

Ecologia do forrageio por *Cyphomyrmex morschi* Emery (Hymenoptera, Formicidae) em vegetação de restinga no Sul do Brasil

Benedito Cortês Lopes

Departamento de Ecologia e Zoologia, Universidade Federal de Santa Catarina. Caixa Postal 476, 88010-970 Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. E-mail: bclopes@ccb.ufsc.br

ABSTRACT. Foraging ecology of *Cyphomyrmex morschi* Emery (Hymenoptera, Formicidae) in sand dune vegetation at Southern Brazil. A total of 400 nests of *Cyphomyrmex morschi* Emery, 1887 was evaluated between 1997 and 1998 at the dunes of the Joaquina Beach, Florianópolis, Santa Catarina, in order to verify the substrate brought back to the nests. These ants use vegetable or animal material (excrements of lepidopteran larvae or carcasses of beetles or ants) or even not identified material that are used to culture the fungus. Thus, ecologically speaking, *C. morschi* can be considered a detritiphagous species.

KEY WORDS. Fungus-growing ant; resources; Santa Catarina Island; Attini.

RESUMO. Foram amostrados 400 ninhos de *Cyphomyrmex morschi* Emery, 1887 entre 1997 e 1998, nas dunas da praia da Joaquina, Florianópolis, SC, para a verificação do material transportado ao ninho. Estas formigas utilizam material de origem vegetal ou animal (fezes de lagartas de Lepidoptera ou partes de corpos de besouros ou formigas) ou mesmo material não identificado que são introduzidos no ninho para o cultivo do fungo. Assim, do ponto de vista do papel ecológico desempenhado, pode-se considerar *C. morschi* como uma espécie detritófaga.

PALAVRAS-CHAVE. Formigas cultivadoras de fungo; Ilha de Santa Catarina; recursos utilizados; Attini.

Devido ao impacto econômico causado a diversas monoculturas, aspectos da ecologia de formigas cortadeiras dos gêneros *Acromyrmex* Mayr, 1865 e *Atta* Fabricius, 1804 já foram estudados e até quantificados (ROCKWOOD 1976, FOWLER *et al.* 1986, WIRTH *et al.* 1997).

Por outro lado, os demais gêneros que compõem a tribo Attini têm sido menos estudados, apesar da importância que possam ter para a discussão da evolução do cultivo de fungos nesse grupo de formigas (WEBER 1972, HÖLDOBLER & WILSON 1990, MUELLER & WCISLO 1998, BRANDÃO & MAYHÉ-NUNES 2001).

Assim, estudos envolvendo a ecologia de forrageio das formigas cultivadoras de fungos são relevantes, no sentido que revelam os substratos levados aos formigueiros e que servirão de meio para o desenvolvimento do fungo simbiótico, fonte de alimento das colônias (HOWARD 1991, MURAKAMI & HIGASHI 1997). Outra especulação que pode ser tirada da ecologia de forrageio em Attini diz respeito à posição filogenética dos 12 gêneros (BRANDÃO & MAYHÉ-NUNES 2001), sendo que aqui há dois pontos de vista contrastantes: um que aceita o gênero *Cyphomyrmex* Mayr, 1862 como o mais basal (ou "primitivo") dentro da tribo (WEBER 1972, HÖLDOBLER & WILSON 1990) e outro que diz que *Cyphomyrmex* tem uma posição intermediária na tribo (KUSNEZOV 1963, SCHULTZ & MEIER 1995, MAYHÉ-NUNES & JAFFÉ 1998, CURRIE *et al.* 1999).

Os objetivos do presente trabalho foram: verificar os subs-

tratos transportados aos ninhos por operárias de *Cyphomyrmex morschi* Emery, 1887, verificar se há variações sazonais no uso destes recursos e acrescentar informações para a discussão filogenética do gênero *Cyphomyrmex* dentro da tribo Attini.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado na restinga da Praia da Joaquina (27°36'40"S, 48°27'10"W), Florianópolis, Santa Catarina. Esta praia do setor sudoeste da Ilha de Santa Catarina tem cerca de 3 km de comprimento e apresenta, do mar para o interior, uma série de dunas fixas cobertas por vegetação herbácea e arbustiva, seguida de baixadas onde se encontram lagos permanentes e depressões úmidas, circundadas por dunas de pequeno porte (CASTELLANI *et al.* 1996). O clima geral é do tipo Cfa, segundo a classificação de Koeppen, isto é, mesotérmico úmido, sem estação seca definida e com verão quente (SANTOS *et al.* 1997).

