

Universidade Estadual de Campinas  
Instituto de Biologia

**ECOLOGIA E HISTÓRIA NATURAL DE FORMIGAS ATTINI  
EM VEGETAÇÃO DE CERRADO**

**Inara Roberta Leal**

Tese apresentada ao Instituto de Biologia  
como requisito parcial à obtenção do título de  
Doutor em Ciências Biológicas (Ecologia)

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato(a)  
*Inara Roberta Leal*  
e aprovada pela Comissão Julgadora  
*27/08/98*  
*[Handwritten signature]*

**Orientador: Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira**  
Depto de Zoologia - IB/UNICAMP

Campinas  
1998

UNIDADE	BC
N.º CHAMADA:	UNICAMP
	L473e
V.	Ex.
FOMG B.º	35551
PRCO	395/98
C	<input type="checkbox"/>
D	<input checked="" type="checkbox"/>
PRECIO	R\$ 11,00
DATA	23/10/98
N.º CPD	

CM-00117470-1

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

**Leal, Inara Roberta**

L473e Ecologia e história natural de formigas *Attini* em vegetação de cerrado/Inara Roberta Leal. -- Campinas, SP:[s.n.], 1998.  
135f.: ilus

Orientador: Paulo Sérgio Oliveira

Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Ecologia. 2. Formigas. 3. Cerrado. I. Oliveira, Paulo Sérgio. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

# BANCA EXAMINADORA

## ORIENTADOR



---

Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira 

## TITULARES

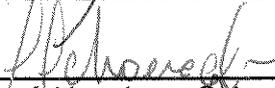


---

Prof. Dr. Arício Xavier Linhares

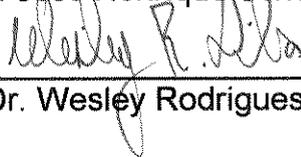
---

Prof. Dr. Evaldo Vilela



---

Prof. Dr. José Henrique Schoereder



---

Prof. Dr. Wesley Rodrigues Silva

## SUPLENTE

---

Prof. Dr. Ângelo Pires do Prado

---

Prof. Dr. João Semir

*Uma formiguinha atravessa, em diagonal,  
a página ainda em branco.  
Mas ele, aquela noite, não escreveu nada.  
Pra que? Se por ali havia passado o frêmito  
e o mistério da vida.*

Mário Quintana

## Agradecimentos

Como é de se esperar durante a realização de uma tese, muitas pessoas são envolvidas tornando tudo mais fácil e prazeroso. A elas agradeço:

Aos meus pais Anélia e Ubirajara e minhas irmãs Heloisa, Léa e Giselle, por compreenderem e perdoarem a minha ausência constante. Eu os amo muito, agradeço sinceramente todo o apoio e carinho e dedico este trabalho.

Aos meus tios Airton e Ivone, e meus primos Márcio, Renato, Ricardo, Gisele e Alessandra, pela hospitalidade e convívio agradável durante estes 7 anos de Campinas.

Ao Prof. Dr. Paulo Sérgio Oliveira, por todas as oportunidades oferecidas, e pela orientação e paciência durante as minhas duas teses.

Aos Profs. Drs. Ângelo Pires do Prado, Arício Xavier Linhares, João Semir, Wesley Silva (UNICAMP), Evaldo Vilela e José Henrique Schoereder (Universidade Federal de Viçosa), membros da pré-banca e da banca, pela leitura crítica deste trabalho.

Ao Dr. Carlos Roberto Brandão (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo) e ao Prof. Dr. Antônio Mayhé Nunes, pela identificação das espécies de Attini estudadas.

Ao Prof. Dr. Ted R. Schultz (Universidade de Cornell, NY, USA), pela identificação dos fungos, embora estes resultados ainda não tenham sido obtidos.

Aos Profs. Drs. Jorge Tamashiro (UNICAMP) e Tarcísio Filgueiras (Universidade de Brasília), pela identificação das espécies de plantas utilizadas pelas formigas durante este estudo.

Ao Prof. Dr. Woodruff Benson (UNICAMP), pela utilização da balança.

A Profa. Dra. Cecília do Amaral (UNICAMP), pelo empréstimo da ocular micrométrica.

Ao Prof. Dr. Luís Duarte, pela boa vontade e ajuda inestimável como coordenador da Pós-Graduação em Ecologia.

A Rainer Wirth, pelas dicas nos programas utilizados, discussões agradáveis e sugestões pertinentes durante a redação do trabalho, além da paciência, conforto e carinho nos momentos difíceis.

Aos meus queridos amigos: André Freitas, Ayrton Péres, Cibele Castro, Emerson Vieira, Gisele Brochado, Isabel Andrade, José Vicente Ortiz, Leandro Baumgarten, Luciana Alves, Luciana Passos, Luís Caçapa, Marcelo Capoeira, Márcio Pie, Marco Aurélio Pizo, Paulo Dori, Sirayama Ferreira, Tereza Spósito e Vidal Mansano, pela ajuda imprescindível no trabalho de campo, além das agradáveis e proveitosas discussões estatísticas, ecológicas e evolutivas de mesas de bar.

Aos funcionários e amigos da Reserva de Mogi-Guaçu, especialmente ao Diretor da Reserva Dr. Marcos Mecca Pinto, pelas facilidades com os trâmites burocráticos, e aos Srs. Dorvalino de Godoy, Maurício Silva, Ulisses Peixoto, Valter Furnaleto e às Sras. Elisamara Augusto e Ana Lúcia da Silva, pela ajuda e convívio divertido durante os dias e noites no campo.

À Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal em Ensino Superior (CAPES), pela bolsa concedida.

Ao Fundo de Apoio ao Ensino e Pesquisa (FAEP/UNICAMP), pelo auxílio financeiro para a realização do projeto.

Ao Instituto de Botânica da Secretaria de Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo, responsável pela Reserva de Mogi-Guaçu, pela autorização e apoio logístico durante o trabalho de campo.

Ao Departamento de Zoologia da UNICAMP, pelas dependências e facilidades na realização deste trabalho.

A todos os amigos, professores, funcionários e alunos da UNICAMP, cujos nomes não foram citados, mas que direta ou indiretamente contribuíram para esta tese e tornaram mais agradável a minha vida em Campinas.

## Resumo

O objetivo deste estudo foi coletar dados sobre a biologia geral, ecologia e comportamento de gêneros primitivos da tribo Attini, a fim de fornecer subsídios que ajudem a esclarecer a origem e evolução do hábito de cultivar fungos. O estudo foi desenvolvido em vegetação de cerrado, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (RMG), Mogi-Guaçu - SP, de março de 1995 a outubro de 1997. Através de iscas com laranja e aveia, foram marcadas 313 colônias, pertencentes a seis gêneros e 19 espécies de atíneos primitivos. O número de operárias em uma colônia variou de 81 em *Myrmicocrypta* a 749 em *Sericomyrmex* e foi registrado mais que uma fêmea dealada nos gêneros *Mycocepurus*, *Myrmicocrypta*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*. Os ninhos possuíam de uma a quatro câmaras, dispostas de zero a mais de 1 m de profundidade, que continham juntos fungos, operárias, formas jovens e reprodutivas. Foram observados três tipos de jardins de fungo: (1) pequenos pedaços de fungos sem câmaras definidas (*Cyphomyrmex*), (2) jardins laminares pendendo do teto das câmaras ou de raízes de plantas (*Mycetarotes*, *Mycocepurus* e *Myrmicocrypta*), e (3) jardins amórficos apoiados ao fundo das câmaras (*Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*). Tanto o número de operárias quanto o volume do jardim de fungo, foram função do volume do murundu dos ninhos escavados. Quanto ao tamanho das operárias, todos os gêneros apresentaram distribuições unimodais para todos os parâmetros medidos. As formigas apresentaram um padrão de atividade unimodal ao longo do dia em ambas as estações. *Cyphomyrmex* foi o único gênero com padrão de atividade noturno nas duas estações. Os demais gêneros apresentaram um pico de atividade diurno na estação seca/fria, e crepuscular ou noturno na chuvosa/quente. A atividade das colônias foi função da temperatura, sendo o pico de forrageamento em torno de 25-30°C. A exceção de *Cyphomyrmex* e *Myrmicocrypta*, os gêneros coletaram significativamente mais substrato à fungicultura na estação chuvosa/quente. As formigas coletaram partes de 53 espécies de plantas, pertencentes a 28 famílias. Os itens incluíram folhas, flores, frutos, sementes, pó de tronco, musgos, líquens, fezes e carcaças de insetos. Flores e frutos foram os itens mais coletados por todos os gêneros, especialmente durante a estação chuvosa/quente quando são mais abundantes no cerrado. Durante a estação

seca/fria as formigas diversificaram o material coletado, porém, a frequência de utilização dos diferentes itens variou entre os gêneros: os mais primitivos coletaram mais fezes e carcaças de insetos, enquanto os mais derivados, mais folhas. A distância de forrageamento de todos os gêneros foi maior na estação seca/ fria. Os resultados indicam que as Attini primitivas apresentam um comportamento de forrageamento bastante oportunista, mas, provavelmente devido a restrições de tamanho das operárias, coletam preferencialmente partes de plantas mais macias como flores e frutos. Foram constatadas as seguintes tendências, de acordo com a derivação dos gêneros dentro da tribo: (1) aumento do tamanho das colônias e da complexidade estrutural dos ninhos, (2) aumento do tamanho das operárias e da carga individual das forrageadoras, (3) aumento da utilização de folhas como substrato à fungicultura. Por fim, como frutos e sementes foram itens bastante utilizados, foram realizados experimentos de remoção de diásporos por atíneos e testes de germinação das sementes, com espécies de planta selecionadas. As formigas limpavam ativamente as sementes (retirando a polpa dos frutos ou o arilo das sementes) e transportaram os diásporos a distâncias de até 12 m. Os testes de germinação mostraram que a remoção da polpa dos frutos ou do arilo das sementes pelas formigas aumenta as taxas de germinação de todas as espécies testadas. Para *Psychotria stachyoides* sementes manipuladas pelas formigas germinaram em proporções maiores que sementes manipuladas pela autora. Entretanto, as formigas não tiveram efeito sobre a germinação de sementes de *P. stachyoides* que já haviam passado pelo trato digestivo de aves. Os resultados indicam que a interação de formigas Attini com diásporos é particularmente comum no cerrado, sugerindo que estas formigas tenham um papel relevante na biologia de frutos e sementes neste tipo de vegetação.

## Abstract

This study investigates the general biology, ecology and behavior of lower attines, in an attempt to better understand the origin and evolution of the fungus-growing habit within the tribe Attini. The study was conducted in cerrado vegetation, at the Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (RMG), Southeast Brazil, from May 1995 to October 1997. A total of 313 colonies, including six genera and 19 species, were marked after following workers attracted to orange-oat baits. The number of workers varied from 81 in *Myrmicocrypta* to 749 in *Sericomyrmex*. More than one dealated female was recorded in the genera *Mycocepurus*, *Myrmicocrypta*, *Sericomyrmex* and *Trachymyrmex*. The nests were 0-1 m deep, and chambers contained fungus, workers, as well as immature and reproductive forms. Three types of fungus gardens were observed: (1) small pieces of scattered fungi (*Cyphomyrmex*), (2) laminate gardens hanging from chamber roof or plant roots (*Mycetarotes*, *Mycocepurus* and *Myrmicocrypta*), and (3) amorphic gardens at the bottom of the chambers (*Sericomyrmex* and *Trachymyrmex*). Both the number of workers and volume of the fungus garden were positively related with the volume of the nest murundu. With respect to worker size, all genera presented unimodal distribution for all measured parameters. In both seasons the ants showed an unimodal activity pattern throughout the day. Only *Cyphomyrmex* was active at the night in both seasons. The other genera presented a diurnal activity during the dry/cold season, which was replaced by a nocturnal activity in the rainy/hot season. Ant activity was related with temperature, peaking around 25-30°C. With the exception of *Cyphomyrmex* and *Myrmicocrypta*, all other genera collected greater quantities of fungal substrate in the rainy/hot season. The ants harvested material from 53 plant species from 28 families. Items included leaves, flowers, fruits, seeds, wood, mosses, lichens, insects feces and corpses. Flowers and fruits were the items most frequently collected by all genera, especially during the rainy/hot season, when they are more abundant in the cerrado. During the dry/cold season the attines diversified the material collected, but the frequency of the different items varied across the genera: the most primitive ones collected more insect feces and corpses, while the most derived collected more vegetative plant parts. The foraging distance of all genera was greater in the dry/cold season. The results indicate that lower

attines present an opportunistic foraging behavior, but probably due to size constraints of workers, they use preferentially soft plant parts, such as flowers and fruits. According to the derivation of the genera within the tribe Attini, the following trends were recorded: (1) increase in colony size and in nest structure complexity, (2) increase in body size and load of the workers, and (3) increase in the use of leaves as fungal substrate. Finally, since fruits and seeds comprised a large portion of the items collected, experiments of diaspores removal by attines, and germination tests, were performed with selected plant species. The ants actively cleaned the seeds (removing the pulp fruit or the seed aril), and carried them up to 12 m. Germination tests showed that removal of fruit pulp and seed aril by the ants increased the germination rate of all tested species. For *Psychotria stachyoides* seeds manipulated by the ants germinated in greater rate than seeds manipulated by the author. However, ants had no effect on germination if seeds had already passed the digestive tract of birds. The results indicate that attine-diaspore interactions are particularly conspicuous in the cerrado, suggesting that these ants may play a relevant role in fruit/seed biology in this vegetation type.

## Índice Geral

Agradecimentos.....	iii
Resumo.....	V
Abstract.....	vii
Índice geral.....	ix
Índice de figuras.....	xi
Índice de tabelas.....	xviii
Introdução geral.....	1
Área de estudo.....	7
Capítulo I. Biologia geral de Attini primitivas em vegetação de cerrado	
Resumo.....	10
1. Introdução.....	11
2. Material e Métodos.....	15
2.1. Marcação das colônias.....	15
2.2. Escavação dos ninhos.....	15
2.3. Morfometria das formigas.....	16
3. Resultados.....	17
3.1. Espécies de Attini primitivas da Reserva de Mogi-Guaçu.....	17
3.2. Composição demográfica das colônias.....	17
3.3. Estrutura externa e interna dos ninhos.....	25
3.4. Tamanho das operárias.....	32
3.5. Tendências evolutivas.....	40
4. Discussão.....	42
Capítulo II. Ecologia de forrageamento de Attini primitivas em vegetação de cerrado I: Ciclos de atividade e quantidade de substrato coletado à fungicultura	
Resumo.....	50
1. Introdução.....	51
2. Material e Métodos.....	52
2.1. Ciclos diários de atividade.....	52
2.2. Substrato coletado à fungicultura.....	52
2.3. Relações entre a carga e o tamanho das operárias.....	54

3. Resultados.....	55
3.1. Ciclos diários de atividade.....	55
3.2. Relações entre a atividade das formigas e os dados climáticos.....	62
3.3. Quantidade de substrato coletado à fungicultura.....	62
3.4. Relações entre a carga e o tamanho das formigas.....	67
4. Discussão.....	71
Capítulo III. Ecologia de forrageamento de Attini primitivas em vegetação de cerrado II: Variação sazonal do substrato coletado à fungicultura	
Resumo.....	76
1. Introdução.....	77
2. Material e Métodos.....	78
2.1. Monitoramento das colônias marcadas.....	78
3. Resultados.....	79
3.1. Substrato coletado pelas Attini primitivas na Reserva de Mogi-Guaçu.....	79
3.2. Variação sazonal dos itens coletados.....	79
3.3. Comportamento de forrageamento das Attini primitivas.....	82
4. Discussão.....	93
Capítulo IV. Interação de formigas Attini com frutos e sementes em vegetação de cerrado	
Resumo.....	99
1. Introdução.....	100
2. Material e Métodos.....	102
2.1. Experimentos de remoção de diásporos.....	102
2.2. Testes de germinação de sementes.....	102
3. Resultados.....	104
3.1. Espécies de plantas cujos diásporos foram utilizados pela tribo Attini.....	104
3.2. Comportamento das formigas com os frutos e sementes.....	104
3.3. Remoção dos diásporos pelas formigas Attini.....	107
3.4. Efeito das formigas sobre a germinação das sementes.....	115
4. Discussão.....	117
Conclusões.....	120
Referências bibliográficas.....	124

## Índice de Figuras

<b>Figura 1.</b> Mapa da Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu e sua localização no Estado de São Paulo e no Brasil. A figura mostra os diferentes tipos de vegetação da reserva, os setores criados por De Vuono <i>et al.</i> (1982) e as trilhas utilizadas durante este estudo.....	8
<b>Figura 1.1.</b> Número de operárias (A) e volume do jardim de fungo (B) das colônias de Attini primitivas como função do volume do murundu ( $y = 0,10x - 212,96$ ; $r^2 = 0,57$ ; $P < 0,001$ ; $N = 22$ e $y = 1,01x + 114,6$ ; $r^2 = 0,82$ ; $P < 0,001$ ; $N = 22$ , respectivamente). Foram computados os dados de todos os gêneros à exceção de <i>Cyphomyrmex</i> .....	33
<b>Figura 1.2.</b> Distribuição de freqüência da massa (mg) das operárias de uma colônia de cada um dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP.....	34
<b>Figura 1.3.</b> Distribuição de freqüência da largura da cabeça entre os olhos (mm) das operárias de uma colônias de cada um dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP.....	35
<b>Figura 1.4.</b> Distribuição de freqüência da largura da mandíbula (mm) das operárias de uma colônia de cada um dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP..	36
<b>Figura 1.5.</b> Distribuição de freqüência do comprimento do fêmur (mm) das operárias de uma colônia de cada um dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP..	37
<b>Figura 1.6.</b> Distribuição de freqüência do comprimento do escapo (mm) das operárias de uma colônia de cada um dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP..	38

**Figura 1.7.** “Notched box plots” mostrando as tendências para aumento de (A) tamanho das colônias, (B) complexidade estrutural dos ninhos, e (C) tamanho das operárias, de acordo com a derivação dos gêneros (conforme seqüência evolutiva de Schultz & Meier 1995) dentro da tribo Attini. Em cada “box” a barra horizontal central corresponde à mediana, as barras horizontais superiores e inferiores aos quartis, as barras perpendiculares duplas ao intervalo de confiança (95%) da mediana, e as barras verticais aos registros. Legenda: \* : “outliers”; ° : “outliers” extremos; letras iguais: diferença não significativa; letras diferentes: diferença significativa com  $P = 0,05$ ; Myrm: *Myrmicocrypta*; Myco: *Mycocepurus*; Myce: *Mycetarotes*; Cyph: *Cyphomyrmex*; Seri: *Sericomyrmex* e Trac: *Trachymyrmex*..... 41

**Figura 2.1.** Ciclo de atividade ao longo do dia das três colônias de *Cyphomyrmex* grupo *rimosus* sp. 2 amostradas durante as estações seca/fria (A, C e E) e chuvosa/quente (B, D e F) na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. Cada gráfico mostra o número de formigas entrando e saindo do ninho em intervalos de 15 min/2 h e o material coletado para fungicultura durante 5 min/2 h, para cada colônia amostrada. Os gráficos G e H correspondem à média mais um desvio padrão da temperatura e da umidade relativa do ar medidos durante o primeiro minuto de cada intervalo de amostragem, durante a estação seca/fria e chuvosa/quente respectivamente..... 56

**Figura 2.2.** Ciclo de atividade ao longo do dia das três colônias de *Mycetarotes parallellus* amostradas durante as estações seca/fria (A, C e E) e chuvosa/quente (B, D e F) na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. Cada gráfico mostra o número de formigas entrando e saindo do ninho em intervalos de 15 min/2 h e o material coletado para fungicultura durante 5 min/2 h, para cada colônia amostrada. Os gráficos G e H correspondem à média mais um desvio padrão da temperatura e da umidade relativa do ar medidos durante o primeiro minuto de cada intervalo de amostragem, durante a estação seca/fria e chuvosa/quente respectivamente..... 57

- Figura 2.3.** Ciclo de atividade ao longo do dia das três colônias de *Mycocepurus goeldi* amostradas durante as estações seca/fria (A, C e E) e chuvosa/quente (B, D e F) na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. Cada gráfico mostra o número de formigas entrando e saindo do ninho em intervalos de 15 min/2 h e o material coletado para fungicultura durante 5 min/2 h, para cada colônia amostrada. Os gráficos G e H correspondem à média mais um desvio padrão da temperatura e da umidade relativa do ar medidos durante o primeiro minuto de cada intervalo de amostragem, durante a estação seca/fria e chuvosa/quente respectivamente..... 58
- Figura 2.4.** Ciclo de atividade ao longo do dia das três colônias de *Myrmicocrypta* sp. amostradas durante a estação seca/fria (A, C e E) e chuvosa/quente (B, D e F) na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. Cada gráfico mostra o número de formigas entrando e saindo do ninho em intervalos de 15 min/2 h e o material coletado para fungicultura durante 5 min/2 h, para cada colônia amostrada. Os gráficos G e H correspondem à média mais um desvio padrão da temperatura e da umidade relativa do ar medidos durante o primeiro minuto de cada intervalo de amostragem, durante a estação seca/fria e chuvosa/quente respectivamente..... 59
- Figura 2.5.** Ciclo de atividade ao longo do dia das três colônias de *Sericomyrmex* sp. amostradas durante as estações seca/fria (A, C e E) e chuvosa/quente (B, D e F) na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. Cada gráfico mostra o número de formigas entrando e saindo do ninho em intervalos de 15 min/2 h e o material coletado para fungicultura durante 5 min/2 h, para cada colônia amostrada. Os gráficos G e H correspondem à média mais um desvio padrão da temperatura e da umidade relativa do ar medidos durante o primeiro minuto de cada intervalo de amostragem, durante a estação seca/fria e chuvosa/quente respectivamente..... 60

**Figura 2.6.** Ciclo de atividade ao longo do dia das três colônias de *Trachymyrmex* sp. 4 amostradas durante as estações seca/fria (A, C e E) e chuvosa/quente (B, D e F) na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. Cada gráfico mostra o número de formigas entrando e saindo do ninho em intervalos de 15 min/ 2 h e o material coletado para fungicultura durante 5 min/2 h, para cada colônia amostrada. Os gráficos G e H correspondem à média mais um desvio padrão da temperatura e da umidade relativa do ar medidos durante o primeiro minuto de cada intervalo de amostragem, durante a estação seca/fria e chuvosa/quente respectivamente.....

61

**Figura 2.7.** Atividade das colônias de Attini primitivas como função da temperatura na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. Cada gráfico corresponde a um gênero e mostra o número de formigas saindo do ninho em intervalos de 15 min/2 h, nas três colônias monitoradas durante 24 h, na estação seca/fria e chuvosa/quente, *versus* a temperatura medida durante o minuto inicial de cada intervalo de amostragem. A) *Cyphomyrmex* ( $y = -0,12x^2 + 5,26x - 32,94$ ;  $R^2 = 0,39$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ), B) *Mycetarotes* ( $y = 0,02x^2 - 0,15x - 0,42$ ;  $R^2 = 0,51$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ), C) *Mycocephurus* ( $y = 0,07x^2 + 0,74x - 13,34$ ;  $R^2 = 0,50$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ), D) *Myrmicocrypta* ( $y = 0,002x^2 + 1,13x - 10,21$ ;  $R^2 = 0,45$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ), E) *Sericomyrmex* ( $y = 0,07x^2 - 0,93x + 3,91$ ;  $R^2 = 0,65$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ), F) *Trachymyrmex* ( $y = 0,007x^2 + 1,08x - 7,38$ ;  $R^2 = 0,40$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ).....

62

**Figuras 2.8.** Atividade das colônias de Attini primitivas como função da umidade relativa do ar na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. Cada gráfico mostra o número de formigas saindo do ninho em intervalos de 15 min/2 h, nas três colônias monitoradas durante 24 h, na estação seca/fria e chuvosa/quente, *versus* a umidade relativa do ar medida durante o minuto inicial de cada intervalo de amostragem. A) *Cyphomyrmex* ( $y = -0,01x^2 + 1,90x - 48,39$ ;  $R^2 = 0,13$ ;  $P < 0,01$ ;  $N = 72$ ), B) *Mycetarotes* ( $y = 0,003x^2 - 0,69x + 38,17$ ;  $R^2 = 0,15$ ;  $P < 0,005$ ;  $N = 72$ ), C) *Mycocepurus* ( $y = -0,01x^2 + 2,32x - 82,61$ ;  $R^2 = 0,02$ ;  $P = 0,611$ ;  $N = 72$ ), D) *Myrmicocrypta* ( $y = -0,01x^2 + 1,75x - 49,74$ ;  $R^2 = 0,01$ ;  $P = 0,549$ ;  $N = 72$ ), E) *Sericomyrmex* ( $y = 0,03x^2 - 4,33x + 182,46$ ;  $R^2 = 0,01$ ;  $P = 0,601$ ;  $N = 72$ ), F) *Trachymyrmex* ( $y = -0,01x^2 + 1,88x - 49,45$ ;  $R^2 = 0,02$ ;  $P = 0,898$ ;  $N = 72$ )..... 63

**Figura 2.9.** "Notched box plots" mostrando a quantidade de substrato coletada à fungicultura pelos atíneos primitivos. Em cada "box" a barra horizontal central corresponde à mediana, as barras horizontais superiores e inferiores aos quartis, as barras perpendiculares duplas ao intervalo de confiança (95%) da mediana, e as barras verticais aos registros. Legenda: \* : "outliers"; ° : "outliers" extremos; letras iguais: diferença não significativa; letras diferentes: diferença significativa com  $P = 0,05$ ; Cyph: *Cyphomyrmex*; Myce: *Mycetarotes*; Myco: *Mycocepurus*; Myrm: *Myrmicocrypta*; Seri: *Sericomyrmex* e Trac: *Trachymyrmex*..... 65

**Figura 2.10.** Total diário de material coletado para fungicultura por colônias de Attini primitivas como função do material trazido durante 5 min no seu pico de atividade ( $y = 122,38x + 145,73$ ;  $r^2 = 0,66$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 36$ ) na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP..... 68

**Figura 2.11.** Carga individual das operárias dos gêneros de Attini como função dos parâmetros de tamanho apresentados no Capítulo I. Para o cálculo da carga individual média foi utilizado o material trazido durante os 5 min de pico de atividade das colônias monitoradas durante 24 h dividido pelo número de formigas que entraram no ninho neste mesmo intervalo de tempo (ver Material e Métodos). A) massa ( $y = 1,35x - 0,51$ ;  $r^2 = 0,60$ ;  $P = 0,07$ ;  $N = 6$ ); B) largura da cabeça entre os olhos ( $y = 2,08x - 0,56$ ;  $r^2 = 0,75$ ;  $P < 0,03$ ;  $N = 6$ ); C) largura da mandíbula ( $y = 2,02x - 0,20$ ;  $r^2 = 0,57$ ;  $P = 0,08$ ;  $N = 6$ ); D) comprimento do fêmur ( $y = 1,04x - 2,24$ ;  $r^2 = 0,75$ ;  $P < 0,03$ ;  $N = 6$ ) e E) comprimento do escapo ( $y = 2,48x - 1,13$ ;  $r^2 = 0,88$ ;  $P < 0,007$ ;  $N = 6$ )..... 70

**Figura 3.1.** Itens coletados pelos gêneros de Attini estudados durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês..... 83

**Figura 3.2.** Itens coletados por *Cyphomyrmex* spp. durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês..... 84

**Figura 3.3.** Itens coletados por *Mycetarotes parallellus* durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês..... 85

**Figura 3.4.** Itens coletados por *Mycocepurus* spp. durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês..... 86

**Figura 3.5.** Itens coletados por *Myrmicocrypta* sp. durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês..... 87

- Figura 3.6.** Itens coletados por *Sericomyrmex* sp. durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês..... 88
- Figura 3.7.** Itens coletados por *Trachymyrmex* spp. durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês..... 89
- Figura 3.8.** “Notched box plots” mostrando as distâncias de forrageamento dos atíneos primitivos. Em cada “box” a barra horizontal central corresponde à mediana, as barras horizontais superiores e inferiores aos quartis, as barras perpendiculares duplas ao intervalo de confiança (95%) da mediana, e as barras verticais aos registros. Legenda: \* : “outliers”; ° : “outliers” extremos; letras iguais: diferença não significativa; letras diferentes: diferença significativa com  $P = 0,05$ ; Cyph: *Cyphomyrmex*; Myce: *Mycetarotes*; Myco: *Mycocepurus*; Myrm: *Myrmicocrypta*; Seri: *Sericomyrmex* e Trac: *Trachymyrmex*..... 90
- Figura 4.1.** Porcentagem de remoção dos frutos de *Ocotea pulchella*, *Ouratea spectabilis*, *Prunus sellowii* e *Psychotria stachyoides*, e das sementes de *Virola sebifera*, como função do tamanho dos diásporos ( $y = -22,88x + 69,38$ ;  $r^2 = 0,79$ ;  $P = 0,042$ ;  $N = 5$ )..... 114

## Índice de Tabelas

<b>Tabela 1.</b> Seqüências evolutivas propostas para os gêneros de Attini segundo seus criadores. Modificada a partir de Schultz & Meier (1995).....	3
<b>Tabela 1.1.</b> Características dos gêneros de Attini mostrando as tendências evolutivas dentro da tribo. Os gêneros são listados na ordem de sua presumível posição filogenética. Baseado principalmente em Wheeler (1907) e em Weber (1941, 1946, 1972, 1982). Modificada a partir de Hölldobler & Wilson (1990).....	12
<b>Tabela 1.2.</b> Espécies de formigas Attini e o número de colônias marcadas em cada um dos tipos de vegetação encontrados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	18
<b>Tabela 1.3.</b> Dados demográficos das três colônias de <i>Cyphomyrmex</i> grupo <i>rimosus</i> sp. 2 cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	19
<b>Tabela 1.4.</b> Dados demográficos das três colônias de <i>Mycetarotes parallelus</i> cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	20
<b>Tabela 1.5.</b> Dados demográficos das oito colônias de <i>Mycocephurus goeldi</i> cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	21
<b>Tabela 1.6.</b> Dados demográficos das cinco colônias de <i>Myrmicocrypta</i> sp. cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	22
<b>Tabela 1.7.</b> Dados demográficos das três colônias de <i>Sericomyrmex</i> sp. cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	23
<b>Tabela 1.8.</b> Dados demográficos das três colônias de <i>Trachymyrmex</i> sp. 4 cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	24
<b>Tabela 1.9.</b> Dados estruturais dos três ninhos de <i>Cyphomyrmex</i> grupo <i>rimosus</i> sp. 2 escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	26

<b>Tabela 1.10.</b> Dados estruturais dos três ninhos de <i>Mycetarotes paralellus</i> escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	27
<b>Tabela 1.11.</b> Dados estruturais dos oito ninhos de <i>Mycocephurus goeldi</i> escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	28
<b>Tabela 1.12.</b> Dados estruturais dos cinco ninhos de <i>Myrmicocrypta</i> sp. escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	29
<b>Tabela 1.13.</b> Dados estruturais dos três ninhos de <i>Sericomyrmex</i> sp. escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	30
<b>Tabela 1.14.</b> Dados estruturais dos três ninhos de <i>Trachymyrmex</i> sp. 4 escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	31
<b>Tabela 1.15.</b> Resultados das análises morfométricas dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu, SP. São apresentados $X \pm SD$ (N) em mg para a massa e em mm para as demais medidas.....	39
<b>Tabela 2.1.</b> Datas e colônias monitoradas por 24 h dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP.....	53
<b>Tabela 2.2.</b> Quantidade de material coletado para fungicultura ao longo do dia pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. O cálculo das médias foi baseado no monitoramento durante 24 h de três colônias da espécie mais abundante de cada gênero em ambas estações (ver Material e Métodos).....	66

<b>Tabela 2.3.</b> Carga individual das operárias dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. O cálculo das médias foi baseado no monitoramento durante 24 h de três colônias da espécie mais abundante de cada gênero em ambas estações (ver Material e Métodos).....	69
<b>Tabela 3.1.</b> Material utilizado para fungicultura dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Para as plantas é dado o nome das famílias, espécies e a parte coletada pelas formigas.....	80
<b>Tabela 3.2.</b> Distâncias percorridas durante a coleta de substrato para fungicultura dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.....	91
<b>Tabela 4.1.</b> Espécies de plantas cujos frutos e/ou sementes foram coletados para fungicultura dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. O número de registro foi baseado em sensos mensais ao longo de 12 meses.....	105
<b>Tabela 4.2.</b> Resultados do experimento de remoção de frutos de <i>Ocotea pulchella</i> pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 frutos.....	108
<b>Tabela 4.3.</b> Resultados do experimento de remoção de frutos de <i>Ouratea spectabilis</i> pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 frutos.....	109
<b>Tabela 4.4.</b> Resultados do experimento de remoção de frutos de <i>Prunus sellowii</i> pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 frutos.....	110
<b>Tabela 4.5.</b> Resultados do experimento de remoção de frutos de <i>Psychotria stachyoides</i> pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 frutos.....	111

<b>Tabela 4.6.</b> Resultados do experimento de remoção de frutos de <i>Rapanea umbellata</i> pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 frutos.....	112
<b>Tabela 4.7.</b> Resultados do experimento de remoção de frutos de <i>Virola sebifera</i> pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 sementes.....	113
<b>Tabela 4.8.</b> Testes de germinação de sementes cujos frutos foram manipulados (grupo tratamento) ou não (grupo controle) pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Testes com <i>P. stachyoides</i> pré-dispersão por aves incluíram sementes de frutos maduros cuja polpa foi manipulada (grupo tratamento) ou não (grupo controle) pelas formigas, enquanto que pós-dispersão por aves, as sementes foram categorizadas como removidas por Attini (grupo tratamento) ou pela autora (grupo controle) de fezes de aves. Testes com <i>V. sebifera</i> e <i>C. langsdorffii</i> avaliaram o efeito da remoção do arilo das sementes (grupo tratamento) ou não (grupo controle) por formigas Attini....	116

## Introdução geral

A dieta da maioria das espécies de formiga é constituída em grande parte por proteína animal. A subfamília Myrmicinae, no entanto, contém algumas das mais notáveis exceções. Uma dieta estritamente herbívora parece estar confinada a 12 gêneros desta subfamília, a tribo Attini. São descritas 202 espécies de atíneos (Kempf 1972), distribuídas na região Neotropical, entre as latitudes 40°N e 44°S (Weber 1972). Todas as espécies são simbióticas obrigatórias com fungos, que são cultivados em substrato predominantemente de origem vegetal (Hölldobler & Wilson 1990). Os fungos constituem o único alimento das larvas e, provavelmente, a parte principal da dieta dos adultos das Attini mais primitivas, embora operárias de espécies mais derivadas também se alimentem da seiva exudada das plantas cortadas (Barrer & Cherrett 1972).

As primeiras descrições da tribo Attini datam de dois séculos atrás (Linnaeus 1758), e o hábito de cultivar fungos já é conhecido há mais de 100 anos (Belt 1874, Möller 1874). O primeiro e maior esforço em diagnosticar esta tribo foi feito por Emery (1922), que listou uma série de características de operárias adultas, incluindo: (1) antenas com 11 segmentos, (2) carena lateral juntando-se com a carena frontal e formando um escrobo antenal, (3) tegumento duro e adornado com espinhos e/ou tubérculos, (4) ferrão muito reduzido e (5) tarso anterior dilatado. Weber (1982) adicionou mais duas características à diagnose de Emery, a saber: gáster multi-tuberculado e tegumento coberto por pouca e fina pilosidade. A primeira característica, número de segmentos antenais, é constante para todas as espécies de Attini, mas também é comum em outros mirmeceíneos fora da tribo. As outras características variam bastante entre os atíneos e podem estar ausentes em algumas espécies. Mas, apesar da ausência de características morfológicas que definam os atíneos, a monofilia da tribo não tem sido questionada devido à presença universal do comportamento de cultivar fungos (Schultz & Meier 1995).

A origem do comportamento de cultivar fungos dos atíneos permanece uma fonte de discussão. A distribuição exclusivamente Neotropical da tribo, sugere que o cultivo de fungo tenha surgido uma única vez, provavelmente na América do Sul, há cerca de 50 milhões de anos atrás (Hölldobler & Wilson 1990). Existem três hipóteses sobre a origem deste comportamento. Von Ihering (1898) sugeriu que os

atíneos derivaram de formigas granívoras que estocavam sementes, passando a se alimentar e a cultivar os fungos que cresciam sobre elas. Segundo Forel (1902) o ancestral dos atíneos vivia em troncos podres e gradualmente adquiriu o hábito de se alimentar dos fungos que cresciam nas fezes de insetos brocadores. Uma pequena variante desta hipótese foi proposta por Weber (1956), que acreditava que as formigas passaram a se alimentar dos fungos que cresciam em suas próprias fezes. Por fim, Garling (1979) sugeriu que o cultivo de fungo dos atíneos surgiu através de repetidos encontros do ancestral com fungos ectomicorrízicos. Estas hipóteses são baseadas em informações naturalísticas sobre atíneos e/ou suposições sobre os possíveis ancestrais da tribo. Uma vez que muitas lacunas não estão satisfatoriamente preenchidas, nenhuma das hipóteses sugeridas é totalmente aceita.

A filogenia interna da tribo Attini também tem sido foco de discussão através do século (Tabela 1). Há um consenso de que as formigas cortadeiras, *Acromyrmex* e *Atta*, sejam os gêneros mais derivados dentro da tribo (Forel 1885, Wheeler 1910, Kusnezov 1963, Weber 1972, Hölldobler & Wilson 1990). No entanto, existe muita controvérsia sobre a posição dos demais gêneros, então chamados, Attini primitivos. Na primeira hipótese, proposta por Forel (1885), *Cyphomyrmex* foi considerado o gênero mais primitivo da tribo, devido principalmente à crença de que *C. rimosus* era a única espécie de attini que não cultivava fungo. Hoje sabe-se que *C. rimosus* e um número de outras espécies relacionadas cultivam leveduras, em contraposição ao cultivo de micélio dos demais gêneros de Attini (Wheeler 1901). Apesar disto, a noção de que *Cyphomyrmex* é o gênero mais primitivo de Attini tem persistido (Wilson 1971, Weber 1972, Hölldobler & Wilson 1990, Wheeler & Wheeler 1991; ver Tabela 1). Porém, os trabalhos recentes de Chapela *et al.* (1994), Hinkle *et al.* (1994) e, principalmente, Schultz & Meier (1995), sugerem um cenário diferente do modelo vigente de sequência evolutiva da tribo. Através da análise filogenética dos fungos e das formigas, eles comprovaram a monofilia da tribo e sugeriram que a cultura de levedura é um comportamento derivado, contrapondo-se a idéia de que *Cyphomyrmex* é o gênero mais primitivo de Attini. Atualmente, quatro gêneros são candidatos a representante mais primitivo da tribo: *Apterostigma*, *Cyphomyrmex*, *Mycocepurus* e *Myrmicocrypta*. Segundo Kusnezov (1963), somente uma análise global com o maior número de

Tabela 1. Sequências evolutivas propostas para os gêneros de Attini. Modificado a partir de Schultz & Meier (1995).

Forel 1885	Wheeler 1910	Kusnezov 1963	Weber 1972	Hölldobler & Wilson 1990	Schultz & Meier 1995
<i>Cyphomyrmex</i>	<i>Myrmicocrypta</i>	<i>Myrmicocrypta</i>	<i>Cyphomyrmex</i>	<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	<i>Myrmicocrypta</i>
<i>Myrmicocrypta</i>	<i>Cyphomyrmex</i>	<i>Myocepurus</i>	<i>Mycetosorites</i>	<i>Cyphomyrmex</i> spp.	Clado apterostigmoide
<i>Apterostigma</i>	<i>Apterostigma</i>	<i>Apterostigma</i>	<i>Mycetophylax</i>	<i>Mycetophylax</i>	<i>Myocepurus</i>
<i>Sericomyrmex</i>	<i>Sericomyrmex</i>	<i>Paramycetophylax</i>	<i>Myocepurus</i>	<i>Myocepurus</i>	<i>Apterostigma</i>
<i>Atta</i>	<i>Myocepurus</i>	<i>Mycetophylax</i>	<i>Mycetarotes</i>	<i>Myrmicocrypta</i>	clado attoide
subg. <i>Trachymyrmex</i>	<i>Mycetosorites</i>	<i>Mycetarotes</i>	<i>Myrmicocrypta</i>	<i>Apterostigma</i>	<i>Mycetarotes</i>
subg. <i>Acromyrmex</i>	<i>Trachymyrmex</i>	<i>Cyphomyrmex</i>	<i>Apterostigma</i>	<i>Sericomyrmex</i>	<i>Mycetosorites</i>
subg. <i>Atta</i>	<i>Acromyrmex</i>	<i>Sericomyrmex</i>	<i>Sericomyrmex</i>	<i>Mycetosorites</i>	<i>Cyphomyrmex</i>
	subg. <i>Moellerius</i>	<i>Trachymyrmex</i>	<i>Trachymyrmex</i>	<i>Trachymyrmex</i>	<i>Mycetophylax</i>
	subg. <i>Acromyrmex</i>	<i>Acromyrmex</i>	<i>Acromyrmex</i>	<i>Acromyrmex</i> (incluindo	<i>Sericomyrmex</i>
	<i>Atta</i>	<i>Pseudoatta</i>	<i>Atta</i>	<i>Pseudoatta</i> )	<i>Trachymyrmex</i>
		<i>Atta</i>	<i>Atta</i>		<i>Acromyrmex</i>
					<i>Atta</i>

características possíveis tratadas em conjunto, poderá elucidar as relações de parentesco entre os gêneros de Attini.

