

Interações entre as Modalidades Visual e Olfativa na Orientação Espacial de Operárias da Espécie *Formica rufa* (Hymenoptera; Formicidae)

ALDA LOUREIRO HENRIQUES E VINCENT FOURCASSIÉ

Universidade Federal do Pará
Université Paul Sabatier

Operárias de *Formica rufa* utilizam estimulação química e visual para se orientar espacialmente. Objetivou-se verificar a contribuição dessas modalidades sensoriais em situações experimentais nas quais um tipo de estimulação pertinente era retirado ou modificado. Na primeira experiência, que serviu de comparação para as próximas, as formigas foram liberadas em um ambiente inalterado com relação à situação familiar. Na segunda experiência, uma cortina foi colocada entre o dispositivo experimental e a estimulação visual da sala. Na terceira, todo o dispositivo sofreu rotação de 180°. Cada situação dessas foi seguida por uma semelhante em todos os parâmetros, exceto pelo da pista química que foi interrompida em determinado ponto. Concluiu-se que as operárias puderam se orientar corretamente utilizando apenas uma das modalidades; que não utilizaram informações visuais situadas no teto e que aprenderam a se deslocar seguindo orientação contextualizada: em direção ao alimento ou em direção ao ninho.

Palavras-chave: Orientação espacial. Modalidades sensoriais. *Formica rufa*.

Interaction between visual and olfactory stimulus modalities in the spatial orientation of *Formica rufa* worker ants (Hymenoptera; Formicidae). *Formica rufa* worker ants use chemical and visual stimulation for spatial orientation. This work aimed to verify the contribution of these sensorial modalities in experimental situations in which one kind of pertinent stimulation was removed or modified. In the first experience, which served as comparison to the next ones, the ants were released in an unchanged environment concerning to the familiar situation. In the second experience, a curtain was placed between the experimental apparatus and the visual stimulation in the room. In the third experience, the whole apparatus was rotated 180 degrees. Each of these experiences was followed by one similar experience with respect to all parameters, except the chemical clue, which was discontinued in a certain point. We conclude that (1) the worker ants could orientate correctly using only one of the sensorial modalities; (2) they did not use visual information from the ceiling, and (3) they have learned to move using contextualized orientation: towards food or towards the nest.

Key-words: Spatial orientation. Sensorial modalities. *Formica rufa*.

Para se orientar espacialmente, as formigas podem utilizar uma ampla variedade de mecanismos, tais como integração do trajeto, estimulação quinestésica, utilização de indícios externos como pistas químicas e estímulos

Alda Loureiro Henriques: Faculdade de Psicologia, Instituto de Filosofia e Ciências Humanas, Universidade Federal do Pará, Rua Augusto Correa, 01, Bairro do Guamá, CEP 66075-110 Belém- Pará- Brasil, E-mail: aldaloureiro@ufpa.br Vincent Fourcassié, Centre de Recherches sur la Cognition Animale, Equipe “Comportements collectifs: éthologie et modélisation”, UMR CNRS 5169, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F-31062 Toulouse France Cedex 9

terrestres ou celestes (Collett & Collett, 2004; Collett, Graham, & Durier, 2003; Wehner, 2003).

Para muitas espécies de formigas a utilização de pistas químicas é uma modalidade de orientação essencial, podendo funcionar em sinergia com os estímulos visuais. Nestes casos, podemos nos perguntar qual é a importância relativa de cada uma dessas modalidades, visual

Este trabalho é derivado de parte da tese de doutorado do primeiro autor. Foi publicado parcialmente nas Actes des Colloques de la S.F.E.C.A., Compte-rendu du 28ème colloque annuel.

e química, nos deslocamentos orientados das formigas. A metodologia clássica para a detecção da interação entre diferentes modalidades de orientação é colocá-las em conflito.