Cyphomyrmex morschi é uma formiga relativamente pequena (3,0 mm), com operárias monomórficas e descrita originalmente de material proveniente de São Lourenço, Rio Grande do Sul (KEMPF 1964). É uma espécie que ocorre em áreas litorâneas, desde a Argentina até a cidade de Cabo Frio, Rio de Janeiro (KEMPF 1964, BONNET & LOPES 1993). Apesar de não haver registro para o litoral do Paraná, muito provavelmente esta espécie também ocorra nesse estado.

O ninho dessa espécie é caracterizado por uma pequena abertura no solo rodeada de uma cratera de terra ou areia solta (VON IHERING 1894).

Entre 1997 e 1998 foram analisados 400 ninhos de *Cyphomyrmex morschii*, encontrados aleatoriamente, 50 ninhos por estação, com 10 minutos de observação por ninho, sempre no período diurno. Para cada um, era feita a contagem do número de operárias que saíam para forragear, quantas dessas voltavam e, quando possível, era feita a identificação visual do material trazido. Devido ao hábito tímido e ao comportamento de se fingirem de mortas quando tocadas (tanatose), adotou-se apenas a observação visual, para evitar alterações no comportamento das operárias.

Para a identificação do material transportado aos ninhos, foi montado um herbário para comparações com o material vegetal depositado no Herbário FLOR, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Santa Catarina.

Para a comparação dos recursos, a nível sazonal, usaram-se os índices de diversidade de Simpson (cada listagem de material usado por estação é considerada uma agregação ou comunidade diferente) e o de similaridade de Morisita. Para avaliar a significância dos valores obtidos com o índice de Simpson foi aplicado o teste t (BROWER *et al.* 1998).

RESULTADOS

Dos 400 ninhos observados, foi verificado o forrageio em 145 dos 200 do ano de 1997 e em 156 dos 200 de 1998. Nos ninhos sem forrageio, as operárias estavam inativas durante a observação ou realizando atividades de desobstrução das galerias.

Devido ao pequeno tamanho das operárias e ao método de observação, foi grande a taxa de “material não identificado” transportado aos ninhos, bem como “material vegetal não identificado” (Tab. I). A diferença entre essas categorias é que, no segundo caso, foi possível apenas verificar a origem vegetal do substrato carregado. Para os demais casos, “material vegetal identificado” (discriminado na Tab. I) e “material de origem animal” (fezes de lagartas de lepidópteros ou pedaços de corpos de insetos), os valores foram menores.

Nos dois anos de observação, foi grande a proporção de recursos de origem vegetal: 59,9% em 1997, sendo 41% não identificado e 18,9% identificado e 59,7% em 1998, sendo 37% não identificado e 22,7% identificado. As operárias de *C. morschii* procuram por pedaços de folhas, folíolos, flores secas, pedaços de cascas e sementes caídas e misturadas na areia próxima ao ninho. Alguns desses materiais também são coletados em área de lixo de *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863).

Do material vegetal identificado, os principais foram folíolos secos e flores secas de *Stylosanthes viscosa* Swartz (Leguminosae) (Tab. I).

O material de origem animal, representado principalmente por fezes de lagartas de Lepidoptera, partes de corpos de formigas ou de besouros, teve uma representação menos expressiva, 5,1% em 1997 e 4,3% em 1998.

Por outro lado, também foram expressivos os valores de material não identificado, 35,2% em 1997 e 36,0% em 1998. Se, em uma hipótese extrema, todo esse material não identificado fosse de origem animal, mesmo assim, os valores hipotéticos chegariam a 40,3% em 1997 e 1998, o que continua apontando para porcentagens maiores de uso de material vegetal, identificado ou não.

Pelos valores do índice de diversidade de Simpson, se aceita a H_0 de que as amostragens de recursos utilizados por *C. morschii*, estação por estação em 1997, provêm de agregações vegetais com a mesma diversidade (Tab. II). Por outro lado, em 1998, só não se aceita a H_0 na comparação entre os valores de outono e inverno (teste t a 0,05[∞] = 1,96 < t obtido = 2,29).

Os valores do índice de similaridade de Morisita, entre cada estação dos anos de 1997 e 1998 e entre os anos estão na tabela III. Em todos os casos, as similaridades foram altas, com valores entre 0,96 e 1,01.