Quanto ao substrato coletado para a cultura do fungo simbiote, *Acromyrmex* e *Atta* são conhecidas como cortadeiras por utilizar principalmente folhas, e têm recebido atenção especial dos pesquisadores pelos danos que causam a plantas silvestres e cultivadas (Mayhé-Nunes 1995). Nas últimas décadas, muitos estudos enfocaram as espécies, partes e quantidades de plantas cortadas, as distâncias e territórios de forrageamento, e a influência da herbivoria de *Acromyrmex* e *Atta* sobre vegetação (Cherrett 1968, Lewis *et al.* 1974a, b, Rockwood 1975, 1976, Wetterer 1991, 1994a, b, Wirth *et al.* 1997, Leal & Oliveira 1998). Mas, apesar de tantas investigações, questões básicas como a seletividade das formigas quanto ao substrato utilizado, ainda não foram bem esclarecidas. Alguns trabalhos registraram alta seletividade por parte destas formigas (Cherrett 1968, Rockwood 1976, Blanton & Ewel 1985, Vasconcelos 1990, Schoederer & Coltinho 1991), enquanto outros mostraram que elas coletam as espécies e/ou partes de plantas mais abundantes da área estudada (Gamboa 1975, Waller 1986, Leal & Oliveira 1998). Sobre os demais gêneros, pouco se sabe sobre o substrato coletado. Segundo a maioria dos autores, os atíneos mais primitivos cultivam fungos com fezes e carcaças de insetos e, principalmente, com material vegetal em decomposição (Weber 1941, 1945, 1946, 1947, Wilson 1971, Garling 1979, Hölldobler & Wilson 1990, Mayhé-Nunes 1995). Entretanto, já foram relatados danos a plantas cultivadas por espécies de *Mycocepurus*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* (Gonçalves 1975), e existem registros recentes de algumas espécies de Attini primitivas coletando frutos e sementes (Kaspari 1993, 1996, Oliveira *et al.* 1995, Leal & Oliveira 1998, Pizo & Oliveira 1998).

Assim, apesar de tantos anos de estudo desta tribo tão peculiar de mirmecíneos, pouco progresso foi obtido no entendimento da história evolutiva e das conseqüências do comportamento de cultivar fungos (Hölldobler & Wilson 1990). Isto se dá porque a maioria dos estudos sobre atíneos enfocaram os gêneros economicamente importantes (*Acromyrmex* e *Atta*), faltando estudos básicos sobre os atíneos primitivos (Schultz & Meier 1995). No Brasil, onde existem muitas publicações sobre a tribo Attini, esta tendência é bem marcante. Desde os trabalhos pioneiros de Borgmeier (1937, 1950), Autuori (1942, 1947) e Gonçalves

(1942, 1961, 1965), até os recentes de Coutinho (1984), Schoereder & Coutinho (1990, 1991), Vasconcelos (1990) e Andrade (1991), *Acromyrmex* e *Atta* sempre foram os taxa de Attini mais estudados. Mayhé-Nunes (1995) foi o primeiro pesquisador a incluir todas as espécies de Attini em sua revisão sobre a tribo. Entretanto, como a maioria dos dados utilizados foi obtida da literatura, sua compilação foi baseada nas poucas e fragmentadas informações sobre os atíneos mais primitivos. Assim, muito ainda resta para ser investigado sobre este grupo de Attini, cujo conhecimento é imprescindível para o esclarecimento da história evolutiva da tribo.

Este trabalho tem como objetivo investigar a história natural de formigas Attini em vegetação de cerrado, abordando principalmente aspectos da biologia geral, ecologia e comportamento dos gêneros mais primitivos, bem como a natureza da interação destas formigas com a vegetação. Pretende-se também avaliar criticamente algumas das tendências evolutivas sugeridas para a tribo Attini, e fornecer subsídios que ajudem a esclarecer a origem e evolução do hábito de cultivar fungos.

O estudo é apresentado em quatro capítulos, cada qual com uma série de questões específicas, a saber:

#### Capítulo I: Biologia geral de Attini primitivas em vegetação de cerrado

- 1) Quais as espécies de Attini primitivas ocorrem na Reserva de Mogi-Guaçu?
- 2) Onde são construídos e como são estruturados seus ninhos?
- 3) Como é a composição demográfica das colônias?
- 4) A complexidade estrutural dos ninhos e o tamanho das colônias adultas aumentam conforme a derivação dos gêneros dentro da tribo Attini?
- 5) Como é a distribuição de tamanho das operárias em colônias adultas de Attini primitivas?
- 6) O tamanho das operárias de colônias adultas aumenta conforme a derivação dos gêneros dentro da tribo Attini?

#### Capítulo II: Ecologia de forrageamento de Attini primitivas em vegetação de cerrado

##### I: Ciclos de atividade e quantidade de substrato coletado à fungicultura

- 1) Como é o padrão de atividade das colônias ao longo do dia nas diferentes estações do ano?

- 2) A atividade das formigas está relacionada com parâmetros climáticos?
- 3) Qual a quantidade de material coletado para a fungicultura ao longo do dia nas diferentes estações e do ano?
- 4) Qual a carga individual das operárias?
- 5) A carga é relacionada com o tamanho das operárias?

Capítulo III: Ecologia de forrageamento de Attini primitivas em vegetação de cerrado

II: Variação sazonal do substrato coletado para fungicultura

- 1) Qual o material coletado pelos gêneros de Attini primitivos como substrato ao cultivo de fungo ao longo do ano na Reserva de Mogi-Guaçu?
- 2) No caso de material vegetal, quais espécies e partes de plantas são utilizadas?
- 3) A utilização de folhas aumenta conforme a derivação dos gêneros dentro da tribo Attini?
- 4) Qual a distância de forrageamento para os diferentes gêneros estudados?
- 5) Existe variação nas distâncias de forrageamento dos gêneros ao longo do ano?

Capítulo IV: Interação de formigas Attini com frutos e sementes em vegetação de cerrado

- 1) Quais as espécies de plantas cujos frutos e/ou sementes são utilizados como substrato à fungicultura por Attini primitivas?
- 2) Quais as taxas e as distâncias de remoção dos diásporos pelos gêneros de Attini, incluindo *Acromyrmex* e *Atta*?
- 3) A interação das formigas Attini com os diásporos influencia o processo de germinação das sementes?

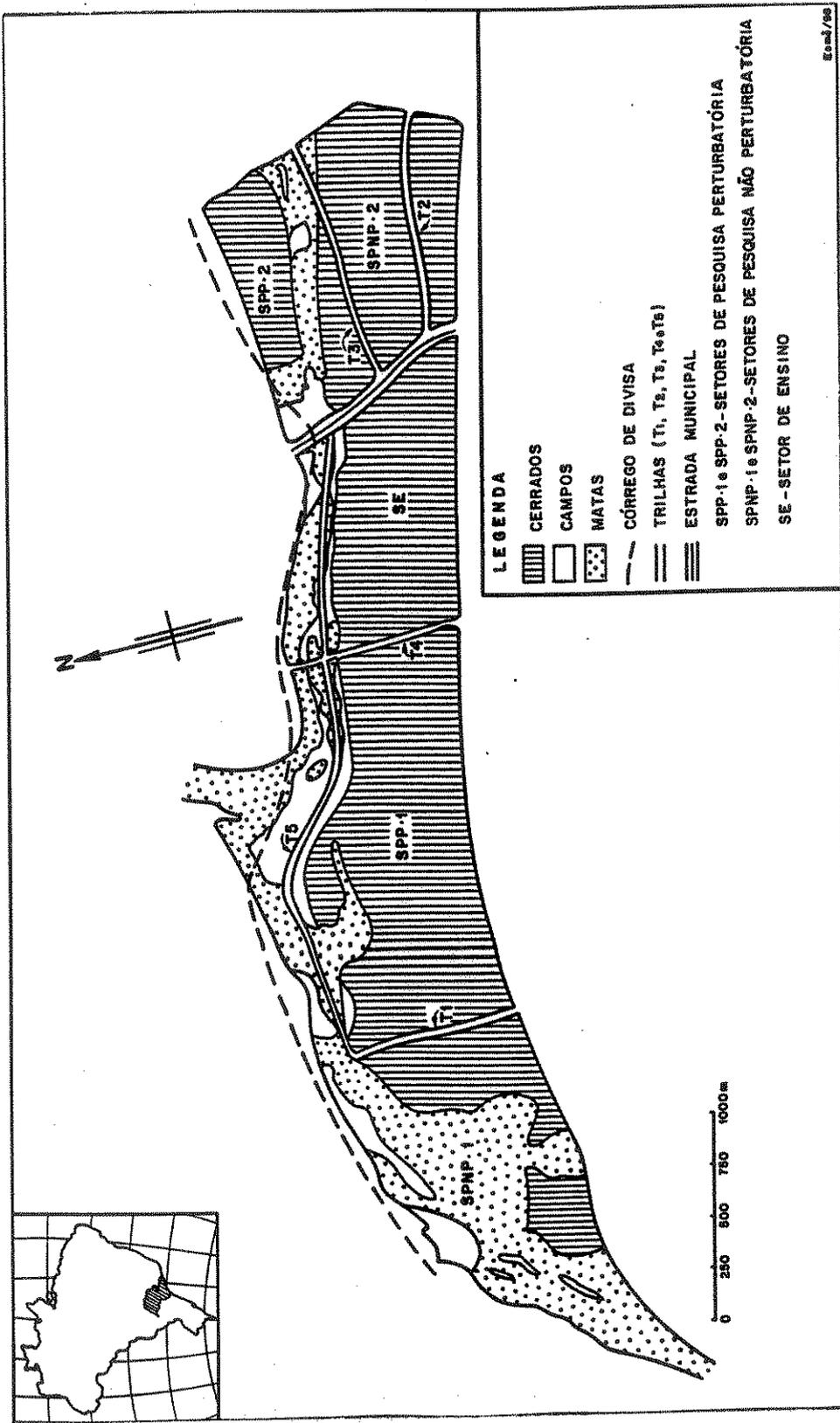
## Área de Estudo

O trabalho foi realizado na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (RMG) (22°11-18'S e 47°7-10'W), localizada no município de Mogi-Guaçu Estado de São Paulo (Figura 1). A reserva está sob responsabilidade do Setor de Reservas Biológicas do Instituto de Botânica da Secretaria de Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo. A área que corresponde à reserva é de aproximadamente 345 ha, e está situada na distribuição periférica da vegetação de cerrado (Gibbs *et al.* 1983).

Segundo o sistema internacional de Koeppen, o clima da região é do tipo Cwa, com verão quente e úmido e inverno seco. A região apresenta precipitação média de 235 mm no mês de dezembro, com temperatura média mínima de 8,7°C no mês de julho e máxima de 30,4°C no mês de fevereiro (De Vuono *et al.* 1986). A estação seca/fria inicia-se em abril e estende-se até setembro, e a chuvosa/quente, de outubro a março. Conforme o balanço hídrico apresentado por De Vuono *et al.* (1986), não há deficiência hídrica na região durante a estação seca/fria. A reserva apresenta solos de planície de inundação e latossolos vermelho-amarelo, de textura média a argilosa (Mantovani 1983). O relevo é aplainado ou suavemente ondulado, com altitudes entre 585 a 635 m (Mantovani 1983).

Eiten (1963), estudando a flora da RMG, distinguiu três formações vegetacionais na reserva: campos, cerrados e matas. As áreas de campo e de mata distribuem-se em manchas ao longo do riacho de divisa ao Norte da reserva (Figura 1). Os cerrados ocupam a maior parte da reserva, apresentando as seguintes fisionomias (segundo Goodland 1971): cerradão, cerrado *sensu stricto*, campo cerrado e campo limpo (Figura 1). Uma descrição detalhada da composição florística da área pode ser encontrada em Eiten (1963) e Gibbs *et al.* (1983), e da fenologia das espécies em Mantovani (1983) e Mantovani & Martins (1988).

De Vuono *et al.* (1982) estabeleceram um zoneamento da RMG, para permitir o seu uso como unidade de conservação e de pesquisa. Considerando as características estruturais e fisionômicas da vegetação, a facilidade ao acesso e o grau de perturbação da área, foram criados dois setores de pesquisa perturbatória, dois setores de pesquisa não-perturbatória e um setor de ensino (ver Figura 1).



**Figura 1.** Mapa da Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu e sua localização no Estado de São Paulo e no Brasil. A figura mostra os diferentes tipos de vegetação da reserva, os setores criados por De Vuono *et al.* (1982) e as trilhas utilizadas durante este estudo.

---

Ocorreram derrubadas, fogo e outras perturbações, em diversos níveis, nos vários setores da reserva, porém mais intensamente nos setores determinados como de pesquisa perturbatória. Entre estes setores foram criados, e são mantidos limpos, aceiros de cerca de 3 a 5 m de extensão, os quais foram utilizados como trilhas durante este estudo (Figura 1).

## CAPÍTULO I:

## BIOLOGIA GERAL DE ATTINI PRIMITIVAS EM VEGETAÇÃO DE CERRADO

## Resumo

Neste primeiro capítulo são apresentados os gêneros e espécies de Attini primitivas que ocorrem na área de estudo, além de coletadas informações básicas sobre a biologia geral da espécie mais abundante de cada gênero. Através de iscas com laranja e aveia, foram marcadas 313 colônias, pertencentes a seis gêneros e 19 espécies. Estas colônias foram distribuídas na RMG de acordo com a vegetação e/ou fisionomia da área. O número de operárias variou de 81 em *Myrmicocrypta* a 749 em *Sericomyrmex*. Foi registrado mais que uma fêmea dealada nos gêneros *Mycocephurus*, *Myrmicocrypta*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*. Externamente, a maioria dos ninhos escavados apresentou murundu. Internamente, os ninhos possuíram de uma a quatro câmaras, dispostas de zero a mais de 1m de profundidade, que continham juntos fungos, operárias e formas jovens e reprodutivas. Quanto aos jardins de fungo, *Cyphomyrmex* apresentou pequenos pedaços de substrato envoltos por fungo, sem câmaras bem definidas. Em *Mycetarotes*, *Mycocephurus* e *Myrmicocrypta*, os jardins foram laminares e penderam do teto ou de raízes de plantas, enquanto que em *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*, os jardins foram apoiados ao fundo das câmaras. Tanto o número de operárias quanto o volume do jardim de fungo, foram função do volume do murundu dos ninhos escavados. Quanto ao tamanho das operárias, todos os gêneros apresentaram distribuições unimodais para todos os parâmetros medidos. Foram constatadas tendências para aumento do tamanho das colônias, da complexidade estrutural dos ninhos e do tamanho corporal das operárias, de acordo com a derivação dos gêneros dentro da tribo Attini. No entanto, este aumento não é gradual e contínuo. O tamanho das colônias, a complexidade dos ninhos e o tamanho das operárias de atíneos primitivos são relativamente próximos entre si e bastante menores que aqueles apresentados por *Acromyrmex* e *Atta*.

## 1. Introdução

As informações sobre aspectos biológicos da tribo Attini se encontram espalhadas pela literatura e, em sua maioria, estão restritas às formigas cortadeiras *Acromyrmex* e *Atta*. No entanto, os trabalhos de Weber reúnem grande quantidade de informações sobre os gêneros de Attini mais primitivos. Sob o título "The biology of the fungus-growing ants" (Weber 1937a, b, 1938a, b, 1940, 1941, 1945, 1946), ele descreveu muitas espécies de atíneos da América Central e do Sul, e coletou as primeiras e únicas informações sobre a biologia de muitas delas. Depois disto, fez importantes contribuições para o conhecimento da tribo no resto do continente Americano (Weber 1947, 1956, 1957, 1972, 1982), sendo que o livro "Gardening-ants: the attines" (Weber 1972) é a publicação que apresenta o maior número de informações sobre as espécies de Attini.

Muitos aspectos da ecologia e comportamento das Attini mais primitivas são ainda desconhecidos, provavelmente por causa de seus hábitos tímidos, que as tornam tão inconspícuas na natureza (Mayhé-Nunes 1995). Quando são encontrados ninhos superficiais destes atíneos, abaixo de pedras ou dentro de troncos, é comum ver o jardim de fungo antes mesmo de ver as formigas (Mayhé-Nunes 1995, obs. pes.). A mais recente compilação de dados sobre a tribo Attini está em Hölldobler & Wilson (1990). Estes autores reuniram as informações disponíveis sobre todos os gêneros (exceto *Mycetarotes*), e mostraram-nas em uma sequência que refletia a idéia de muitos autores, com *Cyphomyrmex* como o gênero mais primitivo e *Atta* como o mais derivado (Tabela 1.1). Apesar da controvérsia recente sobre a posição de *Cyphomyrmex* (Chapela *et al.* 1994, Hinkle *et al.* 1994, Schultz & Meier 1995), as tendências evolutivas sugeridas pelos autores continuam bastante razoáveis.

Segundo Hölldobler & Wilson (1990), existe uma tendência para o aumento gradual do tamanho do corpo das Attini e, nos gêneros mais derivados, há também um aumento no polimorfismo das operárias. O tamanho das colônias adultas aumenta de pequeno (poucas dezenas ou centenas), para médio (centenas a milhares), e grande (dezenas de milhares a milhões), com um correspondente aumento no tamanho e na complexidade estrutural dos ninhos. Por fim, Hölldobler & Wilson (1990), propõem também uma tendência para aumento da utilização de

**Tabela 1.1.** Características dos gêneros de Attini mostrando as tendências evolutivas dentro da tribo. Os gêneros são listados na ordem de sua presumível posição filogenética. Baseado principalmente em Wheeler (1907), Weber (1941, 1946, 1972, 1982). Modificado a partir de Hölldobler & Wilson (1990).

Gêneros	Morfologia	Estrutura do ninho	Tamanho da colônia adulta	Substrato para fungicultura
<i>Cyphomyrmex rimosus</i>	Monomórfica; pêlos adpressos e escamiformes; lobos frontais largamente separados; superfície do corpo lisa; tamanho pequeno	Cavidades irregulares no solo ou troncos podres	Pequena a média	Fezes de insetos
<i>Cyphomyrmex</i> outras espécies (30 spp.)	Monomórfica; pêlos simples e esparsos, lobos frontais largamente separados; superfície do corpo lisa a tuberculada; tamanho pequeno	Uma câmara simétrica normalmente no solo	Pequeno	Fezes ou carcaças de insetos, pedaços de frutos
<i>Mycetophylax</i> (6 spp.)	Monomórfica; pêlos esparsos; lobos frontais de tamanho e espaçamento médios; tamanho pequeno	Uma ou duas câmaras simétricas no solo	Pequeno	Material vegetal em decomposição
<i>Myocepurus</i> (4 spp.)	Monomórfica, pêlos esparsos; lobos frontais aproximados e pequenos; tamanho pequeno	Uma câmara simétrica no solo	Pequeno	Fezes de insetos
<i>Myrmicocrypta</i> (24 spp.)	Monomórfica; tórax tuberculado e com pêlos escamiformes; lobos frontais aproximados e pequenos; tamanho pequeno	Uma célula grande e simétrica no solo ou em tronco podre	Médio	Material vegetal em decomposição, carcaças de insetos
<i>Apterostigma</i> (27 spp.)	Monomórfica; pêlos abundantes e flexíveis; superfície do corpo lisa; tamanho pequeno a médio;	Um a vários jardins envoltos por um delgado micélio, em aberturas ou cavidades abaixo de troncos, córtex ou pedras	Pequeno	Fezes e carcaças de insetos, material lenhoso

Tabela 1.1 (Continuação)

			Médio		
<i>Sericomyrmex</i> (20 spp.)	Monomórfica; pêlos abundantes e flexíveis; superfície do corpo tuberculada; cabeça cordiforme; tamanho médio	Uma a muitas câmaras simétricas no solo		Frutos, possivelmente material vegetal em decomposição	
<i>Mycetosorites</i> (3 spp.)	Monomórfica; superfície do corpo tuberculada; pilosidade moderadamente abundante e curvada; tamanho pequeno	Muitas câmaras simétricas arranjadas verticalmente no solo	Pequeno	Material vegetal em decomposição	
<i>Trachymyrmex</i> (34 spp.)	Monomórfica a ligeiramente polimórfica; superfície do corpo tuberculada com rígidos pêlos em forma de ganchos; tamanho pequeno a médio	Muitas câmaras usualmente arranjadas verticalmente no solo	Pequenas a médias	Fezes de insetos, flores, material vegetal em decomposição	
<i>Acromyrmex</i> (24 spp.)	Polimórficas; superfície tuberculada com pêlos rígidos; lobos occipitais desenvolvidos; tamanho grande; forte diferença entre o tamanho de rainhas e operárias	Complexos ninhos subterrâneos com uma câmara grande ou várias câmaras	Grande	Folhas frescas, ramos, flores	
<i>Acromyrmex</i> (= <i>Pseudoatfa</i> ) (1 sp.)	Gênero parasita social, sem casta de operárias; possivelmente derivada de <i>Acromyrmex</i>	--	--	--	
<i>Atta</i> (15 spp.)	Fortemente polimórfica; superfície do corpo parcialmente tuberculada; tamanho grande; forte diferença entre o tamanho de rainhas e operárias	Complexos ninhos subterrâneos com muitas câmaras	Grande	Folhas frescas, ramos, flores	

material vegetal vivo, culminando com o uso de folhas frescas pelas cortadeiras *Acromyrmex* e *Atta* (ver Tabela 1.1).

Devido às tendências para aumento do tamanho das colônias e das operárias, é de se esperar que a quantidade de material trazida ao ninho para o cultivo do fungo simbiote, bem como a carga individual das forrageadoras, também aumente conforme a derivação do gênero dentro da tribo Attini. Estas questões serão investigadas no Capítulo II, enquanto que a tendência para aumento do uso de partes vegetais vivas será abordada no Capítulo III. Neste primeiro capítulo, são identificados os gêneros, e quando possível as espécies, de Attini que ocorrem na RMG. São adicionados registros novos e inéditos sobre demografia, estruturação dos ninhos, tipos de jardins de fungo e distribuição de tamanho das operárias dos gêneros de Attini primitivos. É dada uma abordagem comparativa aos dados obtidos, numa tentativa de esclarecer as tendências evolutivas acima citadas, de aumento no tamanho das colônias, na complexidade estrutural dos ninhos e no tamanho corporal das operárias.

## 2. Material e Métodos

### 2.1. MARCAÇÃO DAS COLÔNIAS

Durante os meses de março e abril de 1995 foram escolhidas 5 trilhas da RMG, totalizando cerca de 7 km e incluindo áreas de cerrado *sensu stricto* (trilhas I, II e IV), cerradão (trilha III) e áreas de transição entre campo e mata (trilha V, ver Figura 1). Iscas com cascas de laranja e farinha de aveia foram montadas nestas trilhas e as formigas atraídas, seguidas até seus ninhos. Como o foco central deste estudo são os gêneros de Attini mais primitivos, não foram marcados os ninhos de *Acromyrmex* e *Atta*. Ao lado da entrada principal de cada ninho foi fincada uma estaca de madeira com a identificação da colônia, para que estes fossem facilmente encontrados durante todo o estudo, uma vez que são bastante inconspícuos.

Espécimes de cada colônia marcada foram identificados até gênero (segundo Bolton 1994) e enviados posteriormente para os Drs. Carlos Roberto Brandão (Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo) e Antônio Mahyê Nunes (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro) para identificação específica. Entretanto, como há poucos estudos sobre atíneos primitivos, praticamente não existem chaves para identificação específica, e os espécimes depositados nos museus ou não estão identificados ou estão sob revisão. Assim, até o momento, a maioria dos gêneros aqui estudados foi separada apenas em morfoespécies e será tratada desta forma.

### 2.2. ESCAVAÇÃO DOS NINHOS

A fim de saber como são estruturados os ninhos e conhecer a composição demográfica das colônias, foram escavadas pelo menos três colônias adultas da espécie mais abundante de cada um dos gêneros estudados. Primeiramente, para saber se existem pistas externas do tamanho das colônias, a quantidade de terra ao redor da entrada principal dos ninhos foi medida antes do início da sua escavação. Como estes montículos apresentaram formas muito irregulares, optou-se por calcular o volume de um paralelepípedo. Assim, mediu-se com auxílio de uma fita métrica, sua altura e as duas maiores larguras. Feito isto, iniciou-se o processo de escavação da seguinte forma: delimitou-se um círculo de cerca de 100 cm de

diâmetro, escavando-se um sulco com cerca de 50 cm de profundidade. A partir daí iniciou-se a retirada de finas camadas concêntricas de terra, até que as câmaras fossem atingidas. Quando uma câmara foi exposta, mediu-se com auxílio de uma fita métrica, a profundidade e o raio em relação à entrada principal do ninho, bem como sua altura e as duas maiores larguras. Retirou-se então o jardim de fungo juntamente com as formigas e mediu-se, com auxílio de um paquímetro, também sua altura e as duas maiores larguras. As formigas foram levadas para o laboratório para a contagem do número de operárias, formas jovens e reprodutivas, e guardadas em álcool 70% G. L. para as análises morfométricas. Os fungos foram enviados para o Dr. Ted R. Schultz (Universidade de Cornell, NY, USA) para identificação (resultados ainda não obtidos).

### 2.3. MORFOMETRIA DAS FORMIGAS

Para verificar se existe uma tendência para aumento do tamanho das operárias dentro da tribo Attini (Hölldobler & Wilson 1990), foram feitas análises morfométricas dos indivíduos das colônias escavadas. Foi escolhida para as medições a maior colônia escavada de cada gênero. Todos os indivíduos foram lavados, cuidadosamente dispostos em placas de Petri e colocados para secar em estufa a 80°C por um dia. Depois de secos, 120 indivíduos, tomados aleatoriamente, foram pesados em balança CAHN H51 AR, com precisão de 0,01 mg, e colados pelo gáster em uma folha de papel numerada para individualizá-los. Cada indivíduo pesado foi dissecado e medido com auxílio de ocular micrométrica, sob microscópio estereoscópico Wild até 0,01 mm. Foram tomadas as seguintes medidas: (1) largura da cabeça entre os olhos, (2) largura da base da mandíbula, (3) comprimento do terceiro fêmur, e (4) comprimento do escapo. Estudos prévios têm demonstrado que a massa das formigas (Wetterer 1994 a, b), bem como as três primeiras medidas (Wilson 1979, 1983b, 1985, Wetterer 1991, Kaspari 1993) são freqüentemente relacionadas com parâmetros de forrageamento e têm sido muito usadas em investigações sobre ecologia de forrageamento de *Acromyrmex* e *Atta*. A quarta medida, comprimento do escapo, foi incluída por ser um bom indicativo de crescimento alométrico das operárias dentro de uma colônia (Crewe *et al.* 1984).

### 3. Resultados

#### 3.1. ESPÉCIES DE ATTINI PRIMITIVAS DA RESERVA DE MOGI-GUAÇU

Foram marcadas 313 colônias de Attini primitivas na RMG, distribuídas em seis gêneros e 19 espécies (Tabela 1.2). *Mycocepurus* foi o gênero mais abundante com 197 colônias marcadas, 195 das quais da espécie *M. goeldi* e duas de uma espécie não descrita. Por outro lado, *Trachymyrmex* foi o gênero mais diversificado, apresentando 10 espécies. Todas as colônias marcadas de *Mycetarotes*, *Myrmicocrypta* e *Sericomyrmex* pertencem a apenas uma espécie, e as de *Cyphomyrmex* a quatro espécies (Tabela 1.2).

De maneira geral, os gêneros foram distribuídos na RMG de acordo com o tipo de vegetação da área. Todas as colônias de *Mycetarotes* foram encontradas num raio de 5 m, na mata de galeria, próxima ao córrego de divisa, ao Norte da reserva. Em contrapartida, as colônias da maioria das espécies de *Trachymyrmex* nidificaram em áreas de campo, e das espécies de *Cyphomyrmex* e *Sericomyrmex*, em áreas de cerrado *sensu stricto* (Tabela 1.2). As colônias de *Mycocepurus* e *Myrmicocrypta* foram encontradas em toda a reserva, com um predomínio no cerrado (Tabela 1.2, ver também Figura 1).

#### 3.2. COMPOSIÇÃO DEMOGRÁFICA DAS COLÔNIAS

As Tabelas 1.3 a 1.8 mostram os dados demográficos das colônias cujos ninhos foram escavados. O número de operárias encontradas variou de 132 a 246 em *Cyphomyrmex* (Tabela 1.3), 284 a 417 em *Mycetarotes* (Tabela 1.4), 83 a 747 em *Mycocepurus* (Tabela 1.5), 81 a 345 em *Myrmicocrypta* (Tabela 1.6), 413 a 749 em *Sericomyrmex* (Tabela 1.7) e 436 a 739 em *Trachymyrmex* (Tabela 1.8). Foram registradas mais que uma fêmea dealada nos gêneros *Mycocepurus* (até três fêmeas), *Myrmicocrypta* e *Sericomyrmex* (até duas fêmeas), e *Trachymyrmex* (até sete fêmeas) (Tabelas 1.5, 1.6, 1.7 e 1.8, respectivamente). O número de machos foi sempre superior ao de fêmeas aladas, numa proporção em torno de 2:1 em *Myrmicocrypta* (Tabela 1.6), 3:1 em *Cyphomyrmex* (Tabela 1.3) e *Mycocepurus* (Tabela 1.5) e 4:1 em *Trachymyrmex* (Tabela 1.8). Não foram coletados machos e fêmeas aladas nas colônias escavadas depois da estação reprodutiva, entre

**Tabela 1.2.** Espécies de formigas Attini e o número de colônias marcadas em cada um dos tipos de vegetação encontrados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Espécies	Número de colônias marcadas		
	Cerrado	Campo	Mata
<i>Cyphomyrmex</i> gr. <i>rimosus</i> sp. 1 (Spinola)	3	--	--
<i>Cyphomyrmex</i> gr. <i>rimosus</i> sp. 2 <sup>a</sup> (Spinola)	7	1	3
<i>Cyphomyrmex</i> gr. <i>strigatus</i> sp. 1 Mayr	5	--	1
<i>Cyphomyrmex</i> gr. <i>strigatus</i> sp. 2 Mayr	2	--	--
<i>Mycetarotes parallelus</i> <sup>a</sup> (Emery)	--	--	8
<i>Mycocepurus goeldi</i> <sup>a</sup> Forel	137	42	16
<i>Mycocepurus</i> sp. Forel	2	--	--
<i>Myrmicocrypta</i> sp. <sup>a</sup> Fr. Smith	30	10	1
<i>Sericomyrmex</i> sp. <sup>a</sup> Mayr	6	--	--
<i>Trachymyrmex dichrous</i> Kempf	3	--	--
<i>Trachymyrmex fuscus</i> Emery	--	3	--
<i>Trachymyrmex</i> sp.1 Forel	--	2	--
<i>Trachymyrmex</i> sp.2 Forel	--	1	--
<i>Trachymyrmex</i> sp.3 Forel	--	2	--
<i>Trachymyrmex</i> sp.4 <sup>a</sup> Forel	5	10	2
<i>Trachymyrmex</i> sp.5 Forel	--	1	--
<i>Trachymyrmex</i> sp.6 Forel	1	2	--
<i>Trachymyrmex</i> sp.7 Forel	3	3	--
<i>Trachymyrmex</i> sp.8 Forel	--	1	--

<sup>a</sup> Espécies mais abundantes e utilizadas como representantes de cada gênero.

**Tabela 1.3.** Dados demográficos das três colônias de *Cyphomyrmex* grupo *rimosus* sp. 2 cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Data	Operárias	Fêmeas dealadas	Fêmeas aladas	Machos	Ovos	Larvas	Pupas
C65	28/01/97	246	1	6	9	--	23	38
C230	03/10/97	132	1	4	8	--	10	15
C123	03/10/97	183	1	1	5	--	8	21

**Tabela 1.4.** Dados demográficos das três colônias de *Mycetarotes parallelus* cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Data	Operárias	Fêmeas dealadas	Fêmeas aladas	Machos	Ovos	Larvas	Pupas
C176	12/04/97	284	1	--	--	--	5	15
C177	12/04/97	341	1	--	--	--	7	22
C162	13/04/97	417	1	--	--	21	10	28

**Tabela 1.5.** Dados demográficos das oito colônias de *Mycocepurus goeldi* cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Data	Operárias	Fêmeas dealadas	Fêmeas aladas	Machos	Ovos	Larvas	Pupas
C46	26/01/96	180	1	--	--	--	--	--
C18	26/01/96	88	--	--	--	--	3	5
C120	27/01/96	420	1	3	10	--	--	--
C81	26/02/96	534	1	2	7	31	128	124
CA	22/03/97	123	1	--	--	--	19	86
C37	22/03/97	375	1	--	--	--	5	19
C263	23/03/97	747	3	--	--	48	75	80
C126	12/04/97	83	1	--	--	26	41	69

**Tabela 1.6.** Dados demográficos das cinco colônias de *Myrmicocrypta* sp. cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Data	Operárias	Fêmeas dealadas	Fêmeas aladas	Machos	Ovos	Larvas	Pupas
C55	28/01/97	218	2	2	6	--	14	38
C113	28/01/97	107	1	--	--	--	--	11
C119	30/01/97	163	1	1	3	9	19	27
C86	30/01/97	345	2	4	4	15	28	31
CB	19/02/97	81	1	--	--	--	6	35

**Tabela 1.7.** Dados demográficos das três colônias de *Sericomyrmex* sp. cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Data	Operárias	Fêmeas dealadas	Fêmeas aladas	Machos	Ovos	Larvas	Pupas
C15	06/02/97	558	2	--	--	18	9	15
C31	07/02/97	749	1	--	--	36	66	119
C63	12/04/97	413	1	--	--	--	13	21

**Tabela 1.8.** Dados demográficos das três colônias de *Trachymyrmex* sp. 4 cujos ninhos foram escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Data	Operárias	Fêmeas dealadas	Fêmeas aladas	Machos	Ovos	Larvas	Pupas
C82	28/01/97	436	1	1	3	--	41	33
C191	29/01/97	517	5	6	22	--	12	38
C94	29/01/97	739	7	4	15	--	120	147

fevereiro e setembro. Para as formas jovens, houve mais registros de pupas que larvas, com exceção de uma colônia de *Mycocephurus* e uma de *Trachymyrmex* (Tabelas 1.6 e 1.8, respectivamente).

### 3.3. ESTRUTURA EXTERNA E INTERNA DOS NINHOS

Nas Tabelas 1.9 a 1.14 estão contidos os dados estruturais dos ninhos escavados. Com exceção de *Cyphomyrmex* (Tabela 1.9), todos os ninhos apresentaram um volume de terra ao redor da entrada principal - o murundu. Em alguns casos, o murundu foi pequeno, como nos ninhos de *Mycetarotes* (Tabela 1.10), porém, em alguns ninhos de *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* (Tabelas 1.13 e 1.14), o murundu foi bastante grande, atingindo tamanhos superiores a 4 mil cm<sup>3</sup>. Os ninhos de *Cyphomyrmex* não apresentaram murundu, entretanto, o orifício de entrada/saída foi sempre circundado por montículos com exoesqueleto de insetos, como restos de mandíbulas, escleritos torácicos e, até mesmo, cabeças inteiras de formigas.

Internamente, os ninhos escavados possuíram câmaras que continham juntos os fungos, as operárias e as formas jovens e reprodutivas. Os ninhos de *Cyphomyrmex* não apresentaram câmaras bem definidas, e tanto os pedaços de fungo quanto as formigas foram encontrados misturados ao solo. Os ninhos de *Myrmicocrypta* e *Sericomyrmex* apresentaram até duas câmaras (Tabelas 1.12 e 1.13), e os de *Mycocephurus* e *Trachymyrmex*, até quatro (Tabelas 1.11 e 1.14). Quanto à profundidade das câmaras, *Cyphomyrmex* foi o gênero cujos ninhos foram mais superficiais, sendo um deles encontrado em meio ao folhiço, e os outros dois a apenas 5 cm de profundidade (Tabela 1.9). No outro extremo está *Trachymyrmex*, cujos ninhos escavados apresentaram câmaras com profundidades maiores que um metro (Tabela 1.14). Os demais gêneros apresentaram ninhos com câmaras a profundidades intermediárias, a maioria entre 20 e 80 cm.

Os jardins de fungo variaram bastante entre os gêneros. Em *Cyphomyrmex* o jardim foi constituído por pequenos pedaços de substrato cobertos por filamentos muito delgados de hifas, com no máximo 8 mm de comprimento cada. Além disto, foi o único gênero cujo jardim foi encontrado entre o folhiço. Não foi possível calcular o volume dos jardins para *Cyphomyrmex* (Tabela 1.9). Em *Mycetarotes*,

**Tabela 1.9.** Dados estruturais dos três ninhos de *Cyphomyrmex grupo rimosus* sp. 2 escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Não foi possível calcular o volume dos murundus, das câmaras e dos jardins de fungo dos ninhos escavados.

