

## PLASTICIDADE DO COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO EM FORMIGAS CORTADEIRAS

Ana Maria Viana-Bailez<sup>1\*</sup> & Fabíola Bonicenha Endringer<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro (UNF), Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias, Laboratório de Entomologia e Fitopatologia, Programa de Pós Graduação em Ecologia e Recursos Naturais. Av. Alberto Lamego, 2000, Campos dos Goytacazes-RJ, Brasil. CEP: 28013-602

E-mails: amvbailez@gmail.com, fabiola.endringer@hotmail.com

### RESUMO

O comportamento de forrageamento em insetos sociais é uma atividade complexa que envolve um sistema auto-organizável e pode ser estudado em nível de indivíduo e de colônia. Na sociedade de formigas nem todos os indivíduos participam da coleta de alimento. As operárias que executam essa tarefa, frequentemente, são as mais velhas e de maior tamanho. Nas formigas da tribo Attini o forrageamento é um processo complexo que consiste na exploração do recurso alimentar envolvendo seleção, corte e transporte para o ninho. Essas formigas utilizam substratos variados para o desenvolvimento do fungo simbiote o qual fornece alimento à colônia. Os gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, conhecidas como cortadeiras, possuem um padrão de forrageamento bem definido por meio de trilhas físicas e químicas. Nos gêneros basais normalmente não ocorre corte de vegetação viva, as operárias forrageiam individualmente, não possuem rotas de forrageamento estabelecidas e não existe fidelidade ao tipo de recurso coletado. Além dessas diferenças entre grupos, o comportamento de forrageamento pode também variar dentro de uma mesma espécie em função de fatores ambientais e da capacidade de adaptação das operárias. Outros fenômenos que fazem das atines um modelo interessante para o estudo do comportamento de forrageamento são o polimorfismo e o polietismo. Alguns estudos realizados com espécies de *Atta* demonstraram a existência de uma flexibilidade comportamental durante o forrageamento. Dentro desse contexto, essa revisão pretende discutir a capacidade de adaptação que estes insetos possuem para resolver problemas fazendo ajustes de seu comportamento tanto individual como coletivo e assim, adotar a estratégia mais conveniente para a colônia permitindo explorar eficientemente variadas fontes de recursos.

**Palavras-chave:** Attini; estratégias de forrageamento; flexibilidade comportamental.

### ABSTRACT - PLASTICITY OF FORAGING BEHAVIOR IN LEAF-CUTTING ANTS

The foraging behavior in social insects is a complex activity that involves a self-organizing system and can be studied at the individual or at the colony level. In the ant society, not all individuals participate in the gathering of food. The workers who perform this task are often older and larger ants. In Attini ants, the foraging is a complex process that involves selection, cutting and transport of food resources to the nest. These ants use several sources of food to develop the symbiotic fungus, which provides food to the colony. The genera *Atta* and *Acromyrmex*, known as leaf-cutter ant, have a well-defined pattern of foraging determined by physical and chemical trails. In the basal genera the worker ants forage alone, hardly ever cut fresh vegetation, do not follow trails and there is no fidelity to the resource gathered. Besides the differences between groups, foraging behavior may be different in the same specie as consequence of environmental factors and the adaptability of workers. Other phenomena that make the Attines an interesting model to study foraging behavior are the polymorphism and polyethism. Several studies carried in *Atta* species demonstrated the existence behavioral plasticity of foraging behavior of ants. In this context, this review analyzes the adaptability of leaf-cutter ants to solve problems fitting their behavior, both individually and collectively to adopt the most convenient strategy to exploit as society several sources of food.

**Keywords:** Attini; foraging strategies; behavioral flexibility.

### INTRODUÇÃO

As interações entre os indivíduos nas sociedades de insetos podem gerar comportamentos coletivos altamente organizados capazes de resolver problemas

de forma muito flexível (Souza *et al.* 2011). A colônia se adapta às mudanças ambientais abruptas para resolver problemas cotidianos, como busca de alimento, construção do ninho e divisão do trabalho entre os indivíduos (Dussutour *et al.* 2009). Essa capacidade

de alterar o comportamento coletivo está diretamente relacionada à possibilidade de compartilhar informações, principalmente de comunicar sobre a localização dos recursos alimentares, memorizar locais explorados para selecionar os de melhor rendimento para a colônia (Duncan & Ratnieks 2006).

O processo de localização e coleta de recursos alimentares é denominado de forrageamento (Filho 2007). A teoria do forrageamento está baseada em processos de adaptação através da seleção natural, de forma que os forrageadores selecionam o recurso para maximizar a taxa de entrada energética no ninho por unidade de tempo de forrageio (Pezzuti 2009).

