

Formigas cultivadoras de fungos: estado da arte e direcionamento para pesquisas futuras

Mariane Aparecida Nickele¹, Marcio Roberto Pie¹, Wilson Reis Filho², Susete do Rocio Chiarello Pentead³

¹Universidade Federal do Paraná, Departamento de Zoologia, Laboratório de Dinâmica Evolutiva e Sistemas Complexos, CP 19020, CEP 81531-980, Curitiba, PR, Brasil

²Epagri/Embrapa Florestas, Estrada da Ribeira, Km 111, CP 319, CEP 83411-000, Colombo, PR, Brasil

³Embrapa Florestas, Estrada da Ribeira, Km 111, CP 319, CEP 83411-000, Colombo, PR, Brasil

*Autor correspondente:
nickele.mariane@gmail.com

Termos para indexação:

Agricultura
Attini
Formigas cortadeiras
Simbiose
Praga

Index terms:

Agriculture
Attini
Leaf-cutting ants
Pest
Symbiosis

Resumo - A tribo Attini (Hymenoptera: Formicidae) compreende 14 gêneros com aproximadamente 230 espécies de formigas descritas que estão envolvidas em um mutualismo obrigatório com fungos. Este fungo é cultivado no interior das colônias para a alimentação das formigas, e tem como substrato uma variedade de material orgânico. O fungo é utilizado na dieta das formigas, que em retribuição fornecem ao fungo substratos para o crescimento, proteção contra parasitas ou competidores e asseguram a sua reprodução. Embora todas as espécies da tribo cultivem fungo, essas formigas são bastante heterogêneas em relação ao sistema de agricultura, tamanho da colônia e estrutura social, métodos de cultivo do fungo, forrageamento, etc. Nesta revisão são discutidas as principais características da agricultura, simbiose e história natural das formigas cultivadoras de fungos, bem como o direcionamento para as pesquisas futuras com essas formigas.

Histórico do artigo:

Recebido em 26/06/2012
Aprovado em 21/02/2013
Publicado em 31/03/2013

doi: 10.4336/2013.pfb.33.73.403

Fungus-farming ants: state of art and future research directions

Abstract - The tribe Attini (Hymenoptera: Formicidae) comprises 14 genera with approximately 230 described ant species, which are engaged in an obligate mutualism with fungi. The fungus is cultivated inside their colonies, using a variety of organic material as substrate. The fungus is used as food by the ants, and in return, the ants nourish, protect, and disperse their fungal cultivars. Although all species of this tribe cultivate fungi, attine ants are quite heterogeneous in relation to agricultural system, colony size and social structure, substrate preparation behavior, foraging behavior, etc. Agriculture, symbiosis and natural history traits of fungus-farming ants are discussed in this review, as well as future research directions.

Introdução

A tribo Attini (Hymenoptera: Formicidae) compreende 14 gêneros com aproximadamente 230 espécies de formigas descritas, que se especializaram em uma dieta essencialmente fungívora. Os gêneros *Mycocepurus*, *Myrmicocrypta*, *Apterostigma*, *Kalathomyrmex*, *Paramycetophylax*, *Mycetophylax*, *Mycetarotes*, *Cyphomyrmex*, *Mycetosoritis* e *Mycetagroicus* formam os “atíneos inferiores”, representando formigas inconspícuas, com organização

social simples e colônias quase imperceptíveis. Os gêneros derivados: *Trachymyrmex*, *Sericomyrmex*, *Acromyrmex* e *Atta* compõem os “atíneos superiores”, assim considerados por apresentarem as maiores colônias, maior tamanho dos indivíduos e maior complexidade social (Schultz & Brady, 2008; Mehdiabadi & Schultz, 2009). Essa classificação exclui o gênero *Pseudoatta*, que ainda é um gênero taxonomicamente válido, mas atualmente é considerado como uma forma derivada de *Acromyrmex* (Sumner et al., 2004; Mehdiabadi & Schultz, 2009).

As formigas da tribo Attini apresentam distribuição geográfica restrita ao continente americano com a maioria das espécies na região neotropical (Hölldobler & Wilson, 1990).

Além das formigas cultivadoras de fungo, a fungivoria ocorre em outras espécies de formigas, como é o caso de *Euprenolepis procera* (Emery), que é especializada em se alimentar de cogumelos (Witte & Maschwitz, 2008) e de formigas especialistas em predação do fungo cultivado pelas formigas da tribo Attini, como *Gnamptogenys hartmani* Wheeler (Dijkstra & Boomsma, 2003) e espécies de *Megalomyrmex* (Adams et al., 2000). Além de utilizarem o fungo na alimentação, as formigas podem usá-lo para reforçar a parede dos seus ninhos ou túneis de passagem, como é o caso de *Azteca brevis* Forel (Mayer & Voglmayr, 2009). No entanto, mais do que o hábito da fungivoria, as formigas da tribo Attini possuem uma relação simbiótica muito complexa e sofisticada com fungos. Elas cultivam esses fungos simbiotes e asseguram a sua reprodução clonal (Weber, 1972).

As formigas da tribo Attini cultivam o seu fungo simbiote no interior dos ninhos, tendo como substrato uma variedade de material orgânico. Os gêneros *Atta* e *Acromyrmex* cortam partes frescas de vegetais, principalmente folhas, para o cultivo do fungo e por isso, são popularmente conhecidas como formigas cortadeiras. As formigas cortadeiras apresentam grande importância econômica, pois desfolham várias espécies vegetais, sendo algumas cultivadas pelo homem. Os demais gêneros cultivam o fungo sobre fezes e carcaças de insetos e material vegetal encontrado na serrapilheira (De Fine Licht & Boomsma, 2010).

Tanto o fungo quanto as formigas se beneficiam com a relação simbiótica: o fungo é utilizado na dieta das formigas, que em retribuição fornecem substrato para o crescimento do fungo, proteção contra parasitas ou competidores e asseguram a sua reprodução ao ser transferido verticalmente pelas rainhas de seus ninhos de origem para os ninhos descendentes (Weber, 1972). No entanto, o mutualismo entre fungo e formigas vai além destes dois organismos, sendo muito mais complexo do que se supunha inicialmente, pois microorganismos adicionais foram identificados em ninhos de atíneos (Currie et al., 1999a, 1999b; Little & Currie, 2007).

Embora todas as espécies da tribo Attini cultivem fungos, essas formigas são bastante heterogêneas em relação ao sistema de agricultura, tamanho da colônia e estrutura social, métodos de cultivo do fungo,

forrageamento, etc. Os objetivos desta revisão são apresentar as principais características da agricultura, simbiose e história natural das formigas cultivadoras de fungos, bem como discutir as direções futuras para a pesquisa sobre essas formigas.

Agricultura das formigas da tribo Attini

Cultivar o próprio alimento não é exclusividade dos seres humanos. Há 50 milhões de anos, antes que surgissem os primeiros povos agricultores, um grupo de formigas da subfamília Myrmicinae desenvolveu sua própria versão de agricultura. Estas formigas, pertencentes à tribo Attini, desenvolveram a capacidade de cultivar fungos que são utilizados na sua alimentação. E assim, como a espécie humana, estas formigas tornaram-se um belíssimo exemplo de sucesso biológico, formando colônias enormes de grande importância ecológica (Mueller et al., 2001).

A agricultura das formigas da tribo Attini pode ser dividida em cinco sistemas distintos (Schultz & Brady, 2008; Mehdiabadi & Schultz, 2009; Hölldobler & Wilson, 2011):

1) Agricultura inferior: é praticada pela maioria das espécies da tribo (80 espécies), dentro dos gêneros *Myrmicocrypta*, *Mycocepurus*, *Apterostigma*, *Kalathomyrmex*, *Paramyrcetophylax*, *Mycetophylax*, *Mycetarotes*, *Cyphomyrmex*, *Mycetosoritis* e *Mycetagroicus* que cultivam fungos da tribo Leucocoprineae (Basidiomycota: Agaricales). Estes fungos são menos especializados, sendo capazes de manter vida livre sem a ajuda das formigas. Estas formigas utilizam como substrato para o crescimento do fungo partes mortas de plantas, cadáveres de invertebrados, fezes de insetos, entre outros.

2) Agricultura de um fungo Pterulaceae: é praticada pelas formigas do “grupo *Apterostigma pilosum* Mayr” (34 espécies), um clado derivado dentro do gênero *Apterostigma*, que iniciou o cultivo de um fungo pertencente à família Pterulaceae (Basidiomycota: Agaricales).

3) Agricultura de leveduras: é praticada pelas espécies do “grupo *Cyphomyrmex rimosus* (Spinola)” (18 espécies), um clado derivado dentro do gênero *Cyphomyrmex*, que cultivam uma forma derivada de fungos da tribo Leucocoprineae, que diferentemente dos jardins de fungo na forma de micélio, crescem na forma de levedura.

4) Agricultura superior generalizada: é praticada por dois gêneros de formigas não-cortadeiras, *Sericomyrmex*

e *Trachymyrmex* (63 espécies), que cultivam outro fungo da tribo Leucocoprineae, derivado dos fungos dos atíneos inferiores.

5) Agricultura superior das formigas cortadeiras: é praticada pelos gêneros *Acromyrmex* e *Atta* (40 espécies), que cultivam um único fungo derivado dos atíneos superiores generalistas. Em vez de utilizar partes mortas de plantas, cadáveres e fezes de insetos, estas formigas passaram a usar essencialmente partes frescas de plantas para o cultivo do fungo.

Embora algumas espécies do gênero *Trachymyrmex*, particularmente as espécies do “grupo *Trachymyrmex septentrionalis* (McCook)”, também utilizem partes verdes de plantas e algumas espécies de *Sericomyrmex* o façam ocasionalmente, apenas os gêneros *Atta* e *Acromyrmex* são considerados como as verdadeiras formigas cortadeiras, pois todas as espécies desses gêneros utilizam partes verdes de plantas como substrato para o crescimento do fungo simbiote (Schultz & Brady, 2008; Mehdiabadi & Schultz, 2009).

O fungo cultivado pelos atíneos superiores exhibe um alto grau de “domesticação”, ou seja, uma série de adaptações para a vida conjunta com os atíneos, sendo provavelmente incapaz de levar vida livre. Além disso, somente o fungo simbiote dessas formigas produz o gongilídio, uma estrutura especializada da hifa que acumula nutrientes e é preferencialmente consumida pelas formigas. A transição para uma agricultura superior e, posteriormente, a utilização de partes frescas de plantas, recurso abundantemente disponível, foi o evento ecológico mais significativa da tribo Attini (Schultz & Brady, 2008; Mehdiabadi & Schultz, 2009).

A origem da fungicultura da tribo Attini é obscura, pelo fato de todas as representantes serem cultivadoras obrigatórias de fungos, não existindo qualquer associação facultativa entre atíneos e fungos que possa refletir o estágio primitivo desta associação. Mesmo os grupos mais próximos da tribo Attini não apresentam associação facultativa com fungos, podendo sugerir uma rápida transição evolutiva do ancestral caçador para as formigas cultivadoras de fungos (Mueller et al., 2001).

Existem dois modelos principais que culminaram na fungicultura da tribo Attini. O mais tradicional e amplamente aceito postula que acidentalmente um fungo cresceu em ninhos de formigas tornando-se parte da sua dieta (consumo); em seguida, elas desenvolveram a habilidade de cultivá-lo adicionando substratos (cultivo); finalmente, surgiu a transmissão vertical do fungo

simbiote, isto é, a transferência do fungo do ninho de origem para os ninhos descendentes (transmissão) (Weber, 1972). O modelo alternativo reordena estes eventos, sendo que as formigas eram utilizadas como vetores para a dispersão de um fungo especializado (transmissão). Posteriormente, as formigas passaram a consumir o fungo (consumo) e depois a cultivá-lo (cultivo). Todavia, ainda não está claro se a fungicultura em atíneos surgiu de um ancestral micofágico ou de um fungo que utilizava formigas como vetores (Mueller et al., 2001). Mas, análises filogenéticas recentes confirmaram a origem única do hábito micofago dessas formigas há aproximadamente 50 milhões de anos atrás, na América do Sul (Schultz & Brady, 2008).

Microorganismos associados às formigas da tribo Attini

O mutualismo entre fungo e formigas vai além destes dois organismos, sendo muito mais complexo do que se supunha inicialmente, pois microorganismos adicionais foram identificados em ninhos de atíneos. As formigas da tribo Attini contém pelo menos quatro microorganismos associados: o fungo que elas cultivam (Weber, 1972), o fungo parasita do gênero *Escovopsis* (Ascomycota: Hypocreales) (Currie et al., 1999a), a bactéria *Pseudonocardia* (Actinomycetes: Actinomycetales) e outras bactérias filamentosas (Currie et al., 1999b, Kost et al., 2007) e a levedura negra do gênero *Phialophora* (Ascomycota: Chaetothiriales), que até o momento foi encontrada somente em associação com *Apterostigma* (Little & Currie 2007, 2008).