Colônia	Volume do murundu <sup>a</sup> (cm <sup>3</sup> )	Número de câmaras	Profundidade (cm)	Volume da câmara (cm <sup>3</sup> )	Volume do jardim de fungo (cm <sup>3</sup> )	Tipo de jardim de fungo
C65	--	1	5	--	--	apoiado ao fundo
C230	--	1	0	--	--	entre o folhiço
C123	--	1	5	--	--	apoiado ao fundo

<sup>a</sup> volume de terra acumulado ao redor da entrada/saída principal do ninho

**Tabela 1.10.** Dados estruturais dos três ninhos de *Mycetarotes paralellus* escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Volume do murundu <sup>a</sup> (cm <sup>3</sup> )	Número de câmaras	Profundidade (cm)	Volume da câmara (cm <sup>3</sup> )	Volume do jardim de fungo (cm <sup>3</sup> )	Tipo de jardim de fungo
C176	5	1	12	308	260	pendurado ao teto
C177	10,8	1	16	792	360	pendurado a raízes
C162	32	1	15	1166,1	333,2	pendurado a raízes

<sup>a</sup> volume de terra acumulado ao redor da entrada/saída principal do ninho

**Tabela 1.11.** Dados estruturais dos oito ninhos de *Mycocephalus goeldi* escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Volume do murundu <sup>a</sup> (cm <sup>3</sup> )	Número de câmaras	Profundidade (cm)	Volume da câmara (cm <sup>3</sup> )	Volume do jardim de fungo (cm <sup>3</sup> )	Tipo de jardim de fungo
C46	1440	1	24	1430	520	pendurado ao teto
C18	320	1	18	96	52	pendurado a raízes
C120	1404	1	52	684	803,4	pendurado ao teto
C81	2584	1	32	2893	1850	pendurado a raízes
CA	300	1	40	324	160	pendurado ao teto
C37	1478,4	2				
		1 <sup>a</sup>	36	94,2	64,8	pendurado ao teto
		2 <sup>a</sup>	60	187,2	120	pendurado ao teto
C263	1652,4	4				
		1 <sup>a</sup>	20	288	195,6	pendurado ao teto
		2 <sup>a</sup>	26	120	88	pendurado ao teto
		3 <sup>a</sup>	32	808	534,8	pendurado ao teto
		4 <sup>a</sup>	40	405	234,2	pendurado ao teto
C126	729	1	38	216	162	pendurado ao teto

<sup>a</sup> volume de terra acumulado ao redor da entrada/saída principal do ninho

**Tabela 1.12.** Dados estruturais dos cinco ninhos de *Myrmico crypta* sp. escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Volume do murundu <sup>a</sup> (cm <sup>3</sup> )	Número de câmaras	Profundidade (cm)	Volume da câmara (cm <sup>3</sup> )	Volume do jardim de fungo (cm <sup>3</sup> )	Tipo de jardim de fungo
C55	150,4	1	25	243,2	137	pendurado a raízes
C113	38,4	1	58	267,2	140,8	apoiado ao fundo
C119	60	1	36	104	50,4	pendurado ao teto
86	192	2				
		1 <sup>a</sup>	27	358,2	225,8	apoiado ao fundo
		2 <sup>a</sup>	62	143,7	91,4	apoiado ao fundo
CB	21	1	40	55,9	29,9	apoiado ao fundo

<sup>a</sup> volume de terra acumulado ao redor da entrada/saída principal do ninho

**Tabela 1.13.** Dados estruturais dos três ninhos de *Sericomyrmex* sp. escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Volume do murundu <sup>a</sup> (cm <sup>3</sup> )	Número de câmaras	Profundidade (cm)	Volume da câmara (cm <sup>3</sup> )	Volume do jardim de fungo (cm <sup>3</sup> )	Tipo de jardim de fungo
C15	3024	1	65	2722,5	1638	apoiado ao fundo
C31	4644	2				
		1 <sup>a</sup>	46	3420	2160	apoiado ao fundo
		2 <sup>a</sup>	82	2431	1483	apoiado ao fundo
C63	1826	1	88	3099,6	2026,8	apoiado ao fundo

<sup>a</sup> volume de terra acumulado ao redor da entrada/saída principal do ninho

**Tabela 1.14.** Dados estruturais dos três ninhos de *Trachymyrmex* sp. 4 escavados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Colônia	Volume do murundu <sup>a</sup> (cm <sup>3</sup> )	Número de câmaras	Profundidade (cm)	Volume da câmara (cm <sup>3</sup> )	Volume do jardim de fungo (cm <sup>3</sup> )	Tipo de jardim de fungo
C82	3780	4				
		1 <sup>a</sup>	24	3620	2844	apoiado ao fundo
		2 <sup>a</sup>	25	1890	1446	apoiado ao fundo
		3 <sup>a</sup>	29	1295	870,2	apoiado ao fundo
C191	4892	4 <sup>a</sup>	30	986,4	644,2	apoiado ao fundo
		2	52			
		1 <sup>a</sup>	52	2600	2182,6	apoiado ao fundo
		2 <sup>a</sup>	118	2774	2006	apoiado ao fundo
94	4286	3				
		1 <sup>a</sup>	23	3050	2188	apoiado ao fundo
		2 <sup>a</sup>	40	2590	1834	apoiada ao fundo
		3 <sup>a</sup>	55	3948	1863,6	apoiado ao fundo

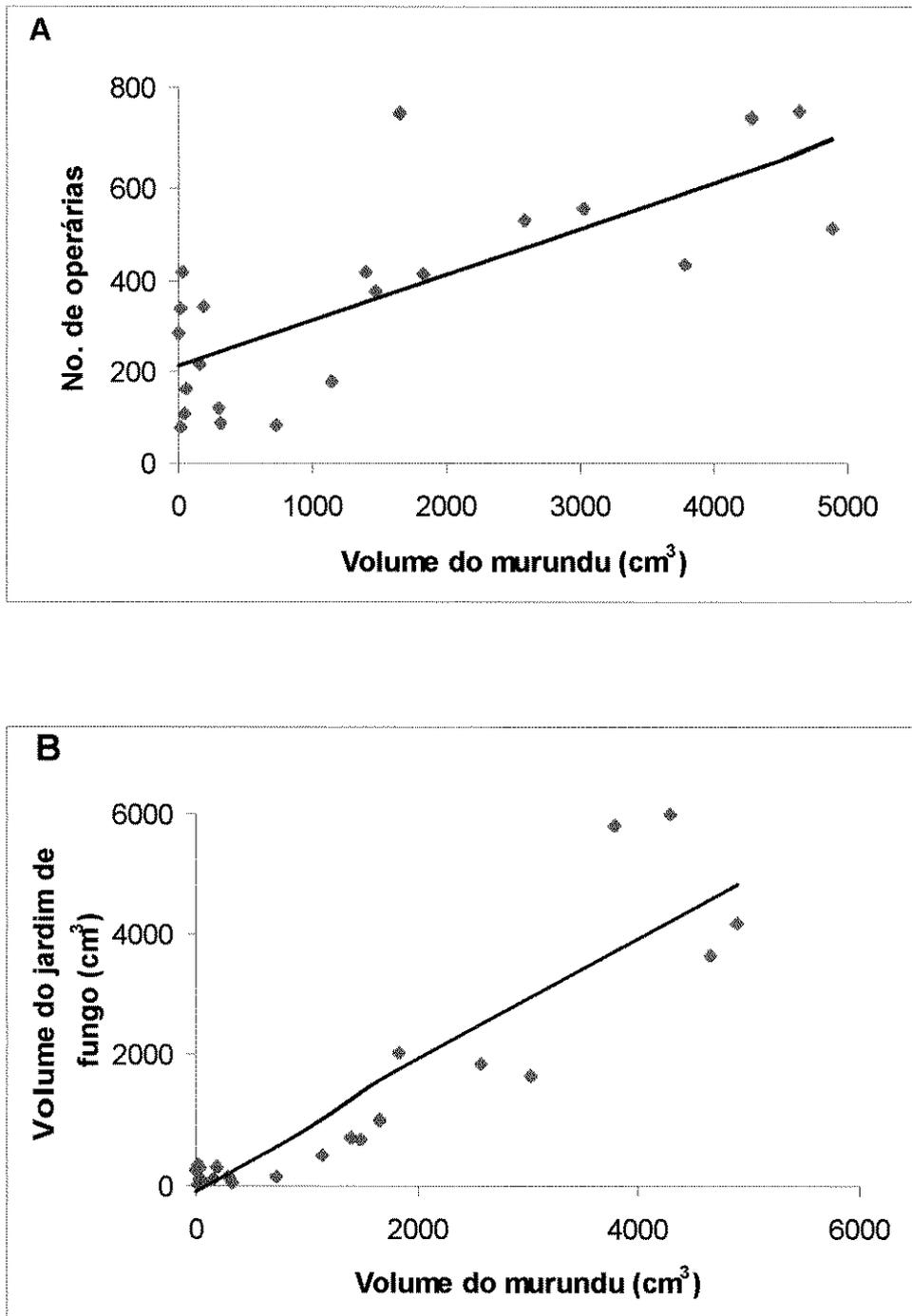
<sup>a</sup> volume de terra acumulado ao redor da entrada/saída principal do ninho

*Mycocepurus* e *Myrmicocrypta*, os jardins assemelharam-se a esponjas laminares que pendiam do teto e, em algumas vezes, a raízes de plantas. Estes jardins mediram algumas centenas ou, mais raramente, milhares de  $\text{cm}^3$  (Tabelas 1.10 a 1.12). Já os jardins de *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* pareceram esponjas amórficas apoiadas ao fundo das câmaras. Nestes gêneros, os jardins foram maiores que nos demais, medindo geralmente milhares de  $\text{cm}^3$  (Tabelas 1.13 e 1.14).

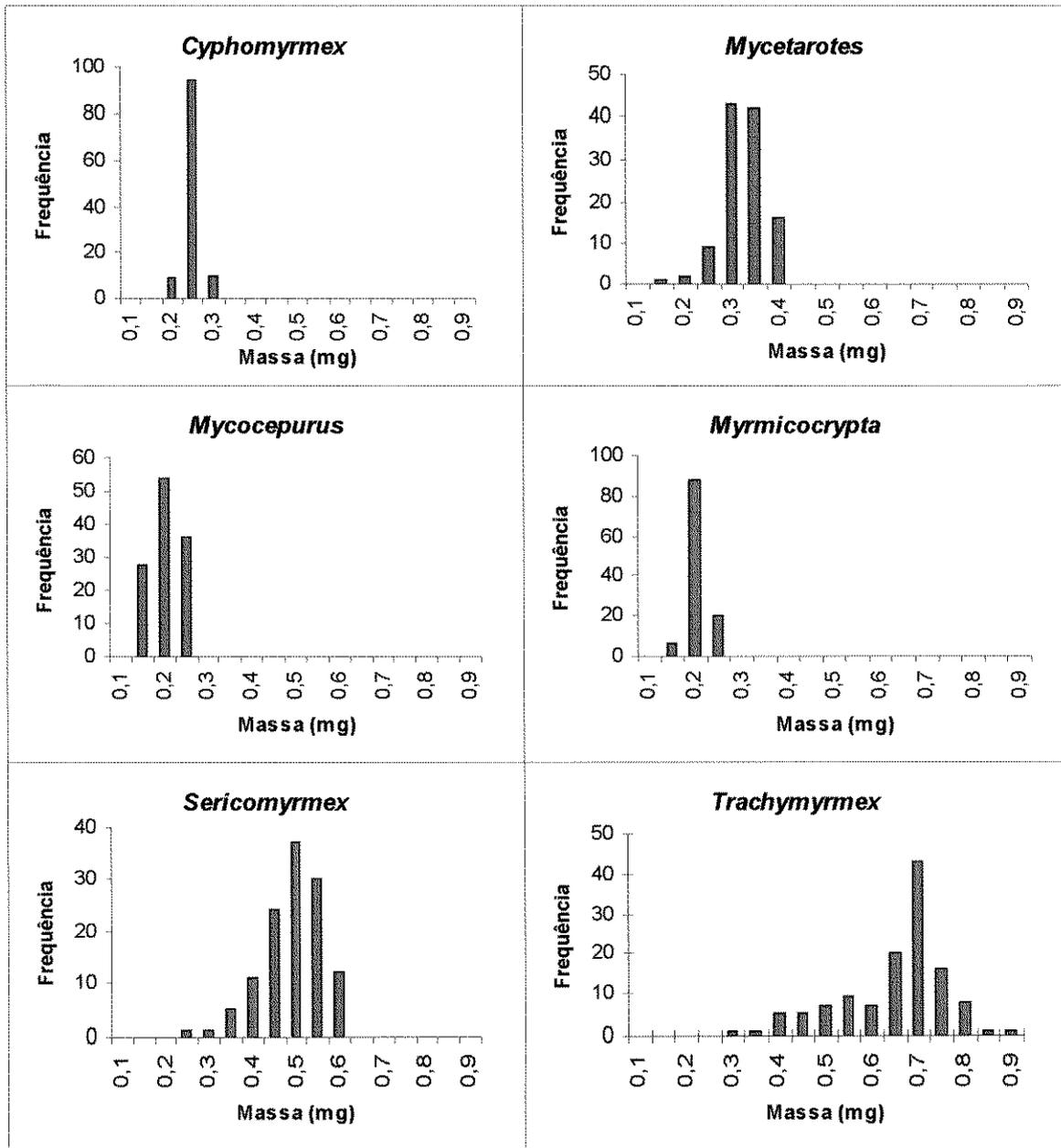
O volume do murundu dos ninhos parece ser um bom parâmetro para estimar o tamanho das colônias de atíneos primitivos. A Figura 1.1 mostra o número de operárias e o volume dos jardins de fungo, ambos em função do volume do murundu dos ninhos escavados ( $y = 0,10x - 212,96$ ;  $r^2 = 0,57$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 22$  e  $y = 1,01x - 114,60$ ;  $r^2 = 0,82$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 22$ , respectivamente). Os dados de *Cyphomyrmex* não foram computados já que não houve murundu e o volume do jardim de fungo não pôde ser calculado.

#### 3.4. TAMANHO DAS OPERÁRIAS

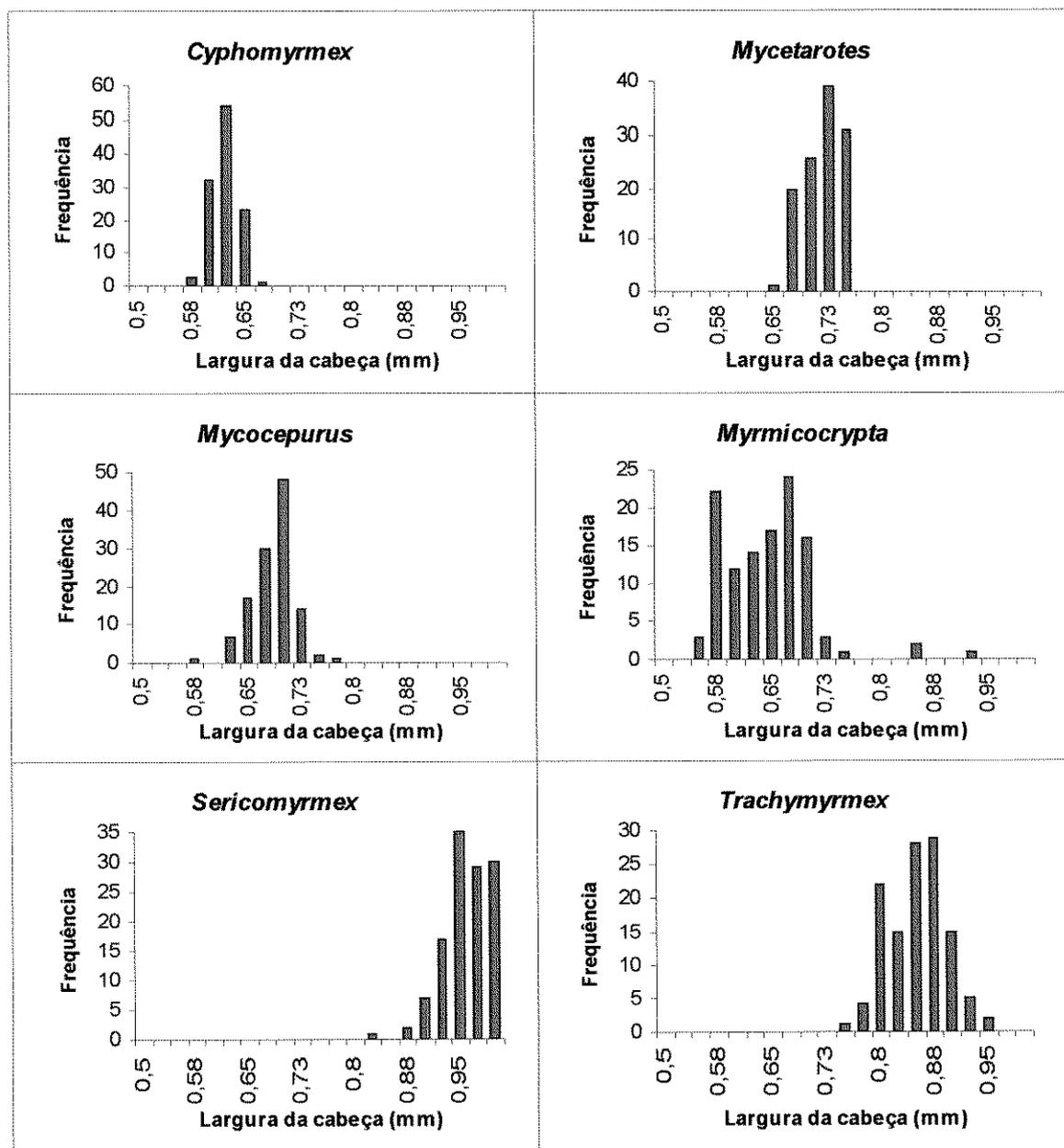
As Figuras 1.2 a 1.6 mostram as distribuições de freqüência dos parâmetros de tamanho medidos para as operárias de uma colônia de cada um dos gêneros de Attini estudados. Todas as distribuições são unimodais e indicam um monomorfismo destes gêneros. As médias destas medidas são mostradas na Tabela 1.15, juntamente com os respectivos desvios padrões e tamanho amostral. *Mycocepurus* e *Myrmicocrypta* apresentaram as menores massas e *Trachymyrmex* as maiores. Para os parâmetros largura de cabeça e de mandíbula, *Cyphomyrmex* apresentou os menores valores e *Sericomyrmex* os maiores. Por outro lado, para os comprimentos do fêmur e do escapo, também foram obtidos menores valores para *Mycocepurus* e maiores para *Trachymyrmex*, porém a posição dos demais gêneros foi bastante diferente daquela da massa (ver Tabela 1.15).



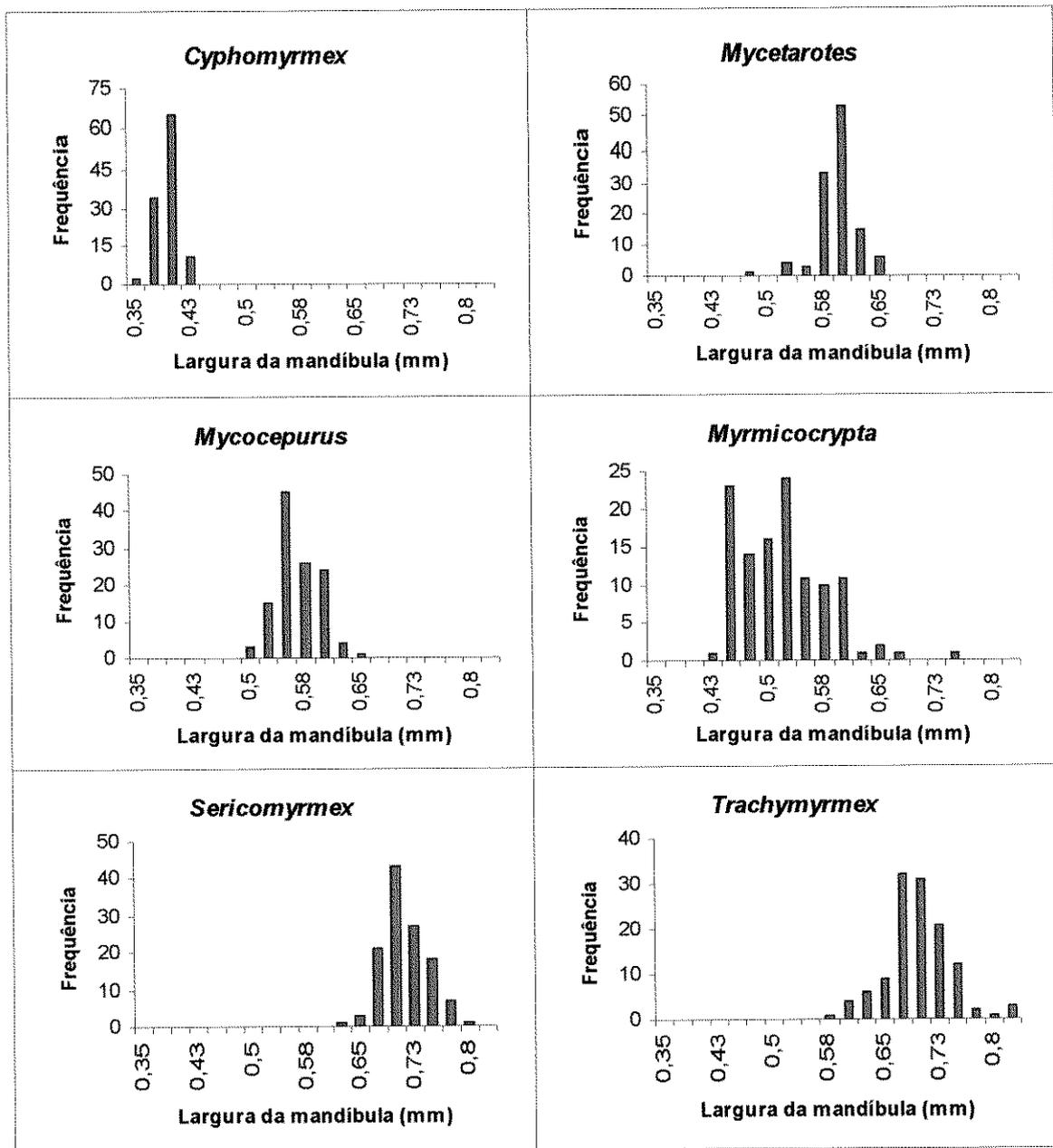
**Figura 1.1.** Número de operárias (A) e volume do jardim de fungo (B) das colônias de Attini primitivas como função do volume do murundu ( $y = 0,10x - 212,96$ ;  $r^2 = 0,57$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 22$  e  $y = 1,01x + 114,6$ ;  $r^2 = 0,82$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 22$ , respectivamente). Foram computados os dados de todos os gêneros com exceção de *Cyphomyrmex*.



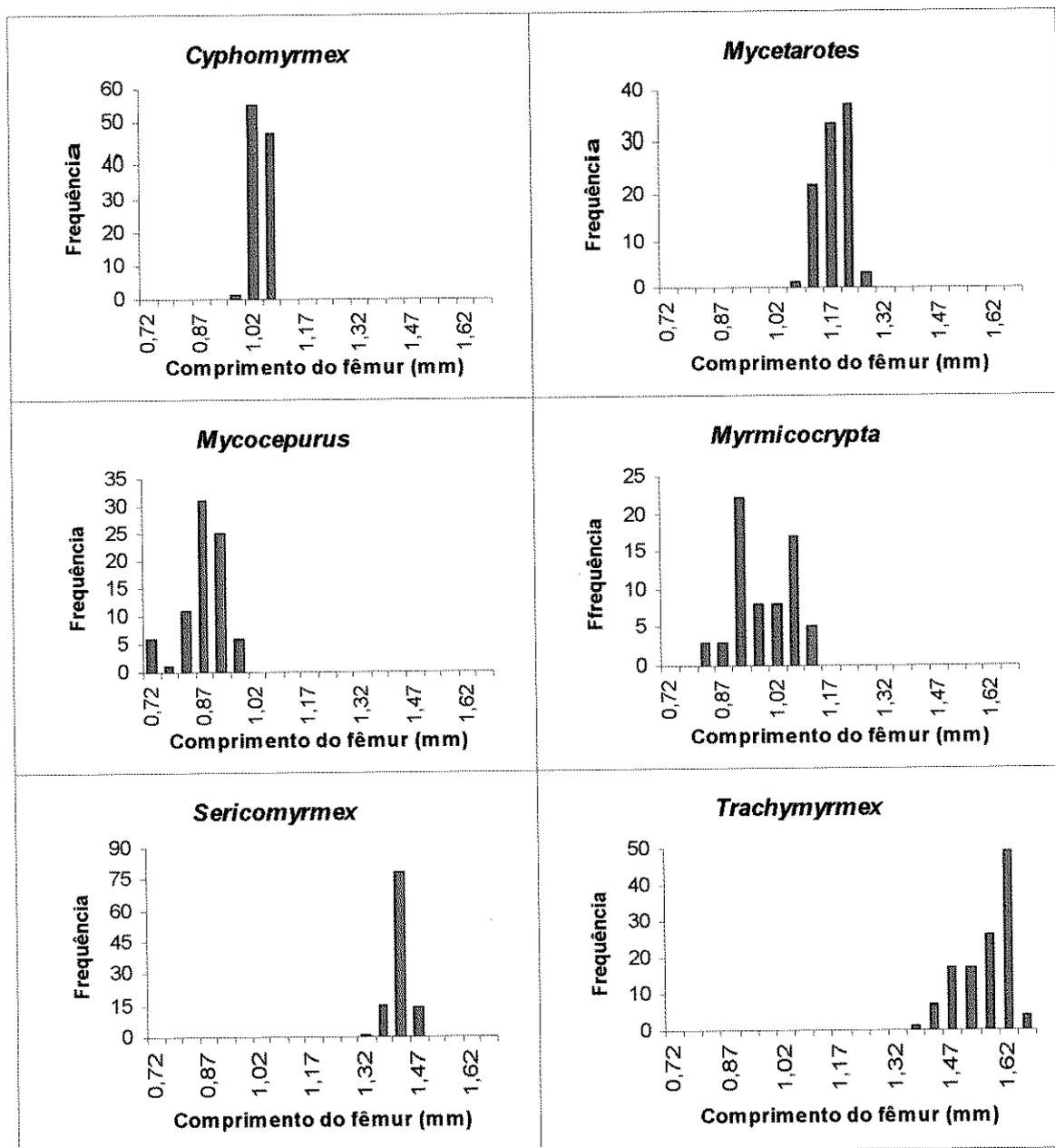
**Figura 1.2.** Distribuição de freqüência da massa (mg) das operárias de uma colônia de cada um dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP.



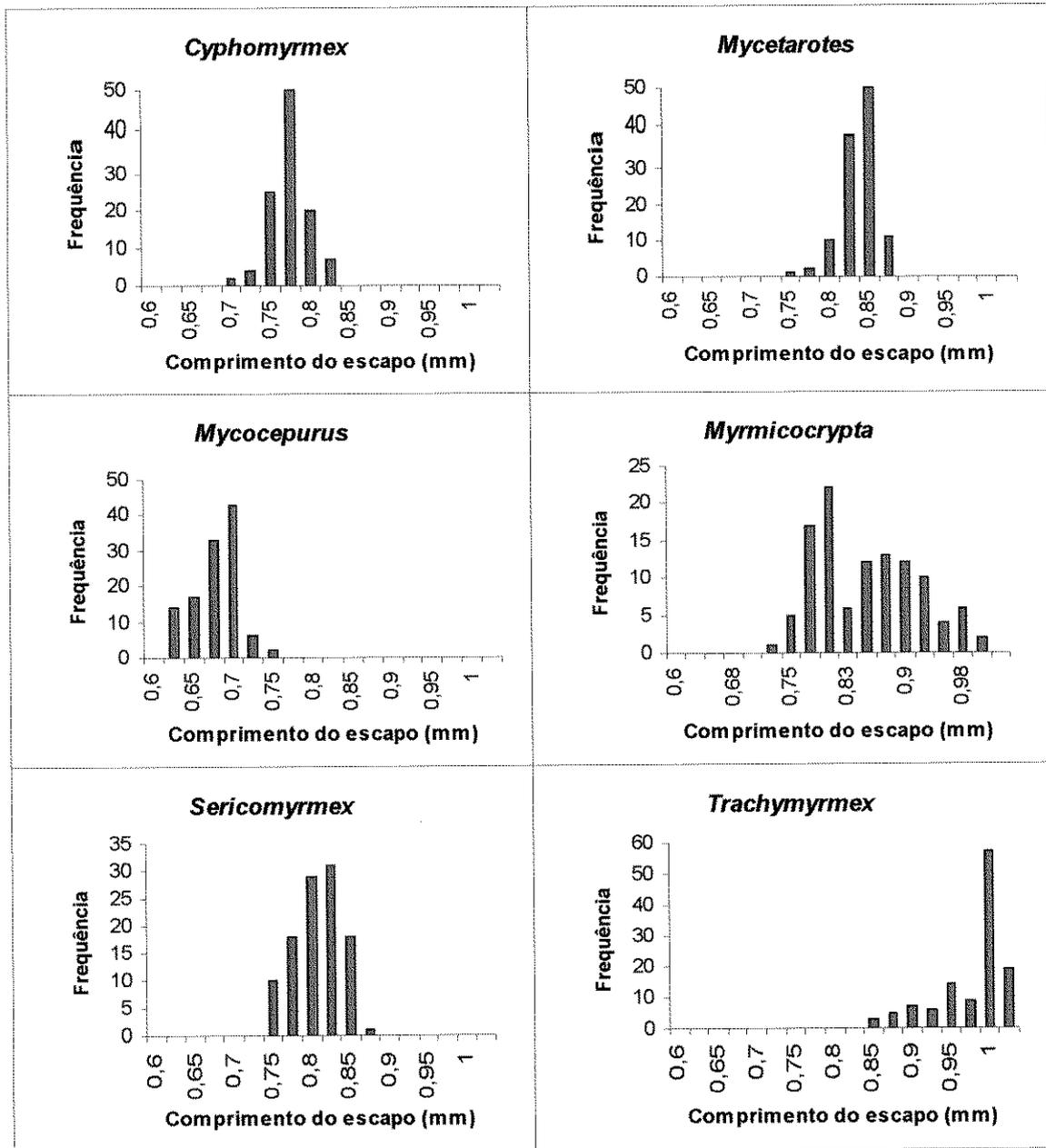
**Figura 1.3.** Distribuição de frequência da largura da cabeça entre os olhos (mm) das operárias de uma colônia de cada um dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP.



**Figura 1.4.** Distribuição de frequência da largura da mandíbula (mm) das operárias de uma colônia de cada um dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP.



**Figura 1.5.** Distribuição de freqüência do comprimento do fêmur (mm) das operárias de uma colônia de cada um dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP.



**Figura 1.6.** Distribuição de frequência do comprimento do escapo (mm) das operárias de uma colônia de cada um dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP.

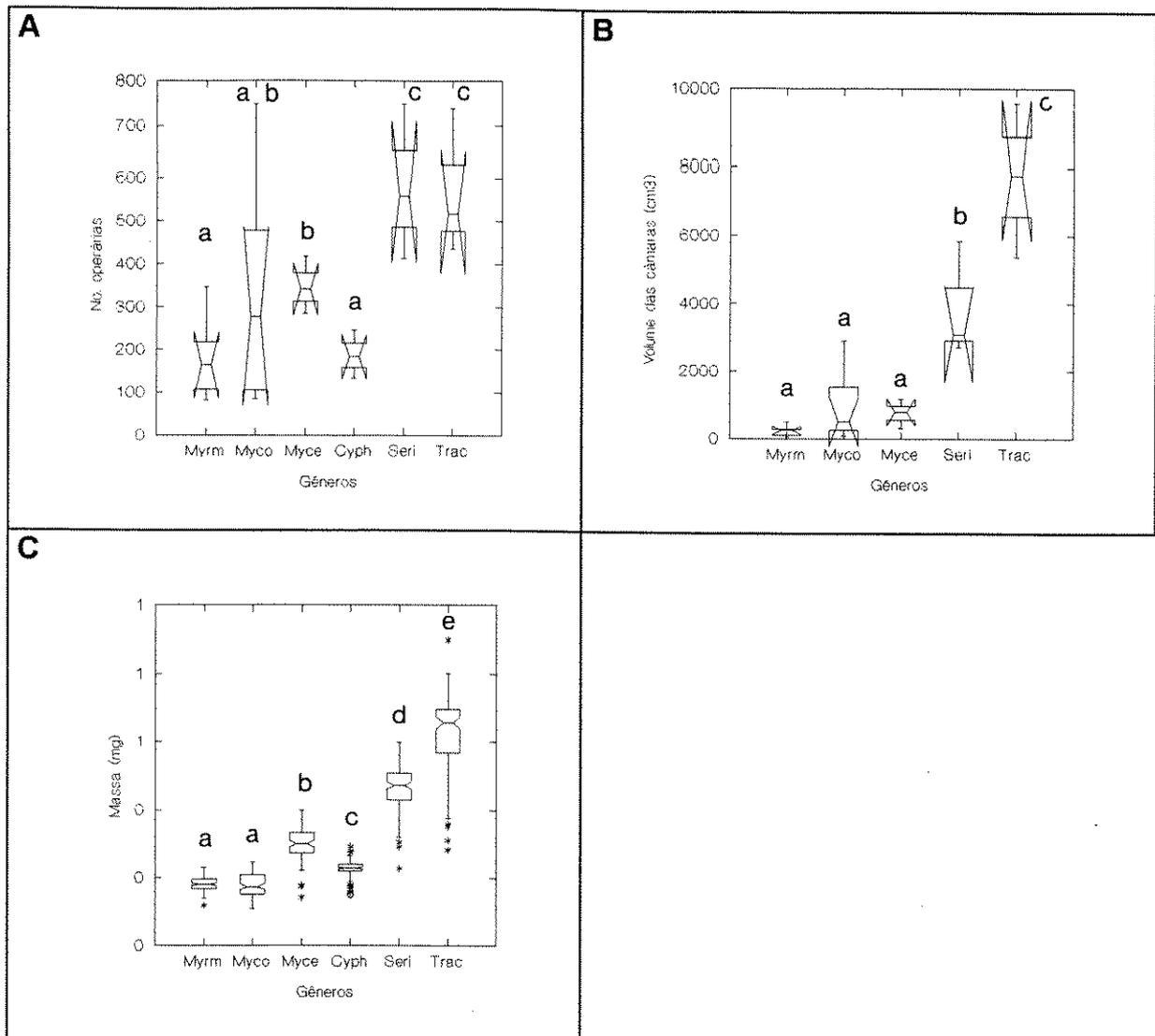
**Tabela 1.15.** Resultados das análises morfométricas dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu, SP. São apresentados  $\bar{X} \pm DP$  (N) em mg para a massa e em mm para as demais medidas.

Gêneros	Massa	Largura da cabeça entre os olhos	Largura da mandíbula	Comprimento do 3º fêmur	Comprimento do escapo
<i>Cyphomyrmex</i>	0,23 ± 0,02 (113)	0,60 ± 0,02 (113)	0,39 ± 0,02 (112)	1,01 ± 0,03 (104)	0,77 ± 0,02 (108)
<i>Mycetarotes</i>	0,30 ± 0,05 (115)	0,70 ± 0,03 (120)	0,58 ± 0,03 (120)	1,15 ± 0,04 (99)	0,82 ± 0,02 (114)
<i>Mycocepurus</i>	0,18 ± 0,03 (118)	0,67 ± 0,03 (120)	0,55 ± 0,03 (118)	0,85 ± 0,06 (79)	0,67 ± 0,03 (117)
<i>Myrmicocrypta</i>	0,18 ± 0,02 (115)	0,63 ± 0,06 (115)	0,51 ± 0,06 (115)	0,97 ± 0,09 (66)	0,84 ± 0,08 (115)
<i>Sericomyrmex</i>	0,47 ± 0,07 (121)	0,94 ± 0,03 (121)	0,71 ± 0,03 (121)	1,39 ± 0,03 (108)	0,80 ± 0,03 (107)
<i>Trachymyrmex</i>	0,63 ± 0,11 (124)	0,84 ± 0,07 (122)	0,69 ± 0,04 (122)	1,54 ± 0,07 (121)	0,97 ± 0,05 (122)

### 3.5. TENDÊNCIAS EVOLUTIVAS DENTRO DA TRIBO ATTINI

A Figura 1.7 mostra todos os registros de (A) número de operárias das colônias cujos ninhos foram escavados, (B) volume das câmaras destes ninhos, e (C) massa das operárias, ordenados conforme a seqüência evolutiva sugerida por Schultz & Meier (1995). Estas três variáveis foram escolhidas para mostrar as tendências para aumento do tamanho das colônias (Figura 1.7A), da complexidade estrutural dos ninhos (Figura 1.7B) e do tamanho corporal das operárias (Figura 1.7C), respectivamente, de acordo com a derivação dos gêneros dentro da tribo Attini. São apresentadas as medianas com os intervalos de confiança de 95%. Assim, intervalos de confiança não sobrepostos indicam diferenças significativas com  $P = 0,05$ .

De maneira geral, são constatadas todas as tendências acima citadas, embora as diferenças entre alguns gêneros não sejam significativas, por exemplo: *Myrmicocrypta* e *Mycocephurus* não são diferentes significativamente em nenhuma das três variáveis. A posição derivada do gênero *Cyphomyrmex* (cf. Schultz & Meier 1995) não respeita o padrão geral de aumento do tamanho das colônias (Figura 1.7A), e das operárias (Figura 1.7C), apresentando valores menores que *Mycetarotes* em ambos os casos. Além disto, seus ninhos são pouco complexos, inclusive sem câmaras definidas, não sendo possível incluí-lo nas comparações de estruturação dos ninhos (Figura 1.7B).



**Figura 1.7.** “Notched box plots” mostrando as tendências para aumento de (A) tamanho das colônias, (B) complexidade estrutural dos ninhos, e (C) tamanho das operárias, de acordo com a derivação dos gêneros (conforme seqüência evolutiva de Schultz & Meier 1995) dentro da tribo Attini. Em cada “box” a barra horizontal central corresponde à mediana, as barras horizontais superiores e inferiores aos quartis, as barras perpendiculares duplas ao intervalo de confiança (95%) da mediana, e as barras verticais aos registros. Legenda: \* : “outliers”; ° : “outliers” extremos; letras iguais: diferença não significativa; letras diferentes: diferença significativa com  $P = 0,05$ ; Myrm: *Myrmicocrypta*; Myco: *Mycocepurus*; Myce: *Mycetarotes*; Cyph: *Cyphomyrmex*; Seri: *Sericomyrmex* e Trac: *Trachymyrmex*.

#### 4. Discussão

O número de gêneros e espécies de Attini encontrados neste estudo foi o maior já registrado para uma mesma área. Dos 12 gêneros que compõem atualmente a tribo, seis deles foram amostrados na RMG, compreendendo um total de 19 espécies. Além destes, em duas ocasiões foram observadas operárias de uma espécie de *Apterostigma* na reserva, uma em área de cerrado e outra em campo, mas seus ninhos não foram encontrados e este gênero não foi incluído neste estudo. As cortadeiras, *Acromyrmex* e *Atta*, também são bastante comuns na RMG (obs. pes.). Andrade (1991) fez um levantamento das espécies de *Acromyrmex* do Estado de São Paulo e, apesar de não incluir a RMG no seu estudo, *A. balzani* e *A. laticeps nigrosetosus* foram encontradas no município vizinho de Mogi-Mirim. Quanto ao gênero *Atta*, Schoereder & Coutinho (1990) registraram a ocorrência de *A. sexdens rubropilosa* na RMG e *A. bisphaerica* em uma área de campo próxima a reserva. Assim, somente os gêneros *Mycetophylax*, *Mycetosorites* e *Pseudoatta* não apresentam registros para a região de Mogi-Guaçu. Contudo, como há registro de *Mycetophylax* para o Estado de São Paulo e de *Mycetosorites* para o de Santa Catarina (Kempf 1972, Mayhé-Nunes 1995), pode haver espécies de ambos os gêneros nesta região que, devido à raridade e/ou inconspicuidade destas formigas, ainda não foram coletadas. Para o gênero parasita *Pseudoatta*, não se têm dados sobre sua distribuição, bem como sobre qualquer outro aspecto da sua biologia, sendo difícil compará-lo aos demais gêneros da tribo. Desta maneira, este gênero será propositadamente omitido das discussões posteriores.

Apesar deste estudo não investigar padrões de distribuição das colônias, os gêneros e espécies amostrados parecem distribuir-se de acordo com o tipo de vegetação da área. O caso mais óbvio é o de *Mycetarotes*, em que todas as colônias marcadas foram encontradas em um raio de 5 m, na mata de galeria, próxima ao córrego de divisa. Além disto, a maioria das espécies de *Trachymyrmex* nidificou em áreas de campo, e de *Cyphomyrmex* e *Sericomyrmex*, em áreas de cerrado *sensu stricto*. As colônias de *Mycocepurus* e *Myrmicocrypta* foram encontradas em toda a reserva, com um predomínio no cerrado. Mayhé-Nunes (1995) fez uma revisão da distribuição geográfica de todos os gêneros de Attini e os agrupou da seguinte forma, de acordo com a capacidade de adaptação a distintas condições ambientais: (1) seguramente muito adaptáveis: *Acromyrmex*, *Atta*,

*Cyphomyrmex* (grupo *rimosus*) e *Trachymyrmex*, (2) provavelmente muito adaptáveis: *Mycetarotes*, *Mycetosorites* e *Sericomyrmex*, (3) especializados em matas: *Apterostigma*, *Cyphomyrmex* (grupo *strigatus*) e *Myrmicocrypta*, e (4) especializados em zonas áridas, com pouca vegetação: *Mycetophylax* e *Mycocephurus*.

A distribuição dos gêneros obtida neste estudo não concorda praticamente em nada com aquela sugerida por Mayhé-Nunes (1995). Entretanto, como mesmo frisou aquele autor, a distribuição de muitos gêneros de Attini é ainda desconhecida porque quase a metade das espécies descritas só é reportada na localidade-tipo. Isto se deve provavelmente ao pequeno tamanho e comportamento críptico destas formigas, além da sub-amostragem de muitas áreas da América do Sul, como toda região Andina, a Amazônia e os cerrados brasileiros (Mayhé-Nunes 1995). Assim, fica difícil discutir os padrões obtidos neste estudo, somente com base nas distribuições dos gêneros. Certamente existem muitas características particulares das espécies aqui amostradas, bem como da área de estudo, as quais geraram e têm mantido tal padrão de distribuição.

A composição demográfica das colônias cujos ninhos foram escavados foi relativamente semelhante entre os gêneros estudados. Apesar do número de operárias ter variado de 81 em *Myrmicocrypta* a 749 em *Sericomyrmex*, houve um predomínio em torno de uma a poucas centenas. Foram registradas mais que uma fêmea dealada nos gêneros *Mycocephurus*, *Myrmicocrypta*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*. Estes dados são muito relevantes dada a escassez de informação sobre a composição demográfica de colônias de Attini primitivas. Somente Weber (1972) fornece o número de indivíduos de diferentes castas em colônias de *Apterostigma*, *Cyphomyrmex*, *Myrmicocrypta*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*. As demais publicações sobre atíneos, quando abordam o tamanho das colônias, restringem-se a informação: pequena, média ou grande (Hölldobler & Wilson 1990, Mayhé-Nunes 1995). Assim, o presente estudo é o primeiro a fornecer dados sobre a composição demográfica de colônias de *Mycetarotes* e *Mycocephurus*, e para os gêneros *Mycetophylax* e *Mycetosorites*, ainda não se tem registros na literatura. Para *Acromyrmex* e *Atta*, Fowler *et al.* (1986a) apresentam uma boa revisão, com um grande número de colônias cujos ninhos foram escavados e os dados demográficos coletados.

Segundo Weber (1972) e Fowler *et al.* (1986a), as colônias de *Apterostigma* (40-103 operárias; até três fêmeas dealadas) e *Cyphomyrmex* (20-300 operárias; 44 fêmeas dealadas) são as menores dentro da tribo, enquanto que *Acromyrmex* (100-270 mil operárias) e *Atta* (2,5-800 milhões de operárias), as maiores. Não são fornecidos os números de fêmeas dealadas de *Acromyrmex* e *Atta*, mas já foi registrado mais que uma fêmea em ambos os gêneros (Fowler *et al.* 1986a). Os demais gêneros *Myrmicocrypta* (100-1558 operárias; duas fêmeas dealadas), *Sericomyrmex* (200-1621; sem número de fêmeas dealadas) e *Trachymyrmex* (117-1763; 43 fêmeas dealadas) apresentam tamanhos intermediários, porém muito mais próximos de *Apterostigma* e *Cyphomyrmex* que de *Acromyrmex* e *Atta* (Weber 1972).

Conforme este estudo e dados da literatura, colônias de muitos gêneros de Attini primitivas apresentam mais que uma fêmea dealada mesmo depois de adultas. No entanto, não se sabe se esta poliginia é funcional ou não. Todas as fêmeas dealadas podem estar contribuindo na postura de ovos da colônia, e então a poliginia seria funcional (Hölldobler & Carlin 1985). Em outros casos, apesar da existência de várias fêmeas dealadas, pode existir uma hierarquia de dominância, onde somente uma ou poucas fêmeas colocam ovos. Nestes casos as colônias seriam monogínicas ou oligogínicas funcionais, respectivamente (Hölldobler & Wilson 1977). A poliginia funcional já foi demonstrada para vários gêneros das subfamílias: Dolichoderinae, Formicinae, Myrmeciinae, Myrmicinae e Ponerinae, tanto através da observação da postura de ovos, como pela identificação eletroforética de aloenzimas nas operárias (Hölldobler & Wilson 1990). Já a monoginia funcional é bem mais rara, sendo registrada somente para os gêneros *Formicoxenus*, *Leptothorax* e *Solenopsis* (Hölldobler & Wilson 1990). Infelizmente, para a tribo Attini, não existe este tipo de dado na literatura, provavelmente devido a dificuldade em manter as colônias em laboratório e/ou observação das fêmeas em meio ao jardim de fungo (obs. pes.).