Forrageamento em formigas é um processo complexo que envolve um sistema auto-organizável que pode ser estudado considerando o indivíduo, a colônia ou ambos (Schlindwein 2004). Alguns fatores podem modificar o comportamento de forrageamento das operárias como temperatura (Corrêa *et al.* 2016), precipitação pluviométrica (Viana *et al.* 2004), sazonalidade (Leal & Oliveira 2000, Lima *et al.* 2006, Endringer 2011, Lopes *et al.* 2016), tamanho do formigueiro (Moreira 1992), presença de parasitoides (Bragança *et al.* 1998, Gazal *et al.* 2007), queimadas (Araújo *et al.* 2004), diferentes distâncias da planta ao ninho (Röschard & Roces 2003), diferentes tamanhos de carga (Cherrett 1972, Kleineidam *et al.* 2007, Endringer *et al.* 2012), plantas nocivas (Arenas & Roces 2016) e diferentes espécies de plantas podem ser cortadas e transportadas pelas operárias por diferentes estratégias de forrageamento (Endringer 2011, 2015). Essa complexidade de fatores provavelmente contribui para que o forrageamento seja um comportamento flexível. Assim, a plasticidade comportamental acontece quando a colônia ajusta rapidamente sua estratégia de forrageamento de acordo com as mudanças que ocorrem no ambiente (Dussutour *et al.* 2009).

A distribuição temporal e espacial das fontes de alimento é importante na determinação das estratégias de forrageamento utilizadas pelas formigas (Lanan 2014). Em muitos casos, é uma combinação de diferentes estratégias de forrageio que são utilizadas para coletar diversos recursos (Endringer 2015). As formigas geralmente apresentam ninhos espacialmente fixos, assim a coleta de recursos pode ser através da

estratégia chamada de forrageamento central, na qual o material coletado em uma área pode ser transportado e armazenado em outro local como, por exemplo, no ninho (Kacelnik *et al.* 1986).

Outra estratégia utilizada para a obtenção dos recursos é o modelo do forrageamento ótimo, que dentro de vários aspectos, mede a eficiência dos indivíduos na procura do alimento (MacArthur & Pianka 1966). Nesse modelo, quanto maior a distância percorrida entre o ninho e o recurso alimentar, mais seletiva deverá ser a escolha da fonte de alimento (Hölldobler & Wilson 1990, Detrain *et al.* 2000).

As formigas da tribo Attini são restritas ao Novo Mundo e basicamente de clima tropical, ocorrendo dos Estados Unidos ao centro da Argentina, entre as latitudes 40° N e 44° S, incluindo várias ilhas do Caribe (Weber 1972, North *et al.* 1997). A tribo Attini compreende as formigas cultivadoras de fungo. Os gêneros basais *Apterostigma*, *Cyphomyrmex*, *Mycetophylax*, *Mycocepurus*, *Myrmicocrypta*, *Mycetarotes*, *Pseudoatta* (= *Acromyrmex*) e *Mycetagroicus* (Brandão & Mayhé-Nunes 2001), e intermediários *Mycetosoritis*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*, coletam uma série de materiais como partes de vegetais secos, fezes e cadáveres de insetos para cultivar o fungo simbiote (Leal & Oliveira 2000, Della Lucia 2003). Entretanto dentro dessa tribo, existem os gêneros derivados *Atta* e *Acromyrmex* que cortam material vegetal fresco, principalmente folhas, o que as tornam conhecidas como formigas cortadeiras (Hölldobler & Wilson 1990, Della Lucia 2003). Essas formigas necessitam fornecer recurso alimentar ao fungo simbiote que cultivam, para que este forneça constantemente alimento à colônia (Hölldobler & Wilson 1990). As formigas cortadeiras forrageiam selecionando o recurso vegetal, cortando e transportando até o ninho (Della Lucia & Oliveira 1993, Ribeiro & Marinho 2011).

As formigas do gênero *Atta*, por exemplo, apresentam alto grau de polimorfismo e, geralmente, a diferença de tamanho está associada com comportamentos específicos dentro da colônia (Della Lucia *et al.* 1993). Desta forma, o preparo de pequenos fragmentos de materiais vegetais que serão incorporados no fungo é tarefa realizada pelas formigas de menor tamanho, as “mínimas”, já as operárias

intermediárias fazem o corte e o transporte dos itens vegetais para o ninho, enquanto as operárias “máximas” defendem a colônia contra intrusos e competidores, mas também forrageiam (Wilson 1980). O polimorfismo também foi descrito em espécies do gênero *Acromyrmex*, porém nesse gênero a diferença de tamanho entre operárias não é tão notável como em *Atta* (Forti *et al.* 2004, Moreira *et al.* 2010). Nesses casos em que ocorre polimorfismo, as operárias maiores teriam proporcionalmente maior eficiência em termos de retorno energético, o que compensaria o maior investimento na produção destas operárias (Shutler & Mullie 1991, Tonhasca & Bragança 2000). Segundo Silva e colaboradores (2013) nosso conhecimento ainda é limitado no que concerne sobre a capacidade das formigas cortadeiras da tribo Attini em ajustar sua estratégia de forrageio a ambientes dinâmicos, ou seja, ambientes que se alteram constantemente. Na tentativa de esclarecer essa questão, essa revisão procurou copilar dados sobre as estratégias de forrageamento em atines e a flexibilidade comportamental que permite a essas formigas modificar tanto o comportamento individual como o coletivo para adotar estratégias que permitem explorar uma grande diversidade de plantas.

