcome controlled by parasitic flies. *Science*, 214, 815–817.
- Feener, D. H. Jr. 1987. Size-selective oviposition in *Pseudacteon crawfordi* (Diptera: Phoridae), a parasite of fire ants. *Annals of the Entomological Society of America*, 80, 148–151. DOI: 10.1093/aesa/80.2.148
- Feener, D. H. Jr., & Moss, K. A. G. 1990. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 26, 17–29. DOI: 10.1007/BF00174021
- Feener, D. H. Jr., & Brown, B. V. 1992. Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 85, 80–84. DOI: 10.1093/aesa/85.1.80
- Feener, D. H. Jr., & Brown, B. V. 1993. Oviposition behavior of an ant-parasitizing fly, *Neodohrniphora curvinervis* (Diptera: Phoridae), and defense behavior by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, 6, 675–88. DOI: 10.1007/BF01201669
- Feener, D. H. Jr., & Brown, B. V. 1997. Diptera as parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 42, 73–97. DOI: 10.1146/annurev.ento.42.1.73
- Folgarait, P. J. 2013. Leaf-cutter ant parasitoids: current knowledge. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2013(2013), 1–10. DOI: 10.1155/2013/539780
- Galvão, R. A. 2016. Parasitismo natural e abundância de forídeos parasitoides de *Atta sexdens* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae) em áreas de vegetação natural e agrícolas. Universidade Estadual do Norte Fluminense. p. 80.
- Gazal, V., Bailez, O., & Viana-Bailez, A. M. 2009. Mechanism of host recognition in *Neodohrniphora elongata* (Brown) (Diptera: Phoridae). *Animal Behaviour*, 78(05), 1177–1182. DOI: 10.1016/j.anbehav.2009.07.036
- Gilbert, L. E., & Morrison, L. W. 1997. Patterns of host specificity in *Pseudacteon* parasitoid flies (Diptera: Phoridae) that attack *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology*, 26(05), 1149–1154. DOI: 10.1093/ee/26.5.1149
- Guillade, A., & Folgarait, P. 2014. Optimal conditions to rear phorid parasitoids (Diptera: Phoridae) of *Atta vollenweideri* and *Acromyrmex lundii* (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology*, 43(02), 458–466. DOI: 10.1603/EN13172
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. New Jersey: Princeton University Press: p. 447.
- Gross, P. 1993. Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 38, 251–273.
- Hassell, M. P. 2000. Host-parasitoid population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, 69(04), 543–566. DOI: 10.1046/j.1365-2656.2000.00445.x
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. 1990. *The ants*. 1st ed. Cambridge: Harvard University Press: p. 732.

- Jess, S. B., Murchie, A. K., & Bingham, J. F. W. 2007. Potential sources of sciarid and phorid infestations and implications for centralised phases I and II mushroom compost production. *Crop Protection*, 26(04), 455–464. DOI: 10.1016/j.cropro.2006.04.015
- Klassen, W. 1989. Eradication of introduced arthropod pests: theory and historical practice. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*, 73, 1–29.
- Mathis, K. A., Philpott, S. M., & Moreira, R. 2011. Parasite lost: Chemical and visual cues used by *Pseudacteon* in search of *Azteca instabilis*. *Journal of Insect Behavior*, 24(03), 186–199. DOI: 10.1007/s10905-010-9247-3
- Mintzberg, H., Lampel, J., Quinn, J. B., & Ghoshal, S. 2006. O processo da estratégia: conceitos, contextos e casos selecionados. 4 ed. Porto Alegre: Bookman: p. 496.
- Morehead, S. A., & Feener, D. H. J. 2000. Visual and chemical cues used in host location and acceptance by a dipteran parasitoid. *Journal of Insect Behavior*, 13(04), 613–625. DOI: 10.1023/A:1007875921705
- Morrison, L. W. 2012. Biological control of *Solenopsis* fire ants by *Pseudacteon* parasitoids: theory and practice. *Psyche: a Journal of Entomology*, 2012(2012), 1–11. DOI: 10.1155/2012/424817
- Morrison, L. W., & King, J. R. 2004. Host location behavior in a parasitoid of imported fire ants. *Journal of Insect Behavior*, 17(03), 367–383. DOI: 10.1023/B:JOIR.0000031537.41582.d1
- Mathis, K. A., & Tsutsui, N. D. 2016. Cuticular hydrocarbon cues are used for host acceptance by *Pseudacteon* spp. phorid flies that attack *Azteca sericeasur* ants. *Journal Chemical Ecology*, 42(04), 286–293. DOI: 10.1007/s10886-016-0694-y
- Ngumbi, E., & Fadamiro, H. 2015. Comparative responses of four *Pseudacteon* phorid flies to host fire ant alarm pheromone and analogs. *Chemoecology*, 25, 85–92.