Da mesma forma, também não se sabe se as colônias estudadas foram fundadas por fêmeas associadas (pleometrose) ou se as fêmeas supranumerárias foram adotadas depois que as colônias já eram adultas (ver Hölldobler & Wilson 1977). Segundo Fowler *et al.* (1986a), a maioria das espécies de *Acromyrmex* e *Atta* são formadas por uma única fêmea (haplometrose). Entretanto, há registros de

pleometrose para colônias destes gêneros (Mintzer 1987, Rissing *et al.* 1989, Diehl-Fleig & Araújo 1996). A haplometrose, seguida pela monoginia, resulta em alto grau de parentesco da colônia, favorecendo a manutenção e evolução do comportamento social através da seleção de parentesco (Hölldobler & Wilson 1990). No entanto, em áreas com alta densidade de ninhos, é difícil para as fêmeas fundadoras encontrarem sítios apropriados para nidificação e, nestes casos, a pleometrose pode trazer vantagens às fêmeas que cooperam na formação do novo ninho (Tschinkel & Howard 1983).

Diehl-Fleig & Araújo (1996), verificaram experimentalmente que o forrageamento de fêmeas fundadoras individuais de *Acromyrmex striatus* foi maior que o de pares de fundadoras, e que não há forrageamento em grupos de fundadoras. Segundo aqueles autores, em associações pleométricas o crescimento do jardim de fungo é maior, devido a maior quantidade de reserva e ovos tróficos das fêmeas fundadoras, tornando o forrageamento desnecessário. Além disso, Mintzer (1987) mostrou que colônias de *Atta texana* fundadas por pleometrose produziram mais operárias, os jardins de fungo foram mais desenvolvidos e a taxa de sobrevivência foi maior do que em colônias haplométricas. Desta maneira, parece que para a tribo Attini existem vantagens adicionais à pleometrose, principalmente durante a fase inicial das colônias. Apesar de não se saber se as colônias de espécies de Attini são poligínicas funcionais ou não, a pleometrose não deve ser rara e fêmeas adicionais são mantidas, mesmo em colônias maduras.

Como a maioria dos artigos sobre atíneos primitivos são descrições de espécies, freqüentemente são descritos os locais onde os ninhos foram encontrados e, assim, existem muitas informações sobre o padrão de nidificação destas formigas. A nidificação superficial parece ser um caráter primitivo dentro da tribo (Kusnezov 1963). Conforme os dados obtidos, dos quatro gêneros candidatos a mais primitivo da tribo Attini - *Apterostigma*, *Cyphomyrmex*, *Mycocepurus* e *Myrmicocrypta* (Kusnezov 1963, Weber 1982) - *Cyphomyrmex* seria o mais provável, uma vez que seus ninhos foram os mais superficiais, encontrados inclusive em meio ao folhiço. Segundo Mayhé-Nunes (1995), além de *Cyphomyrmex*, o gênero *Apterostigma* também nidifica superficialmente, e ambos apresentam estreita relação com madeira, apoiando a hipótese de Forel (1902) de

que o ancestral da tribo vivia em madeira podre. Quanto a *Mycocephurus* e *Myrmicocrypta*, os ninhos escavados foram bastante profundos, e inclusive apresentando mais que uma câmara, dado este inédito na literatura (ver revisões em Weber 1972, 1982, Hölldobler & Wilson 1990, Mayhé-Nunes 1995). Para *Mycetarotes*, as profundidades encontradas neste estudo, entre 10 e 16 cm, foram bem menores que as disponíveis na literatura, entre 90 e 115 cm (Mayhé-Nunes 1995). Isto pode ser devido a sua proximidade ao córrego de divisa da reserva, o qual torna o nível da água no solo muito alta, limitando a profundidade das câmaras dos ninhos. Os ninhos de *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* foram os mais profundos e também apresentaram mais que uma câmara. Os dois gêneros de Attini primitivas não amostrados, *Mycetophylax* e *Mycetosorites*, nidificam a profundidades semelhantes a *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* e também apresentam mais que uma câmara (Wheeler 1907, Weber 1972, Mayhé-Nunes 1995). Mas, ainda assim, são pouco complexos se comparados aos de espécies de *Acromyrmex* e *Atta*, os quais podem atingir profundidades e dimensões gigantescas (Gonçalves 1961, Mariconi 1970).

Quanto aos jardins de fungo, Weber (1982) comentou que os atíneos apresentam muitas similaridades, ainda que a forma na qual eles são dispostos nas câmaras sejam diferentes. Neste estudo foram registrados três tipos básicos de jardins de fungo: (1) pequenos pedaços de substrato envolto por fungo, sem uma câmara definida (*Cyphomyrmex*), (2) jardins laminares pendendo ao teto das câmaras ou às raízes de plantas (*Mycetarotes*, *Mycocephurus* e *Myrmicocrypta*), e (3) jardins amórficos apoiados ao fundo das câmaras (*Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*). Estes dados estão de acordo com a literatura, sendo que para *Cyphomyrmex* também há registros de jardins pendurados ao teto ou a raízes e apoiados ao fundo da câmara (Wheeler 1907, Weber 1941, 1946, Kempf 1964, 1965).

Quanto aos gêneros não amostrados, *Apterostigma* apresenta jardins de fungo muito variáveis. Já foram registrados ninhos expostos à superfície do solo (Mayhé-Nunes 1995), sob casca de árvores a mais de um metro de altura do solo (Weber 1941), dentro de troncos, bambus, folhas de bromélias e palmeiras e frutos de lecitidáceas (Wheeler 1911, Weber 1937a, 1938b, 1945, 1972), sob o solo, pendurados a raízes e pedras (Weber 1937b, 1945, 1946, Mayhé-Nunes 1995), e apoiados ao fundo das câmaras (Mayhé-Nunes 1995). *Acromyrmex* e *Atta*

apresentam jardins normalmente apoiados ao fundo da câmara (Weber 1937b, 1938a, Autuori 1942, Gonçalves 1961, Mariconi 1970, Mayhé-Nunes 1995), embora, existam registros excepcionais de jardins pendurados a raízes (Mayhé-Nunes 1995). Por fim, em *Mycetophylax* os jardins são apoiados ao fundo da câmara (Wheeler 1907), enquanto em *Mycetosorites*, pendurados a raízes (Weber 1972, Mayhé-Nunes 1995).

A função da manutenção de jardins de fungo pendurados é um tema aberto a especulações, uma vez que não se encontram investigações na literatura (Mayhé-Nunes 1995). Baseado no fato de que *Apterostigma* e *Cyphomyrmex* podem ou não pendurar seus jardins ao teto ou à raízes de plantas, e que este comportamento é comum para outros gêneros mais primitivos como *Mycetarotes*, *Mycocephurus* e *Myrmicocrypta*, sugere-se que este caráter seja primitivo, corroborando a hipótese de Garling (1979) de que os atíneos iniciaram o cultivo de fungo através de repetidos encontros com fungos ectomicorrízicos.

O tamanho do murundu dos ninhos escavados apresentou relação positiva e significativa tanto com o tamanho dos jardins de fungo, quanto com o número de operárias. A relação foi mais forte para o volume do jardim de fungo, provavelmente porque tanto o tamanho do murundu quanto o do jardim, foram calculados como o volume de um paralelepípedo, tornando suas medidas mais similares. Relações positivas entre o tamanho da colônia e o volume ou área do ninho já foram demonstradas para *Acromyrmex* e *Atta* (Fowler *et al.* 1986a, Hölldobler & Wilson 1990) e têm uma importância prática porque permitem que se estime o tamanho das colônias, sem a necessidade de escavar os ninhos. As colônias do gênero *Cyphomyrmex* não foram incluídas no cálculo da relação tamanho do murundu-tamanho da colônia, uma vez que seus ninhos não apresentam câmaras definidas nas quais estão contidos os jardins de fungo, não existindo, portanto, murundus nos orifícios de entrada/saída dos ninhos.

Quanto ao tamanho das operárias, todos os gêneros apresentaram distribuições unimodais para todos os parâmetros medidos, indicando monomorfismo das operárias, inclusive naqueles gêneros mais derivados dentre os atíneos primitivos, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*. Entretanto, nem sempre os menores e maiores valores de cada medida foram apresentados pelos mesmos gêneros. Por exemplo, segundo a massa e os comprimentos do fêmur e escapo,

*Mycocepurus* apresenta os menores valores e *Trachymyrmex* os maiores. Já para a largura de cabeça e mandíbula, *Cyphomyrmex* tem as menores médias e *Sericomyrmex* as maiores. Isto se dá por causa do crescimento alométrico de certas partes do corpo. Em *Sericomyrmex*, assim como em *Acromyrmex* e *Atta*, a cabeça das formigas é fortemente cordiforme e, apesar do tamanho do corpo ser menor que *Trachymyrmex*, as larguras da cabeça e da mandíbula são maiores.

Conforme revisão da literatura, não existe medida uniformemente utilizada para estimar o tamanho das operárias da tribo Attini. O tamanho total do corpo, utilizado nos artigos de Kempf (1963-1965) e de Weber (1937a-1946), foi o parâmetro utilizado para o maior número de espécies e gêneros, e mais indicado para comparações, apesar de não haver informações para *Atta*, *Mycetarotes*, *Mycetophylax* e *Mycetosorites*. Para espécies de *Atta*, já foram medidas a massa (Wetterer 1991, 1994a, b), a largura da cabeça (Wilson 1983b, 1985, Fowler *et al.* 1986a, Kaspari 1993, 1996) e os comprimentos da perna (tíbia + fêmur; Wetterer 1991) e da tíbia (Fowler *et al.* 1986a). Para o gênero *Mycetarotes* os dados aqui apresentados são inéditos na literatura, e para *Mycetophylax* e *Mycetosorites*, ainda não existe informação disponível.

Segundo esta revisão, a amplitude de tamanho total do corpo em milímetros dos gêneros de Attini é a seguinte: *Acromyrmex* de 2,0 a 7,0 (Weber 1937a, 1938b, Fowler *et al.* 1986a); *Apterostigma* de 2,5 a 5,8 (Weber 1937a, 1938b, 1940); *Cyphomyrmex* de 1,0 a 4,8 (Weber 1938b, 1957, Kempf 1964, 1965); *Mycocepurus* de 1,7 a 4,0 (Weber 1937a, 1938b, 1940, Kempf 1963); *Myrmicocrypta* de 1,7 a 3,6 (Weber 1937a, 1938b, 1946); *Sericomyrmex* de 2,8 a 5,0 (Weber 1937a, 1938b) e *Trachymyrmex* de 1,9 a 5,0 (Weber 1937a, 1938b, 1940, 1945, 1946). Apesar das amplitudes serem grandes, uma vez que foram incluídas diferentes espécies de cada gênero, comparando-se os valores mínimos e máximos com os dados obtidos neste estudo, pode-se agrupar os gêneros em: (1) pequenos (*Cyphomyrmex*, *Mycocepurus* e *Myrmicocrypta*), (2) médios (*Apterostigma*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*), e (3) grandes (*Acromyrmex* e *Atta*). Os demais gêneros, *Mycetarotes*, *Mycetophylax* e *Mycetosorites*, provavelmente enquadram-se no segundo grupo, contudo é difícil saber a sua posição ao certo. *Acromyrmex* e *Atta* são os gêneros mais polimórficos, sendo que em *Acromyrmex* o polimorfismo é monofásico e em *Atta* é difásico (Fowler *et al.* 1986a). Segundo Hölldobler e Wilson

(1990), o gênero *Trachymyrmex* apresenta espécies levemente polimórficas, o que não parece ser o caso da espécie de *Trachymyrmex* amostrada neste estudo.

Quanto as tendências sugeridas por Hölldobler & Wilson (1990), parece haver de fato um aumento do tamanho das colônias, da complexidade estrutural dos ninhos e do corpo das operárias, de acordo com a derivação dos gêneros dentro da tribo Attini. Somente a posição do gênero *Cyphomyrmex* não respeita os padrões gerais de aumento do tamanho das colônias e das operárias, uma vez que seus valores são menores que *Mycetarotes* em ambos os casos. Além disto, seus ninhos são pouco complexos, inclusive sem câmaras definidas, não sendo possível incluí-lo nas comparações de estruturação dos ninhos. Se Schultz & Meier (1995) estiverem certos, e o cultivo de levedura for derivado dentro da tribo, existem duas explicações para o fato de *Cyphomyrmex* fugir do padrão geral. A primeira seria que a espécie estudada não é representativa para o gênero. A outra alternativa seria que, devido ao cultivo de levedura, *Cyphomyrmex* teria sofrido pressões seletivas diferentes dos demais gêneros da tribo, os quais cultivam micélio.

De qualquer forma, mais espécies de atíneos primitivos precisam ser estudadas para se chegar a conclusões mais embasadas sobre a posição de cada gênero dentro da tribo. Além disto, as tendências foram constatadas, porém, o aumento do tamanho das colônias, da complexidade estrutural dos ninhos e do corpo das operárias, não é gradual e contínuo. Quando considerada toda a amplitude de variação destes parâmetros dentro da tribo Attini, os atíneos primitivos são relativamente similares entre si e bastante menores que *Acromyrmex* e *Atta*. É possível que este hiato entre os atíneos primitivos e as formigas cortadeiras seja preenchido conforme mais espécies forem sendo estudadas. No entanto, acredita-se que algum evento na história evolutiva da tribo Attini, possivelmente a utilização maciça de folhas, proporcionou a *Acromyrmex* e *Atta* atingir tais níveis de complexidade na estruturação das colônias e dos ninhos, tornando-as organismos com tão grande sucesso.

**Capítulo II:****ECOLOGIA DE FORRAGEAMENTO DE ATTINI PRIMITIVAS EM VEGETAÇÃO DE  
CERRADO I: CICLOS DE ATIVIDADE E QUANTIDADE DE  
SUBSTRATO COLETADO À FUNGICULTURA****Resumo**

Como o forrageamento de atíneos primitivos é praticamente desconhecido, o objetivo deste capítulo foi coletar dados sobre os ciclos de atividade dos gêneros estudados. Três colônias da espécie mais abundante de cada gênero foram monitoradas durante períodos de 24 h, durante as estações seca/fria e chuvosa/quente. Foi contado o número de formigas entrando e saindo dos ninhos em intervalos de 15 min/2h, e coletada a carga trazida pelas forrageadoras em intervalos de 5 min/2h. Tanto a atividade das formigas quanto o material trazido ao ninho apresentaram um padrão unimodal ao longo do dia. *Cyphomyrmex* foi o único gênero com padrão de atividade noturno em ambas as estações. Os demais gêneros apresentaram um pico de atividade diurno na estação seca/fria, e crepuscular ou noturno na chuvosa/quente. Para todos os gêneros, a atividade das colônias foi mais influenciada pela temperatura do que pela umidade do ar, sendo que o pico de forrageamento foi em torno de 25-30°C. Não foi registrada atividade dos atíneos com temperaturas inferiores a 10°C e superiores a 35°C. A exceção de *Cyphomyrmex* e *Myrmicocrypta*, os gêneros coletaram significativamente mais substrato na estação chuvosa/quente. As menores quantidades de substrato foram coletadas por *Mycetarotes* em ambas as estações, enquanto as maiores, por *Cyphomyrmex* na estação seca/fria e por *Mycocephurus* na chuvosa/quente. Como a carga individual foi função do tamanho das operárias, sugere-se que, aliada à tendência para aumento do tamanho do corpo das formigas, exista uma tendência para aumento da carga individual das forrageadoras, conforme a derivação dos gêneros dentro da tribo Attini.

## 1. Introdução

Estudos sobre a ecologia de forrageamento das formigas cortadeiras *Acromyrmex* e *Atta* datam desde antes de Wallace (1891). Recentemente, este assunto tem sido alvo de um número de pesquisadores, que estudaram várias espécies de *Acromyrmex* (Gamboa 1975, 1976, Fowler 1979, Fowler & Robinson 1979a, Fowler *et al.* 1986b) e *Atta* (Cherrett 1968, 1972, Lewis *et al.* 1974a, b, Rockwood 1975, 1976, Wilson 1980a, b, 1983a, b, Wetterer 1990, 1991, 1994a, b, Wirth *et al.* 1997). Entretanto, apesar de tantas investigações sobre estes dois gêneros, não existe qualquer informação sobre a ecologia de forrageamento das espécies de atíneos mais primitivas.

O forrageamento das formigas cortadeiras pode ser dividido em três aspectos básicos: (1) a distribuição espacial e o comportamento das formigas nas trilhas de forrageamento, (2) os ciclos de atividade durante períodos de 24 h, e (3) o tipo e a quantidade de vegetação coletada pelas forrageadoras. Estes tópicos têm sido estudados extensivamente em trabalhos de campo (Hodgson 1955, Cherrett 1968, 1972, Rockwood 1975, 1976, Vasconcelos 1990, Wirth *et al.* 1997) e em laboratório (Barrer & Cherrett 1972, Wilson 1980a, b, 1983a, b, Schoereder & Coutinho 1991) e alguns padrões comportamentais foram estabelecidos, principalmente para *Atta*. Entretanto, os resultados obtidos em estudos sobre os ciclos de forrageamento e o substrato coletado são confusos e as formigas aparentemente comportam-se inconsistentemente (Hölldobler & Wilson 1990).

Neste capítulo são apresentados aspectos básicos do forrageamento de atíneos primitivos, comparando-os àqueles obtidos para os gêneros *Acromyrmex* e *Atta*. Foram investigados: o período do dia em que colônias dos diferentes gêneros estão ativas, como varia a atividade de forrageamento ao longo do dia nas diferentes estações do ano, qual a quantidade de substrato à fungicultura é coletado pelas colônias e qual a carga individual das forrageadoras.

## 2. Material e Métodos

### 2.1. CICLOS DE ATIVIDADE

Para conhecer o padrão de atividade ao longo do dia dos atíneos estudados, três colônias (também da espécie mais abundante de cada gênero) foram monitoradas por períodos de 24 h. Foram escolhidos ninhos próximos para possibilitar o monitoramento das três colônias durante o mesmo período de 24 h. Os ciclos foram iniciados sempre às 8:00 h, em dias ensolarados, e finalizados na mesma hora do dia seguinte. Foi contado o número de formigas entrando e saindo do ninho durante 15 min/2h, totalizando 12 intervalos de amostragem para cada colônia. A fim de verificar se existe correlação entre a atividade das formigas e os parâmetros climáticos, foram medidas a temperatura e a umidade relativa do ar com o auxílio de um higrômetro. As medidas foram feitas próximas aos ninhos monitorados, a 2 cm do solo, durante o primeiro minuto de cada intervalo de amostragem. Para investigar se existem variações sazonais no padrão de atividade das formigas, este método foi aplicado para as mesmas colônias durante as estações seca/fria e chuvosa/quente. A tabela 2.1 mostra as datas e colônias monitoradas durante ambas estações.

### 2.2. SUBSTRATO COLETADO À FUNGICULTURA

A fim de separar as atividades de limpeza do ninho e forrageamento, bem como estimar a quantidade de material utilizado à fungicultura, também coletou-se o material trazido ao ninho pelas formigas, nos mesmos períodos de 24 h. Após a contagem do número de formigas entrando e saindo do ninho, foi coletada a carga das operárias durante 5 min/2 h, obtendo-se também 12 intervalos de amostragem para cada colônia. Estudos prévios tem demonstrado que amostragens de 1 min/2 h já são representativas para quantificar o forrageamento de *Atta* (Hodgson 1955, Rockwood 1975, 1976, Wirth *et al.* 1997), e de 3 min/2 h para *Acromyrmex* (Fowler & Robinson 1979a). Como o fluxo de formigas e o tamanho das operárias de *Acromyrmex* e *Atta* são maiores que dos atíneos primitivos, acredita-se que amostragens de 5 min/2 h sejam o suficiente para quantificar o forrageamento destas formigas, gerando o mínimo de perturbação possível devido à retirada da carga. Toda a carga trazida pelas formigas foi cuidadosamente retirada de suas

**Tabela 2.1.** Datas do monitoramento por 24 h das colônias dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP.

Espécies	Colônias	Datas das observações	
		Estação seca/fria	Estação chuvosa/quente
<i>Cyphomyrmex grupo rimosus</i> sp. 2	C65	30/08/96	07/03/97
	C236	30/08/96	07/03/97
	C314	30/08/96	07/03/97
<i>Mycetarotes parallelus</i>	C176	18/06/96	25/03/97
	C330	18/06/96	25/03/97
	C316	18/06/96	25/03/97
<i>Mycocepurus goeldi</i>	C86	25/05/96	06/12/96
	C88	25/05/96	06/12/96
	C107	25/05/96	06/12/96
<i>Myrmicocrypta</i> sp.	C322	10/07/96	18/01/97
	C321	10/07/96	18/01/97
	C323	10/07/96	18/01/97
<i>Sericomyrmex</i> sp.	C144	22/07/96	12/02/97
	C315	22/07/96	12/02/97
	C331	22/07/96	12/02/97
<i>Trachymyrmex</i> sp. 4	C192	22/06/96	16/11/96
	C80	22/06/96	16/11/96
	C189	22/06/96	16/11/96

mandíbulas e guardada em vidros, os quais foram acondicionados em uma caixa de isopor e levados para o laboratório. Lá, as cargas, individualizadas por colônia e intervalo de amostragem, foram pesadas em balança CAHN H51 AR, até 0,01 mg. Para investigar se existem variações sazonais na quantidade de material coletado, este método também foi aplicado para as mesmas colônias durante as estações seca/fria e chuvosa/quente.

Para estimar o material total coletado por cada colônia amostrada ao longo de todo o dia, usou-se a seguinte equação (segundo Wirth *et al.* 1997):

$$T_d = \sum [(t_1 + t_0 / 2) \cdot 24]$$

onde:

$T_d$  = material coletado ao longo do dia;

$t_1$  = material trazido no intervalo de 5 min;

$t_0$  = material trazido no intervalo anterior.

Com a finalidade de verificar se este método se adequa ao padrão de atividade dos atíneos primitivos, uma vez que foi desenvolvido para *Atta*, foi feita uma análise de regressão entre a quantidade de material trazido durante os 5 min de pico de atividade e a quantidade total diária, calculado através da equação.

### 2.3. RELAÇÕES ENTRE A CARGA E O TAMANHO DAS FORMIGAS

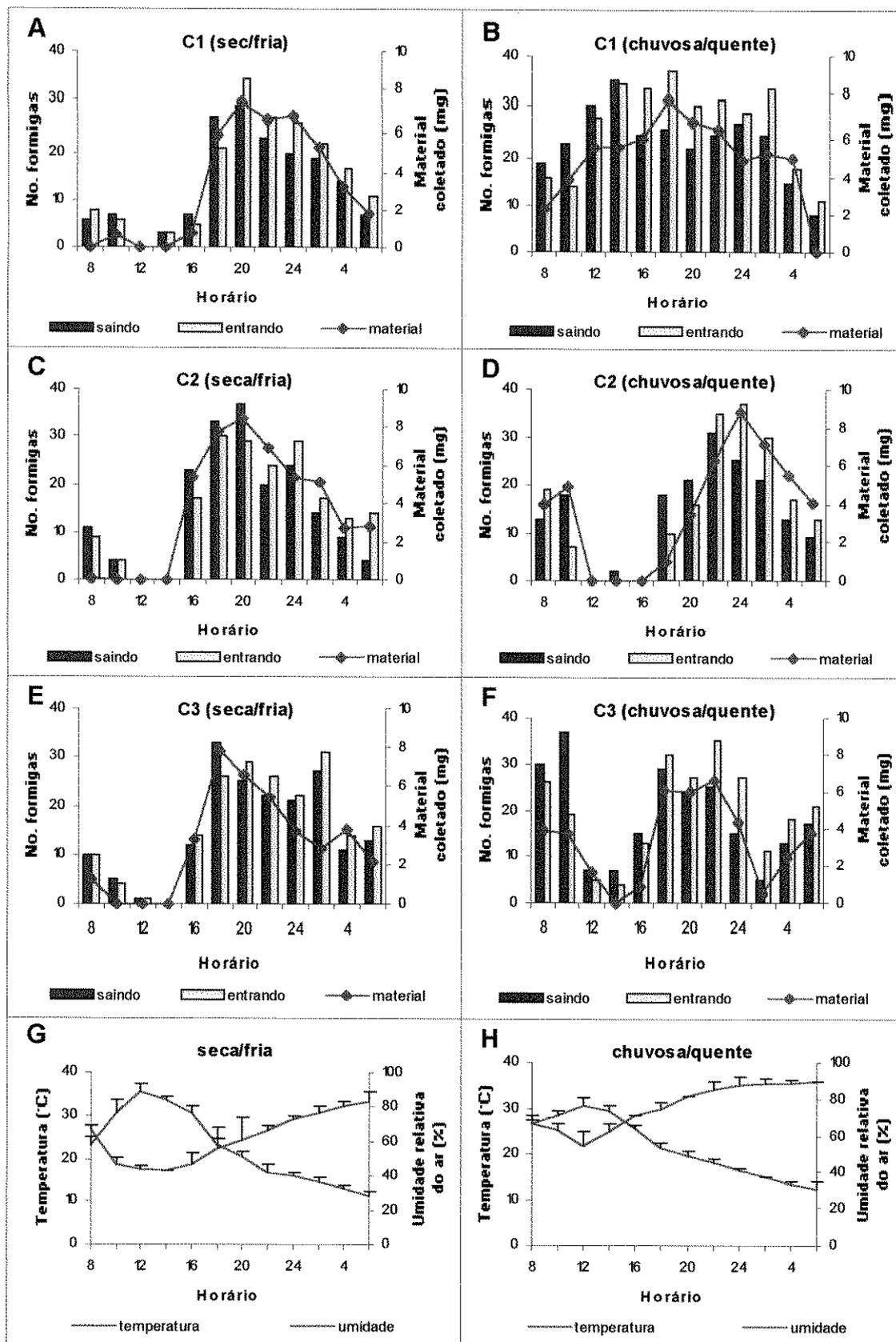
A fim de conhecer a carga individual dos gêneros estudados e investigar se existe relação com tamanho das forrageadoras, foram feitas análises de regressão entre estas duas variáveis. Primeiramente, como não foi medida a carga individual das formigas, e tampouco esta informação está disponível na literatura, utilizou-se para tal a razão entre o material trazido nos 5 min de pico de atividade das colônias monitoradas durante 24 h, e o número de formigas que entraram no ninho neste mesmo intervalo de tempo. Para a comparação entre os gêneros ser possível, usou-se como premissa que a proporção entre operárias entrando no ninho com e sem carga é igual para todos. Assim, obteve-se a carga de uma operária para cada uma das colônias monitoradas e calculou-se a média para cada gênero. As análises de regressão foram feitas utilizando os valores médios dos parâmetros de tamanho mostrados no Capítulo I e a carga individual média dos gêneros.

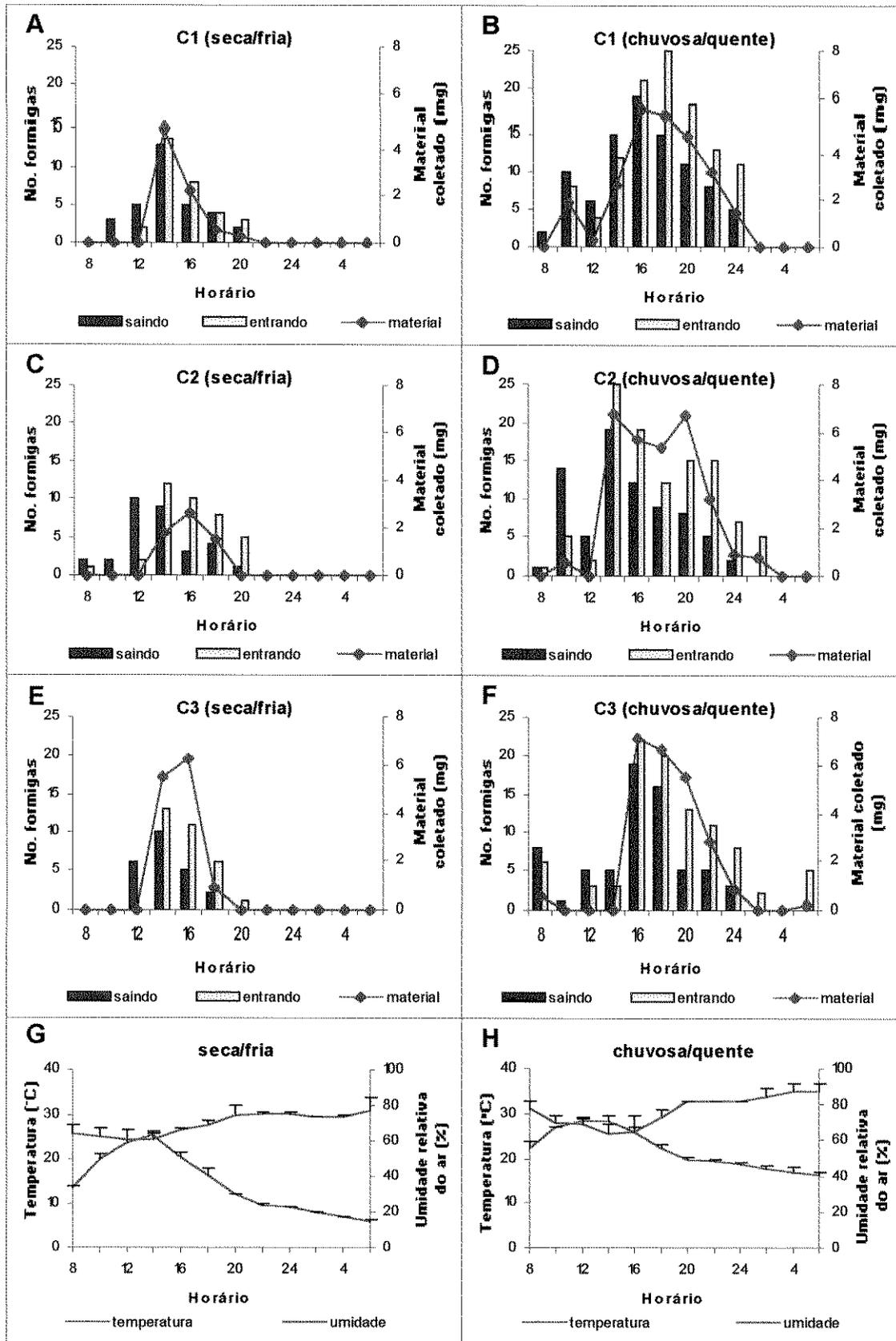
### 3. Resultados

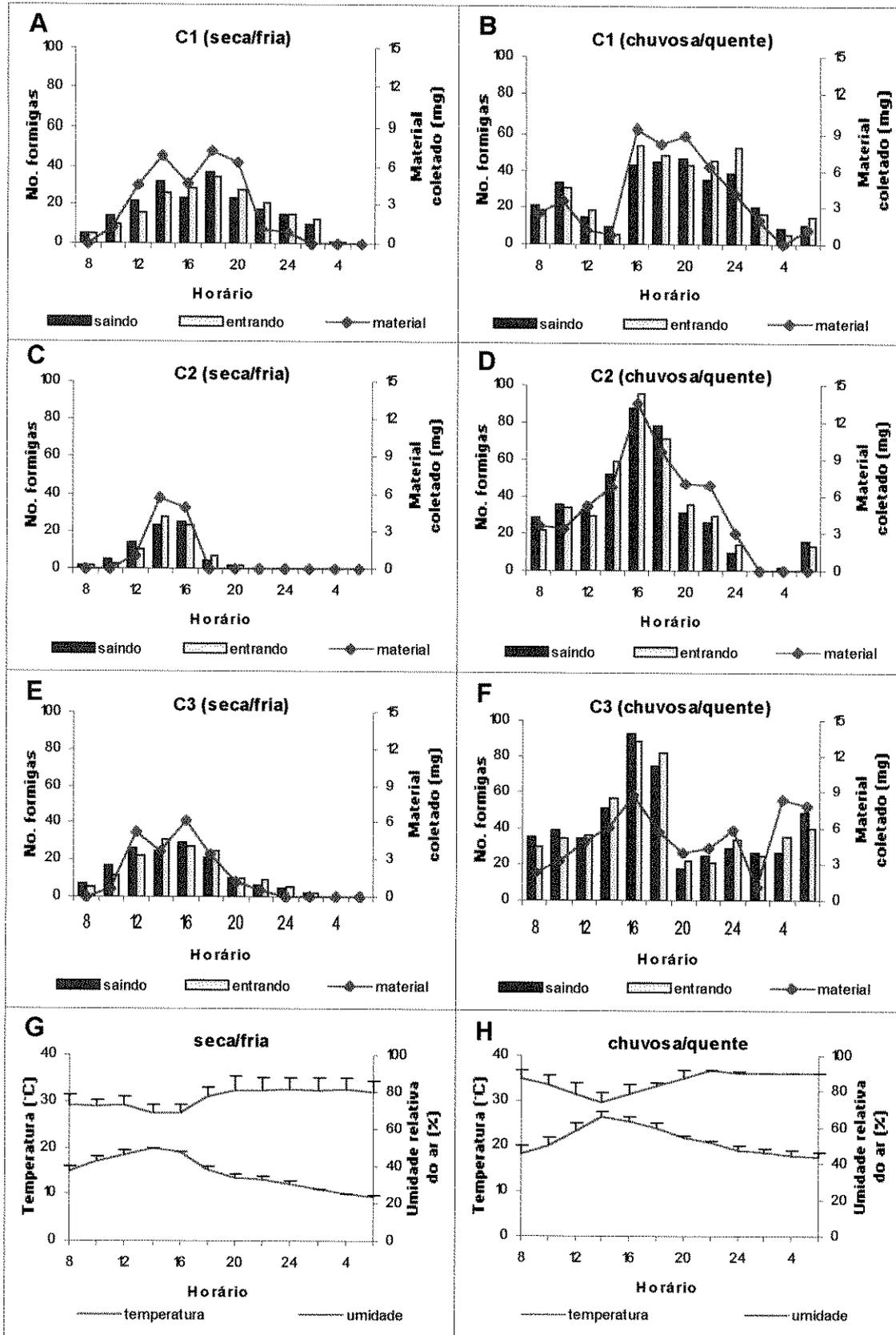
#### 3.1. CICLOS DIÁRIOS DE ATIVIDADE

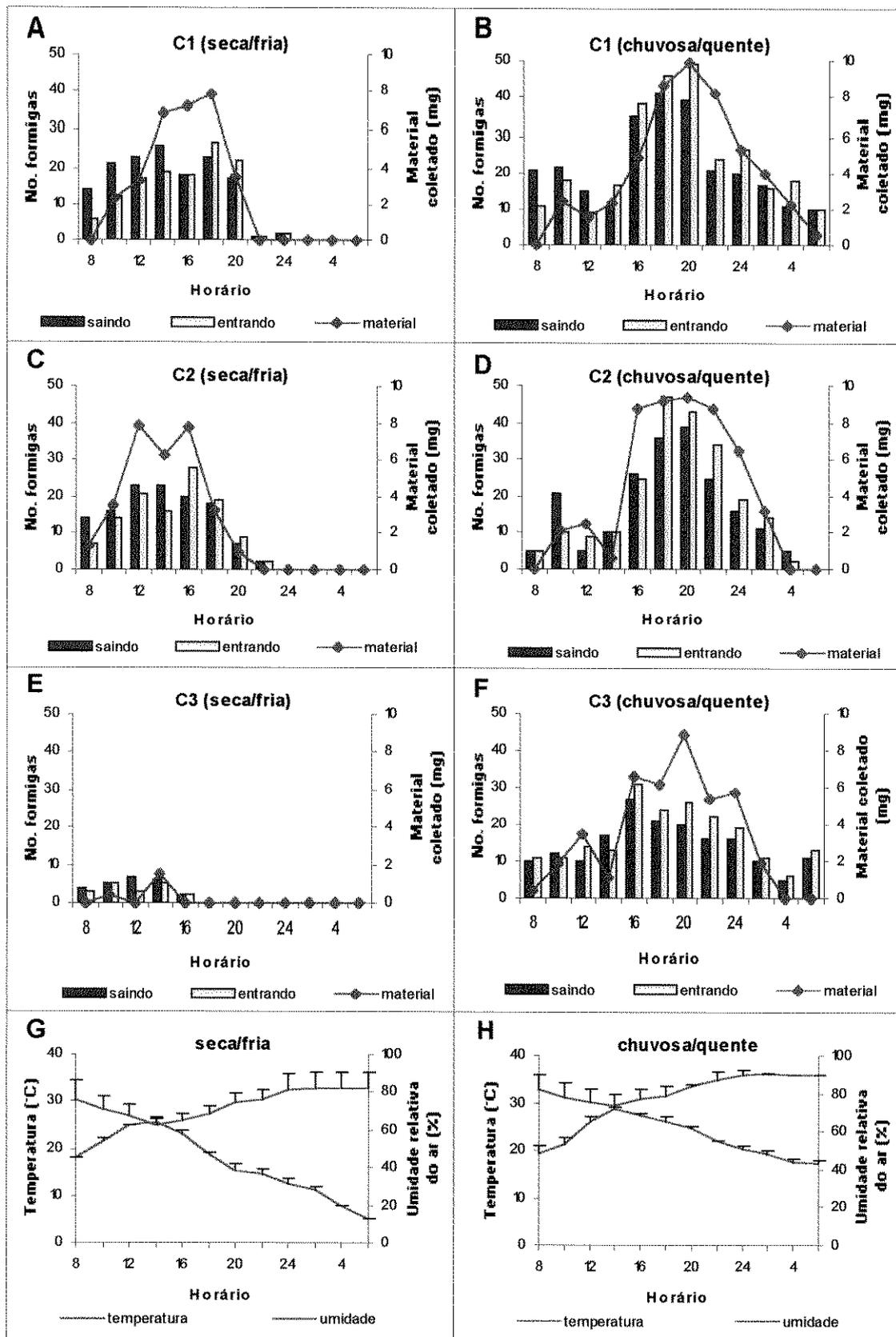
As Figuras 2.1 a 2.6 mostram a atividade diária de três colônias da espécie mais abundante de cada um dos gêneros estudados durante as estações seca/fria e chuvosa/quente. Quando o monitoramento das colônias era iniciado, às 08:00 h, a maioria das colônias já estava ativa, geralmente limpando o ninho. As formigas empenhadas nesta atividade saíam dos ninhos carregando pequenos grãos de areia, pedaços de material coletado para a cultura do fungo simbiote e, até mesmo, pedaços de fungo. Estes materiais eram depositados nas proximidades da entrada do ninho, e as formigas tornavam a entrar em seguida. Alguns indivíduos entretanto, saíam dos ninhos e se afastavam, provavelmente batedoras iniciando a atividade de forrageamento. Isto é claramente observado nas Figuras 2.1 a 2.6, onde o número de operárias saindo do ninho nos períodos iniciais da atividade é maior que o de entrando. Mesmo em colônias de *Cyphomyrmex*, cujos ninhos não apresentavam murundus, o comportamento de limpeza existia e consistia principalmente na retirada de pedaços de exoesqueleto de insetos, principalmente de formigas. O comportamento de limpeza dos ninhos foi mais comum na estação chuvosa/quente.