## MATERIAL E MÉTODOS

Foram realizadas consultas em livros, dissertações, teses e busca de artigos em bancos de dados como Web of Science, Portal de periódicos da Capes, Scopus e Google scholar, com a finalidade de agrupar todas as informações publicadas sobre o tema plasticidade comportamental em formigas cortadeiras. Para realizar a busca dos artigos científicos foi considerado o período de 1994 a 2016. Durante a procura dos trabalhos foram utilizadas as palavras-chaves como: behavioral plasticity, behavior, behavioral strategies, foraging, ants, leaf-cutter. Para aumentar a busca e confirmar se todos os artigos vinculados ao tema tinham sido encontrados foram consultadas as referências bibliográficas dos mesmos.

## RESULTADOS

Foram encontrados 137 artigos sobre o tema

“forrageamento em Attini” nos periódicos científicos no período de 1994 a 2016. Do total de artigos revisados, 91 eram estudos sobre o gênero *Atta*, 27 sobre o gênero *Acromyrmex* e 19 sobre outras Attini. Foram utilizadas nessa revisão 62 referências bibliográficas (artigos, livros e capítulos de livros).

## DISCUSSÃO

### *Estratégias de forrageamento em Attini*

Formigas da tribo Attini utilizam substratos variados para o desenvolvimento do fungo simbiote o qual fornece alimento a colônia. Os gêneros mais derivados, *Atta* e *Acromyrmex*, conhecidas como formigas cortadeiras, exploram principalmente material vegetal fresco (Della Lucia 2003). O forrageamento das formigas cortadeiras envolve a seleção de recursos vegetais para o corte em fragmentos e seu transporte até o ninho (Della Lucia & Oliveira 1993, Ribeiro & Marinho 2011). Assim, após o corte do material vegetal, este é transportado pelas operárias para o interior de seus ninhos subterrâneos e usado para cultivar o fungo simbiote que serve de alimento para a colônia (Hölldobler & Wilson 1990). As formigas cortadeiras frequentemente escalam a vegetação para cortar (Vasconcelos & Cherrett 1996, Röschard & Roces 2003, Ribeiro & Marinho 2011, Endringer 2015). Entretanto, nos gêneros basais da tribo Attini esse comportamento é raro, pois as formigas coletam principalmente material vegetal deixado no solo (Leal & Oliveira 2000). Os gêneros basais como *Cyphomyrmex*, *Mycetarotes*, *Mycocepurus*, *Myrmicocrypta* e *Apterostigma* utilizam partes vegetais em decomposição, fezes, cadáveres de insetos para incorporar no fungo simbiote (Leal & Oliveira 2000). Nesses casos as operárias forrageiam individualmente, não possuem uma rota de forrageamento e fidelidade ao tipo de alimento coletado (Waller 1989). Em *Cyphomyrmex*, por exemplo, o forrageamento é individual, não ocorre recrutamento de operárias forrageadoras e a área na qual estas se distribuem é radial à entrada do ninho (Leal 1998). No gênero *Trachymyrmex*, forrageadoras de algumas espécies podem forragear a grandes distâncias, escalar plantas e cortar flores, mas, diferentemente das

espécies derivadas da tribo Attini, estes comportamentos ocorrem em forma individual e sem recrutamento de companheiras de ninho (Leal & Oliveira 2000).

As formigas dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* exploram e cortam grandes quantidades de folhas, flores e frutos e utilizam uma área de forrageamento relativamente extensa explorando grande diversidade de espécies vegetais, sendo por isso consideradas herbívoras polípagas (Cherrett 1986, Della Lucia & Oliveira 1993). Essas formigas são seletivas e preferem partes macias e jovens da planta, como flores e folhas novas e podem também expressar preferência pelo tipo de planta, monocotiledônea ou dicotiledônea (Lima *et al.* 2001). O forrageamento é realizado principalmente por meio de trilhas marcadas quimicamente e por trilhas físicas bem definidas (Weber 1972, Viana-Bailez *et al.* 2011).

As cortadeiras utilizam a estratégia de forrageamento de trilha-tronco, que são trilhas de longa duração, que persistem por meses ou anos, irradiando para fora do ninho em um padrão semelhante à forma dendrítica (Lanan 2014). Normalmente essas trilhas são limpas de detritos ou obstáculos, e podem ser parcialmente subterrâneas, além de serem defendidas como parte do território (Fowler 1985, Silva 2012). As formigas constroem os túneis subterrâneos e trilhas físicas principalmente na estação úmida para manter a atividade de forrageamento em um nível elevado na estação seca (Lopes *et al.* 2016).

A procura e coleta de um recurso alimentar correspondem a uma sequência comportamental característica. Existem alguns fatores que podem influenciar a escolha do alimento pela formiga, como por exemplo, a cor, forma, palatabilidade e odor (Vilela & Della Lucia 1987). As formigas cortadeiras são orientadas para o forrageamento por estímulos do ambiente como, por exemplo, pelos odores das plantas (Ribeiro & Marinho 2011). As plantas liberam odores voláteis no ambiente que podem ser captados pelas antenas das forrageadoras, que decidem em cortar ou não a planta (Ribeiro & Marinho 2011). As formigas percebem a mistura de odores e comparam com aqueles armazenados na sua memória. Em seguida, apresentam uma resposta comportamental que pode ser de atração ou rejeição (Saverschek & Roces 2011). As

forrageadoras fazem a escolha tocando as antenas nos vegetais, e esse contato físico com o vegetal permitirá a elaboração de escolhas de acordo com os constituintes químicos presentes no vegetal que está sendo analisado (Hölldobler & Wilson 1990).