DISCUSSÃO

O entendimento do uso de recursos por *C. morschii* passa por uma análise comparativa dos substratos usados para a fungicultura por outras espécies de Attini consideradas “inferiores” ou não cortadeiras, indo de *Cyphomyrmex* até *Trachymyrmex* Forel, 1893. Assim, o substrato trazido para o ninho deveria apresentar uma gradação, desde fezes e corpos de insetos em *Cyphomyrmex* até matéria vegetal morta e partes de flores em *Trachymyrmex* (WEBER 1972, HÖLLDOBLER & WILSON 1990). O que provavelmente aconteceu, ao longo de décadas, foram observações esporádicas e pontuais que não quantificaram os substratos utilizados por esses gêneros menos conspícuos de Attini, quando em comparação com *Acromyrmex* e, principalmente, *Atta* (LEAL & OLIVEIRA 2000).

Recentemente tem havido uma série de trabalhos sobre a ecologia do forrageio em Attini não cortadeiras. Nas espécies estudadas, destaca-se a idéia de que é maior o uso de substratos vegetais em diversos graus de decomposição e menor o uso de substratos de origem animal (TORRES 1989, WALLER 1989, MURAKAMI & HIGASHI 1997, LEAL & OLIVEIRA 1998, 2000, MUELLER & WCISLO 1998). Essa diferença de uso de substratos também foi verificada no presente estudo, uma vez que *C. morschii* apresentou cerca de 60% do seu material forrageado de origem vegetal e apenas de 4 a 5% de origem animal.

Assim como *C. morschii* coletou principalmente folíolos secos e flores secas de *Stylosanthes viscosa* (Tab. I), LEAL & OLIVEIRA (2000) encontraram que mais de 95% dos registros de partes vegetativas eram folíolos de *Anadenanthera falcata* (Benth.) Speg., também Leguminosae. Assim, esta família de planta parece apresentar algumas espécies com grande preferência por parte de Attini. No caso de Attini “inferiores” talvez essa preferência por Leguminosae possa ser devida, além dos aspectos químicos e nutricionais, pelas características físicas e tamanho dos folíolos e folíolos caídos, fáceis de serem carregados por operárias que não cortam folhas de maior porte.

Tabela I. Recursos utilizados por *Cyphomyrmex morschi* na Praia da Joaquina, Florianópolis, Santa Catarina, em 1997 e 1998. Número de vezes em que a planta ou o material foi utilizado, por estação do ano. (V) verão, (O) outono, (I) inverno, (P) primavera e (T) total anual.

Recursos	1997					1998				
	V	O	I	P	T	V	O	I	P	T
Material não identificado	14	21	23	24	82	26	34	22	18	100
Material de origem animal	2	2	5	3	12	3	3	3	3	12
Material vegetal não identificado	21	28	18	28	95	30	30	15	28	103
Folha de <i>Stylosanthes viscosa</i> (Leguminosae)	3	3	6	7	19	8	6	8	10	32
Semente de gramínea	2	-	-	-	2	-	-	-	-	-
Material em lixo de <i>Acromyrmex striatus</i>	1	3	1	-	5	-	1	1	-	2
Folha de gramínea	2	-	1	-	3	-	-	-	-	-
Flor de <i>Chloris</i> sp. (Gramineae)	1	-	-	-	1	-	-	-	-	-
Semente de <i>Chloris</i> sp. (Gramineae)	4	-	-	-	4	-	-	-	-	-
Líquen	1	-	-	2	3	1	-	1	-	1
Semente de <i>Noticastrum malmei</i> (Compositae)	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-
Semente de <i>Paspalum</i> sp. (Gramineae)	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-
Semente não identificada	-	-	-	2	2	-	-	1	-	1
Flor seca não identificada	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-
Folha seca de <i>Polygala cyparissias</i> (Polygalaceae)	-	-	-	2	2	1	-	-	-	1
Folha de <i>Cardionema ramosissima</i> (Caryophyllaceae)	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Anteras de <i>Paspalum</i> sp. (Gramineae)	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Casca de semente não identificada	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Semente de Compositae	-	-	-	-	-	1	1	-	-	2
Semente de <i>Panicum</i> sp. (Gramineae)	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Flor seca de <i>Noticastrum malmei</i> (Compositae)	-	-	-	-	-	-	2	-	-	2
Flor seca de <i>Acicarpa spathulata</i> (Calyceraceae)	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
Folha seca de <i>Noticastrum malmei</i> (Compositae)	-	-	-	-	-	-	-	2	2	4
Flor seca de <i>Euphorbia</i> sp. (Euphorbiaceae)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Flor seca de <i>Dodonaea viscosa</i> (Sapindaceae)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Folha seca não identificada	-	-	-	-	-	-	-	2	2	4
Folha seca de <i>Paepalanthus polyanthus</i> (Eriocaulaceae)	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
Flor seca de <i>Polygala cyparissias</i> (Polygalaceae)	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
Semente de <i>Polygala cyparissias</i> (Polygalaceae)	-	-	-	-	-	-	-	-	2	2
Flor de <i>Panicum</i> sp. (Gramineae)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
Total de registros	51	59	54	69	233	74	78	58	68	278
Número de espécies/materiais	10	7	6	8	15	11	8	12	9	23