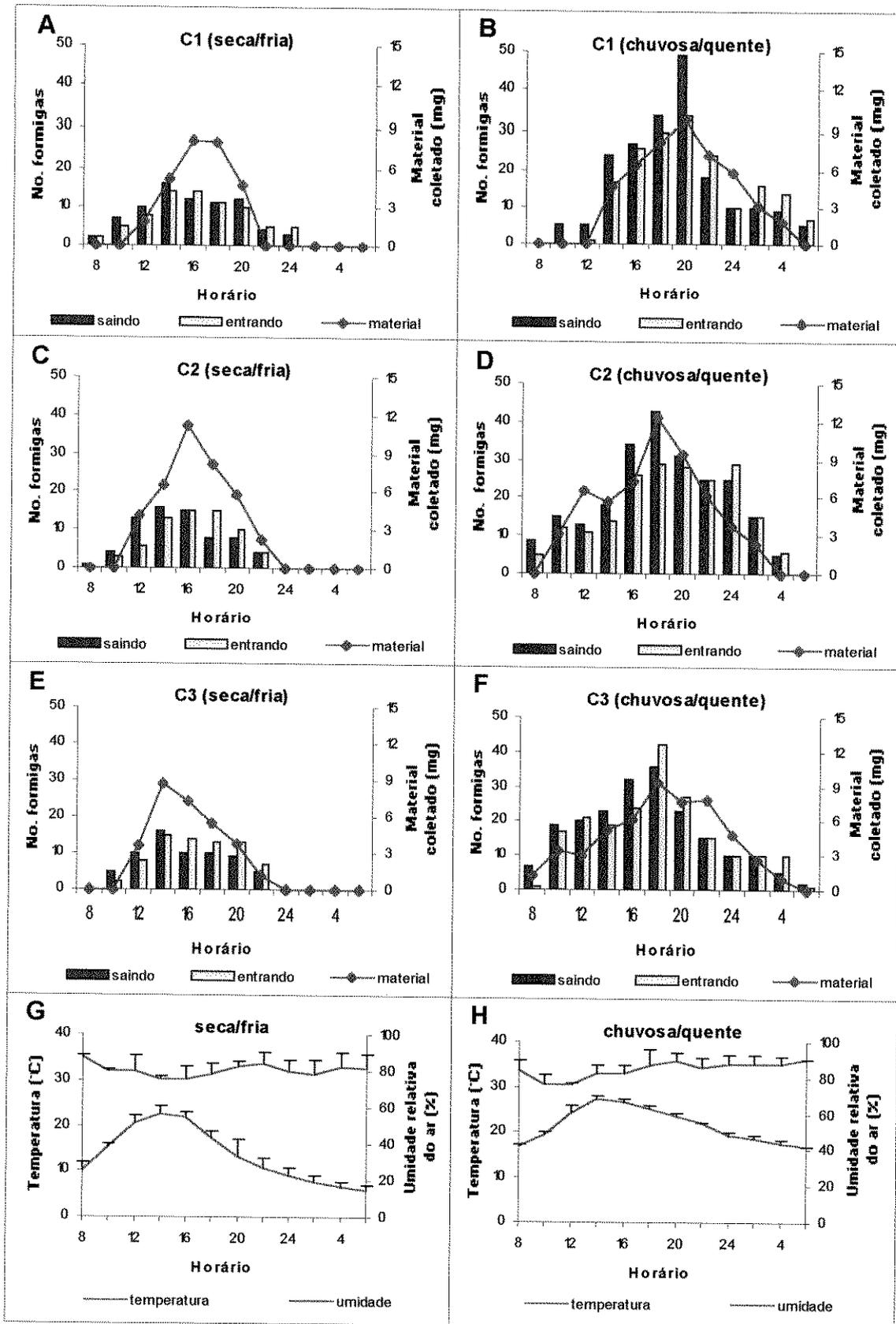
O forrageamento era iniciado logo em seguida. Formigas solitárias ou em grupos de até 16 indivíduos, dependendo do gênero, retornavam ao ninho trazendo pequenos pedaços de substrato para o cultivo do fungo. Tanto a atividade das formigas, quanto o material trazido ao ninho, apresentaram um padrão unimodal ao longo do dia. O pico de atividade variou entre as colônias, entre os gêneros e entre as estações. *Cyphomyrmex* foi o único gênero com padrão de atividade noturno, tanto na estação seca/fria quanto na chuvosa/quente (Figura 2.1). Os demais gêneros apresentaram um pico de atividade normalmente no início da tarde durante a estação seca/fria, o qual foi deslocado para o final da tarde ou início da noite na estação chuvosa/quente (Figuras 2.2 a 2.6). Durante a estação chuvosa/quente, quando a temperatura atingiu médias de 30°C, entre as 12:00 e 14:00 h, houve uma redução na atividade das formigas, dando um aspecto de bimodalidade às curvas. Isto pode ser observado nas colônias C2 e C3 de *Cyphomyrmex* (Figura 2.1), na colônia C1 de *Mycetarotes* (Figura 2.2) e *Mycocephurus* (Figura 2.3) e nas três colônias de *Myrmicocrypta* (Figura 2.4) e *Trachymyrmex* (Figura 2.6).

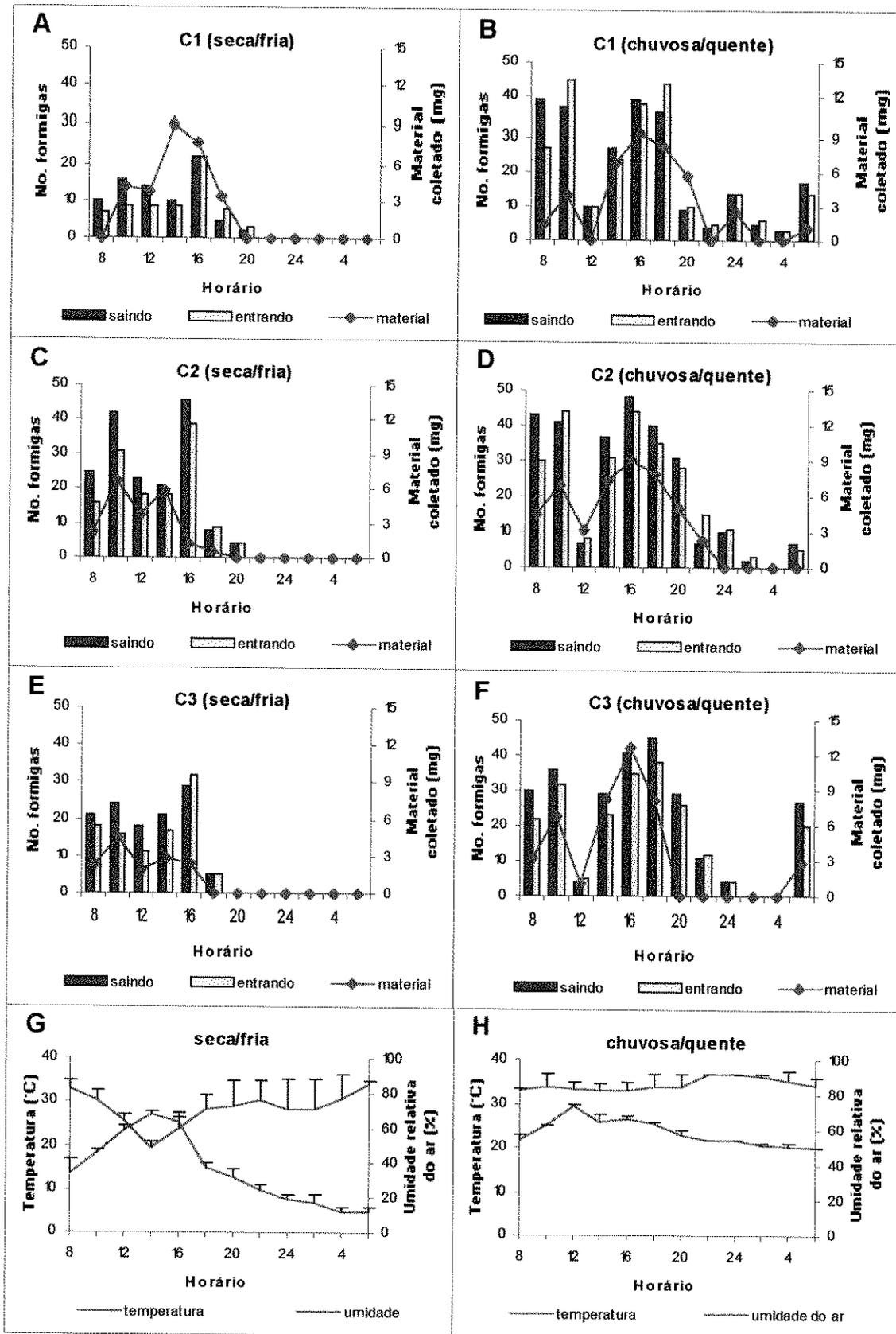












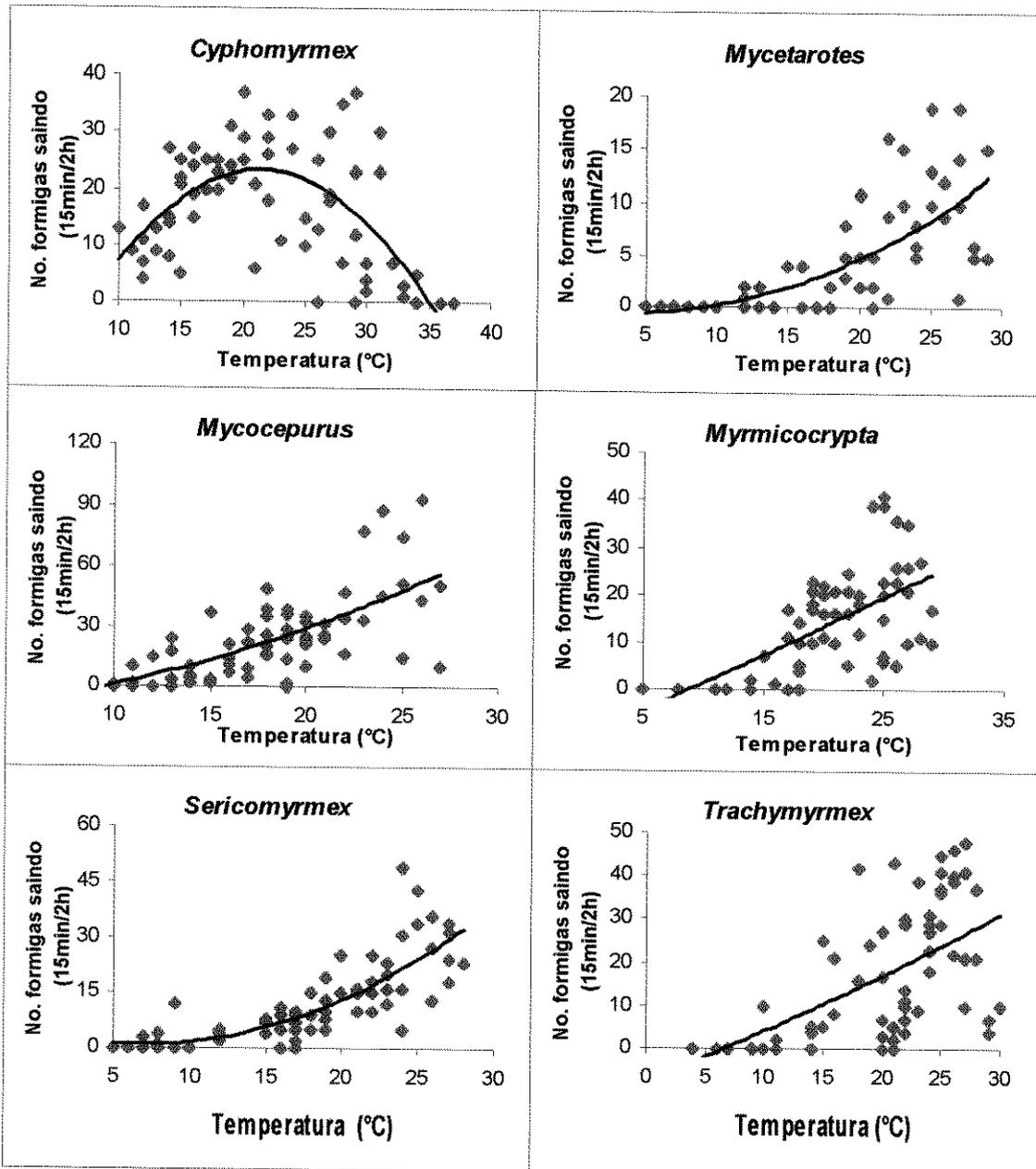
### 3.2. RELAÇÕES ENTRE A ATIVIDADE DAS FORMIGAS E OS DADOS CLIMÁTICOS

As Figuras 2.7 e 2.8 mostram a atividade das formigas durante os períodos de 24 h em função da temperatura e da umidade relativa do ar, respectivamente. Para todos os gêneros, a atividade das colônias foi mais influenciada pela temperatura (Figura 2.7) do que pela umidade relativa do ar (Figura 2.8). Para a umidade do ar, além de muitas regressões não serem significativas, quando o são, os valores do coeficiente de regressão são muito baixos, ou seja, a umidade do ar sozinha não é um bom parâmetro para explicar a atividade das formigas. Quanto à temperatura, novamente à exceção de *Cyphomyrmex*, houve uma tendência para aumento da atividade à medida que aumentou a temperatura, com um pico em torno de 25 a 35°C. Para *Cyphomyrmex*, cujo padrão de atividade foi tipicamente noturno, o pico ficou em cerca dos 20°C, diminuindo então até os 30-35°C. Não foi registrada atividade dos atíneos com temperaturas inferiores a 10°C e superiores a 35°C (Figura 2.7).

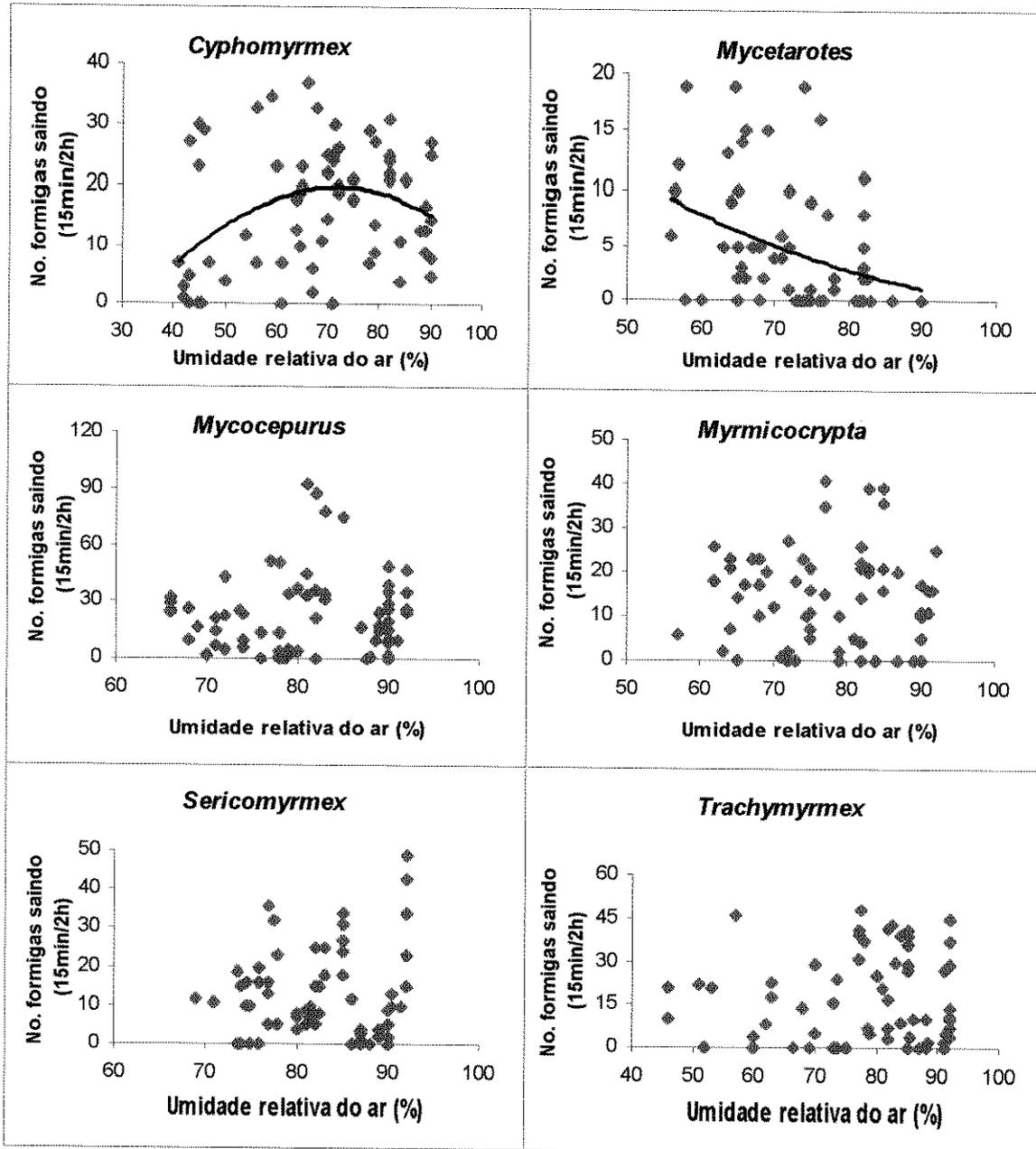
### 3.3. QUANTIDADE DE SUBSTRATO COLETADO À FUNGICULTURA

A Figura 2.9 mostra as medianas e os intervalos de confiança (95%) da quantidade de material coletada diariamente à fungicultura, pelas três colônias monitoradas de cada gênero. As quantidades foram relativamente semelhantes, não existindo diferença significativa entre os gêneros. Entretanto, quando estas quantidades são comparadas entre as estações do ano (Tabela 2.1), a exceção de *Cyphomyrmex* e *Myrmicocrypta*, os gêneros coletaram significativamente mais substrato na estação chuvosa/quente. Para *Myrmicocrypta* a probabilidade da diferença entre as estações foi marginal e, individualmente, as colônias apresentaram o mesmo padrão das demais colônias monitoradas (ver Figuras 2.1 a 2.6). Para *Cyphomyrmex*, no entanto, as colônias monitoradas coletaram quantidades de substrato muito semelhantes nas duas estações, sendo os valores obtidos na estação seca/fria para este gênero os mais altos observados (Tabela 2.1; ver também as Figuras 2.1 a 2.6).

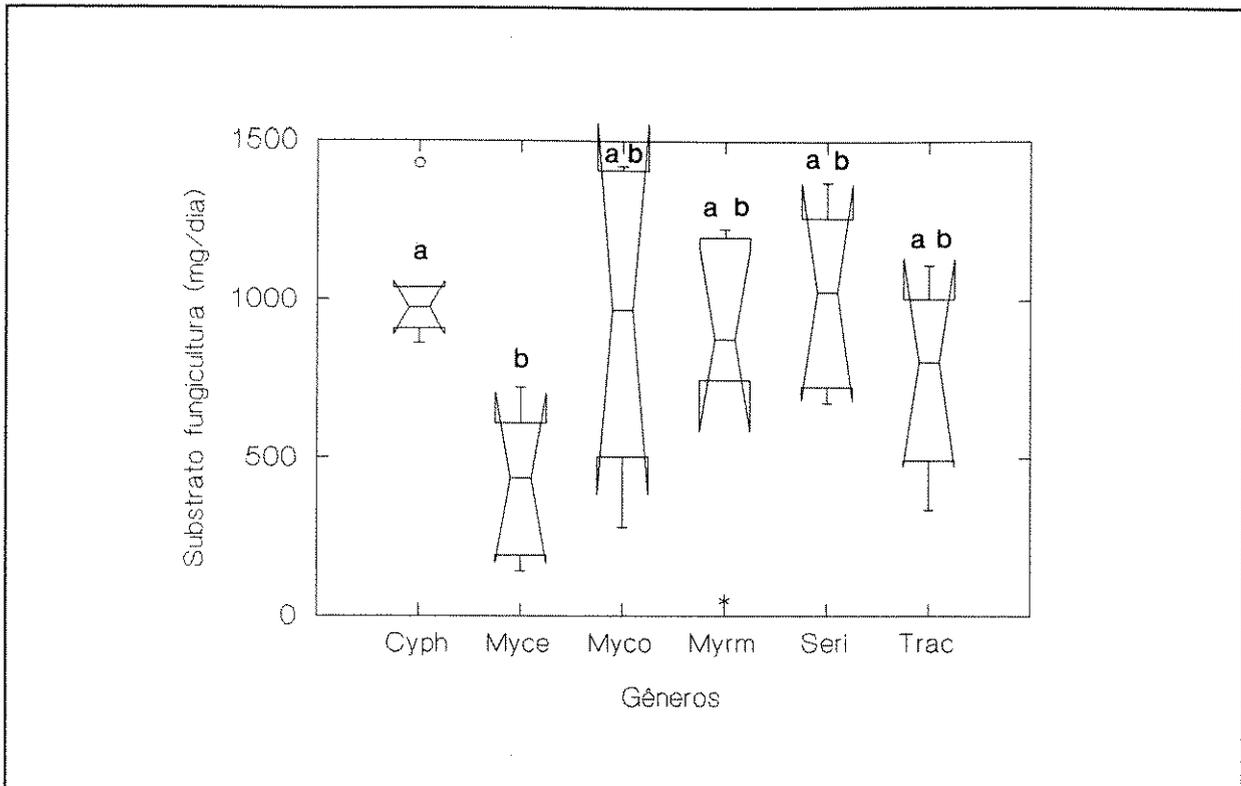
As menores quantidades de substrato foram coletadas pelo gênero *Mycetarotes*, tanto na estação seca/fria quanto na chuvosa/quente (Tabela 2.2).



**Figura 2.7.** Atividade das colônias de Attini primitivas como função da temperatura na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. Cada gráfico corresponde a um gênero e mostra o número de formigas saindo do ninho em intervalos de 15 min/2 h, nas três colônias monitoradas durante 24 h, na estação seca/fria e chuvosa/quente, *versus* a temperatura medida durante o minuto inicial de cada intervalo de amostragem. A) *Cyphomyrmex* ( $y = -0,12x^2 + 5,26x - 32,94$ ;  $R^2 = 0,39$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ), B) *Mycetarotes* ( $y = 0,02x^2 - 0,15x - 0,42$ ;  $R^2 = 0,51$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ), C) *Mycocephurus* ( $y = 0,07x^2 + 0,74x - 13,34$ ;  $R^2 = 0,50$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ), D) *Myrmicocrypta* ( $y = 0,002x^2 + 1,13x - 10,21$ ;  $R^2 = 0,45$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ), E) *Sericomyrmex* ( $y = 0,07x^2 - 0,93x + 3,91$ ;  $R^2 = 0,65$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ), F) *Trachymymex* ( $y = 0,007x^2 + 1,08x - 7,38$ ;  $R^2 = 0,40$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 72$ ).



**Figuras 2.8.** Atividade das colônias de Attini primitivas como função da umidade relativa do ar na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. Cada gráfico mostra o número de formigas saindo do ninho em intervalos de 15 min/2 h, nas três colônias monitoradas durante 24 h, na estação seca/fria e chuvosa/quente, versus a umidade relativa do ar medida durante o minuto inicial de cada intervalo de amostragem. A) *Cyphomyrmex* ( $y = -0,01x^2 + 1,90x - 48,39$ ;  $R^2 = 0,13$ ;  $P < 0,01$ ;  $N = 72$ ), B) *Mycetarotes* ( $y = 0,003x^2 - 0,69x + 38,17$ ;  $R^2 = 0,15$ ;  $P < 0,005$ ;  $N = 72$ ), C) *Mycocepurus* ( $y = -0,01x^2 + 2,32x - 82,61$ ;  $R^2 = 0,02$ ;  $P = 0,611$ ;  $N = 72$ ), D) *Myrmicocrypta* ( $y = -0,01x^2 + 1,75x - 49,74$ ;  $R^2 = 0,01$ ;  $P = 0,549$ ;  $N = 72$ ), E) *Sericomyrmex* ( $y = 0,03x^2 - 4,33x + 182,46$ ;  $R^2 = 0,01$ ;  $P = 0,601$ ;  $N = 72$ ), F) *Trachymymex* ( $y = -0,01x^2 + 1,88x - 49,45$ ;  $R^2 = 0,02$ ;  $P = 0,898$ ;  $N = 72$ ).



**Figura 2.9.** “Notched box plots” mostrando a quantidade de substrato coletada à fungicultura pelos atíneos primitivos. Em cada “box” a barra horizontal central corresponde à mediana, as barras horizontais superiores e inferiores aos quartis, as barras perpendiculares duplas ao intervalo de confiança (95%) da mediana, e as barras verticais aos registros. Legenda: \* : “outliers”; ° : “outliers” extremos; letras iguais: diferença não significativa; letras diferentes: diferença significativa com  $P = 0,05$ ; Cyph: *Cyphomyrmex*; Myce: *Mycetarotes*; Myco: *Mycocepurus*; Myrm: *Myrmicocrypta*; Seri: *Sericomyrmex* e Trac: *Trachymyrmex*.

**Tabela 2.2.** Quantidade de material coletado para fungicultura ao longo do dia nas estações seca/fria e chuvosa/quente dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. O cálculo das médias foi baseado no monitoramento durante 24 h de três colônias da espécie mais abundante de cada gênero em ambas estações (ver Material e Métodos).

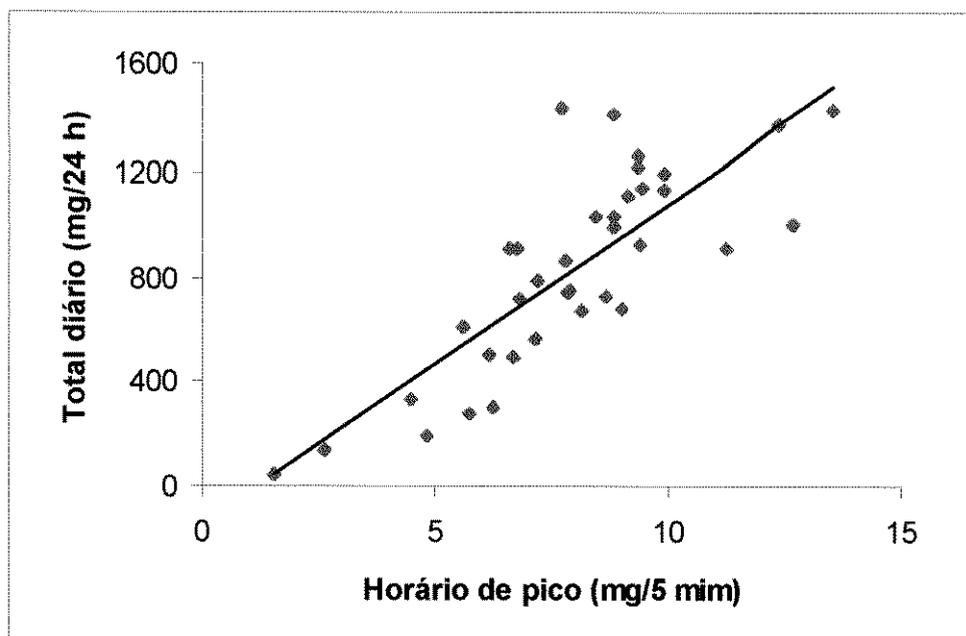
Gêneros	Substrato coletado (mg) $\bar{X} \pm DP$ (N)		Significância da diferença (teste t)
	Estação seca/fria	Estação chuvosa/quente	
<i>Cyphomyrmex</i>	936,32 ± 90,96 (3)	1126,16 ± 272,51 (3)	P = 0,316
<i>Mycetarotes</i>	211,68 ± 83,48 (3)	631,60 ± 80,23 (3)	P = 0,003
<i>Mycocepurus</i>	523,68 ± 254,31 (3)	1324,28 ± 154,99 (3)	P = 0,009
<i>Myrmicocrypta</i>	513,12 ± 402,81 (3)	1139,40 ± 121,43 (3)	P = 0,061
<i>Sericomyrmex</i>	769,92 ± 128,23 (3)	1253,36 ± 118,14 (3)	P = 0,008
<i>Trachymyrmex</i>	502,24 ± 172,33 (3)	1015,08 ± 91,24 (3)	P = 0,010

Isto também pode ser observado através dos gráficos de atividade, onde a curva de material trazido por *Mycetarotes* (Figura 2.2) é bem mais baixa que a de todos os demais (Figuras 2.1, 2.3, 2.4, 2.5 e 2.6), e no gráfico com os "box plots" (Figura 2.9). Por outro lado, maiores quantidades de substrato foram coletadas por *Cyphomyrmex* na estação seca/fria e por *Mycocepurus* na chuvosa/quente (Tabela 2.1, ver também Figuras 2.1 a 2.6 e 2.9).

Uma regressão significativa ( $y = 122,38x + 145,73$ ;  $r^2 = 0,66$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 36$ ) foi obtida relacionando os totais diários de material coletado pelas colônias monitoradas, e a quantidade trazida durante os 5 min no seu pico de forrageamento (Figura 2.9). Este estreito relacionamento mostra que este método de quantificação da atividade de forrageamento se adequa também aos padrões de atividade de atíneos primitivos.

#### 3.4. RELAÇÕES ENTRE A CARGA E O TAMANHO DAS FORMIGAS

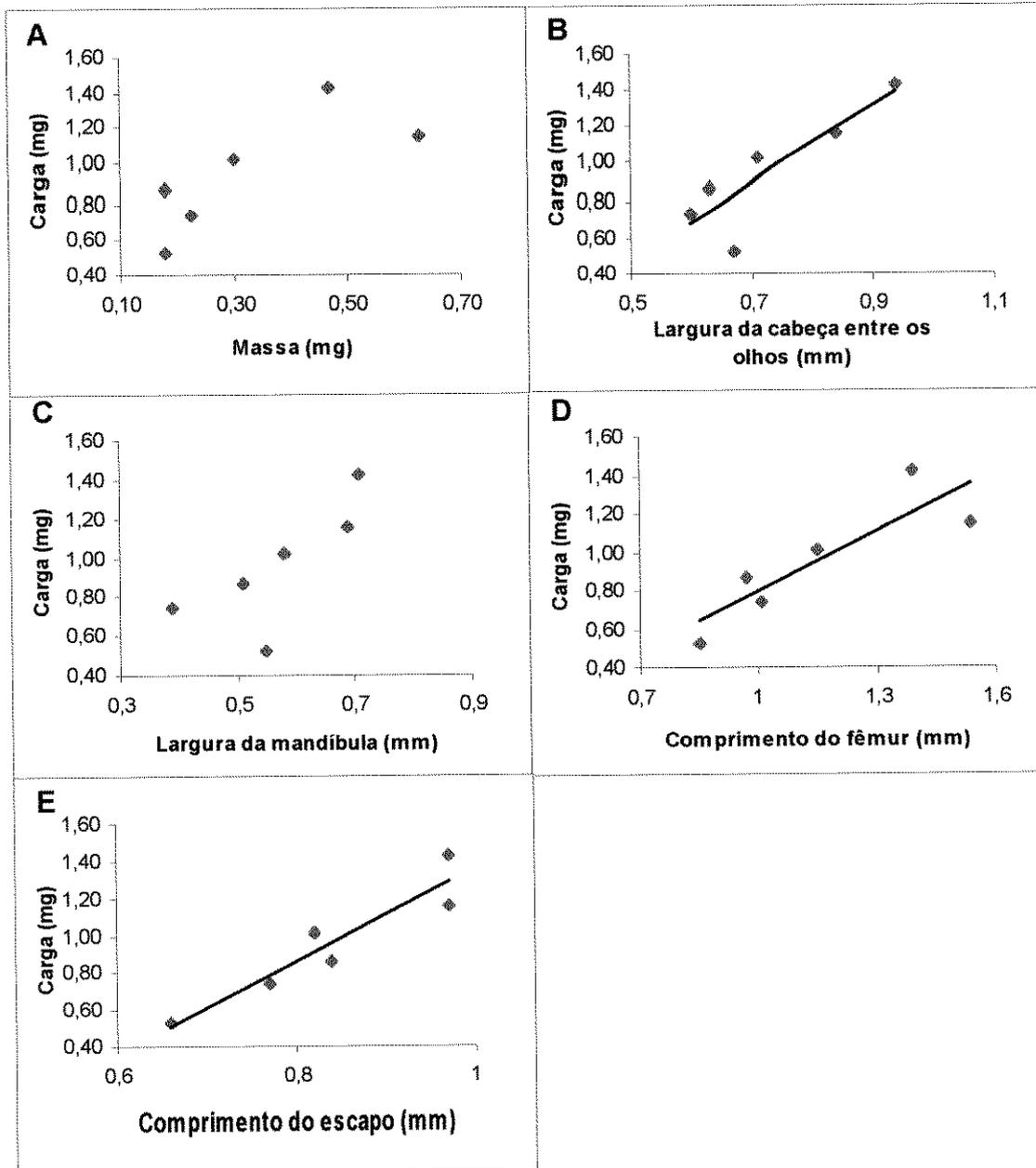
A Tabela 2.3 mostra os valores médios da carga individual de operárias dos gêneros estudados. Os valores são bastante altos, maiores inclusive que a massa das formigas. O menor valor foi 0,53 mg obtido para *Mycocepurus*, enquanto o maior foi 1,43 mg para *Sericomyrmex*. A Figura 2.10 mostra estes mesmos valores como função das diferentes medidas de tamanho calculadas e mostradas no Capítulo I. A carga individual das formigas aumenta conforme aumentam todos os parâmetros de tamanho medidos, apesar de algumas relações apresentarem probabilidades marginais mas não significativas, como com a massa (Figura 2.10A) e com a largura da mandíbula (Figura 2.10C).



**Figura 2.10.** Estimativa do total de substrato coletado diariamente por colônias de *Attini* primitivos como função do material trazido durante 5 min no seu pico de atividade ( $y = 122,38x + 145,73$ ;  $r^2 = 0,66$ ;  $P < 0,001$ ;  $N = 36$ ).

**Tabela 2.3.** Carga individual das operárias dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu - SP. O cálculo das médias foi baseado no monitoramento durante 24 h de três colônias da espécie mais abundante de cada gênero em ambas estações (ver Material e Métodos).

<b>Gêneros</b>	<b>Carga individual média (mg) <math>\bar{X} \pm DP</math> (N)</b>
<i>Cyphomyrmex</i>	0,74 $\pm$ 0,13 (6)
<i>Mycetarotes</i>	1,02 $\pm$ 0,35 (6)
<i>Mycocepurus</i>	0,53 $\pm$ 0,14 (6)
<i>Myrmicocrypta</i>	0,87 $\pm$ 0,20 (6)
<i>Sericomyrmex</i>	1,43 $\pm$ 0,59 (6)
<i>Trachymyrmex</i>	1,15 $\pm$ 0,92 (6)



**Figura 2.11.** Carga individual das operárias dos gêneros de Attini como função dos parâmetros de tamanho apresentados no Capítulo I. Para o cálculo da carga individual média foi utilizado o material trazido durante os 5 min de pico de atividade das colônias monitoradas durante 24 h dividido pelo número de formigas que entraram no ninho neste mesmo intervalo de tempo (ver Material e Métodos). A) massa ( $y = 1,35x - 0,51$ ;  $r^2 = 0,60$ ;  $P = 0,07$ ;  $N = 6$ ); B) largura da cabeça entre os olhos ( $y = 2,08x - 0,56$ ;  $r^2 = 0,75$ ;  $P < 0,03$ ;  $N = 6$ ); C) largura da mandíbula ( $y = 2,02x - 0,20$ ;  $r^2 = 0,57$ ;  $P = 0,08$ ;  $N = 6$ ); D) comprimento do fêmur ( $y = 1,04x - 2,24$ ;  $r^2 = 0,75$ ;  $P < 0,03$ ;  $N = 6$ ) e E) comprimento do escapo ( $y = 2,48x - 1,13$ ;  $r^2 = 0,88$ ;  $P < 0,007$ ;  $N = 6$ ).

#### 4. Discussão

Este foi o primeiro estudo a mostrar os ciclos de atividade e a quantificar o substrato coletado à cultura de fungo pelos atíneos primitivos. Em geral, os padrões obtidos para as colônias dos diferentes gêneros aqui estudados, foram mais semelhantes entre si do que aqueles obtidos para diferentes colônias de uma espécie e diferentes espécies dos gêneros *Acromyrmex* (Fowler *et al.* 1986b, Therrien *et al.* 1986) e *Atta* (Lewis *et al.* 1974a, b, Rockwood 1975, 1976, Wirth *et al.* 1997). As colônias de atíneos primitivos apresentaram padrões de atividade unimodais ao longo de 24 horas, tanto na estação seca/fria quanto na chuvosa/quente. Durante a estação chuvosa/quente, quando a temperatura é bastante alta durante o dia, algumas colônias foram bastante ativas no início da manhã, diminuíram a atividade ao meio-dia, e tornaram a aumentá-la no meio da tarde, dando um aspecto de bimodalidade às curvas. Outras colônias mudaram seu pico de atividade de diurno na estação seca/fria para crepuscular ou noturno na estação chuvosa/quente. Mudanças sazonais no padrão diário de forrageamento já foram registradas para algumas espécies de *Acromyrmex* (Gamboa 1975, 1976, Fowler 1979, Fowler & Robinson 1979a, Therrien *et al.* 1986) e para muitas de *Atta* (Moser 1967, Lewis *et al.* 1974a, b, Rockwood 1975, Fowler & Robinson 1979b, Rudolph & Loudon 1986, Waller 1986, Wirth *et al.* 1997).

Apesar de muitos fatores bióticos e abióticos influenciarem os ciclos de forrageamento de formigas cortadeiras (Lewis *et al.* 1974b), os efeitos da temperatura e umidade ou pluviosidade tem sido os mais facilmente reconhecidos e documentados. Em florestas tropicais, muitos estudos mostraram estreitas relações entre a atividade diária das formigas, principalmente de *Atta*, com a queda de fortes chuvas (Hodgson 1955, Moser 1967, Cherrett 1968, Lewis *et al.* 1974b, Wirth *et al.* 1997). Em contrapartida, apesar da temperatura também influenciar a atividade de forrageamento de espécies tropicais (Cherrett 1968, Lewis *et al.* 1974b), seu efeito é mais marcado para espécies subtropicais (Moser 1967, Gamboa 1976, Fowler 1979, Fowler & Robinson 1979b). Isto se dá provavelmente porque as condições meteorológicas de florestas tropicais são mais uniformes, embora os padrões de quedas de chuvas possam ser altamente sazonais (Weber 1959). Assim, não é de se esperar que as formigas usem a temperatura, relativamente constante, como pista para iniciar ou terminar seu ciclo diário de forrageamento. Por outro lado, em

regiões subtropicais, a variação da temperatura é maior que em regiões tropicais (Gamboa 1976), e as formigas provavelmente utilizam esta variação, tanto para começar e terminar seu ciclo diário de atividade, como também para determinar mudanças sazonais gradativas no forrageamento.

Isto pode explicar os resultados obtidos neste estudo, onde a relação entre a atividade das formigas foi mais estreita com a temperatura do que com a umidade relativa do ar. Apesar dos cerrados serem um tipo vegetacional tropical, a RMG é situada no limite de distribuição sul deste tipo de vegetação, apresentando variações de temperatura e umidade subtropicais (De Vuono *et al.* 1986). Além disto, a atividade das formigas só foi comparada com a umidade relativa do ar, a qual não variou muito ao longo dos dias amostrados. Talvez, relações entre a pluviosidade e a atividade das formigas, ao longo de diferentes dias, e em diferentes estações, apresentem resultados diferentes.

Quanto a *Cyphomyrmex* ser o único dos atíneos primitivos estudados com atividade noturna, a primeira explicação razoável é que este é o menor gênero dentro da tribo Attini (*cf.* Wilson 1971, Weber 1972, 1982, Hölldobler & Wilson 1990), apresentando maiores riscos de dessecação ao forragearem durante o dia, quando a temperatura é mais alta (Hölldobler & Wilson 1990). A temperatura preferencial de atividade de *Cyphomyrmex*, em torno dos 20°C, é mais baixa que a de todos os demais gêneros, em torno dos 25-30°C. Entretanto, de acordo com os parâmetros de tamanho apresentados no Capítulo I, como a massa das operárias por exemplo (ver Figuras 1.2 e 1.7C), a espécie de *Cyphomyrmex* estudada não é menor que as de *Mycocepurus* e *Myrmicocrypta*, que forrageiam durante o dia. Uma explicação alternativa é que o forrageamento noturno seja alguma particularidade do cultivo de levedura apresentado pelas espécies de *Cyphomyrmex* (Wheeler 1901), não existente para o cultivo de micélio dos demais gêneros.

As quantidades de substrato coletadas para o cultivo de fungo pelas colônias de atíneos primitivos foram similares entre si, e muito inferiores àquelas registradas para diferentes colônias e espécies de *Acromyrmex* e *Atta*. O tamanho das colônias e o método de estimativa do substrato coletado são, provavelmente, os principais responsáveis por tais diferenças. As colônias de *Acromyrmex* e *Atta* são muito maiores que as dos atíneos primitivos (ver Capítulo I) e necessitam uma quantidade de substrato também muito maior, para a manutenção dos jardins de fungo. Além

disto, estes gêneros possuem milhares de forrageadoras e um intrincado sistemas de trilhas, algumas vezes sobre uma área de mais de um hectare (ver Fowler *et al.* 1986a), o que dificulta a quantificação de todo o substrato coletado.

Em revisão sobre os métodos de estimativa do substrato fungal de formigas cortadeiras, Fowler *et al.* 1986b encontraram três tipos básicos: (1) contagem das forrageadoras, complementada com o peso do substrato coletado (método da atividade, usado neste estudo), (2) cálculo da razão entre substrato fungal fresco e substrato fungal usado (método da conversão), e (3) comparação da produtividade entre áreas em que as colônias foram experimentalmente mortas ou removidas e áreas controle, ou seja, com formigas (método da exclusão). Todos estes métodos apresentam fontes de erros. No método da atividade, apesar de mais preciso, é mais indicado para quantificar o material coletado diariamente. Quando são feitas extrapolações para as estações e o ano, este método tende a uniformizar os valores porque não são mostradas as diferenças nos ciclos diários ao longo de diferentes dias do ano. O segundo e o terceiro método tendem a subestimar a quantidade de substrato coletada. No método da conversão não é utilizado o material contido nas lixeiras dos ninhos para o cálculo. E no método da exclusão, outros invertebrados e vertebrados pequenos respondem positivamente à ausência das formigas, subestimando o seu impacto. Estes problemas, bem como metodologias específicas são discutidas em detalhe em Fowler & Forti (1985).

A maioria das colônias dos gêneros de Attini estudados coletou maior quantidade de substrato durante a estação chuvosa/quente, quando existe maior disponibilidade de flores e frutos na RMG (Mantovani 1983, Mantovani & Martins 1988), os itens mais utilizados por atíneos primitivos neste estudo (ver Capítulo III). Este padrão já foi observado para espécies de *Atta* (Rockwood 1975, Fowler & Robinson 1979b, Wirth *et al.* 1997) e para outras espécies de formigas com hábitos alimentares restritos, fora da tribo Attini (ver Leal & Oliveira 1995), as quais coletam maior quantidade de alimento quando estes são mais abundantes. Além disto, durante a estação chuvosa/quente as colônias atingem o tamanho máximo, necessitando mais alimento para as formas jovens e coletando maiores quantidades, pois a força de forrageadoras é também maior (Hölldobler & Wilson 1990).