Após a seleção das plantas, as cortadeiras realizam o corte e em seguida o transporte de tipos de material vegetal para o ninho (Della Lucia & Oliveira 1993, Ribeiro & Marinho 2011). Essas formigas utilizam uma ampla área de forrageamento, cortando uma grande diversidade de espécies vegetais (Cherrett 1986). Quanto ao corte de vegetais, preferem material vegetal fresco e partes macias, como folhas e flores (Hölldobler & Wilson 1990, Lima *et al.* 2001). A busca pelo recurso vegetal ocorre por meio de trilhas marcadas quimicamente e trilhas físicas bem definidas, para que assim aconteça uma eficiente exploração da fonte alimentar (Weber 1972, Vilela & Della Lucia 1987, Ribeiro & Marinho 2011, Viana-Bailez *et al.* 2011).

As formigas, principalmente do gênero *Atta*, apresentam um complexo comportamento na escolha do recurso vegetal e na coleta dos fragmentos para o cultivo do fungo do qual se alimentam (Ribeiro & Marinho 2011). As forrageadoras, após identificarem uma fonte de alimento realizam rapidamente sua exploração. A exploração de vegetais mais próximos ao ninho pode ser uma consequência da minimização do gasto energético (Schlindwein 2004). Na espécie de formiga *Atta sexdens rubropilosa* a distância do ninho em relação ao recurso foi o estímulo mais importante para a atividade de corte (Schlindwein 2004). Plantas de maior preferência e localizadas mais distantes foram cortadas em menor intensidade do que plantas com menor preferência localizadas mais próximas do ninho (Schlindwein 2004).

As forrageadoras também utilizam diferentes estratégias de coleta e transporte do material vegetal. Na espécie *Atta laevigata* operárias maiores escalam o caule da planta e cortam as folhas inteiras e as operárias menores recortam as folhas caídas e as transportam ao ninho, e esse transporte pode demorar até mais de um dia (Vasconcelos & Cherrett 1996). A estratégia de não transportar os fragmentos foliares logo após o corte seria para que aconteça a murcha das lâminas foliares e assim algumas substâncias

repelentes evaporem ou fiquem menos efetivas (Vasconcelos & Cherrett 1996). Além disso, mudanças em nutrientes e no conteúdo de água podem fazer com que as folhas murchas fiquem mais palatáveis (Vasconcelos & Cherrett 1996).

Operárias de *Atta sexdens rubropilosa* podem mudar seu padrão de forrageamento em resposta a distribuição espacial dos recursos (Sousa-Souto *et al.* 2008). As cortadeiras dessa espécie possuem o padrão de forrageamento bem definido por meio de trilhas químicas (Sousa-Souto *et al.* 2008). Entretanto, experimentos em laboratório com essa espécie de formiga demonstraram que a construção de trilha só é evidente quando o recurso está concentrado na arena de forrageamento, e quando o recurso está disperso, o forrageamento acontece de forma aleatória sem a formação de trilha (Sousa-Souto *et al.* 2008).

A estratégia de forrageamento em *Atta vollenweideri* é multiestágio, ou seja, uma operária corta, e outras duas ou três transportam. As operárias maiores fazem o corte dos fragmentos de grama e as menores os transportam até o ninho (Röschard & Roces 2003). O forrageamento depende da distância do ninho à vegetação explorada; quando a distância entre o ninho e a planta é maior que 28 m, ocorre o transporte em cadeia, com a participação de duas a cinco operárias para um mesmo fragmento vegetal (Röschard & Roces 2003). Entretanto, quando o local da planta explorada está situado a distância menor que 10 m do ninho, uma mesma operária corta e transporta essa carga (Röschard & Roces 2003). A mesma estratégia de forrageamento ocorre nas espécies de *Acromyrmex crassispinus* e *Acromyrmex subterraneus subterraneus* em trilhas de 1 m do ninho ao recurso explorado (Nickele *et al.* 2015). Nessas espécies o transporte é individual, e a mesma operária que corta o fragmento vegetal, o transporta ao ninho. Já em trilhas com a distância de 10 m o transporte é em cadeia, ou seja, várias operárias participam do transporte da carga (Nickele *et al.* 2015).