Os fungos cultivados pelas formigas da tribo Attini pertencem à Ordem Agaricales (Basidiomycota), e são caracterizados pela produção de corpos de frutificação (cogumelos). No entanto, os cogumelos raramente ocorrem em ninhos de atíneos, pois as formigas suprimem as frutificações e rompem as conexões das hifas (Weber, 1972). A maioria das formigas cultiva fungos pertencentes aos gêneros *Leucoagaricus* e *Leucocoprinus*, da tribo Leucocoprineae, família Lepiotaceae. A única exceção são as formigas do “grupo *A. pilosum*”, que cultivam um fungo pertencente à família Pterulaceae (Schultz & Brady, 2008).

O fungo simbiote é propagado assexuadamente como uma monocultura clonal, sendo transferido verticalmente pelas rainhas. As rainhas de *Atta*, *Acromyrmex*, *Trachymyrmex* e *Cyphomyrmex* foram observadas carregando em sua cavidade infra-bucal porções do fungo, do ninho de origem, durante o voo

nupcial (Weber, 1972; Mueller, 2002). Não há trabalhos caracterizando o carregamento de inóculo do fungo pelas rainhas dos demais gêneros. No entanto, análises moleculares de populações de fungos fornecem evidência indireta de transmissão vertical em atíneos primitivos e derivados, pois em diferentes ninhos da mesma espécie podem ser encontrados fungos geneticamente idênticos. Contudo, ocasionalmente pode ocorrer transmissão horizontal entre espécies ou mesmo entre gêneros de atíneos (Mueller, 2002). Um estudo sobre o polimorfismo dos fungos de espécies de *Acromyrmex* submetidos à radiação ultravioleta demonstrou que os fungos das espécies *Acromyrmex crassispinus* (Forel) e *Acromyrmex ambiguus* (Emery) são muito similares geneticamente (Borba et al., 2007). Dados moleculares oriundos dos fungos simbiotes cultivados por *Atta* e *Acromyrmex* demonstraram a proximidade genética existente entre esses dois gêneros (Borba et al., 2008).

Os jardins de fungos dos atíneos estão sob constante pressão de parasitismo por microorganismos que são competitivamente superiores ao fungo cultivado pelas formigas. O fungo parasita do gênero *Escovopsis* é o mais frequente e parasita os ninhos da maioria dos gêneros da tribo Attini. Esse fungo é altamente patogênico, sendo capaz de destruir os jardins de fungos das formigas e condenar toda a colônia (Currie et al., 1999a). *Escovopsis* é um micoparasita que secreta substâncias que degradam as células dos fungos cultivados pelas formigas e absorve os nutrientes liberados (Reynolds & Currie, 2004). O gênero *Escovopsis* é especializado em jardins de fungos de atíneos e ainda não foi isolado de nenhum outro local, nem mesmo no solo adjacente aos ninhos. A transmissão de *Escovopsis* é exclusivamente horizontal, sendo que inquilinos que visitam os ninhos das formigas podem ser responsáveis por dispersar este parasita (Currie et al., 1999a).

A associação envolvendo as formigas da tribo Attini e as bactérias filamentosas (actinobactérias) do gênero *Pseudonocardia* foi revelada por Currie et al. (1999b). As actinobactérias são encontradas em estruturas especializadas nas cutículas das operárias das formigas de vários gêneros da tribo Attini, podendo ser rara ou ausente em *Atta* sp. (Mueller et al., 2008). Provavelmente, essas bactérias recebem nutrientes através dos poros do tegumento que são conectados em glândulas especializadas das formigas (Currie et al., 2006). A transmissão das bactérias é vertical, pois as rainhas de atíneos carregam as bactérias do ninho de

origem em suas cutículas (Currie et al., 1999b). Mas, também ocorre a transmissão horizontal das bactérias entre outras operárias, colônias ou do ambiente (Mueller et al., 2008; Boomsma & Aanen, 2009).

Inicialmente foi atribuído para as bactérias filamentosas o papel de secretar metabólitos secundários com propriedades antifúngicas que podem inibir o crescimento de *Escovopsis* (Currie et al., 1999b). No entanto, a co-evolução entre atíneos-*Pseudonocardia*-*Escovopsis* está sendo reavaliada (Mueller et al., 2008; Muller, 2012). Estudos indicaram que no tegumento de operárias de formigas da tribo Attini pode conter além de *Pseudonocardia*, uma grande diversidade de actinobactérias (Kost et al., 2007, Mueller et al., 2008). Além disso, as atividades antibióticas de bactérias isoladas a partir do tegumento de *Acromyrmex octospinosus* (Reich) para suprimir o fungo *Escovopsis*, não são superiores às atividades antibióticas de actinobactérias isoladas de formigas não relacionadas com a tribo Attini, como *Myrmica rugulosa* Nylander e *Lasius flavus* (Fabricius) (Kost et al., 2007). Os estudos mais recentes revelam que, em vez de proteção somente contra *Escovopsis*, as actinobactérias apresentam um papel protetor contra diversas doenças entomopatogênicas das formigas (Mueller, 2012). Recentemente, foi descoberto que leveduras negras, fungos com parede celular melanizada pertencentes ao gênero *Phialophora*, ocorrem sobre a cutícula das operárias de *Apterostigma*, muitas vezes nas mesmas regiões onde se encontra *Pseudonocardia* (Little & Currie, 2007). As leveduras negras são consideradas antagonistas da associação entre as formigas e *Pseudonocardia*, reduzindo a habilidade das formigas em controlar infecções generalizadas de *Escovopsis* (Little & Currie, 2008). No entanto, ainda não se sabe se além do antagonismo com as bactérias filamentosas, tais leveduras possuem outras funções nos ninhos das formigas.

Os jardins de fungos dos atíneos estão continuamente em contato com diversos fungos filamentosos oriundos do substrato coletado pelas formigas e do solo adjacente às colônias. Tais fungos são conhecidos como “ervas daninhas”, pois alguns deles são capazes de se estabelecer e atuarem como antagonistas do fungo simbiote (Rodrigues et al., 2008). Fungos dos gêneros *Cunninghamella*, *Fusarium* e *Trichoderma*, presentes no solo, podem inibir o crescimento do fungo simbiote *in vitro* (Silva et al., 2006). Ao contrário de *Escovopsis*, esses fungos aparentemente não são específicos dos

ninhos das formigas (Rodrigues et al., 2008), entretanto, podem ser tão agressivos quanto o parasita especializado (Silva et al., 2006). Bactérias e leveduras adicionais também ocorrem em ninhos de atíneos, mas a função desses microorganismos ainda não foi esclarecida.

História natural das formigas da tribo Attini

Fundação e estabelecimento dos formigueiros

No interior dos formigueiros são encontradas castas permanentes e temporárias. As castas temporárias são constituídas pelas fêmeas e machos alados que aparecem somente no interior das colônias em determinadas épocas do ano, para realizarem o voo nupcial e a fundação de novos ninhos. Os machos não desempenham função na colônia que os gerou e apenas recebem alimento de suas irmãs enquanto aguardam o voo nupcial. A longevidade deles é curta, morrendo logo após o voo nupcial. As fêmeas aladas, que após a cópula são chamadas de rainhas, desempenham a função de fundar novas colônias e por ovos. As castas permanentes abrangem a rainha e as inúmeras operárias ápteras que se encarregam das diversas tarefas na colônia (Hölldobler & Wilson, 1990; Hölldobler & Wilson, 2011).

A fundação de um novo formigueiro inicia-se com o voo nupcial, em que as fêmeas aladas virgens partem do ninho de origem e são inseminadas por um ou mais machos. Antes de partir para o voo nupcial, a fêmea coleta um pedaço do fungo simbiote do ninho de origem e armazena-o em sua cavidade infra-bucal. Após a fecundação, as rainhas descem ao solo e retiram suas asas com o auxílio da musculatura do tórax e das pernas medianas e procuram o local mais apropriado para iniciar a construção de seu ninho (Hölldobler & Wilson, 1990). Para as espécies de *Atta*, o voo nupcial ocorre somente quando o formigueiro tem 38 meses de idade, sendo depois repetido todos os anos. A partir desse momento o formigueiro é considerado adulto (Autuori, 1941). Para os demais gêneros da tribo, ainda não há informações sobre a idade em que o formigueiro realiza o primeiro voo nupcial.

Cada rainha de *Atta sexdens* (Linnaeus) pode ser fecundada por até cinco machos (Fjerdingstad & Boomsma, 2000). As rainhas de *Atta colombica* Guérin-Méneville copulam com seis ou sete machos (Evison & Hughes, 2011). As rainhas de *A. octospinosus* podem copular com dois a 10 machos (Boomsma et al., 1999). Em *Sericomyrmex amabilis* Wheeler, as rainhas copulam com dois machos. Em contraste, as rainhas dos demais gêneros da tribo Attini são fecundadas por um único macho (Murakami et al., 2000).

A cópula múltipla das rainhas diminui o relacionamento entre as operárias dentro da colônia e o aumento da diversidade genética pode conferir a resistência contra doenças (Hughes et al., 2008). Os acasalamentos múltiplos também conferem uma vantagem adaptativa, pois o aumento da diversidade genética dentro das colônias de formigas cortadeiras fornece um sistema de castas geneticamente-baseadas. Existe uma grande influência genética na determinação dos diferentes tamanhos de operárias de formigas cortadeiras, ou seja, operárias de tamanhos diferentes teriam paternidades diferentes. Isso representa uma quebra do paradigma de que as castas polimórficas de operárias tivessem um controle não-genético, sendo influenciadas apenas por sinais ambientais (Evison & Hughes, 2011).

As rainhas das formigas cortadeiras preferem locais mais destituídos de vegetação (áreas abertas) para estabelecer o novo ninho (Vasconcelos, 1990). Essas áreas são geralmente caracterizadas pela abundância de plantas herbáceas, que é o principal recurso para as colônias incipientes. As primeiras operárias produzidas pela rainha de *Atta* são menores do que as demais produzidas por uma colônia madura e essas operárias forrageiam mais eficientemente em plantas herbáceas (Wetterer, 1994).

Após a escavação do ninho, a rainha de *Atta* regurgita o fungo armazenado na sua cavidade infra-bucal e põe os primeiros ovos. Além dos ovos reprodutivos, as rainhas colocam ovos tróficos, que servem para a alimentação e para o cultivo do fungo. Esses ovos são de casca mole e bem maior que os reprodutivos. A rainha cultiva o fungo e cuida da prole até o surgimento das primeiras operárias. O período de pré-oviposição é de cinco dias; o período de incubação dos ovos é de 25 dias; o período larval é de 22 dias; e o período de pupa é de 10 dias. As primeiras operárias permanecem no interior do ninho cerca de 20 dias, antes de entrarem em contato com o exterior. Após esse período, as operárias começam a forragear nas proximidades do ninho. A rainha cessa os cuidados com a prole e com o fungo e a partir desse momento a sua única função é por ovos. As operárias apresentam uma longevidade de 2 a 3 meses (Autuori, 1942; Hölldobler & Wilson, 1990). A longevidade média das rainhas de *Atta* é de 8,5 anos (Boer et al., 2009), podendo chegar a 20 anos, em condições de laboratório (Autuori, 1950b). Em *Acromyrmex*, essa longevidade em laboratório pode chegar a 10 anos (Weber, 1972). Para os demais gêneros da tribo Attini, há carência de informações sobre o ciclo de vida das colônias.

A porcentagem de sobrevivência das rainhas de *Atta* durante os primeiros 15 meses após o voo nupcial é de apenas 0,05%, devido a vários fatores adversos à rainha durante o voo nupcial e o estabelecimento de sua colônia. Dentre estes fatores, destaca-se a predação por aves, sapos, lagartos, tatus, besouros como *Canthon* spp. e formigas, tais como *Solenopsis*, *Paratrechina*, *Eciton*, entre outros (Autuori, 1950a). A mortalidade imediatamente após a instalação das novas colônias é muito alta. De 3.558 colônias incipientes de *A. sexdens*, somente 2,5% estavam vivas após 3 meses (Autuori, 1950a). Somente 34 de 296 colônias de *Acromyrmex balzani* (Emery) e 13 de 154 colônias de *Acromyrmex niger* (F. Smith) estavam vivas um ano após a sua fundação. Vários fatores contribuem para a mortalidade das colônias incipientes, dentre estes a predação, o fracasso no crescimento do fungo, chuvas fortes que podem afogar a rainha e sua prole inicial, além de destruir o fungo simbiote, e o ataque de entomopatógenos ou antagonistas ao fungo simbiote e às rainhas (Autuori, 1950a; Fowler, 1992).