Tabela II. Valores de diversidade de Simpson para os recursos usados por *Cyphomyrmex morschi* nos anos de 1997 e 1998, Praia da Joaquina, Florianópolis, Santa Catarina.

	1997				1998			
	Verão	Outono	Inverno	Primavera	Verão	Outono	Inverno	Primavera
Índice de Simpson	0,74	0,64	0,68	0,70	0,70	0,65	0,76	0,73
Teste t								
Verão	-	1,66	0,95	0,73	-	0,96	1,34	0,76
Outono	-	-	0,83	1,12	-	-	2,29*	1,74
Inverno	-	-	-	0,27	-	-	-	0,62

(*) Teste t significativo a 0,05%.

Tabela III. Valores de similaridade de Morisita para os recursos usados por *Cyphomyrmex morschii* nos anos de 1997 e 1998, Praia da Joaquina, Florianópolis, Santa Catarina.

Estações	1997				1998			
	Verão	Outono	Inverno	Primavera	Verão	Outono	Inverno	Primavera
Verão	-	1,01	0,97	1,01	-	1,01	0,99	1,01
Outono	-	-	0,98	1,01	-	-	0,99	0,96
Inverno	-	-	-	1,01	-	-	-	0,96

De modo geral, algumas espécies usadas por *C. morschii* também o são por operárias de *Acromyrmex striatus* na mesma localidade: além de *Stylosanthes viscosa*, têm-se *Dodonaea viscosa* (L.) Jacq. (Sapindaceae), *Noticastrum malmei* Zardini (Compositae), *Paepalanthus polyanthus* (Bong.) Kunth (Eriocaulaceae), *Panicum* sp. e *Paspalum* sp. (Gramineae), *Polygala cyparissias* St.-Hill. & Moquin (Polygalaceae) e *Stylosanthes viscosa* (Leguminosae) (LOPES 2005).

Diferente das variações sazonais de uso de substratos verificados por LEAL & OLIVEIRA (2000) para diversas espécies de Attini em cerrado, *C. morschii* não exibiu mudanças sazonais de itens forrageados, com exceção da comparação entre outono e inverno de 1998 (Tab. II).

O uso de material exaurido do lixo de *Acromyrmex* e de *Atta* por parte de outras espécies de formigas tem sido relatado, mas merece estudos mais aprimorados. Segundo MARTIN & WEBER (1969), o fungo associado aos Attini utiliza cerca de 45,0% da energia total das folhas verdes trazidas por essas cortadeiras ou, em outras palavras, ainda resta muito material energético a ser trabalhado por outras espécies de formigas. Dentre os Attini já foi verificado que *Cyphomyrmex transversus* Emery, 1894 usa o material do lixo de *Acromyrmex lundii* (Guérin, 1838) (BUCHER 1974) e *Mycocepurus* spp. utilizam sementes de plantas de cerrado de lixos de *Acromyrmex* sp. (LEAL & OLIVEIRA 1998).

Assim, o comportamento observado em campo, de remoção de substrato em lixo de *Acromyrmex striatus*, uma espécie de cortadeira muito comum na área de restinga da Praia da Joaquina (LOPES 2005), parece ser bem generalizado, tanto para Attini como para outras espécies, onívoras ou granívoras.