O comportamento de forrageamento pode variar dentro de uma mesma espécie em função do ambiente e da capacidade de adaptação da formiga a estes (Lopes 2007). Em uma mesma colônia no laboratório, a estratégia de forrageamento pode ser alterada dependendo da planta explorada (Endringer 2015). Na

exploração de *Schinus terebinthifolius* Raddi (aroeira) as operárias de *Atta robusta* que executavam a tarefa de transporte de folha possuíam dentes mais gastos que as com a tarefa de cortar a folha (Endringer 2015). Esse desgaste dos dentes pode ser devido à idade ou ao uso intenso. As operárias podem primeiramente cortar folhas e depois com o desgaste dos dentes passam a realizar a tarefa de transporte (Endringer 2015). Já na exploração de *Cereus fernambucensis* Lem. (cacto), as operárias de *Atta robusta* maiores cortam o cladódio (parte verde do cacto) e as menores transportam até o ninho (Endringer 2015). Segundo Hölldobler & Wilson (1990), operárias que executam a tarefa da busca de alimento frequentemente são as mais velhas e maiores do ninho. No entanto, operárias de *Atta robusta* do mesmo ninho de vários tamanhos exploram diferentes recursos, ou seja, as menores operárias também desempenham a atividade de forrageamento (Endringer 2015). Dessa forma, o polimorfismo da colônia é um fator importante para que as colônias possam buscar maior variedade de plantas (Endringer 2015).

As formigas da tribo Attini utilizam diferentes estratégias de forrageamento. Cada espécie busca uma estratégia de forrageamento que maximiza a entrada energética no ninho, para o cultivo do fungo simbiote no habitat em que se encontra (Hölldobler & Wilson 1990).

#### *Flexibilidade do comportamento de forrageamento em formigas cortadeiras*

O comportamento de forrageamento pode variar dentro de uma mesma espécie em função do ambiente e da capacidade de adaptação da formiga a este (Lopes 2007). Algumas espécies de formigas cortadeiras são capazes de gerar redes de trilha altamente flexíveis, o que lhes permite maximizar o contínuo encontro de recursos palatáveis em ambientes onde ocorre rotatividade de plantas (Silva *et al.* 2013).

As formigas cortadeiras geralmente apresentam fidelidade à trilha de forrageamento, mas também podem ser flexíveis durante a escolha de qual trilha seguir. Isso permite à colônia explorar simultaneamente o local estabelecido e novas manchas com recursos, aumentando a eficiência na coleta de

alimentos (Elizalde & Farji-Brener 2012). Essa flexibilidade comportamental é importante, pois possibilita o indivíduo adaptar-se a condições de mudanças no ambiente, como evitar a presença de parasitoides, predadores ou mesmo explorar uma planta que iniciou a floração (Elizalde & Farji-Brener 2012, Norton *et al.* 2014, Wright *et al.* 2016). Entretanto, um dos fatores que pode interferir na exploração de recursos por diferentes trilhas é a idade das colônias. Em *Atta* spp., ninhos novos, com a área de superfície entre 0,2 a 0,3 m<sup>2</sup>, possuem as trilhas curtas e não ramificadas (Kost *et al.* 2005). A formação de trilhas com ramificações a partir de uma trilha tronco ocorre em ninhos mais velhos, com a área de superfície entre 60 a 100m<sup>2</sup> (Kost *et al.* 2005).

Modificações na trilha também podem alterar o comportamento de forrageamento tanto em nível individual como coletivo. Em um experimento com *Atta colombica*, limitações na altura da passagem pela trilha modificaram o comportamento de corte e transporte do material vegetal, e em nível individual provocaram uma diminuição do tamanho da carga transportada (Dussutour *et al.* 2009). As operárias adaptaram seu comportamento de corte modulando o tamanho e forma da folha, que foi cortada em pedaços menores e mais arredondados (Dussutour *et al.* 2009). Já em nível coletivo essa alteração na trilha provocou um aumento da proporção de forrageadoras com carga transportada. Assim, as formigas compensaram a redução no tamanho da carga, levando mais fragmentos para o ninho (Dussutour *et al.* 2009). Isso mostra que as operárias dessa espécie exibem flexibilidade no seu comportamento de corte e que o tamanho dos fragmentos não é restrito ao tamanho da operária (Dussutour *et al.* 2009). Outra forma de modificar o desempenho das operárias durante o forrageamento pode ser com inclinações na trilha, pois as operárias diminuem a massa da carga e a velocidade com o aclave íngreme (Norton *et al.* 2014, Freeman & Chaves-Campos 2016).

A espécie *Atta robusta* explora mais de 32 taxons de plantas da restinga, e modifica sua estratégia de forrageamento de acordo com o tipo de planta explorada (Endringer 2011, 2015). Quando estas formigas exploram gramíneas (*Cynodon* cf. *dactylon*

L.) ocorre o “transporte individual”, ou seja, a mesma formiga corta e transporta a carga para o ninho (Endringer 2011). Já em aroeira (*Schinus terebinthifolius* Raddi), pitanga (*Eugenia uniflora* L.) e acariçoba (*Hydrocotyle umbellata* L.), a estratégia utilizada é o “transporte em cadeia” no qual, uma operária sobe na planta, corta e deixa cair à folha ou flor e outras operárias que ficam no solo recortam os fragmentos e elas ou outras formigas os transportam para o ninho (Endringer 2011).