A regressão entre a taxa de substrato coletado diariamente pelas colônias e a taxa instantânea medida no horário de pico do forrageamento, pode ajudar os pesquisadores como uma ferramenta para estimar a quantidade de material coletado pelas formigas com um esforço mínimo de trabalho. Este método foi desenvolvido para estimar a quantidade de substrato coletado por colônias de *Atta colombica* (Wirth *et al.* 1997), mas também se mostrou adequado para outras espécies de *Atta* (ver discussão de Wirth *et al.* 1997) e para os atíneos mais primitivos (este estudo). Assim, determinando o horário de pico de atividade de uma espécie e calculando a quantidade de substrato coletado neste período (durante 1 a 3 min para *Atta* e *Acromyrmex* e durante 5 min para os demais atíneos), é possível calcular o total diário de material coletado pelas colônias de Attini rápida e facilmente e fazer comparações entre as diferentes espécies.

A carga individual dos atíneos primitivos aumentou de acordo com todos os parâmetros de tamanho das forrageadoras (mostrados no Capítulo I), sendo que para a massa e largura da mandíbula das formigas, as probabilidades das análises de regressão foram marginais (0,07 e 0,08, respectivamente) mas não significativas. Como os padrões obtidos são bastante consistentes, apesar do pequeno tamanho amostral (N=6), com a inclusão de novas espécies, a carga deve tornar-se também função da massa e largura da mandíbula das formigas. Infelizmente não foi possível calcular a capacidade de carga das forrageadoras dentro de uma colônia. Para tal, seria preciso coletar cada forrageadora da colônia e relacionar o seu tamanho com a sua carga. Assim seria possível verificar se, aliada à tendência para aumento do tamanho e polimorfismo das forrageadoras dentro da tribo Attini, existe um aumento na eficiência das forrageadoras em coletar o substrato fungal.

Estudos recentes tem focado a seleção e a capacidade de carga de *Acromyrmex* e *Atta* (Wilson 1980a, b, 1983a, b, Rudolph & Loudon 1986, Wetterer 1990, 1991, 1994a), tentando relacioná-las com a teoria de forrageamento ótimo, a qual prediz que as formigas devem escolher a carga que maximize a entrada líquida de recurso à colônia. A relação entre o tipo de recurso utilizado (no caso das cortadeiras, fragmentos de folhas com diferentes tamanhos, massas, densidades e durezas) e o tamanho da forrageadora é a mais estreita já encontrada para qualquer espécie de formiga (ver revisão em Traniello 1989), aumentando não somente a eficiência do corte de folhas (Wilson 1980b), como também a taxa líquida de

---

recurso à colônia (Wetterer 1994a). Assim, a extensiva divisão de tarefas entre as diferentes castas de tamanho é uma importante característica das sociedades de formigas cortadeiras, tornando-as possuidoras de um dos mais complexos sistemas sociais entre todos os insetos.

**Capítulo III:****ECOLOGIA DE FORRAGEAMENTO DE ATTINI PRIMITIVAS EM VEGETAÇÃO DE  
CERRADO II: VARIAÇÃO SAZONAL DO SUBSTRATO****COLETADO À FUNGICULTURA****Resumo**

Neste capítulo foi identificado o substrato coletado para o cultivo do fungo simbiote por atíneos primitivos. As 313 colônias marcadas foram monitoradas mensalmente, ao longo de um ano. As formigas coletaram partes de 53 espécies de plantas, pertencentes a 28 famílias. Os itens incluíram folhas, flores, frutos, sementes, pó de tronco, musgos, líquens, fezes e carcaças de insetos. Flores e frutos foram os itens mais coletados por todos os gêneros, especialmente durante a estação chuvosa/quente, quando são mais abundantes no cerrado. Durante a estação seca/fria, no entanto, a frequência de utilização dos diferentes itens variou entre os gêneros. Colônias de gêneros mais primitivos, tais como *Cyphomyrmex*, *Mycetarotes*, *Mycocephurus* e *Myrmicocrypta*, coletaram mais fezes e carcaças de insetos. Por outro lado, colônias de *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*, os gêneros mais derivados entre os atíneos primitivos, coletaram mais foliólulos recém-caídos no solo. Sementes e outros substratos, como musgos, líquens e pó de tronco, também foram mais comumente coletados na estação seca/fria. A distância de forrageamento de todos os gêneros foi maior na estação seca/fria, provavelmente por consequência do uso de recursos mais raros e imprevisíveis como carcaças e fezes de insetos. Os resultados indicam que as Attini primitivas apresentam um comportamento de forrageamento bastante oportunista mas, provavelmente devido a restrições de tamanho das operárias, coletam preferencialmente partes de plantas mais macias como flores e frutos.

## 1. Introdução

Devido ao hábito de cortar folhas dos gêneros *Acromyrmex* e *Atta*, as formigas da tribo Attini têm sido consideradas as principais pragas agrícolas da região Neotropical (ver Cherrett 1986, Wilson 1986, Vander Meer *et al.* 1990 para revisão). As espécies destes dois gêneros, 24 de *Acromyrmex* e 15 de *Atta*, consomem mais vegetação que qualquer outro grupo animal de diversidade taxonômica comparável, incluindo mamíferos, homópteros e lepidópteros (Hölldobler & Wilson 1990). A quantidade de material vegetal cortada de florestas tropicais somente por *Atta* é estimada como em torno de 12 a 17% da produção total de folhas (Cherrett 1986, Wirth *et al.* 1997). Desta forma, embora a seleção do material coletado para o cultivo do fungo por *Acromyrmex* e, principalmente, por *Atta*, venha sendo foco de estudo ao longo das últimas décadas (Cherrett 1968, 1972, Rockwood 1975, 1976, Wirth *et al.* 1997), este parâmetro é virtualmente desconhecido para os gêneros mais primitivos (Schultz & Meier 1995).

Segundo a literatura, as Attini primitivas coletam fezes, carcaças de insetos e material vegetal em decomposição para o cultivo do fungo simbiote (Weber 1941, 1945, 1946, 1947, 1972, 1982, Wilson 1971, Garling 1979, Hölldobler & Wilson 1990, Mayhé-Nunes 1995). No entanto, existem também informações sobre estes gêneros coletando diversas partes de planta. Por exemplo, Gonçalves (1975) observou espécies de *Sericomyrmex* e de *Trachymyrmex* coletando folhas. Flores são registradas como substrato de *Mycetosorites hartmani* (Wheller 1907) e de espécies de *Mycocephurus* e *Trachymyrmex* (Wheeler 1907, Kempf 1963). Polpa de frutos são coletados por *Mycocephurus goeldi* (Oliveira *et al.* 1995) e por espécies de *Cyphomyrmex*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* (Pizo & Oliveira 1998). Por fim, sementes são utilizadas por *Cyphomyrmex faunulus* (Weber 1946), *Mycetarotes parallellus* e *Mycocephurus smith* (Mayhé-Nunes 1995), além de espécies de *Apterostygma*, *Cyphomyrmex*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* (Kaspari 1993, 1996, Pizo & Oliveira 1998). Estas informações, entretanto, são baseadas em registros oportunistas, não existindo nenhum estudo mais detalhado, com acompanhamento prolongado do substrato coletado por estas formigas para o cultivo de fungo.

Neste capítulo, é identificado o material utilizado para o cultivo de fungo por atíneos primitivos ao longo de um ano. São mostradas as variações sazonais deste material, bem como das distâncias em que são coletados.

## 2. Material e Métodos

### 2.1. MONITORAMENTO DAS COLÔNIAS MARCADAS

Com a finalidade de conhecer o material utilizado como substrato à cultura do fungo pelos atíneos primitivos, todas as 313 colônias marcadas foram monitoradas mensalmente, durante o período de maio de 1995 a abril de 1996. Cada colônia visitada foi observada por 5 min entre 08:00 e 18:00 h, sendo sua atividade classificada em: (1) nenhuma atividade externa, (2) limpeza do ninho, e/ou (3) forrageamento. Quando as colônias estavam forrageando, as operárias eram seguidas até a fonte do recurso coletado (como flores ou frutos recém caídos no solo, ou fezes de algum vertebrado) para facilitar a sua identificação. Além disto, também foi registrada a distância em que o material estava sendo coletado pelas formigas, o número de operárias nas trilhas de forrageamento e o comportamento das formigas durante a coleta de substrato.

Na maioria dos casos, cada colônia em atividade de forrageamento contribuiu com um registro mensal de item e de distância de forrageamento. Entretanto, nos poucos casos em que se pôde distinguir duas ou mais trilhas de forrageamento diferentes em uma mesma colônia, com formigas coletando substratos diferentes,, uma colônia pôde ter contribuído com dois ou mais registros.

Foram coletadas amostras das espécies de plantas utilizadas pelas formigas, as quais foram enviadas para os Drs. Jorge Tamashiro (Universidade Estadual de Campinas) e Tarcísio Filgueiras (Universidade de Brasília) para identificação. As fezes utilizadas pelas formigas também foram coletadas para análise do conteúdo, uma vez que a coleta de sementes de fezes de vertebrados é muito comum entre os atíneos primitivos.

### 3. Resultados

#### 3.1. SUBSTRATO COLETADO PELAS ATTINI PRIMITIVAS NA RESERVA DE MOGI-GUAÇU

As colônias monitoradas coletaram uma grande variedade de itens ao longo do ano (Tabela 3.1). Foram registradas 53 espécies de plantas, pertencentes a 28 famílias. As mais importantes, tanto em número de espécies coletadas como em número de registros, são: Compositae, Graminae, Leguminosae, Melastomataceae e Rubiaceae. Os itens coletados incluem todas as partes de plantas acima do solo, ou seja, folhas, flores, frutos e sementes, além de líquens, musgos, pó de tronco, fezes e carcaças de insetos (Tabela 3.1). Flores e frutos foram os itens mais coletados pelos atíneos primitivos ao longo de todo o ano. Dentre as espécies de plantas cujas flores foram mais utilizadas destacam-se principalmente *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) e *Serjania lethalis* (Sapindaceae), bem como as espécies de compostas e gramíneas. Já entre os frutos, é ressaltada a importância de *Ocotea pulchella* (Lauraceae), *Prunus sellowii* (Rosaceae) e *Rapanea umbellata* (Myrcinaceae), além das várias espécies de melastomatáceas e rubiáceas (ver Tabela 3.1).

#### 3.2. VARIAÇÃO SAZONAL DOS ITENS COLETADOS

A Figura 3.1 mostra as freqüências dos diferentes itens coletados por toda a tribo Attini ao longo dos meses. Como mencionado acima, flores e frutos foram os itens mais freqüentemente usados, porém, sua utilização foi mais marcada durante a estação chuvosa/quente. Na estação seca/fria, houve comparativamente mais registros de folhas, sementes, fezes de insetos e outros materiais, os quais incluem líquens, musgos, pó de tronco e carcaças de insetos (Figura 3.1). Mais de 95% dos registros de partes vegetativas foi composto por foliólulos recém caídos de *Anadenanthera falcata* (Leguminosae, Mimosaceae), sendo o restante folhas de *Phyllanthus niruri* (Euphorbiaceae). Quanto à utilização de sementes, em alguns casos, as formigas coletaram arilo ou endosperma de sementes previamente escarificadas, mas, na maioria das vezes, as sementes foram coletadas inteiras (ver Tabela 3.1). A utilização de sementes será descrita mais detalhadamente no Capítulo IV.

**Tabela 3.1.** Material coletado à fungicultura pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Para as plantas é dado o nome das famílias, espécies e a parte coletada pelas formigas.

Famílias	Espécies	Parte coletada
Annonaceae	<i>Xylopia aromatica</i> Baill	sementes
Apocynaceae	<i>Aspidosperma tomentosum</i> Mart.	flores
Araliaceae	<i>Didymopanax vinosum</i> March.	flores, frutos
Bignoniaceae	<i>Pyrostegia venusta</i> Miers.	flores
Boraginaceae	<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	frutos
Gutiferae	<i>Kielmeyera rubriflora</i> Camb.	flores
Compositae	<i>Eupatorium</i> sp. [Tourn.] Linn.	flores
	<i>Gochnatia barrosii</i> Cabrera	flores
	<i>Gochnatia pulchra</i> Cabrera	flores
	<i>Vernonia scorpioides</i> Pers.	flores
Cyperaceae	<i>Bulbostylis</i> cf. <i>Capillaris</i> Nees	flores
Euphorbiaceae	<i>Pera obovata</i> Baill.	flores, frutos, sementes
	<i>Phyllanthus niruri</i> Thunb.	folhas
Gramineae	<i>Axonopus barbigerus</i> Hitchcock	flores
	<i>Echinolaena inflexa</i> Chase	flores
	<i>Ichnanthus inconstans</i> Doell	flores
	<i>Mellinis minutiflora</i> Beauv.	flores
Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i> Mart.	flores, frutos
Leguminosae-Caes.	<i>Copaifera langsdorfii</i> Desf..	flores, frutos, sementes
	<i>Hymenaea courbaril</i> Linn. Fr	frutos
Leguminosae-Mimo.	<i>Anadenanthera falcata</i> Speg.	folhas, sementes
Leguminosae-Papi.	<i>Bowdichia virgilioides</i> H. B. & K.	flores
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis</i> sp. C. B. Robinson	flores
	<i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss.	flores, frutos, sementes
	<i>Byrsonima verbascifolia</i> Rich. ex Juss.	flores
Melastomataceae	<i>Miconia albicans</i> Steud.	flores, frutos, sementes
Melastomataceae	<i>Miconia stenostachya</i> DC.	flores

Tabela 3.1 (continuação)

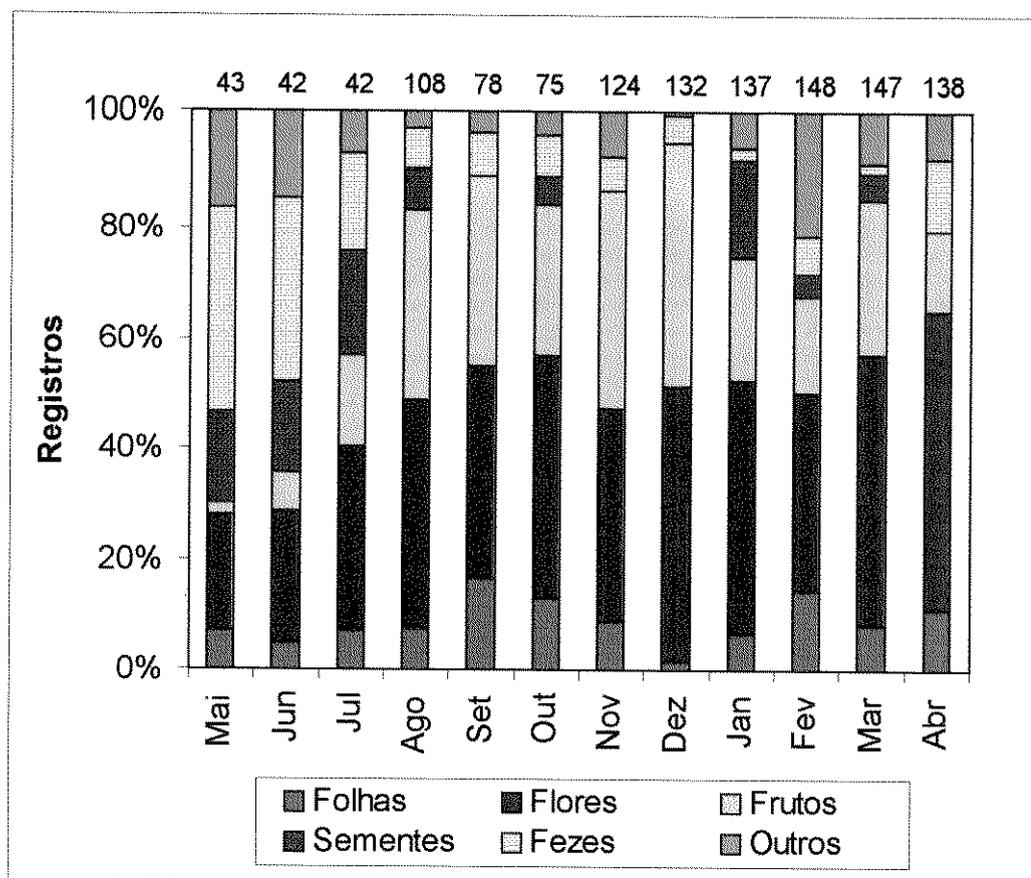
	<i>Miconia fallax</i> DC.	flores
	<i>Miconia ligustroides</i> Naud.	flores, frutos
	<i>Miconia pohliana</i> Cogn.	flores
	<i>Miconia rubiginosa</i> DC.	flores, frutos, sementes
Meliaceae	<i>Trichilia pallida</i> Sw.	frutos
Monimiaceae	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	frutos
Moraceae	<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	frutos
Myristicaceae	<i>Virola sebifera</i> Aubl.	flores
Myrsinaceae	<i>Rapanea ferruginea</i> Mez.	flores, frutos
	<i>Rapanea umbellata</i> Mez.	flores, frutos, sementes
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> cf. <i>Pitanga</i> Arech.	flores
Ochnaceae	<i>Ouratea spectabilis</i> Engl.	flores, frutos
Palmae	<i>Syagrus flexuosa</i> Becc.	flores
Rubiaceae	<i>Borreria</i> sp. G. F. W. Mey.	flores
	<i>Diodia</i> sp. Gronov.	flores
	<i>Hemidiodia</i> sp. K. Schum.	flores
	<i>Palicourea rigida</i> H. B. & K.	sementes
	<i>Psychotria barbiflora</i> DC.	sementes
	<i>Psychotria stachyoides</i> Benth.	frutos, sementes
	<i>Rudgea viburnoides</i> Benth.	frutos, sementes
Rutaceae	<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	frutos
Sapindaceae	<i>Serjania lethalis</i> A. St. Hil.	flores
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp. [Tourn.] Linn.	sementes
Styracaceae	<i>Styrax ferrugineum</i> Ness & Mart.	flores
Vochysiaceae	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.	flores, frutos
	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.	flores
Liquens		
Musgos		
Pó de tronco		
Carcaça de insetos		
Fezes de insetos		

Considerando os gêneros de Attini separadamente, a preferência por flores e frutos continua muito evidente (Figuras 3.2 a 3.7). Todos os gêneros coletaram flores ou frutos quando tiveram oportunidade, ou seja, quando havia um indivíduo florindo ou frutificando próximo ao ninho. Contudo, durante os meses mais secos, os gêneros apresentaram algumas diferenças no substrato utilizado. Sementes, carcaças e fezes de insetos, especialmente de lagartas de borboleta e de coleópteros brocadores, foram comumente utilizados por *Cyphomyrmex* (Figura 3.2), *Mycetarotes* (Figura 3.3), *Mycocepurus* (Figura 3.4) e *Myrmicocrypta* (Figura 3.5). Inversamente, a utilização de foliólulos foi mais pronunciada em *Sericomyrmex* (Figura 3.6) e *Trachymyrmex* (Figura 3.7).

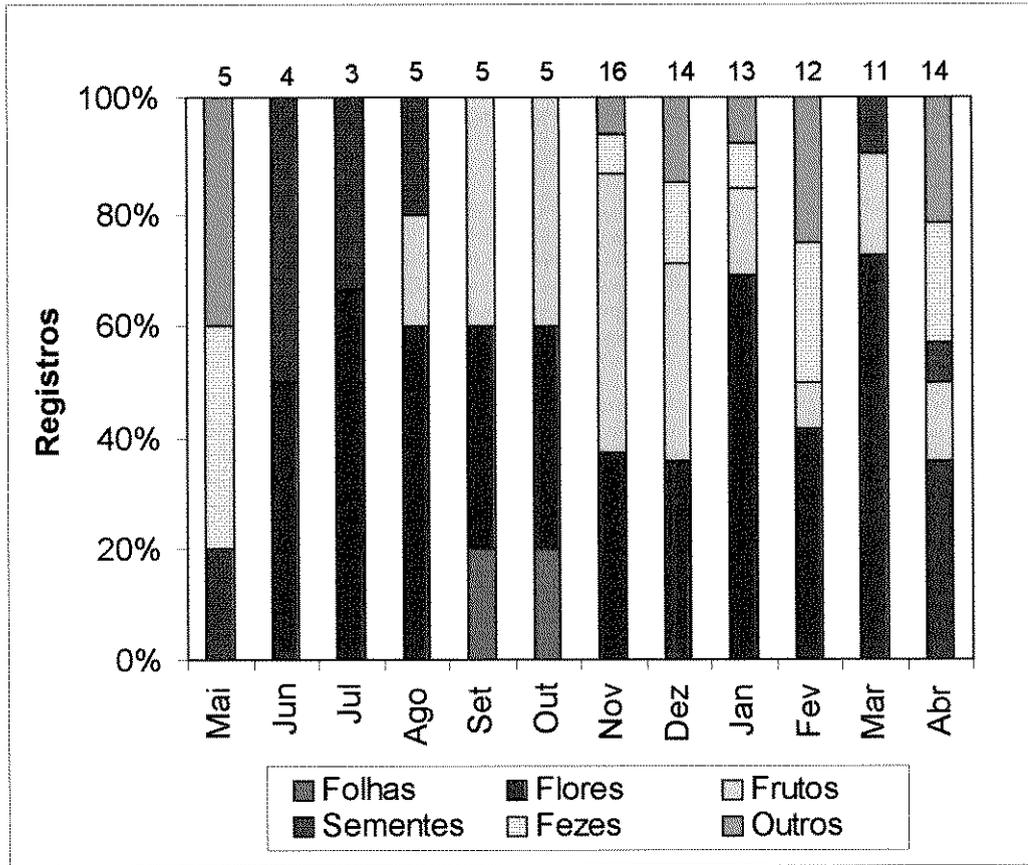
A distância na qual os atíneos primitivos coletaram o substrato para o cultivo de fungo variou de 5 a 700 cm, com uma média geral de 137,02 cm (DP  $\pm$  107, 06 cm; N = 1123 registros). Conforme mostra a Figura 3.8, os atíneos primitivos apresentaram distâncias de forrageamento bastante similares, sendo que só o gênero *Trachymyrmex* apresenta valores significativamente mais altos. Tanto para toda a tribo Attini, quanto para os gêneros separadamente, as distâncias de forrageamento foram significativamente maiores na estação seca/fria que na chuvosa/quente (Tabela 3.2).

### 3.3. COMPORTAMENTO DE FORRAGEAMENTO DAS ATTINI PRIMITIVAS

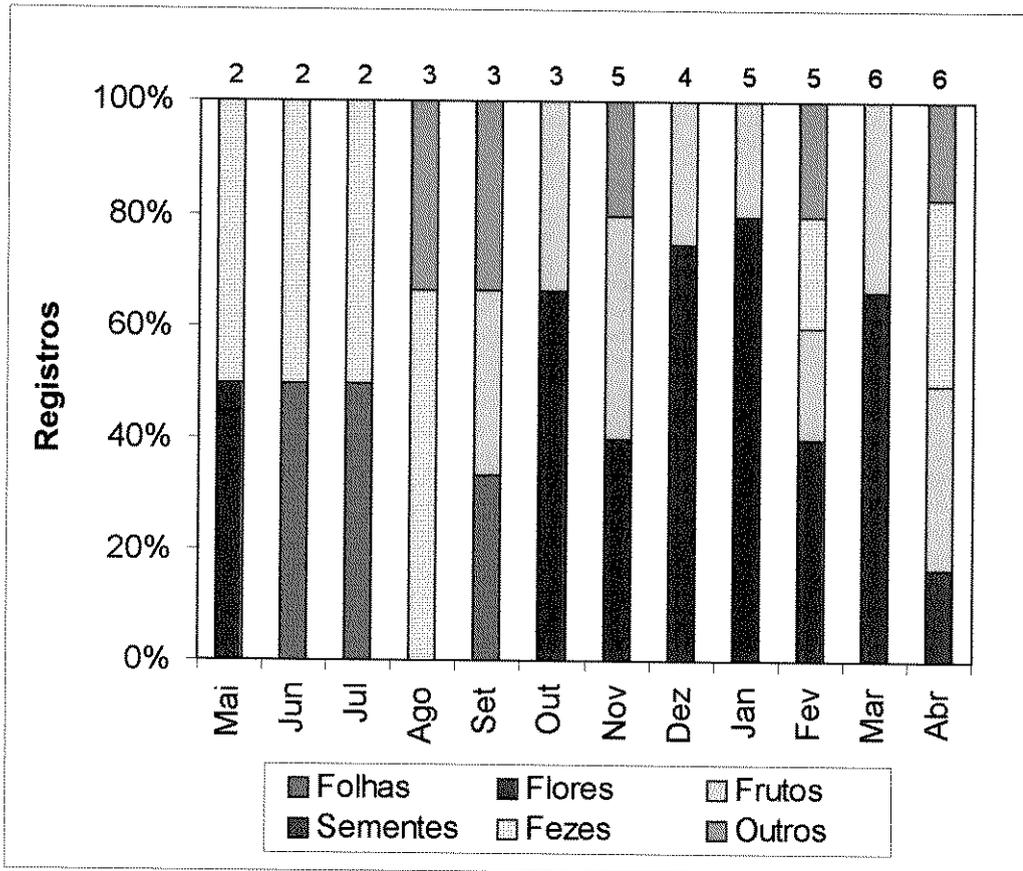
Os atíneos primitivos sempre coletaram o substrato para o fungo no chão, não havendo nenhuma observação durante este estudo das formigas subindo em árvores. As colônias usaram as espécies de plantas mais próximas ao ninho, como pode ser observado pelas pequenas distâncias de forrageamento. Em consequência, as espécies e a diversidade de itens incluídos pelos gêneros de atíneos variou de acordo com o tipo de vegetação da área em que seus ninhos foram construídos. Por exemplo, *Mycocepurus* utilizou uma grande variedade de espécies de plantas dos diferentes tipos de vegetações e/ou fisionomias do cerrado onde seus ninhos foram construídos. Em contrapartida, as espécies de *Trachymyrmex* coletaram principalmente gramíneas, os principais componentes dos campos onde freqüentemente nidificaram (ver Tabela 1.1 do Capítulo I)



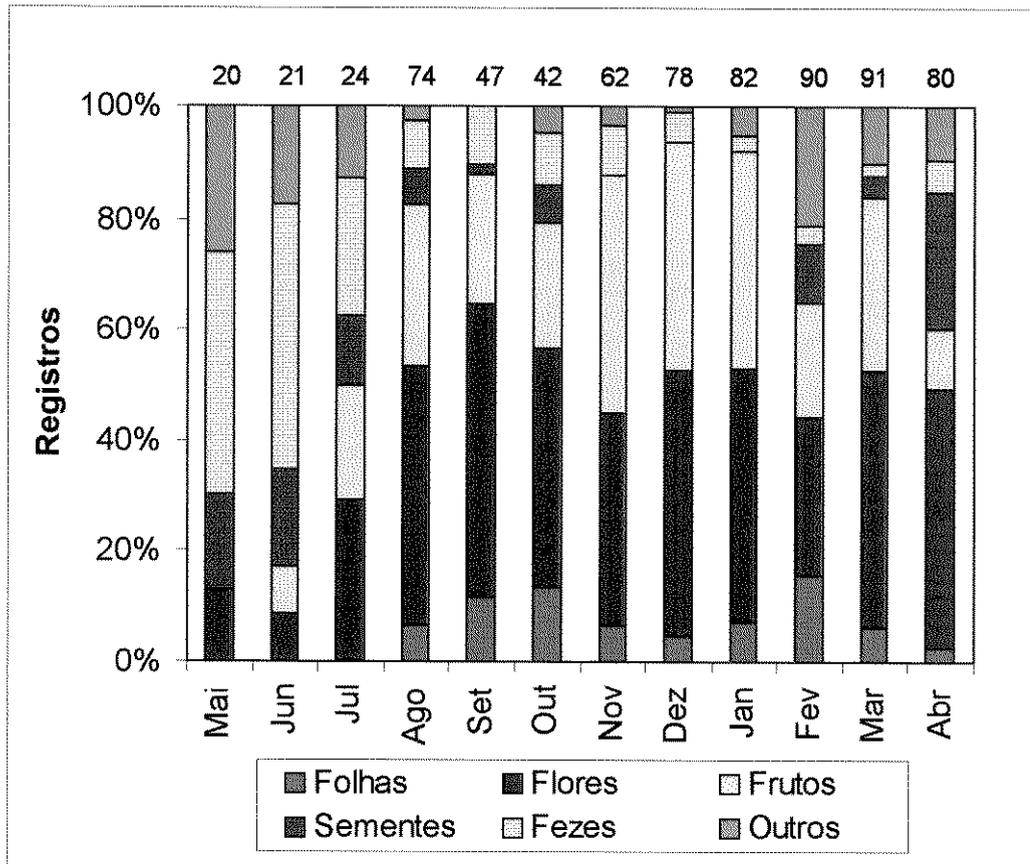
**Figura 3.1.** Itens coletados por formigas Attini durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês. Cada registro corresponde à uma colônia.



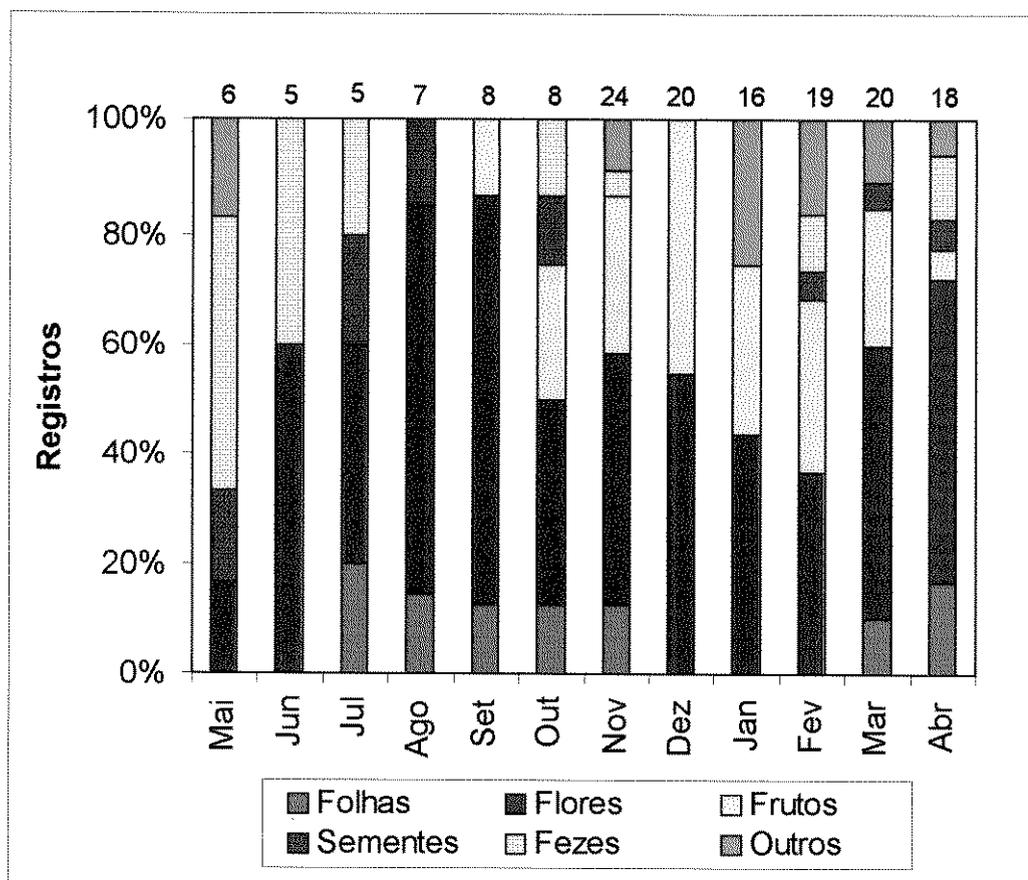
**Figura 3.2.** Itens coletados por colônias de *Cyphomyrmex* spp. durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês. Cada registro corresponde à uma colônia.



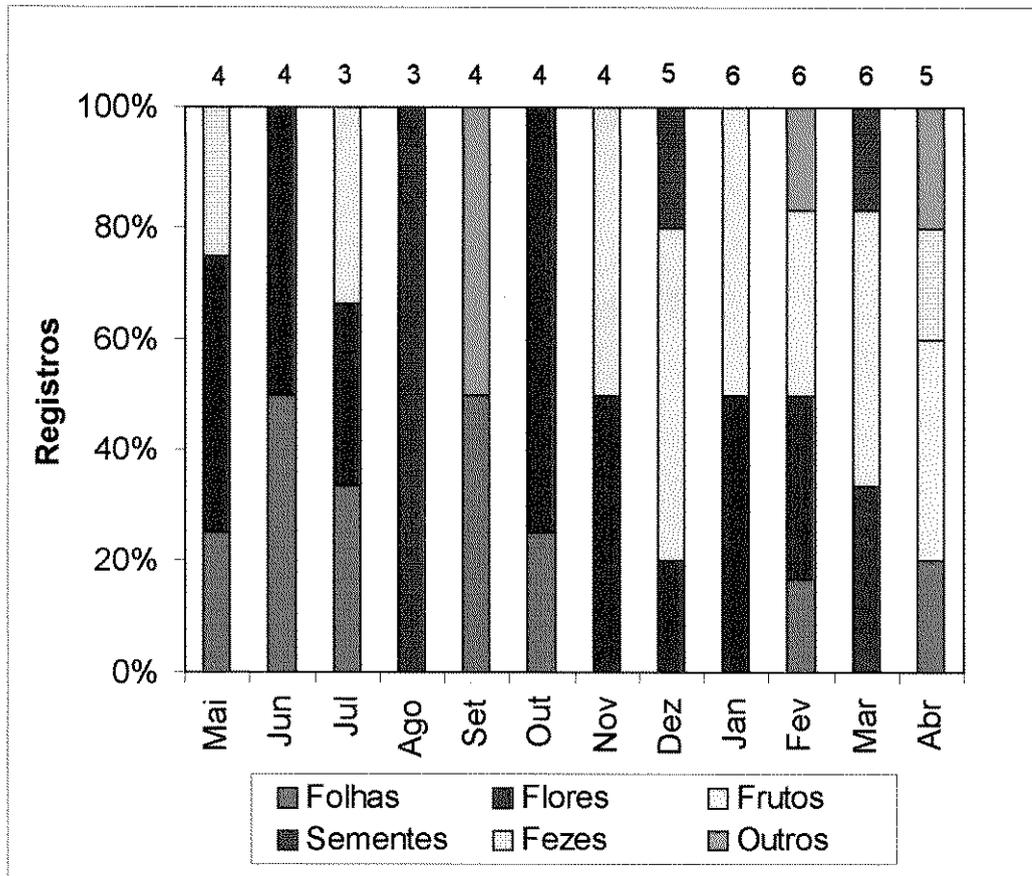
**Figura 3.3.** Itens coletados por colônias de *Mycetarotes parvulus* durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês. Cada registro corresponde à uma colônia.



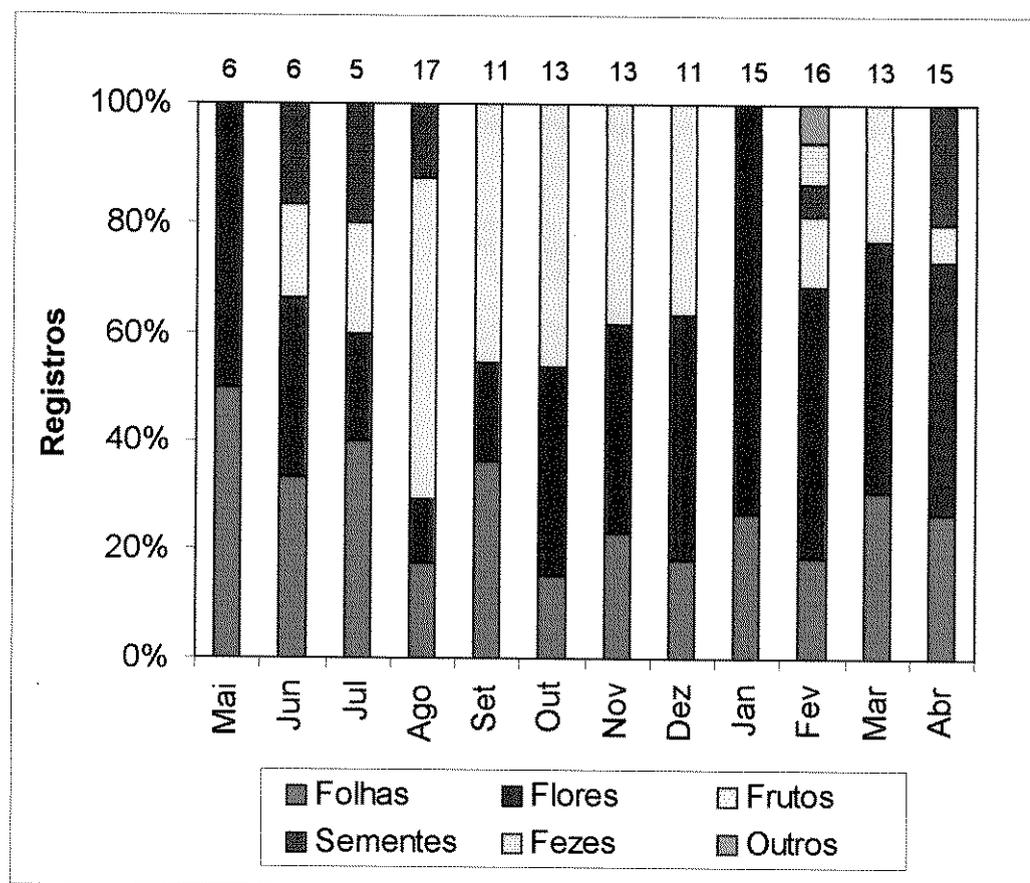
**Figura 3.4.** Itens coletados por colônias de *Mycocepurus* spp. durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês. Cada registro corresponde à uma colônia.



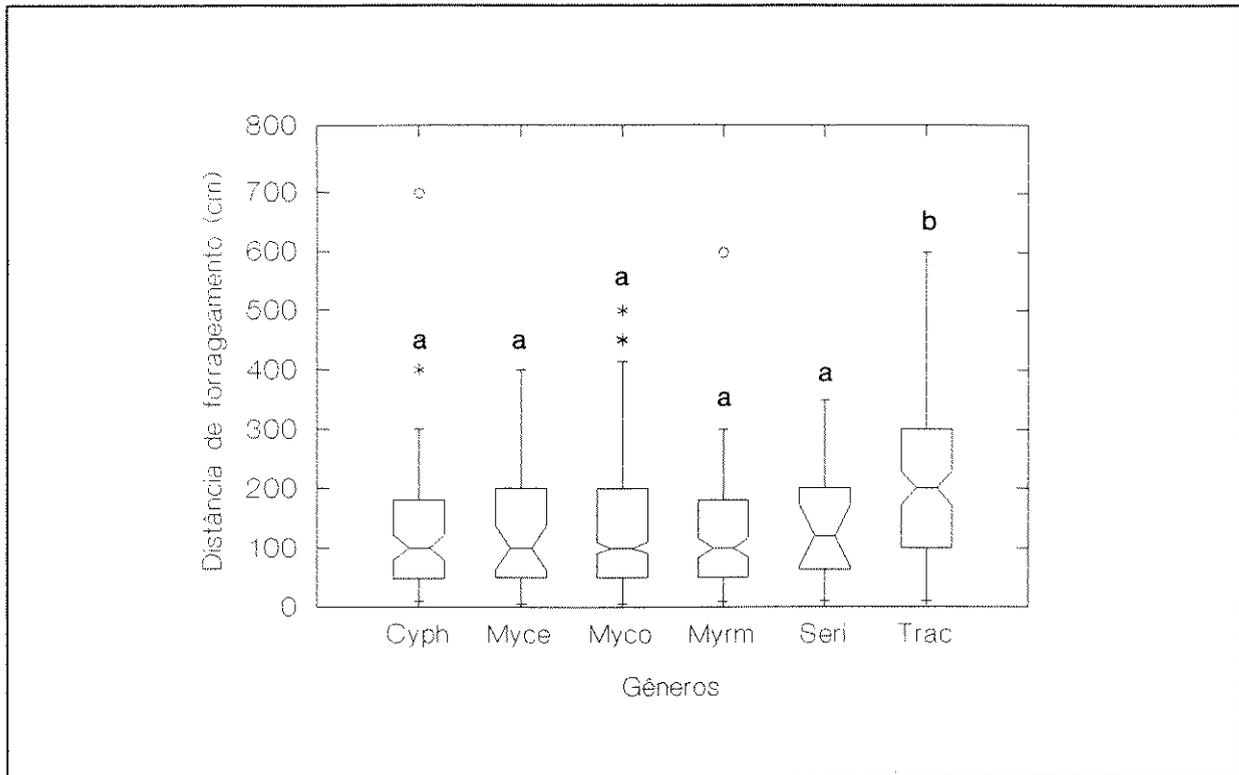
**Figura 3.5.** Itens coletados por colônias de *Myrmicocrypta* sp. durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês. Cada registro corresponde à uma colônia.



**Figura 3.6.** Itens coletados por colônias de *Sericomyrmex* sp. durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês. Cada registro corresponde à uma colônia.