Com exceção do gênero *Atta*, em que a fundação do ninho é claustral, isto é, a rainha fecha-se em uma câmara subterrânea e produz a sua primeira prole sem sair para forragear, a fundação do ninho dos demais gêneros da tribo Attini é semi-claustral, ou seja, a rainha sai para forragear na tentativa de garantir uma melhor formação do jardim de fungo, apesar do perigo de predação. Essa variação no modo de fundação do ninho entre essas formigas está associada principalmente ao tamanho do corpo da rainha, que é de 20 a 27 mm de comprimento em *Atta* e de 4,5 a 10,5 mm nos demais gêneros. As rainhas de *Atta* são significativamente maiores do que as rainhas dos demais gêneros e podem armazenar grandes quantidades de lipídios, carboidratos e proteínas (Fernández-Marín et al., 2004; Seal, 2009). No entanto, foi observado que as rainhas de *Atta* podem se alimentar do fungo e de ovos tróficos durante a fundação do ninho (Augustin et al., 2011).

Durante a fundação do ninho, as rainhas de *Myrmicocrypta*, *Mycocepurus*, *Apterostigma* e *Cyphomyrmex* utilizam suas asas anteriores, que foram destacadas, como plataforma para isolar fisicamente o fungo simbiote do solo. As rainhas de *Trachymyrmex*, *Sericomyrmex* e *Acromyrmex* geralmente utilizam raízes como plataformas. Em contraste, as rainhas de *Atta* não utilizam nenhum tipo de plataforma. As rainhas que utilizam plataformas forrageiam durante o período

de fundação do formigueiro e o uso de plataformas constitui uma adaptação para reduzir os impactos de microorganismos patogênicos que atacam o fungo simbiote das formigas (Fernández-Marín et al., 2007).

Nos Hymenoptera sociais, todos os machos são haplóides, enquanto as fêmeas são diplóides e podem diferenciar-se em fêmeas reprodutivas (rainhas) ou operárias. As operárias possuem ovários funcionais, mas não acasalam, pois a sua função é desempenhar as tarefas de forrageamento, defesa da colônia, cuidados com a prole e a rainha, etc. (Hölldobler & Wilson, 1990). As operárias de *Acromyrmex* raramente põem ovos na presença da rainha, mas em colônias órfãs é comum a postura de ovos não fertilizados, que se desenvolvem em machos. Isso indica que a rainha pode controlar e monopolizar a produção de machos pelas operárias e que as operárias só se reproduzem quando a rainha morre ou é afastada da colônia (Camargo et al., 2006). Em *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel não há diferenças morfológicas na genitália de machos provenientes de colônias que apresentam a rainha e de colônias órfãs, embora alguns machos produzidos pelas operárias são significativamente menores do que aqueles produzidos pela rainha. Entretanto, não há indicação de que os machos produzidos pelas operárias sejam incapazes de se reproduzirem, pois ambos têm genitálias idênticas que variam somente em tamanho (Camargo et al., 2005).

Ao contrário do que acontece com as operárias do gênero *Acromyrmex*, a fertilidade das operárias de *Atta* é baixa, pois a maioria dos ninhos órfãos não produz nenhuma prole (Dijkstra & Boomsma, 2006). O significado biológico da reprodução das operárias ainda é desconhecido e só permite concluir que os machos produzidos pelas operárias podem acasalar, representando uma alternativa na reprodução destas formigas (Camargo et al., 2006).

Tamanho da colônia e estrutura social

Os atíneos inferiores apresentam colônias pequenas e seus ninhos são quase imperceptíveis, abrigando jardins de fungos relativamente pequenos e a organização social é relativamente simples. Em contraste, as sociedades maduras de algumas espécies de *Atta* são compostas de milhares de operárias polimórficas que habitam enormes ninhos subterrâneos com centenas de câmaras interconectadas (Weber, 1972).

Os ninhos de atíneos inferiores podem ocorrer em câmaras escavadas no solo, em cavidades ou debaixo

de troncos podres, entre as camadas de serrapilheira e superficialmente no solo debaixo de pedras ou outros objetos. Os ninhos da maioria das espécies consistem em uma única câmara escavada, mas podem chegar a 11. A profundidade das câmaras varia de 5 a 40 cm, porém, em algumas espécies de *Mycocetopus*, as câmaras podem ocorrer a profundidades de 5 a 190 cm. Com poucas exceções, as colônias são relativamente pequenas com 100 a 1.500 operárias monomórficas (Weber, 1972; Fernández-Marín et al., 2004; Rabeling et al., 2007; Mehdiabadi & Schultz, 2009; Leal et al., 2011).

Os ninhos da maioria das espécies de *Sericomyrmex* e *Trachymyrmex* consistem em uma câmara subterrânea escavada no solo, mas algumas espécies constroem seus ninhos debaixo de troncos podres ou pedras e na serrapilheira. Os ninhos de algumas espécies podem conter até quatro câmaras e alcançar um metro de profundidade. As colônias apresentam tamanho intermediário e podem ter de 100 a 3.000 operárias monomórficas ou fracamente polimórficas (Weber, 1972; Mehdiabadi & Schults, 2009; Leal et al., 2011).

As espécies dos gêneros *Acromyrmex* e *Atta* constroem os maiores ninhos entre os atíneos. Os ninhos de *Acromyrmex* podem apresentar terra solta na superfície do solo, mas algumas espécies fazem seu ninho superficialmente coberto de palha, fragmentos e outros resíduos vegetais, enquanto outras constroem ninhos subterrâneos, sem que se perceba a terra escavada. Os ninhos de algumas espécies apresentam mais de uma câmara, podendo chegar a 26 câmaras e alcançar quatro metros de profundidade (Forti et al., 2006; Verza et al., 2007). Algumas espécies apresentam plasticidade durante a nidificação de acordo com a temperatura do solo, ou seja, os ninhos são subterrâneos em locais mais quentes, e superficiais em locais mais frios (Bollazzi et al. 2008). As colônias de *Acromyrmex*, dependendo da espécie, podem conter de 17.500 a 270.000 operárias polimórficas (Fowler et al., 1986).

Os ninhos de *Atta* são os maiores entre as formigas cultivadoras de fungos. Todas as espécies constroem seus ninhos no solo, podendo alcançar mais de 25 metros quadrados de área de terra solta na superfície (Zanetti et al., 2000b). Os ninhos de *Atta laevigata* (F. Smith) podem ter até 7.864 câmaras e alcançar sete metros de profundidade (Moreira et al., 2004). As sociedades maduras de algumas espécies de *Atta* são compostas de milhares de operárias altamente polimórficas, sendo que as colônias de *A. sexdens* podem conter até oito milhões de indivíduos (Fowler et al., 1986). As

gigantescas colônias de *Atta* representam os maiores superorganismos descobertos até o momento (Hölldobler & Wilson, 2008).

Divisão de trabalho

Dois padrões de divisão de trabalho são reconhecidos em insetos sociais, sendo o polietismo etário, relacionado com a idade do indivíduo e o polimorfismo morfológico que está relacionado ao tamanho ou forma do indivíduo no desempenho de uma tarefa (Hölldobler & Wilson, 1990). As espécies *C. rimosus*, *A. subterraneus brunneus* e *Acromyrmex versicolor* (Pergande) apresentam polietismo etário, onde as operárias imaturas permanecem dentro do ninho e as operárias mais velhas executam atividades fora do ninho. Inicialmente, todas as operárias estão envolvidas no cultivo do fungo e cuidados com a prole. Depois da terceira e quarta semanas de vida, as operárias começam a participar de atividades fora do ninho (Julian & Fewell, 2004; Camargo et al., 2007). O polietismo etário está relacionado à probabilidade de aumentar a expectativa de vida das operárias quando realizam atividades dentro do ninho e está relacionado também ao aumento do risco de mortalidade durante a realização de atividades fora do ninho (Wakano et al., 1998).

Entre as formigas da tribo Attini, somente as espécies dos dois gêneros de formigas cortadeiras, *Acromyrmex* e *Atta*, são caracterizadas pelo alto polimorfismo em sua casta operária, apresentando grandes diferenças no tamanho e na proporção anatômica. Este notável polimorfismo reflete em uma complexa divisão de trabalho dentro das colônias. A diferenciação morfológica entre as operárias de *Atta* é bem mais visível que em *Acromyrmex*, sendo que em ninhos de *Acromyrmex* existem essencialmente duas castas de operárias (Wetterer, 1999). O forrageamento e a defesa da colônia são tarefas realizadas por operárias maiores, enquanto que os cuidados com o fungo e cuidados com a prole são tarefas realizadas pelas operárias menores (Hölldobler & Wilson, 1990). Em *A. subterraneus brunneus*, pode-se verificar até quatro tamanhos de operárias, pelas medidas da cápsula cefálica: muito pequena, 0,7-0,8 mm; pequena, 0,9-1,1 mm; média, 1,2-1,6 mm; e grande, 1,7-2,0 mm. Cada tamanho de operária pode ser considerada como uma casta diferente, pois as operárias desempenham tarefas diferentes (Forti et al., 2004).

Em *A. sexdens*, pelo menos quatro castas de operárias são encontradas: 1) jardineiras: cuja largura

da cápsula cefálica é de 0,8-1,0 mm, desempenham a função de cuidar do jardim de fungo, da prole e da rainha; 2) generalistas: a largura da cápsula cefálica é de 1,4 mm, desempenham vários tipos de atividades, como degradação da vegetação antes da incorporação no fungo, transporte de operárias, assistência à prole durante a ecdise, cuidados com a rainha e descarte de lixo; 3) forrageadoras e escavadoras: cuja largura da cápsula cefálica é de 2,0-2,2 mm. São as operárias que cortam e transportam o material vegetal e escavam as câmaras e canais do ninho; 4) soldados: a largura da cápsula cefálica é de 3,0 mm, desempenham a função de defender a colônia e podem auxiliar no corte de plantas (Wilson, 1980).

Cultivo do fungo

As formigas da tribo Attini são diferentes dos outros formicídeos, porque cultivam e não apenas coletam o alimento necessário à sobrevivência da sua própria colônia. As formigas carregam fragmentos orgânicos para o interior dos ninhos, que servem como substrato para o desenvolvimento do fungo de que se alimentam (De Fine Licht & Boomsma, 2010). O fungo simbiote não é, porém, o único alimento ingerido pelas operárias das formigas cortadeiras. Durante o processo de corte das folhas e o preparo do substrato vegetal para a incorporação ao fungo, as operárias ingerem seiva da planta (Littleddyke & Cherrett, 1976).

As formigas da tribo Attini podem executar sete comportamentos durante o cultivo do fungo: 1) segurar o substrato coletado sobre o jardim de fungo; 2) lambem a superfície do substrato; 3) depositar fluido fecal; 4) pressionar o substrato com as mandíbulas nas mesmas áreas onde foi depositado o fluido fecal; 5) rasgar o substrato com significativa redução de tamanho; 6) inserir o substrato repicado na região apical do jardim de fungo; e 7) incorporar o substrato no jardim de fungo, depositando hifas do fungo no substrato recentemente inserido (Andrade et al., 2002; Camargo et al., 2006; Diniz & Bueno, 2010).

Em *Myrmicocrypta* sp. e *A. pilosum*, o comportamento mais frequente é lambem a superfície do substrato, já os comportamentos de depositar fluido fecal, pressionar o substrato com as mandíbulas e rasgá-lo não são observados. Em *Mycetarotes parallelus* Emery, o comportamento mais frequente é lambem a superfície do substrato, já o comportamento de depositar fluido fecal é observado com pouca frequência e os comportamentos de pressionar e rasgar o substrato não são observados. Em *Trachymyrmex fuscus* Emery, *Trachymyrmex* sp,

Acromyrmex disciger (Mayr), *A. balzani*, *A. crassispinus*, *Acromyrmex rugosus* (F. Smith) e *A. sexdens rubropilosa* todos os comportamentos são observados, sendo que o comportamento de lambem a superfície do material é o mais frequente (Andrade et al., 2002; Camargo et al., 2006; Diniz & Bueno, 2010).

O processo de cultivo do fungo pode ser dividido em três fases: A primeira fase é o tratamento físico em que as operárias seguram e lambem o substrato. O tratamento físico ocorre quando o substrato é levado para dentro do ninho e a função é remover impurezas, prevenindo a contaminação do jardim de fungo. A segunda fase é o tratamento químico, em que as operárias depositam fluido fecal, pressionam e rasgam o substrato, sendo que o substrato original é reduzido a um grande número de pequenos fragmentos. Durante o tratamento químico ocorre a degradação inicial do substrato, permitindo com que o fungo se desenvolva mais rapidamente. A última fase é a incorporação, na qual as formigas inserem o substrato no fungo e depositam hifas do fungo no substrato recentemente inserido (Diniz & Bueno, 2010).