- Orr, M. R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30(06), 395–402. DOI: 10.1007/BF00176174
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52(03), 273–288. DOI: 10.1016/j.ecolecon.2004.10.002
- Plaistow, S. J., Johnstone, R. A., Colegrave, N., & Spencer, M. 2004. Evolution of alternative mating tactics: conditional versus mixed strategies. *Behavioral Ecology*, 15(04), 534–542. DOI: 10.1093/beheco/arl029
- Plowes R. M., Lebrun, E.G., Brown, B., & Gilbert, L. 2009. A Review of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) that parasitize ants of the *Solenopsis geminata* complex (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 102(06), 937–958. DOI: 10.1603/008.102.0604
- Patrock, R. J. W., Porter, S. D., Gilbert, L. E., & Folgarait, P. J. 2009. Distributional patterns of *Pseudacteon* associated with the *Solenopsis saevissima* complex in South America. *Journal of Insect Science*, 9(01), article 60, 1–17. DOI: 10.1673/031.009.6001
- Porter, S. D. 2000. Host specificity and risk assessment of releasing the decapitating fly *Pseudacteon curvatus* as a classical biocontrol agent for imported fire ants. *Biological Control*, 19(01), 35–47. DOI: 10.1006/bcon.2000.0843
- Porter, S. D., & Savignano, D. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology*, 71(06), 2095–2106. DOI: 10.2307/1938623
- Porter, S. D., & Alonso, L. E. 1999. Host specificity of fire ant decapitating flies (Diptera: Phoridae) in laboratory oviposition tests. *Journal of Economic Entomology*, 92(01), 110–114. DOI: 10.1093/jee/92.1.110
- Porter, S. D., & Pesquero, M. A. 2001. Illustrated key to *Pseudacteon* decapitating flies (Diptera: Phoridae) that attack *Solenopsis saevissima* complex fire ants in South America. *Florida Entomologist*, 84(04), 691–699. DOI: 10.2307/3496403
- Porter, S. D., & Gilbert, L. E. 2004. Assessing host specificity and field release potential of fire ant decapitating flies (Phoridae: Pseudacteon). In: R. G. Van Driesche & R. Reardon (Eds.), *Assessing host ranges for parasitoids and predators used for classical biological control: a guide to best practice*. pp. 152–176. Morgantown, West Virginia: USDA Forest Service.
- Porter, S. D., Van Eimeren, B., & Gilbert, L. E. 1988. Invasion of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae): microgeography of competitive replacement. *Annals of the Entomological Society of America*, 81(06), 913–918. DOI: 10.1093/aesa/81.6.913
- Porter, S. D., Williams, D. F., & Patterson, R. S. 1997. Rearing the decapitating fly *Pseudacteon tricuspis* (Diptera: Phoridae) in imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) from the United States. *Journal of Economic Entomology*, 90(01), 135–138. DOI: 10.1093/jee/90.1.135
- Porter, S. D., Fowler, H. G., Campiolo, S., & Pesquero, M. 1995a. Host specificity of several *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasites of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Florida Entomologist*, 78(01), 70–75.
- Porter, S. D., Pesquero, M. A., Campiolo, S., & Fowler, H. G. 1995b. Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology*, 24(02), 475–479. DOI: 10.1093/ee/24.2.475
- Porter, S. D., Kumar, V., Calcaterra, L., Briano, J. A., & Seal, D. R. 2013. Release and establishment of the little decapitating fly *Pseudacteon cultellatus* (diptera: phoridae) on imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in Florida. *Florida Entomologist*, 96(04), 1567–1573. DOI: 10.1653/024.096.0440
- Reed, J. J., Puckett, R. T., & Gold, R. E. 2015. Induced effects on red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) forager size ratios by *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae): implications on bait size selection. *Environmental Entomology*, 44(05), 1407–1416. DOI: 10.1093/jee/nvv118
- Roger, A. 2016. Parasitismo natural e abundância de forídeos parasitoides de *Atta sexdens* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae) em áreas de vegetação natural e agrícolas. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. p. 80.