Fourcassié e Beugnon (1988) estudaram em laboratório o papel dos estímulos visuais e químicos na orientação de *Formica lugubris*. O dispositivo utilizado era constituído de quatro réguas, dispostas em cruz, intercambiáveis entre si. Durante a fase de treinamento, uma fonte luminosa era colocada na extremidade da régua que levava ao alimento. Procedendo às diversas manipulações permitidas entre os elementos do dispositivo os autores puderam colocar em conflito as informações dadas pelo estímulo visual e pela pista química traçada pelas operárias. Os resultados mostraram que a maioria das formigas preferiu utilizar a pista química ao estímulo visual. Entretanto, quando a pista química foi suprimida experimentalmente, as formigas ainda foram capazes de se orientar corretamente com relação à fonte luminosa. Essa experiência foi replicada em meio natural, com um dispositivo semelhante, mas desta vez com a espécie *F. nigricans* (Beugnon & Fourcassié, 1988). Nesta segunda experiência, diante do conflito entre estímulos visual e químico, as formigas se basearam preferencialmente no estímulo visual. Os autores então concluíram que as diferenças encontradas entre as duas experiências se reportam às condições experimentais: no laboratório, a pista química é mais persistente que em meio natural, onde esta pode ser lavada pelas chuvas.

Para verificar a influência das dicas químicas e visuais na orientação de *Formica polyctena*, Henquell e Abdi (1981) instalaram próximo a um ninho um dispositivo composto de quatro corredores dispostos em forma de cruz. Fazendo variar diversos parâmetros durante as experiências, os autores observaram que a utilização de pistas químicas dependia da hora do dia, da visibilidade do céu, da temperatura e da pressão atmosférica. Talvez isto seja explicado em parte pelas diferenças na velocidade de evaporação do feromônio de pista em função das condições meteorológicas, sobretudo da temperatura e do grau de hidrometria. Além disso, os autores constataram que a utilização da pista química dá-se principalmente na primavera, mas que no verão

as formigas se orientam, sobretudo com relação aos estímulos visuais. A utilização respectiva de estímulos químicos e de estímulos visuais depende, provavelmente, da idade da operária e, então, de sua experiência individual. Isto foi demonstrado pelas observações de Rosengren (1971, 1977) que constatou que ao fim do inverno, jovens operárias de *Formica*, ainda ingênuas, utilizam pistas químicas para se deslocarem até as colônias de *Homoptera*. Apenas depois de terem realizado certo número de visitas a estas fontes permanentes de alimento, os estímulos visuais se tornam, por aprendizagem, mais utilizados. Estudando a espécie *Paraponera clavata*, Harrison, Fewell, Stiller e Breed (1989) encontraram resultados similares.

A contribuição relativa de informações químicas e visuais foi também examinada por Aron, Beckers, Deneubourg e Pasteels (1993) nas espécies de formiga *Lasius niger* e *Iridomyrmex humilis*. Em laboratório as formigas eram induzidas a escolher, para alcançar uma fonte de alimento, entre duas réguas de um labirinto em forma de Y. Os resultados mostraram que as duas espécies foram capazes de se orientar corretamente na ausência de pista química. Em caso de conflito, porém, as operárias de *I. humilis*, quer fossem experientes ou ingênuas, preferiram utilizar a régua marcada quimicamente, enquanto que as experientes de *L. niger* se orientaram mais visualmente e as ingênuas, mais quimicamente. A explicação da diferença entre as duas espécies utilizadas está no papel particular das pressões ecológicas que modelaram as respectivas estratégias. De um lado, as operárias de *L. niger* freqüentam fontes de alimento estáveis e em consequência, teriam tempo para aprender a associar a localização da fonte aos estímulos visuais. Por outro lado, as operárias da espécie *I. humilis* efetuam freqüentes migrações. Assim, a utilização de uma modalidade de orientação mais coletiva como a olfativa, que permite deslocamentos rápidos, parece mais eficaz. Enfim, para uma espécie que utiliza as duas modalidades, a pista química pode se constituir em uma resposta incondicionada permitindo a aprendizagem de estímulos visuais.