Dois padrões de comportamento no processo de cultivo do fungo podem ser observados entre os gêneros da tribo Attini. O primeiro é exibido pelos gêneros basais (*Myrmicocrypta*, *Apterostigma* e *Mycetarotes*), sendo caracterizado pela ausência ou baixa frequência do tratamento químico. O segundo padrão é exibido pelos gêneros derivados (*Trachymyrmex*, *Acromyrmex* e *Atta*) e é caracterizado pela ocorrência desse tratamento. Além das fases do processo de cultivo do fungo, os gêneros da tribo Attini diferem no modo de divisão das tarefas. As operárias de *Myrmicocrypta*, *Apterostigma* e *Mycetarotes* desempenham todo o processo de maneira solitária, onde a mesma operária executa todas as tarefas. As operárias de *Trachymyrmex* executam o tratamento físico em grupos. Em *Acromyrmex* e *Atta*, todas as fases são executadas com a cooperação de vários indivíduos, onde operárias de tamanhos diferentes desempenham tarefas diferentes (Andrade et al., 2002, Camargo et al., 2006; Diniz & Bueno, 2010). Isto sugere que a evolução do processo de cultivo do fungo é marcada por um aumento na importância do tratamento químico e que o polimorfismo das operárias das formigas cortadeiras contribuiu com esse avanço, pois essas formigas apresentam castas especializadas nas diferentes tarefas de cultivo do fungo, sem afetar as demais tarefas dentro da colônia, que são executadas por outras castas menos especializadas (Diniz & Bueno, 2010).

Forrageamento

Os atíneos inferiores forrageiam próximo de seus ninhos e os substratos utilizados para o cultivo do fungo incluem uma variedade de material orgânico, como fezes e carcaças de insetos e, principalmente, material vegetal encontrado na serrapilheira (De Fine Licht & Boomsma, 2010). Um estudo comparativo do comportamento de forrageamento entre atíneos inferiores (*Cyphomyrmex*, *Mycetarotes*, *Mycocepurus*, e *Myrmicocrypta*) e atíneos superiores generalistas (*Sericomyrmex* e *Trachymyrmex*) revelou que flores e frutos são mais frequentemente coletados por todos os gêneros durante a estação úmida. No entanto, durante a estação seca, os atíneos inferiores coletam principalmente fezes e carcaças de insetos e os atíneos superiores coletam principalmente partes vegetais (Leal & Oliveira, 2000).

As distâncias de forrageamento de atíneos inferiores são de 1 a 2 metros, o que é consideravelmente menor do que as distâncias de forrageamento das formigas cortadeiras, as quais podem alcançar dezenas ou até mesmo centenas de metros (Leal & Oliveira 2000; Urbas et al., 2007). Devido ao pequeno tamanho da colônia e também das operárias, os atíneos inferiores abrangem uma pequena área ao redor do ninho, quando comparada com *Acromyrmex* e *Atta* (Leal & Oliveira, 2000). Em *Atta* existe correlação positiva entre o tamanho da colônia e a distância de forrageamento. Colônias jovens de *A. sexdens* forrageiam em uma escala espacial menor do que colônias maduras (Kost et al., 2005). Colônias iniciais de *Atta cephalotes* Linnaeus forrageiam a uma distância de 7 m do ninho, enquanto que colônias maduras forrageiam a distâncias de até 80 m do ninho (Wetterer, 1994).

O forrageamento de *Acromyrmex* e *Atta* foi mais bem estudado do que o forrageamento dos demais gêneros da tribo Attini. O forrageamento das formigas cortadeiras é um processo que envolve seleção da planta, recrutamento de operárias, além do corte e transporte de material vegetal para o ninho. O fungo simbiote tem crescimento diferenciado quando é cultivado com substratos diferentes (Borba et al., 2006). Assim, determinadas espécies de plantas são sempre aceitas pelas formigas, embora essa aceitação varie muito. Parâmetros químicos e físicos da vegetação influenciam a aceitação da planta pelas formigas (Fowler & Stiles, 1980). Características físicas como dureza das folhas, presença de tricomas e presença de látex são fatores associados com a rejeição de determinadas plantas (Stradling, 1978). Também, o baixo conteúdo de água das folhas tem se mostrado

como um fator repelente. De modo geral, as formigas cortadeiras têm preferência pelas partes tenras das plantas (Cherrett, 1972).

O forrageamento tem início quando uma operária escoteira seleciona uma fonte de alimento e recruta as outras operárias, através de trilhas quimicamente marcadas com feromônios. Durante o processo de recrutamento, as operárias escoteiras transmitem a informação sobre o local e a qualidade do recurso alimentar descoberto para as operárias recrutadas (Roces, 1994, 2002). As operárias recrutadas de *Acromyrmex lundii* (Guérin-Méneville) aprendem o odor da planta transportada pela escoteira e utilizam este odor na decisão sobre qual tipo de substrato deve ser transportado (Roces, 1994). As operárias recrutadas de *A. balzani*, *A. crassispinus* e *A. rugosus* integram a informação transmitida pela escoteira com sua própria experiência durante o processo de decisão do substrato que elas irão coletar (Lopes et al., 2004).

As operárias de *Acromyrmex heyeri* Forel cortam fragmentos menores e mais leves e caminham significativamente mais rápido na fase inicial de forrageamento do que quando o forrageamento já está estabelecido. Essa otimização do tempo de caminhada das operárias no início do forrageamento é de grande importância devido à alta necessidade de transferência de informação entre as operárias no início do forrageamento e também para a monopolização do recurso coletado pela colônia (Bollazzi & Roces, 2011).

Em *A. lundii*, a velocidade das operárias recrutadas, o tamanho da carga e o comportamento de marcar a trilha com feromônios dependem da informação que elas recebem da escoteira sobre a qualidade do recurso (Roces & Núñez, 1993). As operárias recrutadas cortam fragmentos menores, depositam mais feromônio de trilha e caminham mais rapidamente em direção ao ninho quando recrutadas para coletar um alimento de alta qualidade. Depois de descobrir um novo recurso, o recrutamento para o local ocorrerá mais rapidamente se as operárias informadas retornam imediatamente ao ninho marcando a trilha com feromônio. Ao carregar um fragmento menor, a operária caminha mais rápido, podendo retornar prontamente à fonte de recurso. Embora cada operária carregue uma biomassa menor do que ela poderia carregar, a transferência de informação sobre a disponibilidade de recurso é acelerada, gerando o recrutamento de novas operárias, o que eleva a taxa global de tecido coletado por toda a colônia (Roces & Núñez, 1993).

A distância entre o ninho e o recurso também pode influenciar no tamanho do fragmento coletado, sendo que operárias recrutadas para fontes de recurso mais próximas do ninho cortam fragmentos menores do que aquelas operárias recrutadas para fontes de recurso mais distantes do ninho (Roces, 1990).

As formigas cortadeiras podem utilizar sinais mecânicos durante o recrutamento. As operárias de *A. cephalotes* estridulam durante o corte da folha, elevando e abaixando o gáster, de forma que o primeiro terço do gáster é esfregado contra uma estrutura situada no pós-pecíolo. As vibrações cuticulares produzidas pelo órgão estridulatório estendem-se ao longo do corpo e chega até a cabeça da operária que está cortando a folha. As operárias que estão próximas àquela que está cortando, respondem a estas vibrações transmitidas ao longo do caule da planta, orientando-se em direção a fonte das vibrações, de forma que a estridulação age como sinal de recrutamento de alcance limitado (Roces & Hölldobler, 1996).

As vibrações estridulatórias também são utilizadas na comunicação entre as operárias maiores e as menores durante a defesa contra forídeos. As espécies de *Atta* e *Acromyrmex* são atacadas por mais de 20 espécies de moscas parasitoides pertencentes à família Phoridae (Diptera). Os forídeos atacam preferencialmente as operárias maiores nas trilhas de forrageamento (Feener & Musgo, 1990). As operárias menores de *A. cephalotes* são atraídas pelas vibrações produzidas pelas operárias maiores que cortam e manipulam o fragmento de folha. As operárias menores sobem no fragmento transportado pela operária maior para defendê-la do ataque de forídeos (Roces & Hölldobler, 1995). No entanto, o comportamento das operárias menores de “pegar carona” no fragmento transportado pelas operárias maiores pode apresentar múltiplas funções, como a defesa contra forídeos, a defesa contra contaminantes e a obtenção de seiva do fragmento de folha.

A obtenção de seiva pelas operárias menores parece ser uma função secundária ou oportunista, porque é improvável que essas operárias saiam do ninho só para obter seiva (Vieira-Neto et al., 2006), pois elas podem ingerir a seiva durante a preparação do substrato dentro do ninho (Littleddyke & Cherrett, 1976). A defesa contra parasitoides é uma função importante, mas somente contra as espécies de forídeos que pousam no fragmento transportado pelas operárias maiores. Entretanto, dado que a maioria dos forídeos não pousa

no fragmento e que o comportamento de pegar carona ocorre também durante a noite, quando os forídeos não são ativos, a função primária do comportamento de pegar carona provavelmente seja a defesa contra contaminantes. A proporção de operárias menores em fragmentos experimentalmente inoculados com um fungo contaminante é aproximadamente de quatro a seis vezes maior do que em fragmentos sem contaminantes ou inoculados com uma substância inerte (Vieira-Neto et al., 2006).

As formigas cortadeiras frequentemente cortam fragmentos de folhas que são correlacionados com a massa de seus corpos. A correlação positiva entre o tamanho da formiga e o tamanho do fragmento foi detectada tanto em *Atta* (Burd, 2000; Wetterer, 1990b), como em *Acromyrmex* (Roces & Núñez, 1993; Quirán & Steibel, 2001; Bollazzi & Roces, 2011). A combinação de tamanho é resultado do método geométrico de corte das folhas. As operárias ancoram as pernas posteriores na extremidade da folha e giram ao redor da folha, cortando-as. O tamanho da carga pode ser determinado diretamente pelo alcance que a operária tem enquanto corta e esse alcance depende do tamanho do corpo da operária (Weber, 1972). Porém, há evidências de que nem todas as operárias cortam fragmentos tão grandes quanto são capazes, o que sugere que há um mecanismo mais flexível de seleção do tamanho da carga (Roces & Núñez, 1993). O tamanho da carga também é afetado pela densidade, espessura e dureza da folha, familiaridade com a planta ou distância da trilha de forrageamento (Nicholas-Orians & Schults, 1989; Roces, 1990).

Uma operária de formiga cortadeira pode transportar fragmentos vegetais que são muito mais pesados e mais longos do que o seu próprio corpo. As operárias transportam os fragmentos em uma posição vertical e ligeiramente inclinados para trás. Para manter o equilíbrio e controle da posição do fragmento carregado quando estão caminhando, as operárias de *Atta vollenweideri* Forel não seguram os fragmentos diferentemente entre as mandíbulas quando mudam de uma posição horizontal para uma posição inclinada da trilha, mas executam movimentos para cima ou para baixo, controlados pela cabeça, sendo capazes de ajustar o ângulo do fragmento e manter o equilíbrio (Moll et al., 2010).

É comum entre as formigas cortadeiras a divisão de trabalho durante o forrageamento, onde algumas operárias cortam e outras operárias transportam o

fragmento para o ninho. Como o corte é uma atividade energeticamente mais intensa do que o transporte, as operárias que cortam são significativamente maiores do que as operárias que transportam (Fowler & Robinson, 1979; Roces & Lighton, 1995; Röschard & Roces, 2003b). Um estudo revelou que as operárias de *A. cephalotes* que apresentam as mandíbulas subdesenvolvidas ou desgastadas tendem a transportar os fragmentos em vez de cortá-los (Schofield et al., 2011).

Quando o sítio de coleta está localizado próximo do ninho, a operária que corta geralmente transporta o fragmento até o ninho. No entanto, as operárias realizam o transporte em cadeia quando as trilhas de forrageamento são extensas, sendo que um fragmento pode ser transportado por duas a cinco operárias. O transporte em cadeia pode ocorrer com a transferência indireta do material coletado entre as operárias, ou seja, o material é deixado na trilha para ser coletado posteriormente por outra operária. Ou pode ocorrer a transferência direta, onde o fragmento é passado consecutivamente de uma operária para outra (Lopes et al., 2003; Röschard & Roces, 2003a; Röschard & Roces, 2011). Com o transporte em cadeia há uma otimização do transporte de material vegetal para o ninho e aumento da eficiência do trabalho, porque as operárias tornam-se especialistas nas tarefas realizadas. Além disso, o transporte em cadeia aumenta a transferência de informação sobre a espécie de planta coletada e sua qualidade (Röschard & Roces, 2003a; Röschard & Roces, 2011).