**Figura 3.7.** Itens coletados por colônias de *Trachymyrmex* spp. durante 12 meses, agrupados de acordo com a parte da planta utilizada na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Os números acima das barras correspondem ao número total de registros em cada mês. Cada registro corresponde à uma colônia.



**Figura 3.8.** “Notched box plots” mostrando as distâncias de forrageamento dos atíneos primitivos. Em cada “box” a barra horizontal central corresponde à mediana, as barras horizontais superiores e inferiores aos quartis, as barras perpendiculares duplas ao intervalo de confiança (95%) da mediana, e as barras verticais aos registros. Legenda: \* : “outliers”; ° : “outliers” extremos; letras iguais: diferença não significativa; letras diferentes: diferença significativa com  $P = 0,05$ ; Cyph: *Cyphomyrmex*; Myce: *Mycetarotes*; Myco: *Mycocepurus*; Myrm: *Myrmicocrypta*; Seri: *Sericomyrmex* e Trac: *Trachymyrmex*.

**Tabela 3.2.** Distâncias percorridas durante a coleta de substrato para fungicultura pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP.

Gêneros	Distância (cm) $\bar{X} \pm DP$ (N)		Significância da diferença (teste t)
	Estação seca/fria	Estação chuvosa/quente	
<i>Cyphomyrmex</i>	167,10 $\pm$ 134,58 (29)	105,41 $\pm$ 81,66 (64)	P = 0,007
<i>Mycetarotes</i>	176,65 $\pm$ 105,48 (17)	93,96 $\pm$ 85,95 (25)	P = 0,011
<i>Mycocepurus</i>	157,79 $\pm$ 114,09 (238)	113,07 $\pm$ 84,05 (430)	P = 0,000
<i>Myrmicocrypta</i>	146,92 $\pm$ 102,63 (50)	108,01 $\pm$ 70,98 (108)	P = 0,006
<i>Sericomyrmex</i>	203,33 $\pm$ 107,70 (9)	88,50 $\pm$ 70,23 (8)	P = 0,019
<i>Trachymyrmex</i>	264,82 $\pm$ 154,91 (51)	182,19 $\pm$ 136,54 (70)	P = 0,003
Tribo Attini	172,43 $\pm$ 123,71 (404)	117,12 $\pm$ 90,65 (719)	P = 0,000

Partes de plantas mais macias, como flores e frutos, geralmente foram coletados inteiros, mas, quando muito grandes, também foram cortados. Por outro lado, não foi observado nenhum dos gêneros cortando folhas. Como já mencionado, os registros de partes vegetativas foram compostos quase que exclusivamente por foliólulos caídos no solo. Sementes também foram usualmente coletadas inteiras. O arilo das sementes, entretanto, foi normalmente cortado em partes menores para o transporte pelas formigas. Quando os atíneos primitivos coletaram endosperma de semente, normalmente utilizaram sementes já escarificadas por outras formigas.

Durante a coleta de substrato para a cultura do fungo, as forrageadoras foram observadas retornando ao ninho em grupos pequenos e, em alguns gêneros, relativamente coesos. O número máximo de formigas em uma trilha de forrageamento foi de 11 em *Cyphomyrmex*, quatro em *Mycetarotes*, 15 em *Mycocepurus*, seis em *Myrmicocrypta*, 13 em *Sericomyrmex* e 16 em *Trachymyrmex*. Estes grupos foram maiores e mais coesos durante a estação chuvosa/quente, quando as formigas utilizaram flores e/ou frutos caídos abaixo de árvores próximas ao ninho. Durante a estação seca/fria, as formigas forragearam mais independentemente, coletando uma diversidade de itens comparativamente maior, a maiores distâncias.

#### 4. Discussão

Este foi o primeiro estudo a investigar a diversidade de itens coletado por atíneos primitivos ao longo de um ano. Os resultados revelam que estas formigas são bastante oportunistas, uma vez que coletam itens mais próximos ao ninho, e utilizam as partes e espécies de plantas mais abundantes ao longo do ano, com preferência para flores e frutos (ver dados fenológicos em Mantovani 1983, Mantovani e Martins 1988). Estes padrões comportamentais podem aumentar a relação custo-benefício do forrageamento de atíneos primitivos, já que flores e frutos contêm mais energia (Dixon 1966) e menos compostos secundários (Feeny 1970) que folhas verdes. Assim as formigas podem, provavelmente, obter alta qualidade de recurso para o cultivo do fungo. Além disto, as *Attini* primitivas incluem maior diversidade de itens durante a estação seca/fria, provavelmente devido a baixa qualidade dos recursos nesta estação. Isto é previsto pela teoria de forrageamento ótimo (Pyke *et al.* 1977), e também aumenta a eficiência do forrageamento destas formigas.

Estes padrões comportamentais são diferentes daqueles descritos para *Acromyrmex* e *Atta*. As formigas cortadeiras coletam muitas das espécies de plantas da sua área de forrageamento, mas concentram sua atividade de corte em algumas espécies, que não necessariamente são as mais abundantes (Rockwood 1976, Vasconcelos 1990). Além disto, geralmente não são utilizados os indivíduos mais próximos ao ninho, numa espécie de manejo conservativo do substrato utilizado, como primeiro sugerido por Cherrett (1968) e verificado e aceito por outros pesquisadores (Weber 1972, 1982, Lewis *et al.* 1974a, b, Hölldobler & Wilson 1990). Como *Acromyrmex* e *Atta* apresentam colônias muito grandes e polimórficas (discutido no Capítulo I), com uma alta eficiência na coleta do substrato fungal, através de um refinado sistema de sub-castas de tamanho das forrageadoras (discutido no Capítulo II), estas formigas podem sacrificar a eficiência energética do forrageamento, reservando estas plantas mais próximas ao ninho para períodos de condições mais adversas (Hölldobler & Wilson 1990). No entanto, Rockwood & Hubbell (1987) discordam desta idéia. Estes autores acreditam que diferentes indivíduos de uma espécie de planta apresentam diferenças na aceitabilidade das folhas pelas formigas, e como *Acromyrmex* e *Atta* forrageiam utilizando um sistema de trilhas pré-estabelecidas, nem sempre o uso dos indivíduos mais próximos ao

ninho resulta em maior energia à colônia. De qualquer forma, os atíneos primitivos parecem ser bastante oportunistas enquanto as formigas cortadeiras mostram diferentes níveis de seleção do substrato coletado.

A idéia vigente de que atíneos primitivos utilizam principalmente restos de insetos (carcaças ou fezes) e material vegetal em decomposição (Weber 1972, 1982, Wilson 1971, Garling 1979, Hölldobler & Wilson 1990, Mayhé-Nunes 1995) não parece totalmente correta. Flores e frutos recentemente caídos compreenderam a maior parte do substrato coletado para o cultivo de fungo de todos os gêneros de atíneos primitivos aqui estudados. Partes mais duras de plantas, como folhas e sementes, assim como restos de insetos e outros materiais, também são utilizados pelas formigas, especialmente na estação seca/fria, provavelmente para suprir a baixa disponibilidade de flores e frutos nesta estação (Mantovani 1983, Mantovani & Martins 1988). A principal diferença entre este e outros estudos, é a vegetação onde ele foi conduzido. A maioria dos estudos sobre atíneos primitivos foram conduzidos em florestas tropicais, onde a biomassa de artrópodes (Hölldobler & Wilson 1990) e, provavelmente, de material vegetal em decomposição no solo, é maior quando comparada aos cerrados. Assim, os Attini primitivos estão utilizando os tipos de substrato mais abundantes em cada ambiente, corroborando a idéia de oportunismo destas formigas.

Se as tendências para aumento do tamanho do corpo e do polimorfismo de operárias, sugeridas por Hölldobler & Wilson (1990) e investigadas no Capítulo I, refletem a verdadeira história evolutiva da tribo Attini, é razoável supor que a utilização de folhas também aumente conforme a derivação dos gêneros. Grandes mandíbulas são necessárias para cortar partes de plantas duras como as folhas, mas as operárias devem ser polimórficas, porque grandes indivíduos não são capazes de cuidar do pequeno fungo dentro dos ninhos (Wilson 1979, 1980a, 1980b). De fato, os gêneros mais derivados dentre os atíneos, *Acromyrmex* e *Atta*, possuem as maiores e mais polimórficas operárias, e utilizam principalmente folhas como substrato ao cultivo de fungo (Wilson 1977, Hölldobler & Wilson 1990). Além disto, os gêneros com maiores tamanhos dentre os atíneos primitivos, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*, também utilizam mais folhas que os demais. Assim, a freqüente utilização de flores e frutos por parte dos atíneos primitivos seria mais uma restrição do pequeno tamanho das operárias que uma preferência.

As distâncias de forrageamento dos atíneos primitivos são muito menores que as registradas para *Acromyrmex* e *Atta*, as quais podem atingir muitas dezenas e até centenas de metros (Cherrett 1968, Lewis *et al.* 1974a, b). Estes gêneros possuem colônias muito grandes e necessitam de grandes áreas de forrageamento para trazer o material necessário para os jardins de fungo (Hölldobler & Wilson 1990). Durante este estudo, tais distâncias podem ter sido subestimadas, uma vez que cada colônia foi monitorada apenas 5 min por mês. Apesar disto, acredita-se que os atíneos mais primitivos possam realmente manter suas colônias cobrindo áreas menores que *Acromyrmex* e *Atta*, devido ao comportamento de forrageamento oportunista (discutido anteriormente) e ao pequeno tamanho das colônias e das operárias (como mostrado no Capítulo I). Relações positivas entre os tamanhos das colônias, das operárias, e das distâncias de forrageamento, foram observadas para *Atta cephalotes* (Lewis *et al.* 1974a) e *A. sexdens* (Fowler & Robinson 1979b). Wetterer (1994b) encontrou em pequenas colônias de *A. cephalotes*, operárias com tamanhos relativamente pequeno, cortando plantas herbáceas a cerca de 7 m do ninho. Em contraste, em colônias grandes, operárias de tamanhos maiores participaram do forrageamento, e geralmente cortaram árvores a até 80 m do ninho. Assim, apesar da escassez deste tipo de dado na literatura, baseado nas informações sobre *Acromyrmex* e *Atta* e nos dados aqui apresentados, acredita-se que exista uma tendência para aumento das distâncias de forrageamento na tribo Attini, provavelmente devido às tendências para aumento do tamanho das operárias e das colônias.

Os maiores valores das distâncias de forrageamento foram registrados durante a estação seca/fria, para todos os gêneros estudados. Isto provavelmente reflete a baixa disponibilidade de flores e frutos durante esta estação, levando à utilização de recursos mais raros e imprevisíveis, como carcaças e fezes de insetos, por parte das formigas. Este mesmo padrão já foi observado para espécies de *Atta* em vegetação de cerrado, em que as formigas tornam-se menos seletivas na estação seca/fria e aumentam as distâncias de forrageamento (J. H. Schoederer, com. pes.). Rockwood (1975) sugere que a disponibilidade de vegetação pode ser o principal fator determinando a intensidade das diferenças sazonais no forrageamento de espécies tropicais de *Atta*. Como disponibilidade de substrato é provavelmente relacionada a fatores ambientais, pode ser esperado um efeito

sazonal mais pronunciado no forrageamento de atíneos no cerrado. Neste tipo de vegetação em geral, durante os meses mais secos a biomassa é marcadamente reduzida devido à menor disponibilidade de água, diminuição da temperatura e do fotoperíodo (De Vuono *et al.* 1982, 1986, Mantovani & Martins 1988, ver discussão do Capítulo II).

Neste estudo, os atíneos primitivos coletaram o substrato à fungicultura sempre no solo. Nas revisões de *Cyphomyrmex* e *Mycocepurus* (Kempf 1963, 1964, 1965), este autor também ressalta a observação que estas formigas não sobem na vegetação para coletar substrato. No entanto, foi observada uma colônia de *Trachymyrmex* subindo na vegetação para cortar flores de *Tibouchina* sp. (Melastomataceae) nos cerrados de Itirapina - SP, a apenas 300 km da RMG (obs. pes.). Assim, este evento pode ser raro, mas ocorre, ainda que eventualmente e nos gêneros mais derivados.

Ao contrário de *Acromyrmex* e *Atta*, que podem apresentar trilhas de forrageamento com centenas a milhares de operárias (Cherrett 1968, Lewis *et al.* 1974a, b), os atíneos primitivos coletam substrato individualmente ou, mais freqüentemente, em pequenos grupos. Apesar de não ter sido testado se as forrageadoras foram ou não recrutadas para as fontes de alimento pelas companheiras de ninho, através do monitoramento diário (Capítulo II) e mensal (este Capítulo) do forrageamento das colônias marcadas, acredita-se que exista recrutamento para fontes de alimento também entre os atíneos primitivos. De fato, Mayhé-Nunes (1995) investigou experimentalmente o recrutamento para fontes de alimento em colônias de vários gêneros da tribo Attini, e constatou que espécies de vários atíneos primitivos apresentam recrutamento, ainda que muito rudimentar para gêneros primitivos como *Mycetarotes* e *Myrmicocrypta*. Segundo o autor, as estratégias de forrageamento dos atíneos podem ser consideradas como uma adaptação aos tipos de substratos que estes utilizam para o cultivo do fungo. Enquanto *Acromyrmex* e *Atta* exploram fontes de substrato fixas que se encontram na área de forrageamento das colônias, os gêneros mais primitivos coletam substrato dispostos mais aleatoriamente. Assim, o recrutamento em massa e a manutenção de trilhas de forrageamento para a exploração dos recursos é uma estratégia econômica do ponto de vista evolutivo (Mayhé-Nunes 1995). Esta idéia está de acordo com a observação de que os grupos de forrageadoras de atíneos

primitivos foram maiores e mais coesos na estação chuvosa/quente, quando foram utilizadas grandes quantidades de flores e frutos caídos sob as plantas próximas aos seus ninhos.

Baseado nos dados aqui apresentados de biologia geral (Capítulo I) e de forrageamento (Capítulos II e III), bem como nas informações disponíveis na literatura, pode-se separar os gêneros de Attini em três grupos: (1) um mais basal, que inclui os gêneros *Apterostigma*, *Cyphomyrmex*, *Mycetarotes*, *Mycetophylax*, *Mycocepurus* e *Myrmicocrypta*, (2) um intermediário, com *Mycetosorites*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*, e (3) um mais derivado, com as cortadeiras, *Acromyrmex* e *Atta*, além das parasitas, *Pseudoatta*. Todas as tendências sugeridas por Hölldobler & Wilson (1990) (aumento do tamanho corporal das operárias e da colônia, da complexidade estrutural do ninho e da utilização de folhas), bem como as sugeridas neste estudo (aumento da carga individual das operárias, das distâncias de forrageamento e do recrutamento de companheiras), seguem estes grupos. Entretanto, ainda é difícil estabelecer qual é o gênero mais primitivo dentro da tribo, se *Cyphomyrmex* (cf. Weber 1972, Wilson 1971, Hölldobler & Wilson 1990, Wheeler & Wheeler 1991), *Myrmicocrypta* (cf. Schultz & Meier 1995) ou algum outro gênero do grupo mais primitivo.

A espécie de *Cyphomyrmex* estudada apresentou particularidades em relação às demais, nos padrões de nidificação e de forrageamento. Estas particularidades poderiam estar indicando uma ancestralidade dentro da tribo, razão pela qual este gênero foi tido como o mais primitivo entre os atíneos através do século (Forel 1885, Weber 1958, 1972, 1982, Wilson 1971, Hölldobler & Wilson 1990). No entanto, se ao invés disto, estas particularidades estiverem ligadas ao cultivo de levedura, característico de *Cyphomyrmex*, e se este comportamento for realmente derivado dentro da tribo (cf. Schultz & Meier 1995), a posição de gênero mais primitivo entre os atíneos ficaria com *Myrmicocrypta*. Apesar do recrutamento de companheiras durante o forrageamento parecer mais rudimentar em *Myrmicocrypta* que em *Mycocepurus*, estes dois gêneros são muito semelhantes morfológica e comportamentalmente e, baseado somente neste estudo ou nos dados disponíveis na literatura, não é possível determinar qual o mais primitivo (ver também Mayhé-Nunes 1995).

Este trabalho, bem como outros que tentaram coletar ou reunir informações sobre a tribo Attini (por exemplo Weber 1982, Hölldobler & Wilson 1990, Mayhé-Nunes 1995) revelam a necessidade de se estudar outros aspectos biológicos do maior número de taxa possível para elucidar as relações de parentesco entre os gêneros de Attini. Conforme frisou Kusnezov (1963), somente uma análise global com o maior número de características possíveis tratadas em conjunto, poderá esclarecer a origem e evolução do hábito de cultivar fungos da tribo Attini.

**Capítulo IV:****INTERAÇÃO DE FORMIGAS ATTINI COM FRUTOS E SEMENTES EM  
VEGETAÇÃO DE CERRADO****Resumo**

Como frutos e sementes foram itens bastante utilizados como substrato à fungicultura das Attini primitivas, o objetivo deste capítulo é investigar o papel destas formigas na dispersão e germinação das sementes de plantas do cerrado. Foram realizados experimentos de remoção de diásporos por aténeos, incluindo as formigas cortadeiras, *Acromyrmex* e *Atta*. Os resultados destes experimentos revelam que as formigas não somente limpam ativamente as sementes, seja retirando a polpa dos frutos ou o arilo das sementes, como também transportam os diásporos a distâncias de até 12 m. A taxa de remoção dos frutos e sementes investigados foi função do tamanho dos diásporos. Testes de germinação mostram que a remoção da polpa dos frutos de *Ocotea pulchella*, *Ouratea spectabilis*, *Prunus sellowii*, *Psychotria stachyoides* e *Rapanea umbellata*, bem como do arilo das sementes de *Copaifera langsdorfi* e *Virola sebifera*, aumenta as taxas de germinação destas espécies. Para *P. stachyoides*, como sementes manipuladas pela autora não germinaram, é possível que algum fator químico e/ou mecânico induzido pelas formigas facilite a germinação nesta espécie. Entretanto, as formigas não tem efeito sobre a germinação de sementes de *P. stachyoides* que já passaram pelo trato digestivo de aves. Os resultados indicam que a interação das Attini com diásporos é particularmente comum no cerrado, sugerindo que estas formigas tenham um papel relevante na biologia de frutos e sementes neste tipo de vegetação. Os benefícios incluem dispersão secundária de diásporos de plantas não-mirmecocóricas e/ou aumento no sucesso de germinação de sementes manipuladas pelas formigas.

## 1. Introdução

Apesar de formigas Attini serem normalmente consideradas prejudiciais à vegetação, novas evidências de estudos de campo em florestas neotropicais têm demonstrado um efeito benéfico destas formigas sobre a biologia de sementes de plantas superiores (Kaspari 1993, 1996, Oliveira *et al.* 1995, Dalling & Wirth no prelo). Elas podem atuar como agentes dispersores secundários de plantas dispersas por vertebrados, rearranjando a distribuição de sementes e influenciando o sucesso reprodutivo das plantas e a estrutura espacial das suas populações (Robert & Heithaus 1986, Kaspari 1993, 1996). Em algumas ocasiões, a remoção de frutos por espécies de *Atta* é tão intensa e feita diretamente sobre a planta, que as formigas podem competir com os dispersores vertebrados (Dalling & Wirth no prelo). Neste casos, as formigas podem ser bastante benéficas às plantas, uma vez que as sementes são depositadas em sítios favoráveis à germinação, como folhiço ou formigueiros, e não agrupada e aleatoriamente, como nas fezes dos vertebrados. Além disto, através da remoção da polpa dos frutos, os atíneos podem também reduzir o ataque de fungos sobre os frutos maduros caídos no solo de florestas úmidas, facilitando a germinação das sementes de plantas primariamente dispersas por vertebrados (Oliveira *et al.* 1995).

O efeito de formigas sobre a biologia das sementes é bem documentado para plantas tipicamente mirmecocóricas (Horvitz 1981, Bond & Slingsby 1983). Estas plantas produzem um corpo gorduroso preso externamente à semente chamado elaiossomo (van der Pijl 1982). As formigas são atraídas pelo elaiossomo e utilizam-no como apoio mecânico no transporte das sementes até o ninho. Lá, os elaiissomos são comidos e as sementes, normalmente intactas, permanecem dentro dos formigueiros ou são levadas para a superfície e descartadas nas lixeiras (Horvitz & Beattie 1980, O'Dowd & Hay 1980). Entretanto, as conseqüências ecológicas da atividade das formigas sobre plantas não-mirmecocóricas ainda são pouco conhecidas (mas veja Kaufmann *et al.* 1991, Pizo & Oliveira 1998).

Como visto no Capítulo III, frutos e sementes de diversas espécies de plantas são itens freqüentemente utilizados por atíneos primitivos como substrato à cultura do fungo. Assim, este capítulo apresenta uma série de experimentos conduzidos no campo e em casa de vegetação, com o objetivo de melhor descrever e quantificar

esta interação no cerrado. Foram selecionadas espécies de plantas características do cerrado, cujos frutos e/ou sementes foram freqüentemente utilizados pelas Attini, e feitos experimentos de remoção de semente, incluindo agora observações de *Acromyrmex* e *Atta*. Também foram realizados testes de germinação com lotes de sementes manipuladas e não-manipuladas pelas formigas. Por fim, foram descritos alguns padrões comportamentais das formigas durante a utilização dos frutos e sementes.

## 2. Material e Métodos

### 2.1. EXPERIMENTOS DE REMOÇÃO DE DIÁSPOROS

A interação de formigas Attini com frutos e sementes de seis espécies de plantas selecionadas foi estudada detalhadamente através do registro periódico das formigas Attini (incluindo agora os gêneros *Acromyrmex* e *Atta*) removendo grupos de diásporos dispostos ao longo de transectos. Por volta das 07:00 h, em dias ensolarados, foram montadas estações de observação contendo 10 diásporos (frutos ou sementes) cada, em intervalos de 10 m para manter descobertas independente pelas diferentes colônias de formigas (Byrne & Levey 1993, Kaspari 1993, 1996). As estações foram monitoradas a cada 2 h, das 10:00 às 18:00 h. A cada vistoria foi registrado: (1) quais as espécies de formigas foram atraídas aos diásporos, (2) o número de diásporos com que cada espécie de formiga estava interagindo, seja removendo a polpa do fruto ou o arilo da semente, e (3) o número de diásporos que cada espécie de formiga estava removendo, bem como sua distância em relação à estação de observação.

Os experimentos de remoção foram conduzidos depois da estação de frutificação da área de estudo (cf. Mantovani 1983, Mantovani & Martins 1988), em diferentes dias entre janeiro e abril de 1996 e 1997. As espécies de plantas utilizadas para os experimentos foram selecionadas conforme a sua frequência de utilização pelos atíneos, e são listadas a seguir juntamente com o número de estações de observação monitoradas: *Ocotea pulchella* (Lauraceae, 31 estações), *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae, 50 estações), *Prunus sellowii* (Rosaceae, 51 estações), *Psychotria stachyoides* (Rubiaceae, 30 estações), *Rapanea umbellata* (Myrsinaceae, 30 estações) e *Virola sebifera* (Myristicaceae, 30 estações). A fim de relacionar as taxas de remoção com o tamanho dos frutos e/ou sementes, foi medido com auxílio de um paquímetro, o maior eixo de 50 diásporos de cada uma das espécies utilizadas.

### 2.2. TESTES DE GERMINAÇÃO DAS SEMENTES

O efeito das formigas Attini sobre a germinação das sementes foi avaliado através de testes de germinação efetuados na casa de vegetação da Universidade

Estadual de Campinas. Sementes das espécies *Ocotea pulchella*, *Ouratea spectabilis*, *Prunus sellowii* e *Rapanea umbellata* foram agrupadas em duas categorias para os testes: (1) sementes cobertas por polpa (frutos não-manipulados pelas formigas), e (2) sementes limpas (polpa dos frutos removida pelas formigas). A germinação das sementes de *Psychotria stachyoides* foi testada antes e depois da dispersão por aves. Neste caso, as sementes foram agrupadas em quatro categorias: (1) sementes coletadas de frutos maduros na planta e tendo a polpa removida pela autora, (2) sementes com a polpa recentemente removida por formigas, (3) sementes coletadas de fezes de aves pela autora, e (4) sementes coletadas de fezes de aves por formigas Attini. As categorias (1) e (3) foram incluídas nos testes de germinação de *P. stachyoides* para avaliar possíveis efeitos na germinação das sementes devido à manipulação pelas formigas.

O efeito na germinação das sementes também foi avaliado para duas espécies de planta possuidoras de arilo, *Copaifera langsdorfii* (Leguminosae, Caesalpinioidea) e *Virola sebifera*. As sementes destas duas espécies foram divididas em duas categorias: (1) sementes ariladas coletadas de frutos recentemente abertos, ainda na planta, e (2) sementes de frutos caídos no solo cujo arilo foi removido por atíneos. O mesmo procedimento foi seguido para os testes de germinação de todas as espécies de plantas investigadas. As sementes de cada categoria foram colocadas em caixas plásticas (40 x 40 cm) contendo solo coletado na área de estudo, enterradas a 1 cm, espaçadas a 3 cm e monitoradas a cada três dias. As caixas de germinação foram molhadas regularmente e mantidas sob as mesmas condições de luz indireta e temperatura constante.

### 3. Resultados

#### 3.1. ESPÉCIES DE PLANTAS CUJOS DIÁSPOROS FORAM UTILIZADOS PELA TRIBO ATTINI

A Tabela 4.1, obtida através do monitoramento das colônias marcadas (Capítulo III), mostra o número de registros mensais ao longo do ano das espécies de plantas cujos frutos e/ou sementes foram coletados pelas formigas Attini na RMG. Ao total são 26 espécies, pertencentes a 19 famílias, das quais destacam-se: Leguminosae, Melastomataceae, Myrsinaceae e Rubiaceae. Praticamente todos os frutos utilizados foram carnosos, com síndrome de dispersão zoocórica, a maioria ornitocórica, e com tamanhos entre 5 e 20 mm (com exceção de *Qualea grandiflora* que pode atingir 15 cm) (Tabela 4.1). Quanto à utilização de sementes, as formigas coletaram arilo das espécies: *Copaifera langsdorfii*, *Pera obovata* (Euphorbiaceae), *Siparuna guianensis* (Monimiaceae), *Trichilia pallida* (Meliaceae), *Virola sebifera* e *Xylopia aromatica* (Annonaceae). Também foi utilizado endosperma de sementes previamente escarificadas de *C. langsdorfii* e de *Anadenanthera falcata* (Leguminosae, Mimosoidae). As sementes das demais espécies utilizadas foram coletadas inteiras (Tabela 4.1). Os atíneos coletaram sementes encontradas em fezes de aves e morcegos, e operárias de *Mycocepurus goeldi* ocasionalmente retiraram sementes de *Psychotria stachyoides*, *Rapanea umbellata* e *Siparuna guianensis* das lixeiras de *Acromyrmex* e *Atta* (Tabela 4.1).

#### 3.2. COMPORTAMENTO DAS FORMIGAS COM OS FRUTOS E SEMENTES

Nenhuma das espécies de plantas listadas na Tabela 4.1 possuem sementes com elaiossomo. Seus agentes dispersores primários no cerrado são aves e morcegos, os quais são atraídos pela polpa dos frutos e/ou arilo das sementes. A polpa dos frutos destas plantas é frequentemente rica em carboidratos (*Prunus sellowii*, *Miconia* spp. e *Psychotria* spp.) ou lipídeos (*Ouratea spectabilis* e *Ocotea pulchella*, ver análises químicas em Wheelwright *et al.* 1984, Galetti 1995, Jordano 1995) os quais, presumivelmente, tornam os frutos tão atrativos às formigas. As formigas carregaram os diásporos mais frequentemente quando a polpa ou o arilo estavam mais fortemente presos à semente. Caso contrário, pequenos pedaços de polpa dos frutos ou de arilo das sementes foram retirados e carregados ao ninho e a semente, mais pesada, permanecia no mesmo local. Alguns dos diásporos

**Tabela 4.1.** Espécies de plantas cujos frutos e/ou sementes foram coletados para fungicultura dos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. O número de registros foi baseado em sensos mensais ao longo de 12 meses.

Espécies	Famílias	Número de registros	
		Frutos	Sementes
<i>Rapanea umbellata</i>	Myrcinaceae	75	5 <sup>c</sup>
<i>Copaifera langsdorfii</i>	Leguminosae - Caes.	--	48 <sup>a</sup>
<i>Ocotea pulchella</i>	Lauraceae	36	--
<i>Prunus sellowii</i>	Rosaceae	36	--
<i>Ouratea spectabilis</i>	Ochnaceae	27	--
<i>Miconia albicans</i>	Melastomataceae	17	4 <sup>b</sup>
<i>Didymopanax vinosum</i>	Araliaceae	15	--
<i>Miconia rubiginosa</i>	Melastomataceae	13	3 <sup>b</sup>
<i>Cordia sellowiana</i>	Boraginaceae	12	--
<i>Miconia ligustroides</i>	Melastomataceae	12	--
<i>Pera obovata</i>	Euphorbiaceae	--	14 <sup>a</sup>
<i>Byrsonima intermedia</i>	Malpighiaceae	7	--
<i>Rudgea viburnoides</i>	Rubiaceae	6	2 <sup>b</sup>
<i>Qualea grandiflora</i>	Vochysiaceae	5	--
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Rutaceae	4	--
<i>Psychotria stachyoides</i>	Rubiaceae	3	12 <sup>b</sup>
<i>Trichilia pallida</i>	Meliaceae	--	3 <sup>a</sup>
<i>Siparuna guianensis</i>	Monimiaceae	--	3 <sup>a</sup>
<i>Ficus citrifolia</i>	Moraceae	2	--
<i>Rapanea ferruginea</i>	Myrcinaceae	1	--
<i>Anadenanthera falcata</i>	Leguminosae - Mimo.	--	8

Tabela 4.1. (continuação)

<i>Palicourea rigida</i>	Rubiaceae	--	6 <sup>b</sup>
<i>Solanum</i> sp.	Solanaceae	--	4 <sup>c</sup>
<i>Psychotria barbiflora</i>	Rubiaceae	--	2 <sup>b</sup>
<i>Xylopia aromatica</i>	Annonaceae	--	2 <sup>a</sup>
<i>Virola sebifera</i>	Myristicaceae	--	2 <sup>a</sup>

<sup>a</sup> sementes ariladas; <sup>b</sup> sementes também coletadas em fezes de aves; <sup>c</sup> sementes também coletadas em fezes de morcegos.

utilizados possuíram estruturas que facilitaram o transporte destes por parte das formigas. Foi o caso dos frutos das espécies de *Rapanea*, *Didymopanax vinosum* e *Prunus sellowii*, os quais retêm seus pedúnculos depois de caírem no solo. Para as sementes, estruturas como a carúncula de *Xylopia aromatica*, os espinhos de *Siparuna guianensis*, os pêlos de *Solanum* sp. e o arilo rico em carboidratos de *C. langsdorfii* e em lipídeos de *V. sebifera* (Galetti 1996), também facilitaram o transporte pelas formigas. Alguns diásporos foram deixados pelas formigas ao longo das trilhas de forrageamento, durante o transporte para o ninho. Muitas sementes inteiramente limpas foram observadas em trilhas de *Acromyrmex* e *Atta*, principalmente nas proximidades dos seus ninhos.

### 3.3. REMOÇÃO DOS DIÁSPOROS PELAS FORMIGAS ATTINI

As Tabelas 4.2 a 4.7 mostram os resultados dos experimentos avaliando a atração das formigas às estações de observação contendo frutos de *O. pulchella*, *O. spectabilis*, *P. sellowii*, *P. stachyoides* e *R. umbellata* e sementes ariladas de *V. sebifera*. Os dados mostram que muitas espécies de Attini não somente limpam as sementes, isto é, removeram a polpa dos frutos e/ou o arilo das sementes, como também carregaram-nas a distâncias de até 12 m. *Acromyrmex* e *Atta* removeram os diásporos a distâncias muito maiores que os atíneos primitivos (ver Tabelas 4.2 a 4.7).

Frutos pequenos foram removidos das estações de observação em proporções maiores que frutos grandes ( $y = -22,88x + 69,38$ ;  $r^2 = 0,79$ ;  $P = 0,042$ ;  $N = 5$ ; Figura 4.1). Por exemplo 62% dos frutos de *R. umbellata* (diâmetro do fruto =  $0,40 \pm 0,03$  cm;  $N = 50$ ) foram removidos pelas formigas contra somente 38% de *O. spectabilis* ( $1,26 \pm 0,08$ ;  $N = 50$ ). Frutos com tamanhos intermediários, tais como *P. sellowii* ( $0,81 \pm 0,04$ ;  $N = 50$ ), *P. stachyoides* ( $0,89 \pm 0,23$ ;  $N = 50$ ) e *O. pulchella* ( $0,95 \pm 0,14$ ;  $N = 50$ ), foram removidos em proporções também intermediárias (52, 43 e 48%, respectivamente). Apesar do grande tamanho das sementes de *V. sebifera* ( $1,23 \pm 0,52$ ;  $N = 50$ ), 44% do total apresentado às formigas foi removido, provavelmente devido ao alto teor de lipídeos apresentado pelos arilos (Galetti 1996).

**Tabela 4.2.** Resultados do experimento de remoção de frutos de *Ocotea pulchella* pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 frutos.

Gêneros	No. estações (N = 31)	Frutos limpos por estação	Frutos removidos por estação	Distância (cm)
				$\bar{X} \pm DP$ (N)
<i>Acromyrmex</i>	9	6,1 ± 2,4	8,6 ± 2,5	738,1 ± 275,1 (78)
<i>Atta</i>	1	7	10	358,0 ± 0,0 (10)
<i>Cyphomyrmex</i>	4	4,0 ± 0,8	0,2 ± 0,5	23 (1)
<i>Mycetarotes</i>	1	5	1	80 (1)
<i>Mycocepurus</i>	10	4,7 ± 2,4	0,5 ± 0,7	74,8 ± 35,3 (5)
<i>Myrmicocrypta</i>	7	4,1 ± 1,7	0,7 ± 1,1	257,0 ± 80,3 (5)
<i>Sericomyrmex</i>	1	5	2	230 (2)
<i>Trachymyrmex</i>	5	6,6 ± 3,3	9,2 ± 1,3	661,1 ± 325,9 (46)

**Tabela 4.3.** Resultados do experimento de remoção de frutos de *Ouratea spectabilis* pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 frutos.

<b>Gêneros</b>	<b>No. estações (N = 31)</b>	<b>Frutos limpos por estação</b>	<b>Frutos removidos por estação</b>	<b>Distância (cm) <math>\bar{X} \pm DP</math> (N)</b>
<i>Acromyrmex</i>	8	7,4 ± 3,7	8,7 ± 2,3	960,0 ± 516,5 (70)
<i>Atta</i>	3	10,0 ± 0,0	10,0 ± 0,0	1231,0 ± 677,7 (30)
<i>Mycocepurus</i>	8	5,2 ± 3,3	0,1 ± 0,3	348 (1)
<i>Myrmicocrypta</i>	1	1	0	0
<i>Sericomyrmex</i>	2	2,0 ± 0,0	0	0
<i>Trachymyrmex</i>	11	7,8 ± 2,7	7,9 ± 2,7	669,0 ± 262,9 (87)

**Tabela 4.4.** Resultados do experimento de remoção de frutos de *Prunus sellowii* pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 frutos.

Gêneros	No. estações (N = 31)	Frutos limpos por estação	Frutos removidos por estação	Distância (cm) $\bar{X} \pm DP$ (N)
<i>Acromyrmex</i>	9	6,9 ± 2,7	7,9 ± 3,1	1152,4 ± 569,9 (103)
<i>Atta</i>	5	8,2 ± 2,5	10,0 ± 0,0	954,2 ± 666,1 (50)
<i>Cyphomyrmex</i>	3	4,0 ± 1,0	0	0
<i>Mycetarotes</i>	2	3,0 ± 2,8	0	0
<i>Mycocepurus</i>	16	5,0 ± 2,9	0,5 ± 0,7	159,2 ± 133,0 (8)
<i>Myrmicocrypta</i>	6	5,7 ± 1,9	0,5 ± 0,6	311,0 ± 88,5 (3)
<i>Sericomyrmex</i>	1	5	1	45 (1)
<i>Trachymyrmex</i>	5	8,7 ± 1,8	10,0 ± 0,0	615,7 ± 273,0 (100)

**Tabela 4.5.** Resultados do experimento de remoção de frutos de *Psychotria stachyoides* pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 frutos.

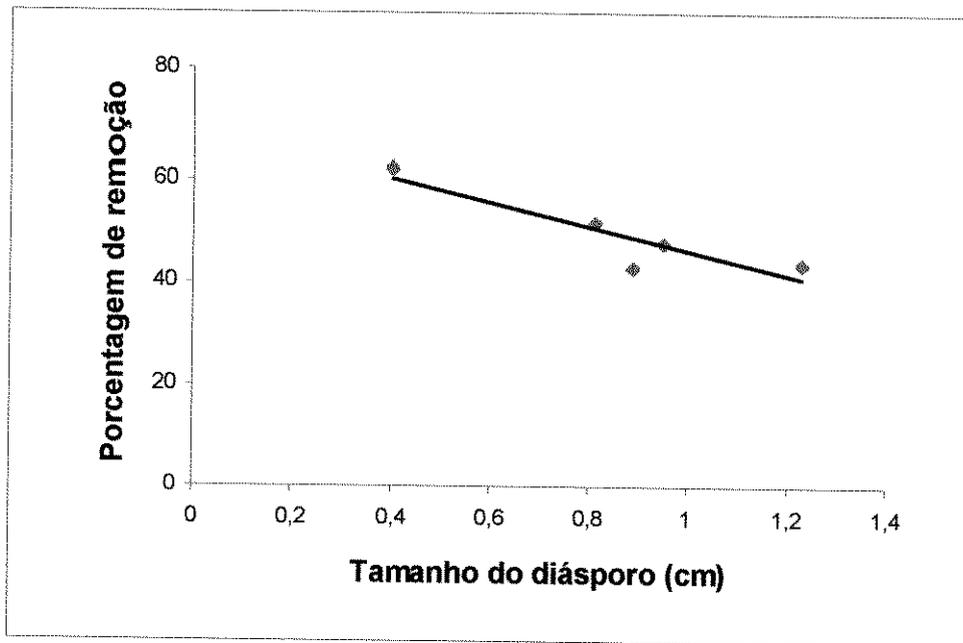
Gêneros	No. estações (N = 31)	Frutos limpos por estação	Frutos removidos por estação	Distância (cm) $\bar{X} \pm DP$ (N)
<i>Acromyrmex</i>	5	5,0 ± 3,2	5,0 ± 2,7	846,6 ± 256,0 (25)
<i>Atta</i>	8	6,0 ± 2,9	5,7 ± 2,9	895,7 ± 428,9 (46)
<i>Cyphomyrmex</i>	4	3,2 ± 0,7	2,0 ± 1,4	295,7 ± 159,0 (8)
<i>Mycocepurus</i>	8	3,0 ± 1,6	2,9 ± 1,7	350,6 ± 154,4 (23)
<i>Myrmicocrypta</i>	2	4,0 ± 1,4	3,0 ± 0,0	500,0 ± 21,9 (6)
<i>Trachymyrmex</i>	6	5,3 ± 2,4	3,8 ± 1,5	623,3 ± 276,0 (23)

**Tabela 4.6.** Resultados do experimento de remoção de frutos de *Rapanea umbellata* pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 frutos.

<b>Gêneros</b>	<b>No. estações (N = 31)</b>	<b>Frutos limpos por estação</b>	<b>Frutos removidos por estação</b>	<b>Distância (cm) <math>\bar{X} \pm DP (N)</math></b>
<i>Acromyrmex</i>	9	2,5 ± 2,1	5,0 ± 2,7	714,8 ± 410,9 (45)
<i>Atta</i>	6	4,8 ± 2,8	5,3 ± 3,1	492,0 ± 211,1 (32)
<i>Cyphomyrmex</i>	3	4,0 ± 1,0	3,7 ± 1,1	317,4 ± 117,1 (11)
<i>Myrmicocrypta</i>	4	4,0 ± 1,8	3,2 ± 1,2	314,6 ± 102,1 (13)
<i>Mycocepurus</i>	10	5,3 ± 2,7	5,3 ± 2,9	359,2 ± 165,6 (55)
<i>Trachymyrmex</i>	7	3,4 ± 2,0	4,3 ± 2,0	528,7 ± 242,5 (30)

**Tabela 4.7.** Resultados do experimento de remoção de frutos de *Virola sebifera* pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Cada estação continha 10 sementes.

Gêneros	No. estações (N = 31)	Frutos limpos por estação	Frutos removidos por estação	Distância (cm)
				$\bar{X} \pm DP$ (N)
<i>Acromyrmex</i>	7	3,3 ± 2,4	4,3 ± 2,1	672,7 ± 415,7 (30)
<i>Atta</i>	3	6,3 ± 3,2	7,3 ± 3,0	450,9 ± 182,0 (22)
<i>Cyphomyrmex</i>	2	3,5 ± 0,7	2,0 ± 1,4	415,0 ± 136,9 (6)
<i>Mycocepurus</i>	10	5,0 ± 1,8	3,4 ± 1,5	397,0 ± 194,4 (34)
<i>Myrmicocrypta</i>	3	4,0 ± 1,0	2,7 ± 1,5	458,7 ± 158,5 (8)
<i>Sericomyrmex</i>	1	5	5	721,0 ± 0,0 (5)
<i>Trachymyrmex</i>	8	3,4 ± 1,2	3,6 ± 1,6	643,3 ± 241,5 (29)



**Figura 4.1.** Porcentagem de remoção dos frutos de *Ocotea pulchella*, *Ouratea spectabilis*, *Prunus sellowii* e *Psychotria stachyoides*, e das sementes de *Virola sebifera*, como função do tamanho dos diásporos ( $y = -22,88x + 69,38$ ;  $r^2 = 0,79$ ;  $P = 0,042$ ;  $N = 5$ ).