Podemos supor que as informações químicas e visuais sejam utilizadas simultaneamente, com ponderações diferentes,

segundo as espécies, a experiência individual e outros parâmetros tais como a estação sazonal e a visibilidade do céu. Entretanto, o ambiente conhecido pode ser modificado por múltiplas razões: desaparecimento das pistas pela ação das chuvas, surgimento, deslocamentos ou desaparecimento de objetos terrestres utilizados pelos indivíduos (Rosengren & Pamilo, 1976; Sorvari & Hakkarainen, 2004). Em todos esses casos, a operária poderia reencontrar seu caminho utilizando as informações ainda disponíveis ou exibindo comportamentos de procura que poderiam terminar por colocá-la em contato sensorial com uma informação pertinente.

No presente trabalho, procurou-se simular, em laboratório, as perturbações que podem se produzir em meio natural na configuração das informações quando a formiga se encontra há algumas dezenas de centímetros de seu destino (ninho ou fonte de alimento). Assim, as formigas se deslocaram ativamente em um ambiente rico em objetos, e sempre podendo traçar uma pista química. Procedeu-se a modificações experimentais para verificar o comportamento de operárias quando: 1- as informações dadas pela pista química são colocadas em contradição com aquelas dadas pelos objetos visuais; 2- as informações visuais laterais são suprimidas e a pista química está presente ou ausente; 3- o dispositivo experimental sofre rotação de 180° com relação às informações visuais da sala experimental, e a pista está presente ou ausente.

Método

A espécie *Formica rufa* pertence a uma espécie comum na Europa do norte (Escandinávia e Rússia) e está distribuída, sobretudo em altitude, nos países da Europa do sul. As operárias dessa espécie constroem geralmente os ninhos na borda das florestas de coníferas. A parte superficial do ninho, em forma de domo, é constituída por fragmentos vegetais disponíveis no meio. A população de uma colônia é estimada em centenas de milhares de operárias e normalmente contém apenas uma rainha.

F. rufa é uma espécie cujo regime alimentar consiste em 62% de secreção produzida pelos homópteros e 33% de presas

animais (insetos). Vive em um biótopo no qual certas fontes de alimento apresentam uma grande estabilidade temporal e espacial (Cherix, 1986; Gordon, Rosengren, & Sundström, 1992). Esta estabilidade provoca a existência de rotas duráveis e altamente freqüentadas.

O comportamento de orientação espacial nessa espécie bem como das outras espécies aparentadas está bem documentado na literatura. Essas operárias são capazes de utilizar isoladamente ou em associação diversos tipos de estímulos, como pistas químicas, a força da gravidade e estímulos táteis, visuais terrestres ou astronômicos (sol, luz polarizada, lua) (Beugnon & Fourcassié, 1988; Fourcassié & Beugnon, 1988; Jander, 1957). O papel das informações terrestres, em particular, parece primordial: elas são capazes de discriminar formas visuais (Jander, 1957; Voss, 1967) e de utilizar, para se orientar nas áreas de forrageamento, diversos objetos do ambiente (árvores, arbustos, acidentes do terreno, rochas...) (Fourcassié, 1991). Elas podem utilizar por muito tempo a configuração desses objetos, quer estejam em torno do ninho ou ao longo das rotas que unem os ninhos às fontes de alimento permanentes (Fourcassié, 1991; Rosengren, 1971, 1977; Rosengren & Fortelius, 1986; Salo & Rosengren, 2001). A possibilidade de que o gênero *Formica* utilize estimulação magnética permanece controvertida (Camlitepe & Stradling, 1995).

Manutenção das formigas no laboratório. As formigas utilizadas foram coletadas sobre o topo de um ninho situado em uma floresta dos Pirineus franceses. No laboratório, foram depositadas em um recipiente plástico (altura = 27 cm, diâmetro = 41 cm), preenchido até dois terços com os fragmentos vegetais do próprio topo. O alimento protéico consistiu em grilos (*Acheta domesticus*) recentemente cortados e colocados diária e diretamente dentro do recipiente-ninho. O alimento açucarado, mel, só ficava disponível no exterior do ninho. A umidade requerida era mantida aspergindo-se água dentro do recipiente servindo de ninho. Uma vez que a rainha não foi capturada, renovava-se a colônia procedendo-se a coletas no ninho original sempre que o número de formigas fosse insuficiente para a coleta de dados.