Um fenômeno interessante que ocorre durante o forrageamento das formigas cortadeiras é a rejeição latente, em que um determinado vegetal é aceito inicialmente, no entanto, após 10 a 16 horas do início da coleta, o material vegetal é rejeitado e a colônia continua rejeitando a planta por semanas ou meses (Ridley et al., 1996; Herz et al., 2008; Saverschek et al., 2010). As formigas aprendem a rejeitar o material vegetal que contém substâncias químicas prejudiciais para o fungo ou para as formigas. Em um experimento de laboratório, as operárias de *A. laevigata*, *Atta sexdens rubropilosa* Forel, *A. subterraneus* e *A. octospinosus* coletaram inicialmente iscas de casca laranja contendo o fungicida cicloheximida. No entanto, elas pararam de coletar a isca e a rejeição foi mantida por muitas semanas, sendo que as colônias também rejeitaram as iscas de casca de laranja que não continham o fungicida. Os autores sugeriram

que se o substrato causa efeito tóxico ao fungo, o fungo produz um sinal químico que faz com que as operárias parem de coletar o material (Ridley et al., 1996). O sinal produzido pelo fungo não afeta diretamente as operárias que estão forrageando, mas sim, aquelas operárias que estão em contato com o fungo, sugerindo que a informação é transferida pelas operárias menores (que cultivam o fungo) para as operárias maiores (que forrageiam) (North et al., 1999).

Em um experimento de campo, a aceitabilidade de 10 espécies de plantas raramente coletadas pelas formigas cortadeiras foi testada em colônias de *A. colombica* localizadas em dois ambientes onde as plantas estavam presentes ou não. As colônias localizadas no habitat onde as plantas estavam presentes evitaram todas as espécies no primeiro contato, sugerindo uma experiência prévia das operárias com as plantas. As colônias localizadas no hábitat onde as espécies de plantas não estavam presentes aceitaram as plantas no primeiro contato, entretanto, evitaram quatro espécies de plantas quando oferecidas após 24 e 48 h. O comportamento de rejeição durou 18 semanas, até que as operárias coletaram novamente as plantas, indicando que as operárias aprendem a rejeitar determinadas espécies de plantas, mas retornam a coletar o vegetal quando a população de operárias é renovada (Saverschek et al., 2010).

A atividade de forrageamento das formigas cortadeiras é influenciada por vários fatores ambientais, como temperatura, intensidade de luz, pressão atmosférica e umidade (Fowler, 1979). A atividade de forrageamento de *A. sexdens* e *A. cephalotes* é principalmente diurna durante o inverno e noturna durante o verão (Fowler & Robinson, 1979; Wetterer, 1990a). Já a atividade de forrageamento de *A. colombica* é mais frequente durante o dia (Wirth et al., 1997), enquanto que em *Acromyrmex subterraneus subterraneus* (Forel) é principalmente noturna (Maciel et al., 1995). Em *A. cephalotes* ocorrem mudanças no tamanho das operárias durante o forrageamento diário, sendo que as operárias que forrageiam durante a noite são significativamente maiores do que as operárias que forrageiam durante o dia. Uma possível explicação seria que as operárias maiores talvez evitem a atividade fora do ninho durante o dia, devido a problemas com a dessecação. Outra possibilidade seria que as operárias maiores estariam evitando o ataque de parasitóides que apresentam hábitos diurnos e atacam preferencialmente as formigas maiores (Wetterer, 1990a).

Formigas cortadeiras: importância ecológica e econômica

As formigas são insetos importantes em ecossistemas naturais e alterados, cumprindo uma variedade de funções ecológicas, devido aos seus hábitos de nidificação, amplo espectro de alimentação e associação com numerosas espécies de plantas e animais (Hölldobler & Wilson, 1990). As formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* (saúvas) e *Acromyrmex* (quenquéns) utilizam essencialmente substratos vegetais frescos para o cultivo do fungo do qual se alimentam. Portanto destacam-se, como as formigas de importância econômica, pois são nocivas ao sistema agroflorestal, já que podem cortar e utilizar ampla diversidade de espécies vegetais que são cultivadas pelo homem (Della Lucia et al., 2011).

As formigas cortadeiras podem causar a desfolha total, tanto de mudas como de plantas adultas. No entanto, a idade das plantas pode influenciar na vulnerabilidade aos prejuízos causados por formigas. Os danos são maiores em plantas jovens, sendo que na fase inicial do plantio, as perdas por esses insetos podem ser irreversíveis, pela fragilidade das mudas (Della Lucia et al., 2011; Hölldobler & Wilson, 1990). Os ataques de formigas cortadeiras além de provocarem a diminuição de produção das plantas, também diminuem a resistência das mesmas, deixando-as mais suscetíveis ao ataque de outros insetos e de doenças (Ferreira, 1989).

Nem todas as espécies de formigas cortadeiras são consideradas pragas. As espécies de saúvas que apresentam importância econômica são: *Atta bisphaerica* Forel, *Atta capiguara* Gonçalves, *A. cephalotes*, *A. laevigata*, *Atta sexdens piriventris* Santschi, *A. sexdens rubropilosa*, *Atta sexdens sexdens* Linnaeus e *A. vollenweideri*. As espécies de quenquéns que apresentam importância econômica são: *Acromyrmex aspersus* (F. Smith), *A. balzani*, *Acromyrmex coronatus* (Fabricius), *A. crassispinus*, *Acromyrmex fracticornis* (Forel), *A. heyeri*, *Acromyrmex landolti landolti* Forel, *Acromyrmex laticeps laticeps* Emery, *Acromyrmex laticeps nigrosetosus* Forel, *Acromyrmex lobicornis* Emery, *A. niger*, *A. octospinosus*, *Acromyrmex rugosus rochai* Forel, *Acromyrmex rugosus rugosus* (F. Smith), *Acromyrmex striatus* (Roger), *Acromyrmex subterraneus molestans* Santschi e *A. subterraneus subterraneus* (Costa et al., 2008).

As saúvas são consideradas as pragas mais importantes dos plantios florestais, principalmente de *Eucalyptus* e *Pinus*, devido aos ataques intensos e constantes às

plantas, causando prejuízos consideráveis (Della-Lucia et al., 2011). As desfolhas provocadas por saúvas afetam significativamente o volume final de madeira das espécies *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh, *Eucalyptus citriodora* Hook e *Eucalyptus tereticornis* Smith (Zanetti et al., 2000a), sendo que a redução na produção de madeira para cada 2,67 m² de área de saúveiro é de 0,68; 3,26 e 1,78% em cada espécie, respectivamente, em plantios comerciais em áreas de Cerrado em Minas Gerais. O nível de dano econômico nesse caso varia entre 7,02 e 34,86 m² de terra solta por hectare (Zanetti et al., 2003). Em plantios de eucalipto em áreas de Mata Atlântica em Minas Gerais, as formigas cortadeiras reduzem a produtividade de madeira entre 0,04 a 0,13 m³ ha⁻¹, para cada m² de área de terra solta de saúveiro, a depender do sítio cultivado com eucalipto. O nível de dano econômico estimado é de 13,4 a 39,2 m² de terra solta por hectare (Souza et al., 2011). Densidades maiores que 30 formigueiros por hectare de *A. laevigata* em plantios de *Pinus caribaea* Mor., com 10 anos de idade, na Venezuela, podem reduzir mais de 50% da produção de madeira por hectare (Hernández & Jaffé, 1995).

A voracidade das espécies de *Acromyrmex* é menor que das espécies de *Atta*, pelo menos em plantios de *Pinus*. As plantas de *Pinus taeda* Linnaeus sofrem perdas tanto em diâmetro como em altura, devido à ação desfolhadora das espécies *A. heyeri* e *A. lobicornis*, na província de Corrientes, Argentina. Os ataques a partir dos 24 meses não são significativamente prejudiciais ao desenvolvimento das plantas (Cantarelli et al., 2008). A espécie *A. crassispinus* causa prejuízos às plantas de *P. taeda* somente nos primeiros meses de idade do plantio, com maior impacto nos primeiros 30 dias no planalto norte de Santa Catarina (Nickele et al., 2012).

Apesar da condição de praga de algumas espécies de formigas cortadeiras em plantios agrícolas e florestais, estas formigas podem trazer benefícios em determinadas situações ou ambientes. As formigas cortadeiras podem atuar na dispersão de sementes (Pikarti et al., 2010). Além disso, baixas densidades de saúveiros em plantios de *Pinus* ou *Eucalyptus* com mais de três anos de idade afetam positivamente a produção de madeira por unidade de área, pois as formigas reduzem a competição entre as plantas remanescentes, que crescerão mais. No entanto, em altas densidades de saúveiros, tal efeito se torna nulo ou negativo, devido à mortalidade de grande número de plantas (Hernández & Jaffé, 1995; Zanetti et al., 2000a).

As formigas cortadeiras coletam grande quantidade de material vegetal que serve como substrato para o crescimento do fungo que é utilizado para a alimentação. O material resultante da decomposição do fungo, as formigas mortas e as partículas de solo são removidos do jardim de fungo para as câmaras de lixo. Os solos das câmaras de lixo são mais ricos em carbono orgânico e outros nutrientes do que os solos adjacentes (Farji-Brener & Ghermandi, 2008). Desse modo, as formigas cortadeiras podem ter impactos positivos sobre a estrutura química e física do solo e potencialmente beneficiar a vegetação, favorecendo o seu crescimento, pois em áreas com ninhos, o solo é menos resistente à penetração das raízes e a matéria orgânica presente nas câmaras de lixo favorece o aumento na fertilidade do solo. Determinadas espécies de plantas são mais abundantes e vigorosas quando se desenvolvem próximo às câmaras de lixo de formigas cortadeiras (Moutinho et al., 2003; Farji-Brener & Ghermandi, 2004).

As formigas cortadeiras do gênero *Atta* podem ser consideradas como engenheiras de ecossistemas. Um estudo na Mata Atlântica no Nordeste brasileiro mostrou que nas áreas de forrageamento dessas formigas a quantidade de luz que chega ao sub-bosque é maior e a riqueza e densidade de plantas imaturas é menor do que em áreas sem atividade destas formigas. As áreas dos ninhos diferenciam-se de áreas sem ninho, pelo microclima (luminosidade, temperatura e umidade do solo), composição do solo (conteúdo de carbono, nitrogênio, hidrogênio e capacidade de troca de cátions) e pela comunidade de plantas regenerantes, onde a densidade das mudas quase triplica e a sua riqueza duplica com o avanço da distância das colônias. Estas mudanças não se aplicam apenas à área do ninho (aproximadamente 48m²), mas se expandem para a área de entorno, alcançando até 200 m², indicando que até 6% da floresta estariam sendo modificados pela atividade das formigas cortadeiras (Meyer et al. 2011).

Controle de formigas cortadeiras

A importância das formigas cortadeiras levou as empresas florestais a formarem equipes exclusivas para o combate dessas formigas. Essas formigas são controladas principalmente pelo uso de iscas granuladas, que são distribuídas de maneira sistemática (de 2 a 4 kg ha⁻¹) ou de maneira localizada, onde a isca é distribuída somente se os ninhos forem encontrados. Essas iscas compreendem um substrato atrativo à base de polpa de laranja em mistura com um princípio ativo sintético, em pellets

(Boaretto & Forti, 1997). Os inseticidas mais usados no controle de formigas são o fipronil, a deltametrina e a sulfluramida. Esses inseticidas não são específicos e podem causar efeitos tóxicos indesejáveis para as espécies não alvo. Além disso, podem poluir o solo e as fontes de água (Ying & Kookana, 2006). O controle de formigas cortadeiras envolve custos com produtos químicos, mão-de-obra para aplicação e monitoramento (Zanuncio et al., 1996).

Questões econômicas e ambientais têm obrigado as empresas agrícolas e florestais a melhorarem o rendimento das técnicas de controle químico e incentivado a experimentação de novas tecnologias e de novos princípios ativos para o controle de formigas cortadeiras. Alguns métodos alternativos de controle têm sido constantemente mencionados, como o controle cultural, controle mecânico, controle biológico, uso de plantas resistentes ou tóxicas e o uso de feromônios. No entanto, até o momento, o controle químico é o único com tecnologia disponível para uso em grande escala (Araújo et al., 2003).

O controle cultural consiste no emprego de práticas agrícolas ou florestais normalmente utilizadas para o cultivo das plantas. O preparo do solo, com aração e gradagem, pode ser importante na eliminação de ninhos de saúvas com até 4 meses de idade, pois pode matar as rainhas. No entanto, com a prática do cultivo mínimo, esse controle praticamente deixou de existir em áreas de plantios florestais (Boaretto & Forti, 1997).

O controle mecânico de formigas cortadeiras inclui todas as práticas de destruição direta dos insetos, como também aquelas que visam impedir, através de barreiras, que eles tenham acesso às plantas. A escavação dos formigueiros feita por meio de uma enxada ou pá, até a eliminação da rainha pode ser útil, porém esta técnica é viável somente em pequenas áreas e quando os formigueiros estão superficiais. O uso de barreiras físicas é uma técnica de prevenção que consiste em colocar um obstáculo entre as plantas e as formigas cortadeiras. A barreira pode ser útil nos casos de plantios de árvores isoladas, pequenos viveiros, pequenos reflorestamentos, áreas experimentais ou áreas urbanas (Araújo et al., 2003).