Um outro aspecto da ecologia de forrageio de *Cyphomyrmex* que merece mais estudos diz respeito às fontes de energia usadas pelas operárias. HOWARD (1991) e WETTERER (1994) sugeriram que Attini "inferiores", ao contrário das cortadeiras de material vegetal fresco, devem conseguir sua energia de outras fontes que não dos detritos forrageados. MURAKAMI & HIGASHI (1997) apontaram que as operárias mais velhas de *Cyphomyrmex rimosus* (Spinola, 1853) que saem para forragear podem se alimentar de néctar e líquidos das plantas (fitofagia), enquanto que as operárias mais jovens e principalmente a rainha e as larvas têm no fungo simbiótico a sua fonte de alimento (micofagia). Foi observado em campo que operárias de *C. morschii* podem ficar próximas às operárias de *Acromyrmex striatus* quando em atividade de corte e, assim, podem aproveitar o líquido liberado pelas fo-

lhas verdes quando cortadas. Esse tipo de registro deve ser bem comum (em campo, no presente trabalho, ou em laboratório (MURAKAMI & HIGASHI 1997)) e merece acompanhamentos e quantificações futuras.

Do ponto de vista do papel ecológico desempenhado, os Attini "inferiores" podem ser considerados detritófagos, já que recolhem detritos vegetais ou animais, enquanto que as cortadeiras seriam consideradas consumidoras primárias, em função do efeito causado na vegetação (BUCHER 1974, FOWLER *et al.* 1991).

O fato de levar principalmente material de origem vegetal para o cultivo do fungo simbiótico já pode ser considerado um fator importante para sugerir que *Cyphomyrmex* tenha uma posição filogenética intermediária dentro da tribo Attini. Essa posição intermediária do gênero dentro da tribo também é compartilhada do ponto de vista da morfologia das larvas (SCHULTZ & MEIER 1995).

AGRADECIMENTOS

A Harold G. Fowler (Instituto de Biociências, UNESP, Rio Claro), pela orientação e à CAPES, pela concessão de bolsa durante o período de Doutorado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BONNET, A. & B.C. LOPES. 1993. Formigas de dunas e restingas da Praia da Joaquina, Ilha de Santa Catarina, SC (Insecta: Hymenoptera). **Biotemas** 6 (1): 107-114.
- BRANDÃO, C.R.F. & A.J.MAYHÉ-NUNES. 2001. A new fungus-growing ant genus, *Mycetagroicus* gen. n., with the description of three new species and comments on the monophyly of the Attini (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology** 38 (3B): 639-665.
- BROWER, J.E.; J.H. ZAR & C.N. VON ENDE. 1998. **Field and laboratory methods for general ecology**. Boston, WCB McGraw-Hill, 4th ed., XI+273p.
- BUCHER, E.H. 1974. Observaciones ecológicas sobre los artropodos del bosque chaqueño de Tucumán. **Revista de Facultad de Ciências Exatas, Físicas y Naturales de Córdoba (Nueva Série) Biología** 1: 35-122.
- CASTELLANI, T.T.; S. VIEIRA & K.Z. SCHERER. 1996. Contribuição ao conhecimento da distribuição espacial de *Paepalanthus polyanthus* (Bong.) Kunth (Eriocaulaceae) em áreas de baixa-umidade de dunas. **Acta Botanica Brasilica** 10 (1): 25-36.