O comportamento de forrageamento pode diferir na espécie da formiga *Atta robusta* em diferentes ambientes (Teixeira 2007, Endringer 2011). Isso ocorre devido às variações na composição de espécies de plantas das restingas (Assumpção & Nascimento 2000, Assis *et al.* 2004). O forrageamento de *A. robusta* na restinga da Ilha de Guriri, no Estado do Espírito Santo, ocorre no período diurno ou noturno (Teixeira 2007). Nesse ambiente ocorre uma mata de restinga com plantas arbóreas, como *Protium heptaphyllum*, que fazem sombra nos locais dos ninhos e trilhas, podendo acontecer o transporte do material vegetal pela manhã. Já na restinga de São João da Barra, no Estado do Rio de Janeiro, o forrageamento dessa espécie ocorre preferencialmente no período noturno. Nesse local ocorre a fitofissionomia Praial de Moitas onde predomina plantas do tipo prostado, herbáceas e poucas arbustivas, e os ninhos de *A. robusta* se localizam debaixo de moitas e as trilhas ficam expostas aos raios solares, o que diminui o forrageamento diurno em dias ensolarados (Endringer 2011).

Esses vários estudos demonstram claramente a flexibilidade do comportamento de forrageamento das formigas cortadeiras. As forrageadoras da tribo Attini tem a flexibilidade de modificar o comportamento adaptando a estratégia de forrageamento ao recurso disponível. Uma mesma colônia pode utilizar duas estratégias ao mesmo tempo com indivíduos coletando em diferentes plantas. Esta plasticidade comportamental permite as operárias realizarem ajustes complicados do seu comportamento tanto em nível individual como coletivo para utilizar a estratégia mais adequada e explorar eficientemente diferentes fontes de recursos.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estes exemplos de plasticidade comportamental em formigas cortadeiras ilustram a capacidade de adaptação desses insetos para resolver problemas. Ajustes complicados do seu comportamento, tanto individual como no coletivo, são realizados na busca da estratégia mais eficiente para explorar diferentes fontes de alimento.

Apesar de vários estudos sobre o polimorfismo apresentado pelas formigas cortadeiras, em especial para as espécies do gênero *Atta*, nenhuma tentativa sistemática tem sido feita para determinar se a distribuição de tarefas durante o forrageamento está restrita a morfologia apresentada por cada casta e sobre a capacidade de mudança comportamental das operárias diante de diferentes fontes alimentares e de fatores ambientais inesperados.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos a FAPERJ (E-26/010.001642/2014) pelo financiamento desta pesquisa por meio de auxílio. E também pela bolsa de doutorado concedida a F. B. Endringer. Aos revisores anônimos e editores pelas sugestões ao manuscrito.

## REFERÊNCIAS

- Araújo, M. S., Della Lucia, T. M. C., & Picanço, M. C. 2004. Impacto da queima da palhada da cana-de-açúcar no ritmo diário de forrageamento de *Atta bisphaerica* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 21(1), 33–38.
- Arenas, A., & Roces, F. 2016. Gardeners and midden workers in leaf-cutting ants learn to avoid plants unsuitable for the fungus at their worksites. *Animal Behaviour*, 115, 167–174.
- Assis, A. M., Thomaz, L. D., & Oberdan, E. J. P. 2004. Florística de um trecho de floresta de restinga no município de Guarapari, Espírito Santo, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 18(1), 191–201.
- Assumpção, J., & Nascimento, M. T. 2000. Estrutura e composição florística de quatro formações vegetais de Restinga no complexo lagunar Grussaí/Iquipari, São João da Barra, RJ, Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 14(3), 301–315.
- Bragança, M. A. L., Tonhasca, A. Jr., & Della Lucia, T. M. C. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89(3), 305–311.
- Brandão, C. R. F., & Mayhé-Nunes, A. 2001. A new fungus-growing ant genus *Mycetagroicus* gen. n., with the description of three new species and comments on the monophyly of the Attini (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 38(3B), 639–665.
- Cherrett, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in Tropical Rain Forest. *Journal of Animal Ecology*, 41(3), 647–660.
- Cherrett, J. M. 1986. History of the leaf-cutting ant problem. In: C. S. Lofgren & R. K. Vader Meer (Eds.), *Fire ants and leaf-cutting ants: biology e management*. pp. 10–17. Boulder: Westview Press.
- Corrêa, M. M., Silva, P. S., Wirth, R., Tabarelli, M., & Leal, I. R. 2016. Foraging activity of leaf-cutting ants changes light availability and plant assemblage in Atlantic forest. *Ecological Entomology*, 41(4), 442–450.
- Della Lucia, T. M. C. 2003. Hormigas de importancia económica en la region neotropical. In: F. Fernandez (Org.). *Introducción a las hormigas de la region neotropical*. pp. 337–349. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt.
- Della Lucia, T. M. C., Fowler, H. G., & Araújo, M. S. 1993. Castas de formigas cortadeiras. In: T. M. C. Della Lucia (Ed.), *As formigas cortadeiras*. pp. 43–53. Viçosa: Folha de Viçosa.
- Della Lucia, T. M. C., & Oliveira, P. S. 1993. Forrageamento. In: T. M. C. Della Lucia (Ed.), *As formigas cortadeiras*. pp. 84–105. Viçosa: Folha de Viçosa.
- Detrain, C., Tasse, O., Versaen, M., & Pasteels, J. M. 2000. A field assessment of optimal foraging in ants: trail patterns e seed retrieval by the European harvester ant *Messor barbarus*. *Insectes Sociaux*, 47(1), 56–62.
- Duncan, E. J., & Ratnieks, F. L. W. 2006. Communication in ants. *Current Biology*, 16(15), 570–574.
- Dussutour, A., Deneubourg, J. L., Beshers, S., & Fourcassi, V. 2009. Individual e collective problem-solving in a foraging context the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Animal Cognition*, 12(1), 21–30.
- Elizalde, L., & Farji-Brener, A. 2012. To be or not to be faithful: flexible fidelity to foraging trails in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*. *Ecological Entomology*, 37(5), 370–376.
- Endringer, F. B. 2011. Comportamento de forrageamento da formiga *Atta robusta* Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae). Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade Estadual do Norte Fluminense.
- Endringer, F. B. 2015. Ecologia e forrageamento da formiga cortadeira *Atta robusta* (Borgmeier, 1939). Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Estadual do Norte Fluminens.
- Endringer, F. B., Viana-Bailez, A. M., Bailez, O. E., Teixeira, M. C., Lima, V. L. S., & Souza, J. H. 2012. Load capacity of workers of *Atta robusta* during foraging (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 59(3), 1–10.
- Filho, J. C. M. 2007. Modelos computacionais para o processo de forrageamento e facilitação social em cupins. Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa. 83p.
- Forti, L. C., Camargo, R. S., Matos, C. A. O., Andrade, A. P. P., & Lopes, J. F. 2004. Aloetismo em *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel (Hymenoptera: Formicidae), durante o forrageamento, cultivo do jardim de fungo e devolução dos materiais forrageados. *Revista Brasileira de Entomologia*,