O controle biológico natural, através de predadores, parasitoides e microrganismos patogênicos, sem dúvida é um importante fator de regulação das populações de insetos. As aves são importantes elementos dentre os inimigos naturais de formigas cortadeiras durante os períodos de revoada. Dentre os invertebrados, destacam-

se como predadores de formigas cortadeiras as aranhas, formigas dos gêneros *Solenopsis*, *Paratrechina* e *Eciton* e coleópteros do gênero *Canthon* (Autuori, 1950a). Mais de 20 espécies de moscas da família Phoridae são parasitóides de operárias de *Atta* e *Acromyrmex* (Feener & Musgo, 1990). As taxas de parasitismo desses parasitóides são relativamente baixas, no entanto, a presença de forídeos sob as trilhas de formigas reduz o número de formigas forrageando, além do tamanho dos fragmentos cortados (Bragança et al., 1998). Resultados promissores foram obtidos no controle biológico de formigas cortadeiras através de isolados bacterianos de *Bacillus thuringiensis* (Berliner) obtidos de operárias de *A. crassispinus* e *A. lundii* e testados contra operárias de *A. lundii* em condições laboratoriais (Pinto et al., 2003). Estudos têm sido conduzidos sobre a possibilidade de utilização de fungos para o controle de formigas cortadeiras. Nos bioensaios em laboratório, os fungos *Beauveria*, *Metharhizium* e *Trichoderma* mostram-se patogênicos (Silva et al., 2006). Os fungos *Metharhizium anisopliae* (Metsch.) e *Trichoderma viride* (Pers.) foram efetivos no controle de colônias de *A. cephalotes* em condições de laboratório e campo (Lopez & Orduz, 2003). Apesar de apresentar alguns resultados promissores em relação ao controle microbiano de formigas cortadeiras, esse método de controle não tem sido utilizado na prática (Boaretto & Forti, 1997). A continuidade de pesquisas nessa área poderá abrir novas possibilidades no combate de formigas cortadeiras (Araújo et al., 2003).

Embora as formigas cortadeiras cortem inúmeras espécies vegetais, algumas plantas são resistentes ao seu ataque. Experimentos de laboratório mostraram um alto grau de não-preferência de formigas cortadeiras por algumas espécies de *Eucalyptus*, como é o caso de *Eucalyptus nesophila* Blakely (Santana & Anjos, 1989), *Eucalyptus acmenioides* Schauer e *E. citriodora* (Della Lucia et al., 1995). Todavia, esses resultados não têm sido aplicados no campo e, no caso dos plantios com eucalipto, a demanda pela melhor qualidade da madeira aliada ao tempo necessário para o desenvolvimento das pesquisas, inviabilizaram a utilização desse método até o momento (Araújo et al., 2003). Pesquisas sobre plantas tóxicas, visando a extração e identificação do material tóxico às formigas ou a seu fungo têm sido realizadas. O uso de substâncias tóxicas, extraídas de vegetais, poderá apresentar-se, no futuro, como possibilidade de controle (Hebling et al., 2000; Bueno et al., 2004; Valderrama-Eslava et al., 2009).

A incorporação de feromônios em iscas granuladas, visando o aumento da sua atratividade às operárias de formigas cortadeiras, com conseqüente aumento do transporte para o interior do ninho, é uma estratégia promissora (Vilela & Howse, 1988; Tatagiba-Araujo et al., 2012). Esse aumento de atratividade é altamente desejável, pois a isca se torna seletiva na medida em que se atraem as próprias formigas cortadeiras, redundando numa menor permanência no ambiente. A impregnação de iscas granuladas com feromônios para aumentar sua atratividade pode ser de grande valor para espécies de *Acromyrmex*, cujos ninhos são de difícil localização em áreas onde existe sub-bosque. Até o momento, no entanto, essa técnica não tem uso prático, pois são necessárias maiores informações sobre o completo funcionamento dos compostos feromonais. Além disso, estudos de campo sobre a taxa de liberação dessas substâncias, a formulação desses produtos junto às iscas, sua aplicabilidade em micro-porta-iscas, etc., devem ser conduzidos antes que se possa efetivamente utilizar essa técnica (Araújo et al., 2003).

Considerações finais

Ao longo da história evolutiva da tribo Attini houve diversas transições que incluem a mudança de uma agricultura inferior, com o cultivo de um fungo menos especializado capaz de levar vida livre, para uma agricultura superior, com o cultivo de um fungo altamente especializado, que produz o gongilídio (estrutura especializada da hifa que acumula nutrientes e é preferencialmente consumida pelas formigas) e que apresenta um alto grau de domesticação. Além disso, houve a transição da utilização de partes mortas de plantas, cadáveres e fezes de insetos como substrato para o cultivo do fungo, para a utilização de partes frescas de plantas, recurso abundantemente disponível, para os gêneros *Acromyrmex* e *Atta*. A transição evolutiva foi acompanhada ainda por várias modificações na história natural dessas formigas, incluindo o tamanho reduzido da rainha para um tamanho significativamente maior, a fecundação das rainhas por um único macho para a cópula múltipla, a transição de operárias monomórficas para operárias polimórficas e a ausência ou baixa frequência do tratamento químico durante o cultivo do fungo para a alta frequência desse tratamento. Transições adicionais aconteceram no ancestral das espécies de *Atta*, pois somente esse gênero funda os

ninhos de maneira claustral, as rainhas são de tamanho muito grande, o polimorfismo é altamente desenvolvido na casta operária (os soldados são encontrados somente em ninhos de *Atta*) e as colônias são enormes, contendo milhões de indivíduos. Todas essas transições levaram ao grande sucesso ecológico do grupo, especialmente do gênero *Atta*, que é o mais derivado da tribo e que apresenta a maior complexidade social.

A origem da fungicultura da tribo Attini ainda é obscura, pois não está claro se a fungicultura em atíneos surgiu de um ancestral micofágico ou de um fungo que utilizava formigas como vetores. Suporte mais consistente para qualquer uma das hipóteses da origem da fungicultura em atíneos viria com a descoberta do grupo irmão da tribo Attini, pois ajudaria a revelar os hábitos alimentares da espécie ancestral. Dessa maneira, o estudo detalhado da bioecologia dos atíneos mais primitivos e também das espécies mais próximas da tribo Attini seria o caminho mais promissor para o entendimento da origem da simbiose entre fungo e formigas.

O sistema de simbiose entre fungo e as formigas é muito mais complexo do que se supunha inicialmente, pois microorganismos adicionais fazem parte desse sistema: o fungo parasita do gênero *Escovopsis*, a bactéria *Pseudonocardia* e outras bactérias filamentosas e a levedura negra do gênero *Phialophora*. Os estudos sobre os microorganismos associados às formigas da tribo Attini devem ser realizados não apenas para demonstrar a presença de novas associações, mas também para compreender o real papel desses microorganismos na simbiose com as formigas. Um melhor entendimento da interação entre estes organismos poderia auxiliar na descoberta de novas moléculas oriundas desses simbiontes, trazendo benefícios para o homem, se fossem explorados do ponto de vista industrial ou médico. Além disso, poucos estudos exploraram a possível utilização e manipulação desses microorganismos para o controle biológico das formigas cortadeiras.

As espécies de *Atta* são as formigas mais estudadas da tribo Attini, porque apresentam as maiores colônias e porque causam os maiores danos aos plantios agrícolas e florestais. Em contraste, pouco se sabe sobre a bioecologia dos gêneros *Mycetagroicus*, *Kalathomyrmex* e *Paramyctophylax*, que foram descritos recentemente. Assim, estudos devem ser conduzidos com as espécies de todos os gêneros da

tribo. É possível que novas espécies e novos sistemas de agricultura das formigas cultivadoras de fungo sejam descobertos com esses estudos.

O controle de formigas cortadeiras têm sido estabelecido de maneira padronizada na maioria dos plantios brasileiros, não levando em consideração as particularidades da região (bioma, clima, sítio, espécie vegetal cultivada, etc.), as espécies de formigas, nem os níveis de infestação. Se o controle fosse baseado em estimativas corretas de dano em cada região, poderia ocorrer a diminuição do uso de iscas e, como consequência, gastos consideráveis e efeitos maléficos do uso de inseticidas ao ambiente seriam evitados.

A adoção de métodos de controle mais específicos e efetivos para as formigas cortadeiras, que reduzam o impacto ambiental, deve ser intensificada ao longo do tempo, a fim de reduzir ao máximo o uso de produtos químicos tradicionais. O controle biológico, o uso de plantas resistentes, o de extratos vegetais e o de feromônios são estratégias promissoras ao controle de formigas cortadeiras, porém, até o momento não são aplicáveis, pois necessitam de maiores pesquisas, tanto em nível de laboratório, como de campo, porque a maioria dos experimentos foi realizada somente em condições laboratoriais.

Em grandes áreas cobertas por monoculturas deve haver um monitoramento rigoroso e constante da população de formigas cortadeiras, pois o conhecimento da densidade e tamanho dos ninhos nestas áreas resultará em economia de insumos, mão-de-obra e preservação ambiental. Vale salientar que é possível conviver com alguns níveis de infestação em florestas plantadas se o sub-bosque for mantido, porque, muitas vezes, as formigas cortadeiras atacam a espécie de interesse econômico pela falta de outros recursos vegetais. Assim, se a vegetação nativa entre as linhas de plantio for mantida, as formigas terão alternativas de recursos para o forrageamento.

Também é necessário ampliar os estudos relacionados com a ocorrência das espécies de formigas cortadeiras em áreas cultivadas, a voracidade das espécies, as espécies de plantas atacadas, o período de revoada, enfim, estudos de biologia, ecologia e comportamento das espécies de formigas cortadeiras, especialmente do gênero *Acromyrmex*, que ainda é pouco estudado e que apresenta grande importância econômica. Estes estudos forneceriam subsídios importantes para melhorar os métodos de controle de formigas cortadeiras.

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida à M.A.N. À empresa Battistella Florestal pelo auxílio financeiro.

Referências

- ADAMS, R. M. M.; MUELLER, U. G.; SCHULTZ, T. R.; NORDEN, B. Agro-predation: usurpation of attine fungus gardens by *Megalomyrmex* ants. **Naturwissenschaften**, Berlin, v. 87, p. 549-554, 2000.
- ANDRADE, A. P. P. de; FORTI, L. C.; MOREIRA, A. A.; BOARETTO, M. A. C.; RAMOS, V. M.; MATOS, C. A. O. de. Behavior of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) workers during the preparation of the leaf substrate for symbiont fungus culture. **Sociobiology**, New York, v. 40, p. 293-306, 2002.
- ARAÚJO, M. da S.; DELLA LUCIA, T. M. C.; SOUZA, D. J. Estratégias alternativas de controle de formigas cortadeiras. **Bahia Agrícola**, Salvador, v. 6, p. 71-74, 2003.
- AUGUSTIN, J. O.; SANTOS, J. F. L.; ELLIOT, S. L. A behavioral repertoire of *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae) queens during the claustral founding and ergonomic stages. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 58, p. 197-206, 2011.
- AUTUORI, M. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. – Hymenoptera - Formicidae). I – Evolução do saúveiro (*Atta sexdens rubropilosa*, Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, v. 12, p. 197-228, 1941.
- AUTUORI, M. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. – Hymenoptera – Formicidae). II. O saúveiro inicial (*Atta sexdens rubropilosa*, Forel, 1908). **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, v. 13, p. 67-86, 1942.
- AUTUORI, M. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp. Hymenoptera: Formicidae). Número de formas aladas e redução dos saúveiros iniciais. **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, v. 19, p. 325-331, 1950a.
- AUTUORI, M. Longevidade de uma colônia de saúva (*Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908) em condições de laboratório. **Ciência e Cultura**, São Paulo, v. 2, p. 285-286, 1950b.
- BOARETTO, M. A. C.; FORTI, L. C. Perspectivas no controle de formigas cortadeiras. **Série Técnica IPEF**, Piracicaba, v. 11, p. 31-46, 1997.
- BOER, S. P. A. den; BAER, B.; DREIER, S.; ARON, S.; NASH, D. R.; BOOMSMA, J. J. Prudent sperm use by leaf-cutter ant queens. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 276, p. 3945-3953, 2009.
- BOLLAZZI, M.; KRONENBITTER, J.; ROCES, F. Soil temperature, digging behaviour, and the adaptive value of nest depth in South American species of *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Oecologia**, Berlin, v. 158, p. 165-175, 2008.
- BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest. **Plos One**, v. 6, e17667, 2011.
- BOOMSMA, J. J.; AANEN, D. K. Rethinking crop-disease management in fungus-growing ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, p. 17611-17612, 2009.
- BOOMSMA, J. J.; FJERDINGSTAD, E. J.; FRYDENBERG, J. Multiple paternity, relatedness and genetic diversity in *Acromyrmex* leaf-cutter ants. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 266, p. 249-254, 1999.
- BORBA, R. S.; LOECK, A. E.; BANDEIRA, J. de M.; MORAES, C. L.; CENTENARO, E. Crescimento do fungo simbionte de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* em meios de cultura com diferentes extratos. **Ciência Rural**, Santa Maria, RS, v. 36, p. 725-730, 2006.
- BORBA, R. S.; LOECK, A. E. R.; BRANCO, J. C.; BONOW, J.; OLIVEIRA, A. C. Pareamento de fungos cultivados por diferentes espécies de formigas cortadeiras no Estado do Rio Grande do Sul. **Ciência Rural**, Santa Maria, RS, v. 38, p. 1214-1219, 2008.
- BORBA, R. S.; LOECK, A. E.; BRANCO, J. C.; KOPP, M. M.; OLIVEIRA, A. C. Polimorfismo do fungo simbionte de formigas cortadeiras submetido à luz ultravioleta. **Ciência Rural**, Santa Maria, RS, v. 37, p. 1221-1226, 2007.
- BRAGANÇA M. A. L.; TONHASCA JUNIOR, A.; DELLA LUCIA, T. M. C. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohniphora* sp. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 89, p. 305-311, 1998.
- BUENO, O. C.; BUENO, F. C.; BETELLA, G.; MORINI, M. S. C.; HEBLING, M. J. A.; PAGNOCCA, F. C.; LEITE, A. C.; VIEIRA, P. C.; FERNANDES, J. B. Toxicity of sesame extracts to leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, New York, v. 44, p. 599-606, 2004.
- BURD, M. Foraging behaviour of *Atta cephalotes* (leaf-cutting ants): an examination of two predictions for load selection. **Animal Behaviour**, London, v. 60, p. 781-788, 2000.
- CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C.; ANDRADE, A. P. P.; MATOS, C. A. O.; LOPES, J. F. S. Morphometry of the sexual forms of *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym., Formicidae) in queenright and queenless laboratory colonies. **Journal of Applied Entomology**, Hamburg, v. 129, p. 347-351, 2005.
- CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C.; LOPES, J. F. S.; ANDRADE, A. P. P.; OTTATI, A. L. T. Age polyethism in the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym., Formicidae). **Journal of Applied Entomology**, Hamburg, v. 131, p. 139-145, 2007.
- CAMARGO, R. S.; FORTI, L. F.; LOPES, J. F. S.; NAGAMOTO, N. S. Studies on Leaf-Cutting ants, *Acromyrmex* spp. (Formicidae, Attini): Behavior, reproduction and control. **Recent Research Developments in Entomology**, v. 5, p. 1-21, 2006.
- CANTARELLI, E. B.; COSTA, E. C.; PEZZUTTI, R.; OLIVEIRA, L. da S. Quantificação das perdas no desenvolvimento de *Pinus taeda* após o ataque de formigas cortadeiras. **Ciência Florestal**, Santa Maria, RS, v. 18, p. 39-45, 2008.
- CHERRETT, L. M. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 41, p. 647-660, 1972.