- CURRIE, C.R.; J.A. SCOTT; R.C. SUMMERBELL & D. MALLOCH. 1999. Fungus-growing ants use antibiotic-producing bacteria to control garden parasites. **Nature** **398**: 701-704.
- FOWLER, H.G.; L.C. FORTI; C.R.F. BRANDÃO; J.H.C. DELABIE & H.L. VASCONCELOS. 1991. Ecologia nutricional de formigas, p. 131-223. *In*: A.R. PANIZZI & J.R.P. PARRA (Eds). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo, Editora Manole & CNPq, 359p.
- FOWLER, H.G.; L.C. FORTI; V. PEREIRA-DA-SILVA & N.B. SAES. 1986. Economics of grass-cutting ants, p. 18-35. *In*: C.S. LOFGREN & R.K. VANDER MEER (Eds.). **Fire ants and leaf-cutting ants – biology and management**. Boulder, Westview Press, 435p.
- HÖLDOBLER, B. & E.O. WILSON. 1990. **The ants**. Cambridge, The Belknap Press of the Harvard University Press, 732p.
- HOWARD, J.J. 1991. Resource quality and cost in the foraging of leaf-cutter ants, p. 42-50. *In*: C.R. HUXLEY & D.D. CUTLER (Eds.). **Ant-plant interactions**. Oxford, Oxford University Press, 601p.
- KEMPF, W.W. 1964. A revision of the Neotropical fungus-growing ants of the genus *Cyphomyrmex* Mayr. Part I: group of *strigatus* Mayr (Hym., Formicidae). **Studia Entomologica** **7** (1-4): 1-44.
- KUSNEZOV, N. 1963. Zoogeografia de las hormigas en Sudamérica. **Acta Zoologica Lilloana** **19**: 25-186.
- LEAL, I.R. & P.S. OLIVEIRA. 1998. Interactions between fungus-growing ants (Attini), fruits and seeds in cerrado vegetation in Southeast Brazil. **Biotropica** **30** (2): 170-178.
- LEAL, I.R. & P.S. OLIVEIRA. 2000. Foraging ecology of attine ants in a Neotropical savanna: seasonal use of fungal substrate in the cerrado vegetation of Brazil. **Insectes Sociaux** **47** (4): 376-382.
- LOPES, B.C. 2005. Recursos vegetais usados por *Acromyrmex striatus* (Roger) (Hymenoptera, Formicidae) em restinga da Praia da Joaquina, Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia** **22** (2): 372-382.
- MARTIN, M.M. & N.A. WEBER. 1969. The cellulose-utilizing capability of the fungus cultured by the attine ant, *Atta colombica tonsipes*. **Annals of the Entomological Society of America** **62** (6): 1386-1387.
- MAYHE-NUNES, A.J. & K. JAFFÉ. 1998. On the biogeography of Attini (Hymenoptera: Formicidae). **Ecotropicos** **11** (1): 45-54.
- MUELLER, U.G. & W.T. WCISLO. 1998. Nesting biology of the fungus-growing ant *Cyphomyrmex longiscapus* Weber (Attini, Formicidae). **Insectes Sociaux** **45** (2): 181-189.
- MURAKAMI, T. & S. HIGASHI. 1997. Social organization in two primitive attine ants, *Cyphomyrmex rimosus* and *Myrmicocrypta ednaella*, with reference to their fungus substrates and food sources. **Journal of Ethology** **15** (1): 17-25.
- ROCKWOOD, L.L. 1976. Plant selection and foraging patterns in two species of leaf-cutting ants (*Atta*). **Ecology** **57** (1): 48-61.
- SANTOS, C.R.; N.O. HORN FILHO & T.T. CASTELLANI. 1997. Estudo geológico e ambiental da Praia da Joaquina, p. 259-270. *In*: R.S. ABSALÃO & A.M. ESTEVES (Eds). **Oecologia Brasiliensis. Ecologia de praias arenosas do litoral brasileiro**. Rio de Janeiro, Editora da UFRJ, vol 3.
- SCHULTZ, T.R. & R. MEIER. 1995. A phylogenetic analysis of the fungus-growing ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini) based on morphological characters of the larvae. **Systematic Entomology** **20** (3): 337-370.
- TORRES, J.A. 1989. The status of the fungus-grower ants (Hymenoptera: Formicidae) in Puerto Rico and adjacent islands. **Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico** **73** (4): 401-403.
- VON IHERING, H. 1894. Die Ameisen von Rio Grande do Sul. **Berliner Entomologische Zeitschrift** **39** (3): 321-446.
- WALLER, D.A. 1989. Foraging behavior of *Trachymyrmex turrifex* Wheeler (Formicidae: Attini). **The Southwestern Naturalist** **34** (2): 271-275.
- WEBER, N.A. 1972. Gardening ants, the Attines. **Memoirs of the American Philosophical Society** **92**: 1-146.
- WETTERER, J.K. 1994. Nourishment and evolution in fungus-growing ants and their fungi, p. 309-328. *In*: J.H. HUNT & C.A. NALEPA (Eds). **Nourishment and evolution in insect societies**. Boulder, Westview Press, 449p.
- WIRTH, R.; W. BEYSLAG; R.J. RYEL & B. HÖLDOBLER. 1997. Annual foraging of the leaf-cutting ant *Atta colombica* in a semi-deciduous rain forest in Panama. **Journal of Tropical Ecology** **13**: 741-757.

Recebido em 21.III.2006; aceito em 23.II.2007.