Outras espécies de formigas não pertencentes a tribo Attini também foram observadas removendo diásporos das estações de observação. Mirmecíneos dos gêneros *Pheidole*, *Pogonomyrmex* (= *Ephebomyrmex*), *Solenopsis* e *Zacryptocerus* foram ocasionalmente registradas removendo polpa dos frutos, mas as taxas e distâncias de remoção não foram quantificadas. Além disto, poneríneos dos gêneros *Ectatomma* e *Odontomachus* removeram cerca de 50% das sementes ariladas de *V. sebifera*.

#### 3.4. EFEITO DAS FORMIGAS SOBRE A GERMINAÇÃO DAS SEMENTES

Os resultados dos experimentos de germinação estão na Tabela 4.8. Sementes de *O. pulchella*, *O. spectabilis*, *P. sellowii* e *R. umbellata*, cuja polpa dos frutos foi retirada pelos atíneos apresentaram um maior sucesso de germinação. Os resultados para *P. stachyoides* indicam que a manipulação das sementes pelas formigas, quando retiram a polpa dos frutos, aumenta significativamente a taxa de germinação quando comparada com o grupo controle no qual a polpa foi removida pela autora. Entretanto, os atíneos não têm efeito sobre a germinação de sementes de *P. stachyoides* que já tenham passado pelo trato digestivo da ave dispersora. Os testes de germinação de *C. langsdorfii* e *V. sebifera* revelam que a remoção do arilo pelas formigas também aumenta significativamente a germinação das sementes (Tabela 4.8).

**Tabela 4.8.** Testes de germinação de sementes cujos diásporos foram manipulados (grupo tratamento) ou não (grupo controle) pelos gêneros de Attini estudados na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, Mogi-Guaçu-SP. Testes com *P. stachyoides* pré-dispersão por aves incluíram sementes de frutos maduros cuja polpa foi manipulada (grupo tratamento) ou não (grupo controle) pelas formigas, enquanto que pós-dispersão por aves, as sementes foram categorizadas como removidas por Attini (grupo tratamento) ou pela autora (grupo controle) de fezes de aves. Testes com *V. sebifera* e *C. langsdorfii* avaliaram o efeito da remoção do arilo das sementes (grupo tratamento) ou não (grupo controle) por formigas Attini (ver Material e Métodos).

Espécies de planta	No. de sementes plantadas		Sucesso de germinação (%)		Significância da diferença (teste $\chi^2$ )
	Controle	Tratamento	Controle	Tratamento	
<i>Ocotea pulchella</i>	110	110	10,9	73,6	P = 0,000
<i>Ouratea spectabilis</i>	200	200	10,5	34,0	P = 0,000
<i>Prunus sellowii</i>	120	120	15,0	51,7	P = 0,000
<i>Rapanea umbellata</i>	168	168	12,5	57,1	P = 0,000
<i>Psychotria stachyoides</i>					
pré-dispersão por aves	80	80	0	15,0	P = 0,001
pós-dispersão por aves	78	70	48,7	58,6	P = 0,300
<i>Copaifera langsdorfii</i>	144	144	63,9	82,6	P = 0,000
<i>Virola sebifera</i>	88	88	25,0	51,1	P = 0,000

#### 4. Discussão

Os resultados apresentados neste capítulo e no anterior, revelam que frutos e sementes de plantas são itens muito utilizados por atíneos para a cultura do fungo, especialmente entre os meses de agosto e dezembro, quando a maioria das plantas do cerrado estão frutificando (Mantovani 1983, Mantovani & Martins 1988). Estas observações são relevantes dada a escassez de dados sobre o efeito de formigas Attini sobre a biologia de frutos e sementes de plantas do cerrado. As espécies de plantas cujos diásporos foram utilizados não possuem elaiossomos para atrair as formigas como nas “verdadeiras” mirmecocóricas (Beattie 1985). Ao invés disto, os diásporos usados pelos atíneos são mais associados com dispersores vertebrados, especialmente aves (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983, Motta & Lombardi 1990).

Sementes e frutos podem constituir uma grande porção do folhiço em ecossistemas tropicais (Denslow & Gomez-Dias 1990). Diásporos caídos no solo compreendem mais de 400 kg/hectare/ano em florestas úmidas do sudeste do Brasil (Morellato 1992) e em cerrados é estimado como cerca de 70 kg/hectare/ano. Em áreas tropicais, grandes quantidades de frutos chegam ao solo espontaneamente ou via vertebrados frugívoros (Howe 1980). No Estado de São Paulo, limite Sul de distribuição do cerrado, nas pequenas e vulneráveis áreas que ainda apresentam este tipo de vegetação, como a RMG, muito dos dispersores vertebrados originais são ausentes ou raros (Gibbs *et al.* 1983, Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 1983). Assim, é razoável supor que grande parte dos diásporos de plantas dispersas por vertebrados caiam no solo e estejam disponíveis para artrópodes de solo como formigas, ou mesmo roedores. Os resultados deste estudo suportam esta idéia.

Os experimentos de remoção de diásporos corroboram estudos prévios que mostram um efeito positivo da atividade de formigas, incluindo atíneos, sobre a biologia de sementes de espécies de plantas não-mirmecocóricas. Atuando como dispersores secundários de plantas não-mirmecocóricas, atíneos podem modificar marcadamente a distribuição de sementes em florestas tropicais, afetando não somente o sucesso reprodutivo, mas também a estrutura espacial das populações (Roberts & Heithaus 1986, Byrne & Levey 1993, Kaspari 1993, 1996). Neste estudo

sugere-se que a atividade de atíneos pode resultar na remoção dos diásporos a vários metros e, caso não levadas aos ninhos, as sementes podem ser deixadas sob o folhicho, o qual apresenta micro-condições mais apropriadas à germinação da semente, tais como temperatura, umidade e nutrientes (Harper 1977, Horvitz 1981). Isto pode ser particularmente importante no cerrado, onde a fertilidade do solo é caracteristicamente baixa (Eiten 1972).

Fungos patogênicos podem constituir uma importante fonte de mortalidade para as sementes caídas no solo de ecossistemas tropicais (Augspurger 1990). Frutos maduros de muitas espécies de plantas dispersas por vertebrados caem intactos no solo (Galetti & Pedroni 1994) e, se não comidos ou levados por algum animal, freqüentemente apodrecem durante a estação chuvosa (Janzen 1983), diminuindo consideravelmente o sucesso de germinação (Augspurger 1990). Recentemente foi demonstrado que a remoção da polpa dos frutos por atíneos apresenta um papel chave para o estabelecimento de sementes de *Hymenaea courbaril* (Leguminosae, Caes.) devido à diminuição do ataque de fungos sobre frutos maduros caídos no solo (Oliveira *et al.* 1995).

Similarmente, os testes de germinação com as espécies de cerrado selecionadas suportam a hipótese de que a limpeza das sementes pelas formigas Attini pode ser benéfica às plantas. A remoção da polpa de fruto de *Ocotea pulchella*, *Ouratea spectabilis*, *Prunus sellowii* e *Rapanea umbellata*, bem como a remoção de arilo de *Copaifera langsdorfii* e *Virola sebifera*, resultou em aumentos significativos nas taxas de germinação destas espécies. Não foi quantificado o ataque fungal aos diásporos caídos no solo do cerrado, mas foi observado que muitas sementes de *C. langsdorfii*, cujo arilo não havia sido removido, são atacadas por fungos na área de estudo. Além disto, Pedroni (1993) registrou que o ataque por fungos em frutos contribui com o baixo sucesso de germinação das sementes desta espécie.

Como as sementes de *P. stachyoides* manipuladas pela autora não germinaram, é possível que algum fator químico ou mecânico induzido pelas formigas, ou por outros agentes dispersores, facilite a germinação das sementes nesta espécie. Embora a atividade de atíneos não tenha apresentado efeito sobre sementes de *P. stachyoides* encontradas em fezes de aves, é possível que a simples remoção das sementes das fezes diminua a competição intraespecífica

(Roberts & Heithaus 1986, Byrne & Levey 1993, Kaspari 1993, 1996) e até interespecífica (Loiselle 1990) durante seu estabelecimento.

Apesar das sementes compreenderem uma grande porção da dieta de muitas gêneros de formigas nas subfamílias Formicinae, Myrmicinae e Ponerinae (Kaspari 1996), a importância deste item alimentar varia grandemente ao longo dos diferentes taxa (Hölldobler & Wilson 1990). A interação de formigas com frutos e sementes é bem documentada para plantas mirmecocóricas de zonas áridas do globo (Berg 1975, O'Dowd & Hay 1980, Bond & Slingsby 1983) e para ambientes méxicos (Beattie & Lyons 1975, Handel 1976, Beattie & Culver 1981), entretanto, sua relevância ecológica para a dinâmica de populações de plantas (mirmecocóricas ou não) na América do Sul é pouco conhecida (mas veja Davidson & Epstein 1989, Moutinho 1991, Pizo & Oliveira 1998). Este estudo indica que as interações de atíneos com diásporos no cerrado são particularmente conspícuas, sugerindo que estas formigas tenham um papel relevante na biologia de frutos e sementes.

## Conclusões

1. Foram estudados seis gêneros de Attini primitivos na RMG, compreendendo um total de 19 espécies. Além destes gêneros, *Acromyrmex*, *Apterostigma* e *Atta* também ocorrem na reserva, mas não foram incluídos neste estudo.
2. As espécies de atíneos primitivos são distribuídas na RMG conforme a vegetação e/ou fisionomia da área.
3. A maioria das colônias adultas de atíneos primitivos é constituída por poucas centenas de operárias. Foi encontrado mais que uma fêmea dealada nos gêneros: *Mycocepurus*, *Myrmicocrypta*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*. Apesar de não se saber se as colônias de espécies de Attini são poligínicas funcionais ou não, fêmeas adicionais são mantidas, mesmo depois que as colônias se tornam adultas.
4. Os ninhos de *Cyphomyrmex* são os mais superficiais, encontrados inclusive em meio ao folhíço. Os demais gêneros nidificam a até 1 m de profundidade e apresentam de uma a quatro câmaras, com fungos, operárias, formas jovens e reprodutivas juntos.
5. Foram registrados três tipos de jardins de fungo: (1) pequenos pedaços de substrato envolto por fungo, sem uma câmara definida (*Cyphomyrmex*), (2) jardins laminares pendurados ao teto das câmaras ou às raízes de plantas (*Mycetarotes*, *Mycocepurus* e *Myrmicocrypta*), e (3) jardins amórficos apoiados ao fundo das câmaras (*Sericomyrmex*, *Trachymyrmex*).
6. Como os gêneros mais primitivos apresentam jardins de fungo pendurados às raízes de plantas, sugere-se que este caráter seja primitivo dentro da tribo Attini, corroborando a hipótese de Garling (1979) de que os atíneos iniciaram o cultivo de fungo através de repetidos encontros com fungos ectomicorrízicos.
7. Todos os gêneros apresentam distribuições unimodais para todos os parâmetros medidos, indicando monomorfismo das operárias, inclusive naqueles gêneros mais derivados dentre os atíneos primitivos, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*.
8. Foram constatadas tendências para aumento do tamanho das colônias, da complexidade estrutural dos ninhos, e do tamanho corporal das operárias, de acordo com a derivação dos gêneros dentro da tribo Attini. No entanto, este aumento não é gradual e contínuo. Os atíneos primitivos são relativamente

- similares entre si, porém muito menores que *Acromyrmex* e *Atta*.
9. As colônias de atíneos primitivos apresentam padrões de atividade modais ao longo de 24 horas, tanto na estação seca/fria quanto na chuvosa/quente. Apesar de muitos fatores bióticos e abióticos influenciarem a atividade das formigas, a temperatura parece ser o mais relevante.
  10. Maiores quantidades de substrato para fungicultura são coletadas durante a estação chuvosa/quente, quando as colônias atingem sua população máxima e existe maior disponibilidade de substrato fungal na RMG.
  11. Operárias de gêneros com maior tamanho corporal são capazes de carregar maiores cargas. Portanto, sugere-se que aliada à tendência para aumento do tamanho do corpo, exista uma tendência para aumento da carga individual das forrageadoras dentro da tribo Attini.
  12. Flores e frutos recentemente caídos no solo compreendem a maior parte do substrato coletado à fungicultura por todos os gêneros de atíneos primitivos estudados. Partes de planta mais duras, como folhas e sementes, restos de insetos e outros materiais, também são utilizados pelas formigas, especialmente na estação seca/fria, provavelmente para suprir a baixa disponibilidade de flores e frutos nesta estação.
  13. A diversificação de itens coletados por atíneos primitivos na estação seca/fria, leva a um aumento na distância de forrageamento nesta estação, provavelmente devido a inclusão de recursos mais raros e imprevisíveis, como carcaças e fezes de insetos.
  14. As distâncias de forrageamento das Attini primitivas são muito menores que as registradas para *Acromyrmex* e *Atta*. Como já foram registradas relações positivas entre o tamanho das colônias e das operárias com a distância de forrageamento em espécies de *Atta*, apesar de não existirem comparações na literatura, sugere-se que exista uma tendência para aumento das distâncias de forrageamento entre os atíneos.
  15. Os atíneos primitivos coletam substrato em pequenos grupos de operárias, as quais são, provavelmente, recrutadas para as fontes de alimento por formigas líderes. O recrutamento de companheiras é maior na estação chuvosa/quente,

quando os atíneos utilizam flores e frutos em grandes quantidades caídos sob as plantas próximas aos seus ninhos. Acredita-se que o recrutamento de operárias também aumente conforme a derivação dos gêneros dentro da tribo Attini.

16. Baseado nos dados aqui apresentados de biologia geral (Capítulo I) e de forrageamento (Capítulos II e III), bem como nas informações disponíveis na literatura, pode-se separar os gêneros de Attini em três grupos: (1) um mais basal, que inclui os gêneros *Apterostigma*, *Cyphomyrmex*, *Mycetarotes*, *Mycetophylax*, *Mycocephurus* e *Myrmicocrypta*, (2) um intermediário, com *Mycetosorites*, *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*, e (3) um mais derivado, com as cortadeiras, *Acromyrmex* e *Atta*, além das parasitas, *Pseudoatta*.

17. Todas as tendências propostas por Hölldobler & Wilson (1990) para a tribo Attini, bem como as sugeridas neste estudo, seguem estes três grupos. Entretanto, ainda é difícil estabelecer qual é o gênero mais primitivo dentro da tribo. *Cyphomyrmex* apresenta particularidades em relação aos demais gêneros, tanto no padrão de nidificação quanto no forrageamento. No entanto, estas particularidades podem estar ligadas ao cultivo de levedura, o qual (*cf.* Schultz & Meier 1995) parece ser derivado dentro da tribo.

18. Acredita-se que o gênero *Myrmicocrypta* seja o mais primitivo entre os atíneos. No entanto é preciso uma análise global com o maior número de características possíveis tratadas em conjunto, para elucidar as relações de parentesco entre os gêneros de Attini.

19. Frutos e sementes são itens muito utilizados por atíneos para a cultura do fungo. As espécies de plantas cujos diásporos foram utilizados durante este estudo não possuem elaiossomos para atrair as formigas, sendo normamente associadas a dispersores vertebrados.

20. Experimentos de remoção mostram que a atividade dos atíneos pode resultar no transporte dos diásporos a vários metros. Caso não levadas aos ninhos, as sementes podem ser deixadas sob o folhíço, o qual apresenta micro-condições mais apropriadas à germinação da semente, tais como temperatura, umidade e nutrientes. Isto é particularmente importante no cerrado, onde a fertilidade do solo é caracteristicamente baixa.

21. Testes de germinação com espécies selecionadas do cerrado suportam a hipótese de que a limpeza das sementes pelas formigas Attini pode ser benéfica às plantas. A remoção da polpa dos frutos de *Ocotea pulchella*, *Ouratea spectabilis*, *Prunus sellowii* e *Rapanea umbellata*, bem como a remoção do arilo das sementes de *Copaifera langsdorfii* e *Virola sebifera*, resultou em aumentos significativos nas taxas de germinação destas espécies.
22. Como as sementes de *Psychotria stachyoides* manipuladas pela autora não germinaram, é possível que algum fator químico e/ou mecânico, induzido pelas formigas, facilite a germinação das sementes nesta espécie. Apesar da atividade dos atíneos não aumentar a taxa de germinação de sementes de *P. stachyoides* encontradas em fezes de aves, a simples remoção das sementes das fezes pode diminuir a competição intra e interespecífica durante o seu estabelecimento.
23. A interação de formigas com frutos e sementes é bem documentada para plantas mirmecóricas de zonas áridas do globo e para ambientes méxicos, entretanto, sua relevância ecológica para a dinâmica de populações de plantas na América do Sul é pouco conhecida. Este estudo indica que as interações de atíneos com diásporos no cerrado são particularmente conspícuas, sugerindo que estas formigas tenham um papel relevante na biologia de frutos e sementes.

**Referências Bibliográficas**

- ANDRADE, M. L. 1991. *Bionomia e distribuição geográfica do gênero Acromyrmex Mayr, 1865 (Hymenoptera: Formicidae) no Estado de São Paulo, Brasil*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.
- AUGSPURGER, C. K. 1990. The potential impact of fungal pathogens on tropical plant reproductive biology. In K. S. Bawa and M. Hadley (Eds.), *Reproductive ecology of tropical forest plants*, pp. 237-246. The Parthenon Publishing Group, Carnforth.
- AUTUORI, M. 1942. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. Hymenoptera - Formicidae). II O saúveiro inicial (*Atta sexdens rubropilosa* Forel 1908). *Arq. Inst. Biol.* 13: 67-86.
- AUTUORI, M. 1947. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. Hymenoptera - Formicidae). IV O saúveiro depois da primeira revoada (*Atta sexdens rubropilosa* Forel 1908). *Arq. Inst. Biol.* 18: 39-70.
- BARRER, P. M. & J. M. CHERRETT. 1972. Some factors affecting the site and pattern of leaf-cutting in the ant *Atta cephalotes* L. *J. Ent.* 47: 15-27.
- BEATTIE, A. J. 1985. *The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- BEATTIE, A. J. & D. C. CULVER. 1981. The guild of myrmecochores in the herbaceous flora of West Virginia forests. *Ecology* 62: 107-115.
- BEATTIE, A. J. & N. LYONS. 1975. Seed dispersal in *Viola* (Violaceae): adaptations and strategies. *Am. J. Bot.* 62: 714-722.
- BELT, T. 1874. *The naturalist in Nicaragua*. John Murray, London.
- BERG, R. Y. 1975. Myrmecochores plant in Australia and their dispersal by ants. *Austr. J. Bot.* 23: 475-508.
- BLANTON, C. M. & J. J. EWEL. 1985. Leaf-cutting ant herbivory in successional and agricultural tropical ecosystems. *Ecology* 66: 861-869.
- BOLTON, B. 1994. *Identification guide to the ant genera of the world*. Harvard University Press, Cambridge, USA.

- BOND, W. J. & P. SLINGSBY. 1983. Seed dispersal by ants in shrublands of the Cape Province and its environments implications. *S. Afr. J. Sci.* 79: 231-233.
- BORGMEIER, T. 1937. Formigas novas ou pouco conhecidas da América do Sul e Central, principalmente do Brasil. *Arq. Inst. Biol. Veg.* 3: 217-255.
- BORGMEIER, T. 1950. Estudos sobre *Atta* (Hym. Formicidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 48: 239:292.
- BYRNE, M. M. & J. LEVEY. 1993. Removal of seeds from frugivore defecations by ants in a Costa Rican forest. *Vegetatio* 107/108: 363-374.
- CHAPELA, I. H.; S. A. REHNER; T. R. SCHULTZ & U. G. MUELLER. 1994. Evolutionary of the simbiosis between fungus-growing ants and their fungi. *Science* 266: 1691-1694.
- CHERRETT, J. M. 1968. The foraging behavior of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera, Formicidae): I. Foraging patterns and plant species attacked in tropical rain forest. *J. An. Ecol.* 37: 387-403.
- CHERRETT, J. M. 1972. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *J. An. Ecol.* 19: 647-660.
- CHERRETT, J. M. 1986. History of the leaf-cutting ant problem. In C.S. Lofgren e R.K. Vander Meer (eds.), *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*, pp. 10-17. Westview Press, Boulder.
- COUTINHO, M. C. 1984. Aspectos ecológicos da saúva no cerrado - a saúva, as queimadas e sua possível relação na ciclagem de nutrientes minerais. *Bol. Zool.* 8: 1-9.
- CREWE, R. M.; C. P. PEETERS & M. VILLET. 1984. Frequency distribution of worker sizes in *Megaponera foetens* (Fabricius). *S. Afr. Zool.* 19: 247-248.
- DALLING, J. W. & R. WIRTH. No prelo. Dispersal of *Miconia argentea* seeds by leaf-cutting ant *Atta colombica*. *J. Trop. Ecol.*
- DAVIDSON, D. W. & W. W. EPSTEIN. 1989. Epiphytic associations with ants. In U. Luttge (Ed.), *Phylogeny and ecophysiology of epiphytes*, pp. 200-233. Springer-Verlag, New York.

- DENSLow, J. S. & A. E. DIAZ-GOMEZ. 1990. Seed rain to treefall gaps in a Neotropical rain forest. *J. Can. For. Res.* 20: 815-817.
- DE VUONO, Y. S., L. M. BARBOSA & E. A. BATISTA. 1982. A reserva biológica de Mogi-Guaçu. *Silvic. S. Paulo* 16: 548-558.
- DE VUONO, Y. S., E. A. BATISTA & E. A. L. FUNARI. 1986. Balanço hídrico da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, São Paulo, Brasil. *Hoehnea* 13: 73-86.
- DIEHL-FLEIG, E. & A. M. ARAÚJO. 1996. Haplometrosis and pleometrosis in the ant *Acromyrmex striatus* (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.* 43: 47-51.
- DIXON, A. F. G. 1966. The effect of population density and nutritive status of the host plant on the summer reproductive activity of the sycamore aphid *Drepanosiphum plantanoides* (Schr.). *J. An. Ecol.* 35: 105-112.
- EITEN, G. 1963. Habitat flora of Fazenda Campininha, São Paulo, Brasil. In M.G. Ferri (Ed.), *Simpósio sobre o cerrado*, pp 38-41. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- EITEN, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *Bot. Rev.* 38: 201-341.
- EMERY, C. 1922. Hymenoptera, fam. Formicidae, Subfam. Myrmicinae. In P. Wytzman (ed.), *Genera Insectorum*, pp 1-397. Verteneuil & Desmet, Brussels.
- FEENY, P. 1970. Seasonal changes of oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter months caterpillars. *Ecology* 51: 269-581.
- FOREL, A. 1885. Étude Myrmécologiques en 1884 avec une description des organes sensoriels des antennes. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* 20: 316-380.
- FOREL, A. 1902. Beispiele phylogenetischer Wirkungen und Ruckwirkungen bei den Instinkten und dem Körperbau der Ameisen als Belege für die Evolutionnslehre und die psychophysiologische Identitätslehre. *J. Psychol. Neurol.* 1: 99-110.
- FOWLER, H. G. 1979. Environmental correlates of the foraging of *Acromyrmex crassispinus*. *Ciênc. Cult.* 31: 879-882.
- FOWLER, H. G. & L. C. FORTI. 1985. Methods and sources of error in the estimation of the amount of vegetation harvested by colonies of leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Brasil. Entomol.* 29: 14-22.

- FOWLER, H. G., L. C. FORTI & L. F. T. DI ROMAGNANO. 1990. Methods for the evaluation of leaf-cutting ant harvest. In R.K. Vander Meer, K. Jaffe e A. Cedeno (eds.), *Applied Myrmecology: a word perspective*, pp 228-241. Westview Press, Boulder.
- FOWLER, H. G., V. PEREIRA-DA-SILVA, L. C. FORTI & N. B. SAES. 1986a. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief review. In C.S. Lofgren e R.K. Vander Meer (eds.), *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*, pp. 123-145. Westview Press, Boulder.
- FOWLER, H. G., V. PEREIRA-DA-SILVA, L. C. FORTI & N. B. SAES. 1986b. Economics of grass-cutting ants. In C.S. Lofgren e R.K. Vander Meer (eds.), *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*, pp. 18-35. Westview Press, Boulder.
- FOWLER, H. G. & W. B. ROBINSON. 1979a. Foraging ecology of the grass-cutting ant, *Acromyrmex landolti fracticornis* (Formicidae: Attini) in Paraguay. *Int. J. Ecol. Environ.* 5: 29-37.
- FOWLER, H. G. & W. B. ROBINSON. 1979b. Foraging by *Atta sexdens* (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. *Ecol. Entomol.* 4: 239-247.
- GALETTI, M. 1996. *Fruits and frugivores in a Brazilian Atlantic forest*. Tese de Doutorado, University of Cambridge, Cambridge, UK.
- GALETTI, M, & F. PEDRONI. 1994. Seasonal diet of capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a semideciduous forest in south-east Brazil. *J. Trop. Ecol.* 10: 27-39.
- GAMBOA, G. J. 1975. Foraging and leaf-cutting of desert gardening ant *Acromyrmex versicolor versicolor* (Pergande) (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, 20:103-110.
- GAMBOA, G J. 1976. Effects of temperature on the surface activity of the desert leaf-cutter ant, *Acromyrmex versicolor versicolor* (Pergande) (Hymenoptera: Formicidae). *Amer. Mid. Nat.* 95: 485-491.
- GARLING, L. 1979. Origin of ant-fungus mutualism: a new hypothesis. *Biotropica* 11: 284-291.

- GIBBS, P. E., H. F. LEITÃO-FILHO & G. J. SHEPHERD. 1983. Floristic composition and community structure in an area of cerrado in SE Brazil. *Flora* 173: 433-449.
- GONÇALVES, C. R. 1942. Contribuição para o conhecimento das formigas saúvas (gênero *Atta* Fabr.). *Bol. Soc. Bras. Agro.* 5: 333-358.
- GONÇALVES, C. R. 1961. O gênero *Acromyrmex* no Brasil (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Ent.* 4: 113-180.
- GONÇALVES, C. R. 1965. As principais saúvas brasileiras. *Bol. Campo* 192: 4-13.
- GONÇALVES, C. R. 1975. Formigas dos gêneros *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* cortando folhas verdes de plantas. 27ª Reunião da SBPC, Belo Horizonte-MG.
- GOODLAND, R. 1971. A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of central Brazil. *J. Ecology* 59: 411-419.
- GOTTSBERGER, G. & I. SILBERBAUER-GOTTSBERGER. 1983. Dispersal and distribution in the cerrado vegetation of Brazil. *Sond. Natur. Ver. Hamburg* 7: 315-353.
- HANDEL, S. N. 1976. Dispersal ecology of *Carex pedunculata* (Cyperaceae), a new North American myrmecochore. *Am. J. Bot.* 63: 1071-1079.
- HARPER, J. H. 1977. *The population biology of plants*. Academic Press, London.
- HINKLE, G; J. WETTERER; T. R. SCHULTZ & M. L. SOGIN. 1994. Phylogeny of the Attini fungi based on analysis of the small subunit ribosomal RNA gene sequences. *Science* 266: 1695-1697.
- HODGSON, E. F. 1955. An ecological study of the behavior of the leaf-cutting ants *Atta cephalotes*. *Ecology* 36: 293-304.
- HÖLLDOBLER, B. & N. F. CARLIN 1985. Colony founding, queen dominance and oligogyny in the Australian meat ant *Irydomyrmex purpureus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18: 45-58.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. *Naturwissenschaften* 64: 8-15.
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, USA.

- HORVITZ, C. C. 1981. Analysis of how ant behavior affect germination in a tropical myrmecochore *Calathea microcephala* (P. & E.) Koernicke (Marantaceae): microsite selection and aril removal by neotropical ants, *Odontomachus*, *Pachycondyla* and *Solenopsis* (Formicidae). *Oecologia* 51:47-52.
- HORVITZ, C.C. & A.J. BEATTIE. 1980. Ant dispersal of *Calathea* (Maranteceae) seeds by carnivorous ponerines (Formicidae) in a tropical rain forest. *American Journal of Botany* 67:321-326.
- HOWE, H. F. 1980. Monkey dispersal and waste of a neotropical fruit. *Ecology* 61: 944-959.
- JANZEN, D. H. 1983. *Hymenaea courbaril* (Guapinol, Stinking toe). In D. H. Janzen (Ed.), *Costa Rican Natural History*, pp. 253-256. The University of Chicago Press, Chicago.
- JORDANO, P. 1995. Angiosperm fleshy fruits and seed dispersers: a comparative analysis of adaptation and constraints in plant-animal interactions. *Am. Nat.* 145: 163-191.
- KASPARI, M. 1993. Removal seeds from neotropical frugivore droppings: ants responses to seed number. *Oecologia* 95: 81-88.
- KASPARI, M. 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* 105: 397-404.
- KAUFMANN, S., D. B. MCKEY, M. HOSSAERT-MCKEY & C. C. HORVITZ. 1991. Adaptations for a two-phase seed dispersal system involving vertebrates and ants in a hemiepiphytic fig (*Ficus microcarpa*: Moraceae). *Am. J. Bot.* 78: 971-977.
- KEMPF, W. W. 1963. A review of the ant genus *Mycocepurus* Forel 1893 (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Ent.* 6: 417-432.
- KEMPF, W. W. 1964. A revision of the neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part I: Group of *strigatus* Mayr (Hym., Formicidae). *Studia Ent.* 7: 1-44.

- KEMPF, W. W. 1965. A revision of the neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part II: Group of *rimosus* (Spinola) (Hym., Formicidae). *Studia Ent.* 8: 161-200.
- KEMPF, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Ent.* 15: 3-344.
- KUSNEZOV, N. 1963. Zoogeografia de las hormigas en Sudamerica. *Acta Zool. Lin.* 18: 25-186.
- LEAL, I. R. & P. S. OLIVEIRA. 1995. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37: 373-383.
- LEAL, I. R. & P. S. OLIVEIRA. 1998. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation of southeast of Brazil. *Biotropica* 30: 170-178.
- LEWIS, T., G. V. POLLARD & G. C. DIBLEY. 1974a. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *J. An. Ecol.* 43: 129-141.
- LEWIS, T., G. V. POLLARD & G. C. DIBLEY. 1974b. Micro-environmental factors affecting diel patterns of foraging in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.) (Formicidae: Attini). *J. An. Ecol.* 43: 143-153.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema Nature*, Tomo I. *Regnum Animalae*. 10<sup>a</sup> edição. Stockholm.
- LOISELLE, B. A. 1990. Seeds in droppings of tropical fruit-eating birds: importance of considering seed composition. *Oecologia* 82: 494-500.
- MANTOVANI, W. 1983. *Composição e similaridade florística, fenologia e espectro biológico do cerrado da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- MANTOVANI, W. & F. R. MARTINS. 1988. Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Mogi-Guaçu, Estado de São Paulo. *Rev. Bras. Bot.* 11: 101-112.
- MARICONI, F. A. M. 1970. *As saúvas*. Editora Agronômica Ceres Ltda. São Paulo.

- MAYHÉ-NUNES, A. J. 1995. *Filogenia de los Attini (Hym., Formicidae): un aporte al conocimiento de las hormigas fungívoras*. Tese de Doutorado, Universidad Simón Bolívar, Caracas, Venezuela.
- MINTZER, A. 1987. Primary polygyny in the ant *Atta texana*: number and weight of females and colony foundation success in the laboratory. *Ins. Soc.* 34:108-117.
- MÖLLER, F. 1874. The habits of various insects. *Nature* 10: 102-103.
- MORELLATO, L. P. C. 1992. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. In L. P. C. Morellato (Ed.), *História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil*, pp. 98-110. Editora da UNICAMP, Campinas.
- MOSER, J. C. 1967. Trails of the leaf-cutters. *Nat. Hist.* 76: 32-35.
- MOTTA, J. C., JR. & J. A. LOMBARDI. 1990. Aves como agentes dispersores da copaíba (*Copaifera langsdorfii*, Caesalpiniaceae) em São Carlos, Estado de São Paulo. *Ararajuba* 1: 105-106.
- MOUTINHO, P. R. S. 1991. Note of foraging activity and diet of two *Pheidole* Westwood species (Hymenoptera, Formicidae) in an area of "shrub canga" vegetation in Amazonian Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 51: 403-406.
- O'DOWD, D. J. & M. E. HAY. 1980. Mutualism between harvester ants and desert ephemeral: seed escape from rodents. *Ecology* 61: 531-540.
- OLIVEIRA, P. S.; M. GALETTI; F. PEDRONI & L. P. C. MORELLATO. 1995. Seed cleaning by *Mycocepurus goeldi* ants (Attini) facilitates germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae). *Biotropica* 27: 518-522.
- PEDRONI, F. 1993. *Ecologia da copaíba (Copaifera langsdorfii Desf. Caesalpiniaceae) na Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP*. Tese de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- PIZO, M. A. & P. S. OLIVEIRA. 1998. Interaction between ants and seeds of a nonmyrmecochorous neotropical tree, *Cabralea canjerana* (Meliaceae), in the Atlantic forest of Southeast Brazil. *Am. J. Bot.* 85: 669-674.
- PYKE, G. H., H. R. PULLIAM & E. L. CHARNOV. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.* 52: 137-154.

- RISSING, S. W., G. B. POLLOCK, M. R. HIGGINS, R. H. HAGEN & D. R. SMITH. 1989. Foraging specialization without relatedness or dominance among co-founding ant queens. *Nature* 338: 420-422.
- ROBERTS, J. T. & E. R. HEITHAUS. 1986. Ants rearrange the vertebrate-generated seed shadow of a neotropical fig tree. *Ecology* 67: 1046-1051.
- ROCKWOOD, L. L. 1975. The effects of seasonality on foraging in two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in Guanacaste Province, Costa Rica. *Biotropica* 7: 176-193.
- ROCKWOOD, L. L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). *Ecology*, 57: 48-61.
- ROCKWOOD, L. L. & S. P. HUBBELL. 1987. Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leaf-cutting ant. *Oecologia* 74: 55-61.
- RUDOLPH, S. G. & C. LOUDON. 1986. Load size selection by foraging leaf-cutter ants (*Atta cephalotes*). *Ecol. Entomol.* 11: 401-410.
- SCHOEREDER, J. H. & L. M. COUTINHO. 1990. Fauna e estudo zoossociológico das espécies de saúvas (Formicidae, Attini) de duas regiões de cerrado do estado de São Paulo. *Revta Bras. Ent.* 34: 561-568.
- SCHOEREDER, J. H. & L. M. COUTINHO. 1991. Atividade forrageira e sobreposição de nichos tróficos em formigas do gênero *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) em cerrado. *Revta Bras. Ent.* 35: 229-236.
- SCHULTZ, T. R. & R. MEIER. 1995. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. *Syst. Entomol.* 20: 337-370.
- THERRIEN, P., J. N. MCNEIL, W. G. WELLINGTON & G. FEBVAY. 1986. Ecological studies of the leaf-cutting ant, *Acromyrmex octospinosus*, in Guadeloupe. In C.S. Lofgren e R.K. Vander Meer (eds.), *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*, pp. 172-183. Westview Press, Boulder.
- TRANIELLO, J. F. A. 1989. Foraging strategies of ants. *An. Rev. Entomol.* 34: 191-210.
- TSCHINKEL, W. R. & D. F. HOWARD. 1983. Colony founding by pleometrosis in the fire ants *Solenopsis invicta*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12: 103-113.

- VANDER MEER, R. K., K. JAFFE & A. CEDENO (Eds.). 1990. *Applied myrmecology: a world perspective*. Westview Press, Boulder.
- VAN DER PIJL, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 3ª edição. Springer-Verlag, Berlim
- VASCONCELOS, H. L. de. 1990. Foraging activity of two species of leaf-cutting ants (*Atta*) in a primary forest of the central Amazon. *Ins. Soc.* 37: 131-145.
- VON IHERING, H. 1898. Die Anlage neuer Colonian und Pilzquarten bei *Atta sexdens*. *Zool. Anz.* 21: 238-245.
- WALLACE, A. R. 1891. *Natural selection and tropical nature*. McMillan and Company, London.
- WALLER, D. A. 1986. The foraging ecology of *Atta texana* in Texas. In C.S. Lofgren e R.K. Vander Meer (eds.), *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*, pp. 146-158. Westview Press, Boulder.
- WEBER, N. A. 1937a. The biology of the fungus-growing ants. Part I. New forms. *Rev. de Ent.* 7: 378-409.
- WEBER, N. A. 1937b. The biology of the fungus-growing ants. Part II. Nesting habits of the bachac (*Atta cephalotes*). *Trop. Agric.* 14: 223-226.
- WEBER, N. A. 1938a. The biology of the fungus-growing ants. Part III. The sporophore of the fungus grown by *Atta cephalotes* and a review of reported sporophores. *Rev. de Ent.* 8: 265-275.
- WEBER, N. A. 1938b. The biology of the fungus-growing ants. Part IV. Additional new forms. Part V. The Attini of Bolivia. *Rev. de Ent.* 9: 154-206.
- WEBER, N. A. 1940. The biology of the fungus-growing ants. Part VI. Key to *Cyphomyrmex*, new Attini and new guest ant. *Rev. de Ent.* 11:406-427.
- WEBER, N. A. 1941. The biology of fungus-growing ants, Part VII: The Barro Colorado Island, Canal Zone, species. *Rev. de Ent.* 12: 93-130.
- WEBER, N. A. 1945. The biology of fungus-growing ants, Part VIII: The Trinidad, B. W. I., species. *Rev. de Ent.* 16: 1-88.
- WEBER, N. A. 1946. The biology of fungus-growing ants, Part IX: The British Guiana

- species. *Rev. de Ent.* 17: 11-172.
- WEBER, N. A. 1947. Lower Orinoco river fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). *Bol. Entomol. Venez.* 6: 143-161.
- WEBER, N. A. 1956. Treatment of substrate by fungus-growing ants. *Anat. Rec.* 125: 604-605.
- WEBER, N. A. 1957. Fungus-growing ants and their fungi: *Cyphomyrmex costatus*. *Ecology* 38: 480-494.
- WEBER, N. A. 1959. Isothermal conditions in tropical soil. *Ecology* 40: 153-154.
- WEBER, N. A. 1972. *Gardening ants, the attines*. American Philosophical Society, Philadelphia.
- WEBER, N. A. 1982. Fungus ants. In H.R. Hermann (ed.), *Social insects*, pp. 255-363. Academic Press, New York.
- WETTERER, J. K. 1990. Load-size determination in leaf-cutting ants. *Behav. Ecol.* 1:95-101.
- WETTERER, J. K. 1991. Allometry and geometry of leaf-cutting in *Atta cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 347-351.
- WETTERER, J. K. 1994a. Forager polymorphism, size-matching, and load delivery in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. *Ecol. Entomol.* 19: 57-64.
- WETTERER, J. K. 1994b. Ontogenetic changes in forager polymorphism and foraging ecology in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. *Oecologia* 98: 235-238.
- WHEELWRIGHT, N. T.; W. A. HABER; K. G. MURRAY & C. GUINDON. 1984. Tropical fruit-eating birds and their food plants: a survey of a Costa Rican lower montane forest. *Biotropica* 16: 173-192.
- WHEELER, G. C. & J. WHEELER. 1991. The larva of *Blepharidatta* (Hymenoptera: Formicidae). *J. New York Entomol. Soc.* 99: 132-137.
- WHEELER, W. M. 1901. Notices biologiques sur les fourmis Mexicaines. *Ann. Soc. Entomol. Bel.* 45: 199-205.
- WHEELER, W. M. 1907. The fungus-growing ants of North America. *Bul. Am. Mus. Nat. Hist.* 23: 669-807.

- WHEELER, W. M. 1910. *Ants: their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York.
- WHEELER, W. M. 1911. Descriptions on some new fungus-growing ants from Texas, with Mr. C. G. Hartman's observations on their habits. *J. New York Ent. Soc.* 19: 245-255.
- WILSON, E. O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, USA.
- WILSON, E. O. 1979. The evolution of caste systems in social insects. *Proc. Am. Phil. Soc.* 123: 204-210.
- WILSON, E. O. 1980a. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). I. The overall pattern in *A. sexdens*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 143-156.
- WILSON, E. O. 1980b. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). II. The ergonomic optimization of leaf-cutting. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 7: 157-165.
- WILSON, E. O. 1983a. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). III. Ergonomic resiliency in foraging by *A. cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 47-54.
- WILSON, E. O. 1983b. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). IV. Colony ontogeny of *Atta cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14: 55-60.
- WILSON, E. O. 1985. The sociogenesis of insect colonies. *Science* 228: 1489-1495.
- WILSON, E.O. 1986. The defining traits of fire ants and leaf-cutting ants. In C.S. Lofgren e R.K. Vander Meer (eds.), *Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management*, pp. 1-9. Westview Press, Boulder.
- WIRTH, R.; W. BEYSCHLAG; R. J. RYEL & B. HÖLLDOBLER. 1997. Annual foraging of leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. *J. Trop. Ecol.* 13: 741-757.