- 48(1), 59–63.
- Fowler, H. G. 1985. Leaf-cuttings ants of the genera *Atta* e *Acromyrmex* of Paraguay (Hymenoptera: Formicidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 32(1–3), 19–34.
- Freeman, B. M., & Chaves-Campos, J. 2016. Branch width and height influence the incorporation of branches into foraging trails and travel speed in leafcutter ants *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). *Neotropical Entomology*, 45(3), 258–264.
- Gazal, V. S., Bailez, O., 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(1), 1–10.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. 1990. The ants. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University: p.732
- Kacelnik, A., Houston, A. I., & Schmid-Hempel, P. 1986. Central-place foraging in honey bees: the effect of travel time and nectar flow on crop filling. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19(1), 19–24.
- Kleineidam, C. J., Rössler, W., Hölldobler, B., & Roces, F. 2007. Perceptual differences in trail-following leaf-cutting ants relate to body size. *Journal of Insect Physiology*, 53(12), 1233–1241.
- Kost, C., Oliveira, E. G., Knoch, T. A., & Wirth, R. 2005. Spatio-temporal permanence e plasticity of foraging trail systems in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). *Journal of Tropical Ecology*, 21(06), 677–688.
- Lanan, M. 2014. Spatiotemporal resource distribution e foraging strategies of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 20, 53–70.
- Leal, I. R. 1998. Ecologia e história natural de formigas Attini em vegetação de cerrado. Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade Estadual de Campinas.
- Leal, I. R., & Oliveira, P.S. 2000. Foraging ecology of Attine ants in a Neotropical Savanna: seasonal use of fungal substrate in the Cerrado vegetation of Brazil. *Insectes Sociaux*, 47(4), 376–382.
- Lima, C. A., Della Lucia, T. M. C., & Silva, N. A. 2001. Formigas cortadeiras biologia e controle. *Boletim de Extensão da Universidade Federal de Viçosa*, 44, 1–28.
- Lima, C. A., Della Lucia, T. M. C., Ribeiro, M. M. R., & Viana-Bailez, A. M. M. 2006. The role of seasonality on load transport and polymorphism in the grass-cutting ant *Atta bisphaerica* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 48(1), 175–181.
- Lopes, B. C. 2007. Ecologia do forrageio por *Cyphomyrmex morschei* Emery (Hymenoptera, Formicidae) em vegetação de restinga no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 24(1), 52–56.
- Lopes, J. F. S., Brugger, M. S., Menezes, R. B., Camargo, R. S., Forti, L. C., & Fourcassié, V. 2016. Spatio-temporal dynamics of foraging networks in the grass-cutting ant *Atta bisphaerica* Forel, 1908 (Formicidae, Attini). *Plos One*, 11, 1–15.
- Macarthur, R. H., & Pianka, E. R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100(916), 603–609.
- Moreira, D. D. O. 1992. A glândula do feromônio de trilha e efeito deste na orientação de *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae). Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa. p. 75.
- Moreira, D. D. O., Viana-Bailez, A. M. M., Erthal, M. Jr., Bailez, O., Carrera, M. P., & Samuels, R. I. 2010. Resource allocation among worker castes of the leaf-cutting ants *Acromyrmex subterraneus subterraneus* through trophallaxis. *Journal of Insect Physiology*, 56(11), 1665–1670.
- North, R. D., Jackson, C.W., & Howse, P.E. 1997. Evolutionary aspects of ant fungus interactions in leaf-cutting ants. *Trends in Ecology and Evolution*, 12(10), 386–389.
- Nickele, M. A., Reis Filho, W., & Pie, M. R. 2015. Sequential load transport during foraging in *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants. *Myrmecological News*, 21, 73–82.
- Norton, V., Stevens-Wood, B., & Harris, W. E. 2014. Flexibility of individual load-mass selection in relation to foraging trail gradient in the leaf-cutter ant *Acromyrmex octospinosus*. *Journal of Insect Behavior*, 27(3), 370–384
- Pezzuti, J. C. B. 2009. Manejo de caça e a conservação da fauna silvestre com participação comunitária. Universidade Federal do Pará, Paper do NAEA, 235, 1–13.
- Ribeiro, M. M. R., & Marinho, C. G. S. 2011. Seleção e forrageamento em formigas-cortadeiras. In: T. M. C. Della Lucia (Ed.), *Formigas-cortadeiras da bioecologia ao manejo*. pp. 189–203. Viçosa: Editora UFV.
- Röschard, J., & Roces, F. 2003. Cutters, carriers e transport chains: distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. *Insectes Sociaux*, 50(3), 237–244.
- Saverschek, N., & Roces, F. 2011. Foraging leafcutter ants: olfactory memory underlies delayed avoidance of plants unsuitable for the symbiotic fungus. *Animal Behaviour*, 82(3), 453–458.
- Sch lindwein, M. N. 2004. Dinâmica do ataque de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 sobre a vegetação: uso de manipulação de recursos e armadilha de solo para se estimar o comportamento de forrageamento. *Revista Uniara*, 15, 153–166.
- Shutler, D., & Mullie, A. 1991. Size-related foraging behaviour of the leaf-cutting ant *Atta colombica*. *Canadian Journal of Zoology*, 69(6), 1530–1533.
- Silva, S. S. 2012. Comportamento de territorialidade em *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel, 1893 (Hymenoptera:Formicidae) Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro.
- Silva, P. S. D., Bieber, A. G. D., Knoch, T. A., Tabarelli, M., Leal, I. R., & Wirth, R. 2013. Foraging in highly dynamic environments: leaf-cutting ants adjust foraging trail networks to pioneer plant availability. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 147(2), 110–119.
- Sousa-Souto, L., Schoederer, J. H., & Lima, E. R. 2008. Why do leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) change their foraging pattern? *Sociobiology*, 52(3), 645–654.
- Souza, D. J., Santos, J. F. L., & Della Lucia, T. M. C. 2011. Organização social das formigas cortadeiras. In: T. M. C. Della Lucia (Ed.), *Formigas-cortadeiras da bioecologia ao manejo*. pp. 126–140. Viçosa: Editora UFV.
- Tonhasca, A., & Bragança, M. A. L. 2000. Effect of leaf toughness on