- Salt, G. 1970. The cellular defense reactions of insects. Cambridge: Cambridge University Press: p. 132.
- Silva, V. S. G., Bailez, O. E., Viana-Bailez, A. M., & Tonhasca, A. Jr. 2007. Effect of the size of workers of *Atta sexdens rubropilosa* (Forel) on the attack behavior of *Neodohrniphora* spp. (Diptera: Phoridae). *Sociobiology*, 50(01), 01–10.
- Silva, V. S. G., Bailez, O., Viana-Bailez, A. M., Tonhasca, A., & Della Lucia T. M. C. 2008. Survey of *Neodohrniphora* spp. (Diptera: Phoridae) at colonies of *Atta sexdens rubropilosa* (Forel) and specificity of attack behaviour in relation to their hosts. *Bulletin of Entomological Research*, 98(02), 203–206. DOI: 10.1017/S0007485307005548
- Souza, A., Zanetti, R., & Calegario, N. 2011. Nível de dano econômico para formigas-cortadeiras em função do índice de produtividade florestal de eucaliptais em uma região de Mata Atlântica. *Neotropical Entomology*, 40(04), 483–488. DOI: 10.1590/S1519-566X2011000400012
- Strand, M. R., & Pech, L. L. 1995. Immunological basis for compatibility in parasitoid-host relationships. *Annual Review of Entomology*, 40, 31–56. DOI: 10.1146/annurev.en.40.010195.000335
- Sukontason, K. L., Sukontason, K., Lertthamngtham, S., & Boonchu, N. 2002. Surface ultrastructure of third-instar *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 97(05), 663–665. DOI: 10.1590/S0074-02762002000500014
- Summerlin, J. W., Hung, A. C. F., & Vinson, S. B. 1977. Residues in non-target ants, species simplification and recovery of populations following aerial applications of mirex. *Environmental Entomology*, 6(02), 193–97. DOI: 10.1093/ee/6.2.193
- Tatagiba-Araujo, G., Viana-Bailez, A. M., & Bailez, O. 2012. Increasing attractiveness of baits with venom gland extract for *Atta sexdens rubropilosa* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae). *Neotropical Entomology*, 41(03), 232–236. DOI: 10.1007.s13744-012-0043-y.
- Tonhasca, A. J. 1996. Interactions between a parasitic fly, *Neodohrniphora declinata* (Diptera: Phoridae), and its host, the leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Ecotropica*, 2(02), 157–164.
- Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 21, 109–133. DOI: 10.1146/annurev.en.21.010176.000545
- Vinson, S. B., & Iwantsch, G. F. 1980. Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 25, 397–419. DOI: 10.1146/annurev.en.25.010180.002145
- Vogt, J. T., Porter, S., Nordlund, D., & Smith, R. 2003. A modified rearing system for production of *Pseudacteon curvatus* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of imported fire ants. *Biological Control*, 28(03), 346–353. DOI: 10.1016/S1049-9644(03)00100-2
- Wajnberg E., Coquillard P., Vet, L. E. M., & Hoffmeister, T. 2012. Optimal resource allocation to survival and reproduction in parasitic wasps foraging in fragmented habitats. *Plos One*, 7, e38227. DOI: 10.1371/journal.pone.0038227
- Weber, N. A. 1972. Gardening ants: the Attines. Philadelphia: American Philosophical Society: p. 146.
- Wuellner, C. T., Dall’Aglio-Holvorcem, C. G., Benson, W. W., & Gilbert, L. E. 2002. Phorid fly (Diptera: Phoridae) oviposition behavior and fire ant (Hymenoptera: Formicidae) reaction to attack differ according to phorid species. *Annals of the Entomological Society of America*, 95(02), 257–266. DOI: 10.1603/0013-8746
- Zanetti, R., Zanuncio, J. C., Santos, J. C., Paiva da Silva, W. L., Ribeiro, G. T., & Lemes P. G. 2014. An overview of integrated management of leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in Brazilian forest plantations. *Forests*, 5(03), 439–454. DOI: 10.3390/f5030439

Submetido em: 10/09/2014

Aceito em: 28/06/2016