- COSTA, E. C.; D'AVILA, M.; CANTARELLI, E. B.; MURARI, A. B.; MANZONI, C. G. **Entomologia Florestal**. Santa Maria, RS: UFSM, 2008. 240 p.
- CURRIE, C. R.; MUELLER, U. G.; MALLOCH, D. The agricultural pathology of ant fungus gardens. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 96, p. 7998–8002, 1999a.
- CURRIE, C. R.; SCOTT, J. A.; SUMMERBELL, R. C.; MALLOCH, D. Fungus growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. **Nature**, London, v. 398, p. 701–704, 1999b.
- CURRIE, C. R.; POULSEN, M.; MENDENHALL, J.; BOOMSMA, J. J.; BILLEN, J. Coevolved crypts and exocrine glands support mutualistic bacteria in fungus-growing ants. **Science**, v. 311, p. 81-83, 2006.
- DE FINE LICHT, H. H.; BOOMSMA, J. J. Forage collection, substrate preparation, and diet composition in fungus-growing ants. **Ecological Entomology**, v. 35, p. 259–269, 2010.
- DELLA LUCIA, T. M. C. **Formigas cortadeiras**: da bioecologia ao manejo. Viçosa, MG: Ed da UFV, 2011. 419 p.
- DELLA LUCIA, T. M. C.; OLIVEIRA, M. A.; ARAÚJO, M. da S.; VILELA, E. F. Avaliação da não-preferência da formiga cortadeira *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel ao corte de *Eucalyptus*. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 19, p. 92-99, 1995.
- DIJKSTRA, M. B.; BOOMSMA, J. J. *Gnamptogenys hartmani* Wheeler (Ponerinae: Ectatommini): an agro-predator of *Trachymyrmex* and *Sericomyrmex* fungus-growing ants. **Naturwissenschaften**, Berlin, v. 90, p. 568-571, 2003.
- DIJKSTRA, M. B.; BOOMSMA, J. J. Are workers of *Atta* leafcutter ants capable of reproduction? **Insectes Sociaux**, Paris, v. 53, p. 136–140, 2006.
- DINIZ, E. A.; BUENO, O. C. Evolution of substrate preparation behaviors for cultivation of symbiotic fungus in Attine Ants (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 23, p. 205–214, 2010.
- EVISON, S. E. F.; HUGHES, W. O. H. Genetic caste polymorphism and the evolution of polyandry in *Atta* leaf-cutting ants. **Naturwissenschaften**, Berlin, v. 98, p. 643-649, 2011.
- FARJI-BRENER, A. G.; GHERMANDI, L. Leaf-cutting ant nests near roads increase fitness of exotic plant species in natural protected areas. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 275, p. 1431–1440, 2008.
- FARJI-BRENER, A. G.; GHERMANDI, L. Seedling recruitment in the semi-arid Patagonian steppe: facilitative effects of refuse dumps of leaf-cutting ants. **Journal of Vegetation Science**, v. 15, p. 823–830, 2004.
- FEENER, D. H. JR.; MOSS, K. A. G. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 26, p. 17-29, 1990.
- FERNANDEZ-MARÍN, H.; ZIMMERMAN, J. K.; WCISLO, W. T. Ecological traits and evolutionary sequence of nest establishment in fungus-growing ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 81, p. 39-48, 2004.
- FERNANDEZ-MARÍN, H.; ZIMMERMAN, J. K.; WCISLO, W. T. Fungus garden platforms improve hygiene during nest establishment in *Acromyrmex* ants (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Insectes Sociaux**, Paris, v. 54, p. 64-69, 2007.
- FERREIRA, F. A. **Patologia florestal**: principais doenças florestais no Brasil. Viçosa, MG: Sociedade de Investigações Florestais, 1989. 570 p.
- FJERDINGSTAD, E. J.; BOOMSMA, J. J. Queen mating frequency and relatedness in young *Atta sexdens* colonies. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 47, p. 354-356, 2000.
- FORTI, L. C.; ANDRADE, M. L. de; ANDRADE, A. P. P.; LOPES, J. F. S.; RAMOS, V. M. Bionomics and identification of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) through an illustrated key. **Sociobiology**, New York, v. 48, p. 135-156, 2006.
- FORTI, L. C.; CAMARGO, R. S.; MATOS, C. A. O.; ANDRADE, A. P. P.; LOPES, J. F. Aloetismo em *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel (Hymenoptera, Formicidae), durante o forrageamento, cultivo do jardim de fungo e devolução dos materiais forrageados. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 48, p. 59-63, 2004.
- FOWLER H. G. Environmental correlates of the foraging of *Acromyrmex crassispinus*. **Ciência e Cultura**, São Paulo, v. 31, p. 879-882, 1979.
- FOWLER, H. G. Patterns of colonization and incipient nest survival in *Acromyrmex niger* and *Acromyrmex balzani* (Hymenoptera: Formicidae). **Insectes Sociaux**, Paris, v. 39, p. 347-350, 1992.
- FOWLER, H. G.; ROBINSON, S.W. Foraging by *Atta sexdens*: seasonal patterns, caste and efficiency. **Economic Entomology**, v. 4, p. 239-247, 1979.
- FOWLER, H. G.; STILES, E. W. Conservative resource management by leaf-cutting ants. The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. **Sociobiology**, New York, v. 5, p. 24-41, 1980.
- FOWLER, H. G.; PEREIRA DA SILVA, V.; FORTI, L. C.; SAES, N. B. Population dynamics of leaf-cutting ants: a brief re-view, p. 123-145. In: LOFGREN, C. S.; VANDER MEER, R. K. (Ed.). **Fire ants and leaf-cutting ants: biology and management**. Boulder: West-view Press, 1986. 435 p.
- HEBLING, M. J. A.; BUENO, O. C.; MAROTI, P. S.; PAGNOCCA, F. C.; SILVA, O. A. Effects of leaves of *Ipomoea batatas* (Convolvulaceae) on nest development and on respiratory metabolism of leaf-cutting ants *Atta sexdens* L. (Hym., Formicidae). **Journal of Applied Entomology**, Hamburg, v. 124, p. 249-252, 2000.
- HERNÁNDEZ, J. V.; JAFFÉ, K. Dano econômico causado por populações de formigas *Atta laevigata* (F. Smith) em plantações de *Pinus caribaea* Mor. e elementos para o manejo da praga. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v. 24, p. 287-298, 1995.
- HERZ, H.; HOLLDOBLER, B.; ROCES, F. Delayed rejection in a leaf-cutting ant after foraging on plants unsuitable for the symbiotic fungus. **Behavioral Ecology**, v. 19, p. 575-582, 2008.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990. 732 p.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The superorganism**: The Beauty, elegance, and strangeness of insect societies. New York: Norton, 2008. 544 p.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The leafcutter ants**: civilization by instinct. New York: Norton, 2011. 160 p.

- HUGHES, W. O. H.; PAGLIARINI, R.; MADSEN, H. B.; DIJKSTRA, M. B.; BOOMSMA, J. J. Antimicrobial defense shows an abrupt evolutionary transition in the fungus growing ants. **Evolution**, v. 62, p. 1252-1257, 2008.
- JULIAN, G. E.; FEWELL, J. H. Genetic variation and task specialization in the desert leaf-cutter ant, *Acromyrmex versicolor*. **Animal Behavior**, v. 68, p. 1-8, 2004.
- KOST, C.; OLIVEIRA, E. G. de; KNOCH, T. A.; WIRTH, R. Spatio-temporal permanence and plasticity of foraging trails in young and mature leaf-cutting ant colonies (*Atta* spp.). **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 21, p. 677-688, 2005.
- KOST, C.; LAKATOS, T.; BÖTTCHER, I.; ARENDHOLZ, W. R.; REDENBACH, M.; WIRTH, R. Non-specific association between filamentous bacteria and fungus-growing ants. **Naturwissenschaften**, Berlin, v. 94, p. 821-828, 2007.
- LEAL, I. R.; SILVA, P. S. D.; OLIVEIRA, P. S. Natural History and Ecological Correlates of Fungus-Growing Ants (Formicidae: Attini) in the Neotropical Cerrado Savanna. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 104, p. 901-908, 2011
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 47, p. 376-382, 2000.
- LITTLE, A. E. F.; CURRIE, C. R. Symbiotic complexity: discovery of a fifth symbiont in the attine-microbe symbiosis. **Biology Letters**, v. 3, p. 501-504, 2007.
- LITTLE, A. E. F.; CURRIE, C. R. Black yeast symbionts compromise the efficiency of antibiotic defenses in fungus-growing ants. **Ecology**, v. 89, p. 1216-1222, 2008.
- LITTLEDYKE, M.; CHERRETT, J. M. Direct ingestion of plants sap from cut leaves by the leaf-cutting ants *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich) (Hymenoptera: Formicidae). **Bulletin of Entomological Research**, v. 66, p. 205-217, 1976.
- LOPES, J. F. S.; CAMARGO, R. S.; FORTI, L. C. Foraging behavior and subtask hierarchical structure in *Acromyrmex* spp. (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, New York, v. 42, p. 781-793, 2003.
- LOPES, J. F. S.; FORTI, L. C.; CAMARGO, R. S. The influence of the scout upon the decision-making process of recruited workers in three *Acromyrmex* species (Formicidae: Attini). **Behavioural Processes**, v. 67, p. 471-476, 2004.
- LOPEZ, E.; ORDUZ, S. *Metarhizium anisopliae* and *Trichoderma viride* for control of nests of the fungus-growing ant, *Atta cephalotes*. **Biological Control**, v. 27, 194-200, 2003.
- MACIEL, M. A. F.; DELLA-LUCIA, T. M. C.; ARAÚJO, M. S.; OLIVEIRA, M. A. Ritmo diário de atividade forrageadora da formiga cortadeira *Acromyrmex subterraneus subterraneus* Forel. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v. 24, p. 371-378, 1995.
- MAYER, V. E.; VOGLMAYR, H. Mycelial carton galleries of *Azteca brevis* (Formicidae) as a multi-species network. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 276, p. 3265-3273, 2009.
- MEYER, S.; LEAL, I.; TABARELLI, M.; WIRTH, R. Ecosystem engineering by leaf-cutting ants: nests of *Atta cephalotes* drastically alter forest structure and microclimate. **Ecological Entomology**, v. 36, p. 14-29, 2011.
- MEHDIABADI, N. J.; SCHULTZ, T. R. Natural history and phylogeny of the fungus-farming ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmecinae: Attini). **Myrmecological News**, v. 13, p. 37-55, 2009.
- MOLL, K.; ROCES, F.; FEDERLE, W. Foraging grass-cutting ants (*Atta vollenweideri*) maintain stability by balancing their loads with controlled head movements. **Journal of Comparative Physiology A**, v. 196, p. 471-480, 2010.
- MOREIRA, A. A.; FORTI, L. C.; ANDRADE, A. P. P.; BOARETTO, M. A. C.; LOPES, J. F. S. Nest architecture of *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera: Formicidae). **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 39, p. 109-116, 2004.
- MOUTINHO, P.; NEPSTAD, D.; DAVIDSON, E. Influence of leaf-cutting ant nests on secondary forest growth and soil properties in Amazonia. **Ecology**, v. 84, p. 1265-1276, 2003.
- MUELLER, U. G. Ant versus fungus versus mutualism: Ant-cultivar conflict and the deconstruction of the attine ant-fungus symbiosis. **American Naturalist**, v. 160 (Supplement), p. S67-S98, 2002.
- MUELLER, U. G. Symbiont recruitment versus ant-symbiont coevolution in the attine ant-microbe symbiosis. **Current Opinion in Microbiology**, v. 15, p. 269-277, 2012.
- MUELLER, U. G.; SCHULTZ, T. R.; CURRIE, C. R.; ADAMS, R. M.; MALLOCH, D. The origin of the attine ant-fungus mutualism. **Quarterly Review of Biology**, v. 76, p. 169-197, 2001.
- MUELLER, U. G.; DASH, D.; RABELING, C.; RODRIGUES, A. Coevolution between attine ants and actinomycete bacteria: a reevaluation. **Evolution**, v. 62, p. 2894-2912, 2008.
- MURAKAMI, T.; HIGASHI, S.; WINDSOR, D. Mating frequency, colony size, polyethism and sex ratio in fungus growing ants (Attini). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 48, p. 276-284, 2000.
- NICHOLAS-ORIAN, C. M.; SCHULTS, J. C. Leaf toughness affects leaf harvesting by the leaf-cutter-ant, *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae). **Biotropica**, Washington, US, v. 21, p. 80-83, 1989.
- NICKELE, M. A.; REIS FILHO, W.; OLIVEIRA, E. B. de; IEDE, E. T.; CALDATO, N.; STRAPASSON, P. Attack of leaf-cutting ants in initial pine plantations and growth of plants artificially defoliated. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 47, p. 892-899, 2012.
- NORTH, R. D.; JACKSON, C. W.; HOWSE, P. E. Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate for the fungus. **Physiological Entomology**, v. 24, p. 127-133, 1999.
- PIKART, T. G.; SOUZA, G. K.; ZANUNCIO, T. V.; ZANETTI, R.; POLANCZYK, R. A.; SERRÃO, J. C.; ZANUNCIO, J. C. Dispersion of seeds of tree species by the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus molestans* (Hymenoptera: Formicidae) in Viçosa, Minas Gerais State, Brazil. **Sociobiology**, New York, v. 56, p. 645-652, 2010.
- PINTO, L. M. N.; AZAMBUJA, A. O.; DIEHL, E.; FIUZA, L. M. Pathogenicity of *Bacillus thuringiensis* isolated from two species of *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 63, p. 301-306, 2003.