- the susceptibility of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* to attacks of a phorid parasitoid. *Insectes Sociaux*, 47(3), 220–222.
- Teixeira, M. C. 2007. Dispersão de sementes por *Atta robusta* Borgmeier 1939 (Hymenoptera: Formicidae) na restinga da Ilha de Guriri. Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa. p. 72.
- Vasconcelos, H. L., & Cherrett, J. M. 1996. The effect of wilting on the selection of leaves by the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 78(2), 215–220.
- Viana-Bailez, A. M., Bailez, O., & Malaquias, K. S. 2011. Comunicação química em formigas-cortadeiras. In: T. M. C. Della Lucia (Ed.), *Formigas Cortadeiras da bioecologia ao manejo*. pp. 141–164. Viçosa: Editora UFV.
- Viana, L. R., Santos, J. C., Arruda, L. J., Santos, G. P., & Fernandes, G. W. 2004. Foraging patterns of the leaf-cutter ant *Atta laevigata* (Smith) (Myrmicinae: Attini) in an area of Cerrado vegetation. *Neotropical Entomology*, 33(3), 391–393.
- Vilela, E. F., & Della Lucia, T. M. C. 1987. Parte I: Ação biológica dos feromônios. In: E. F. Vilela & T. M. C. Della Lucia (Eds.), *Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas*. pp. 1–43. Viçosa: Imprensa Universitária.
- Waller, D. A. 1989. Foraging behavior of *Trachymyrmex turrifex* Wheeler (Formicidae: Attini). *The Southwestern Naturalist*, 34(2), 271–275.
- Weber, N. A. 1972. Gardening Ants: the Attines. *Memoirs of the American Philosophical Society*, 92, 1–146.
- Wilson, E. O. 1980. Caste e division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*) - I. The overall pattern in *A. sexdens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7(2), 143–156.
- Wright, C. M., Keiser, C. N., & Pruitt, J. N. 2016. Colony personality composition alters colony-level plasticity and magnitude of defensive behaviour in a social spider. *Animal Behaviour*, 115, 175–183.

Submetido em: 26/09/2014

Aceito em: 26/06/2016