Ambiente e dispositivo experimental. As experiências foram desenvolvidas em uma sala

cuja temperatura variou entre 20 e 25°C e era submetida a uma foto-periodicidade de 12/12 h. O dispositivo experimental era composto por duas arenas plásticas resistentes (87cm de lado cada uma) cujo fundo branco era quadriculado (quadrados de 10cm de lado). As bordas das arenas mediam 5 cm de altura, e eram recobertas com *fluon*. A ligação entre as duas arenas - ou arenas - se fazia através de uma ponte de metal, igualmente branca (Figura 1). Um tubo plástico (34 cm) unia o recipiente-ninho ao plano horizontal da primeira arena. Um recipiente circular (3 cm de diâmetro) contendo gotas de mel era colocado no final da segunda arena, de forma que elas deveriam atravessar todo o dispositivo para alcançá-lo (em trajeto retilíneo: 55 cm da saída do tubo até a ponte, 36 cm de ponte e 62 cm da ponte ao alimento, total de 153 cm).

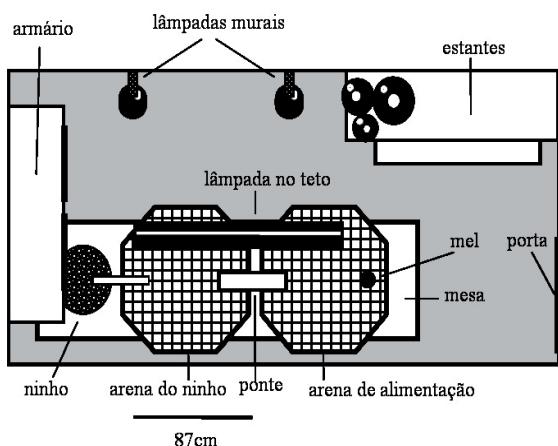


Figura 1. Vista superior do esquema do dispositivo experimental e configuração da sala. A lâmpada, a 1,5m acima do dispositivo, era mantida acesa durante as experiências; as lâmpadas murais não eram utilizadas.

Procedimento

Depois da instalação da colônia no laboratório, as formigas foram submetidas a um período de familiarização de ao menos 15 dias à sala e ao dispositivo ao qual elas tinham acesso livre durante algumas horas por dia, dispondo de uma fonte de alimento (mel), no exterior do ninho *ad libitum* (Figura 1). Esta fase

de familiarização terminada, as experiências se desenvolveram da seguinte maneira:

- As formigas eram privadas unicamente de mel durante seis dias durante os quais elas ficavam confinadas no ninho. Em seguida, para garantir a aprendizagem da disposição dos objetos da sala, elas tinham livre acesso ao dispositivo e ao mel por duas horas. Este treino servia também para reforçarem a pista química - entre o ninho e a fonte de alimento - depositada durante a fase de familiarização. Para garantir que seriam utilizadas apenas formigas que tivessem sido expostas ao ambiente, cerca de 40 formigas eram marcadas com um ponto colorido (pintura para maquetes Humbrol®) sobre o abdome enquanto estivessem consumindo o mel.

- Após a fase de treinamento, as formigas eram confinadas no ninho e o alimento retirado. Foram realizados três tipos de experiências. Na primeira, o ambiente visual continuava intacto e nas outras, sofria modificações. Todavia, não importando a modificação ambiental efetuada, cada experiência compreendia duas fases: uma de controle, durante a qual a pista química estabelecida durante a fase de treino não era alterada, e outra, experimental, durante a qual ela era interrompida através de rotação horizontal de 90° da segunda arena, aquela onde se encontrava o alimento.

Os trajetos realizados na arena de alimentação eram desenhados em folhas de papel quadriculado com uma representação reduzida das arenas (10 cm: 1 cm). O acesso das formigas ao dispositivo foi limitado a somente um indivíduo para evitar interferências decorrentes das interações sociais (trofalaria ou transporte de uma formiga por outra). Terminado o registro, a formiga era provisoriamente isolada.