- QUIRAN, E. M.; STEIBEL, J. P. Relacion entre el peso de *Acromyrmex lobicornis* Emery 1887 (Hymenoptera: Formicidae) y el peso de la carga, en Condiciones de laboratorio. **Gayana**, v. 65, p. 113-118, 2001.
- RABELING, C.; VERHAAG, M.; ENGELS, W. Comparative study of nest architecture and colony structure of the fungus-growing ants, *Mycocrepurus goeldii* and *M. smithii*. **Journal of Insect Science**, v. 7, p. 1-13, 2007.
- REYNOLDS, H. T.; CURRIE, C. R. Pathogenicity of *Escovopsis weberi*: the parasite of the attine ant-microbe symbiosis directly consumes the ant-cultivated fungus. **Mycologia**, New York, v. 96, p. 955-959, 2004.
- RIDLEY, P.; HOWSE, P. E.; JACKSON, C. W. Control of the behaviour of leaf-cutting ants by their 'symbiotic' fungus. **Experientia**, v. 52, p. 631-635, 1996.
- ROCES, F. Leaf-cutting ants cut fragment sizes in relation to the distance from the nest. **Animal Behaviour**, London, v. 40, p. 1181-1183, 1990.
- ROCES, F. Odour learning and decision-making during food collection in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lundii*. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 41, p. 235-239, 1994.
- ROCES, F. Individual complexity and self-organization in foraging by leaf-cutting ants. **Biological Bulletin**, v. 202, p. 306-313, 2002.
- ROCES, F.; HÖLLDOBLER, B. Vibrational communication between hitchhikers and foragers in leaf-cutting ants (*Atta cephalotes*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 37, p. 297-302, 1995.
- ROCES, F.; HÖLLDOBLER, B. Use of stridulation in foraging leaf-cutting ants: mechanical support during cutting or short-range recruitment signal? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 39, p. 293-299, 1996.
- ROCES, F.; LIGHTON, J. R. B. Larger bites of leaf-cutting ants. **Nature**, London, v. 373, p. 392-392, 1995.
- ROCES, F.; NÚÑEZ, J. A. Information about food quality influences load-size selection in recruited leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**, London, v. 45, p. 135-143, 1993.
- RODRIGUES, A.; BACCI JUNIOR, M.; MUELLER, U. G.; ORTIZ, A.; PAGNOCCA, F. C. Microfungal "weeds" in the leafcutter ant symbiosis. **Microbial Ecology**, New York, v. 56, p. 604-614, 2008.
- RÖSCHARD, J.; ROCES, F. Cutters, carriers and transport chains: distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 50, p. 237-244, 2003a.
- RÖSCHARD, J.; ROCES, F. Fragment-size determination and size-matching in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri* depend on the distance from the nest. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 19, p. 647-663, 2003b.
- RÖSCHARD, J.; ROCES, F. Sequential load transport in grass-cutting ants (*Atta vollenweideri*): maximization of plant delivery rate or improved information transfer? **Psyche**, 2011. DOI:10.1155/2011/643127.
- SANTANA, D. L. Q.; ANJOS, N. Resistência de *Eucalyptus* spp. (Myrtaceae) à *Atta sexdens rubropilosa* e *Atta laevigata* (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 13, p. 174-181, 1989.
- SAVERSCHEK, N.; HERZ, H.; WAGNER, M.; ROCES, F. Avoiding plants unsuitable for the symbiotic fungus: learning and long-term memory in leaf-cutting ants. **Animal Behaviour**, London, v. 79, p. 689-698, 2010.
- SCHOFIELD, R. M. S.; EMMETT, K. D.; NIEDBALA, J. C.; NESSON, M. H. Leaf-cutter ants with worn mandibles cut half as fast, spend twice the energy, and tend to carry instead of cut. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 65, p. 969-982, 2011.
- SCHULTZ, T. R.; BRADY, S. G. Major evolutionary transitions in ant agriculture. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, p. 5435-5440, 2008.
- SEAL, J. N. Scaling of body weight and fat content in fungus-gardening ant queens: does this explain why leaf-cutting ants found claustrally? **Insectes Sociaux**, Paris, v. 56, p. 135-141, 2009.
- SILVA, A.; RODRIGUES, A.; BACCI JUNIOR, M.; PAGNOCCA, F. C.; BUENO, O. C. Susceptibility of ant-cultivated fungus *Leucoagaricus gongylophorus* (Agaricales: Basidiomycota) towards microfungi. **Mycopathologia**, Den Haag, v. 132, p. 115-119, 2006.
- SOUZA, A.; ZANETTI, R.; CALEGARIO, N. Nível de dano econômico para formigas-cortadeiras em função do índice de produtividade florestal de eucaliptais em uma região de Mata Atlântica. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 40, p. 483-488, 2011.
- STRADLING, D. J. The influence of size on foraging in the ant, *Atta cephalotes*, and the effect of some plant defence mechanisms. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 47, p. 173-188, 1978.
- SUMNER, S.; AANEN, D. K.; DELABIE, J.; BOOMSMA, J. J. The evolution of social parasitism in *Acromyrmex* leaf-cutting ants: a test of Emery's rule. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 51, p. 37-42, 2004.
- TATAGIBA-ARAUJO, G.; VIANA-BAILEZ, A. M.; BAILEZ, O. Increasing Attractiveness of Baits with Venom Gland Extract for *Atta sexdens rubropilosa* (Forel) (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, v. 41, p. 232-236, 2012.
- URBAS, P.; ARAÚJO JUNIOR, M. V.; LEAL, I. R.; WIRTH, R. Cutting more from cut forests: edge effects on foraging and herbivory of leaf-cutting ants in Brazil. **Biotropica**, Washington, US, v. 39, p. 489-495, 2007.
- VALDERRAMA-ESLAVA, E. I.; MONTOYA-LERMA, J.; GIRALDO, C. Enforced herbivory on *Canavalia ensiformis* and *Tithonia diversifolia* and its effects on leaf-cutting ants, *Atta cephalotes*. **Journal of Applied Entomology**, Hamburg, v. 133, p. 689-694, 2009.
- VASCONCELOS, H. Habitat selection by the queens of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* L. in Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 6, p. 249-252, 1990.
- VERZA, S. S.; FORTI, L. C.; LOPES, J. F. S.; HUGHES, W. O. H. Nest architecture of the leaf-cutting ant *Acromyrmex rugosus rugosus*. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 54, p. 303-309, 2007.
- VIEIRA-NETO, E. H. M.; MUNDIM, F. M.; VASCONCELOS, H. L. Hitchhiking behavior in leaf-cutter ants: An experimental evaluation of three hypotheses. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 53, p. 326-332, 2006.
- VILELA, E. F.; HOWSE, P. E. Pheromones performance as an attractive component in baits for the control of leaf-cutting ant *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v. 17, supl., p. 107-124, 1988.

- WAKANO, J. N.; NAKATA, K.; YAMAMURA, N. Dynamic model of optimal age polyethism in social insects under stable and fluctuating environments. **Journal of Theoretical Biology**, v. 193, p. 153-165, 1998.
- WEBER, N. A. **Gardening-ants: the attines**. Philadelphia: American Philosophical Society, 1972. 146 p.
- WETTERER, J. K. Diel changes in forager size, activity, and load selectivity in a tropical leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. **Ecological Entomology**, v. 15, p. 97-104, 1990a.
- WETTERER, J. K. Load-size determination in leaf-cutting ants, *Atta cephalotes*. **Behavioral Ecology**, v. 1, p. 95-101, 1990b.
- WETTERER, J. K. Ontogenetic changes in forager polymorphism and foraging ecology in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. **Oecologia**, Berlin, v. 98, p. 235-238, 1994.
- WETTERER, J. K. The ecology and evolution of worker-size distribution in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, New York, v. 34, p. 119-144, 1999.
- WILSON, E. O. Caste and division of labor in leafcutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*) I. The overall pattern in *A. sexdens*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 7, p. 143-156, 1980.
- WIRTH, R.; BEYSCHLAG, W.; RYELT, R. J.; HÖLLDOBLER, B. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semideciduous rain forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 13, p. 741-757, 1997.
- WITTE, V.; MASCHWITZ, U. Mushroom harvesting ants in the tropical rain forest. **Naturwissenschaften**, Berlin, v. 95, p. 1049-1054, 2008.
- YING, G. G.; KOOKANA, R. S. Persistence and movement of fipronil termiticide with under slab and trenching treatments. **Environmental Toxicology and Chemistry**, New York, v. 25, p. 2045-2050, 2006.
- ZANETTI, R.; JAFFÉ, K.; VILELA, E. F.; ZANUNCIO, J. C.; LEITE, H. G. Efeito da densidade e do tamanho de saueiros sobre a produção de madeira em eucaliptais. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v. 29, p. 105-112, 2000a.
- ZANETTI, R.; VILELA, E. F.; ZANÚNCIO, J. C.; LEITE, H. G.; FREITAS, G. D. Influência da espécie cultivada e da vegetação nativa circundante na densidade de saueiros em eucaliptais. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 35, p. 1911-1918, 2000b.
- ZANETTI R.; ZANUNCIO, J. C.; VILELA, E. F.; LEITE, H. G.; JAFFE, K.; OLIVEIRA, A. C. Level of economic damage for leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) in Eucalyptus plantations in Brazil. **Sociobiology**, New York, v. 42, p. 433-442, 2003.
- ZANÚNCIO, J. C.; LARANJEIRO, A. J.; SOUZA, O. Controle de *Acromyrmex subterraneus molestans* Santschi (Hymenoptera: Formicidae) com sulfuramida. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v. 25, p. 383-388, 1996.