Ao final de cada sessão experimental a arena girada e o alimento eram reposicionados; o panorama, se modificado, era restabelecido e todas as formigas podiam ter livre acesso às arenas durante alguns minutos. Já que o fluxo de saída das formigas era muito variável repetiu-se este procedimento até a obtenção de no mínimo 25 formigas controle (sem mel, arenas em suas posições originais) e 25 experimentais (sem mel, modificação no dispositivo e/ou ambiente) em cada situação.

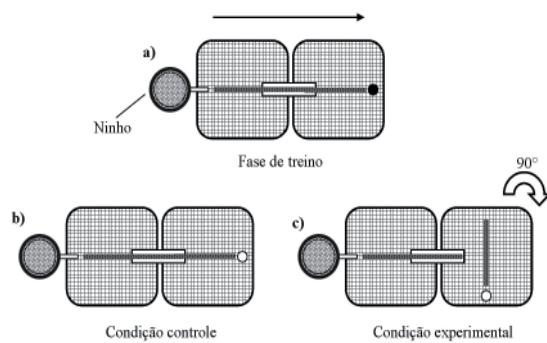


Figura 2. Situação 1: Ambiente complexo - Esquema da seqüência de preparação: (a) fase de treino, (b) posição da pista química durante a condição controle e (c) posição da pista química durante a condição experimental. Círculo à esquerda do dispositivo: recipiente-ninho e tubo de acesso; traçado pontilhado: pista química; disco preto: recipiente com mel; disco branco: local ocupado anteriormente pelo mel; flecha curva: rotação de 90° da arena durante a condição experimental. A seta retilínea indica a direção ninho-mel na fase de treino ou familiarização.

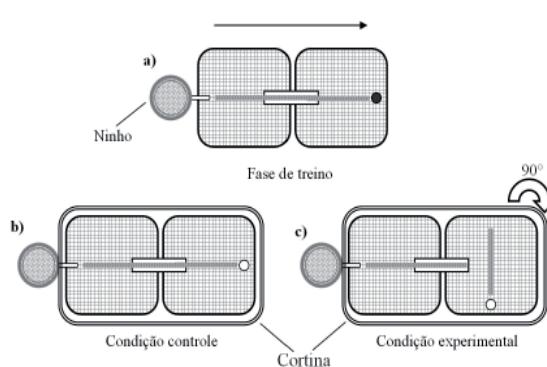


Figura 3. Situação 2: Mascaramento das informações visuais laterais pela interposição de uma cortina estendida do teto ao chão, circundando todo o dispositivo (traço duplo). A seqüência da experiência incluiu: a) fase de treino, b) condição controle e c) condição experimental (para mais detalhes, veja Figura 2).

Situações experimentais

Para estudar as modificações comportamentais das formigas diante de perturbações na pista química (rotação de uma arena) e/ou no ambiente visual da sala, foram

realizadas três situações experimentais chamadas:

- 1- Ambiente complexo (C);
 - 2- Mascaramento das informações visuais frontais e laterais (M);
 - 3- Inversão de 180° do dispositivo experimental em ambiente complexo (I).
- Resumindo, cada situação compreendia uma fase de construção e reforçamento da pista química, uma fase controle e uma fase experimental.

Ambiente complexo. Nesta situação, o ambiente visual da sala não foi modificado, mas, como em todas as outras situações, uma das arenas sofreu rotação de 90° durante a fase experimental. Nesse caso, a pista química não se encontra mais diretamente à saída da ponte, mas perpendicular ao eixo longitudinal do dispositivo, e situada no centro da arena, acerca de 30 cm da ponte (Figura 2). Objetivou-se investigar se as informações visuais da sala seriam suficientes para guiar as formigas até seu destino (local do mel) na arena modificada. Se, entretanto, a pista química for indispensável, as formigas deveriam ou fazer meia volta assim que ultrapassassem a ponte, ou continuar seu trajeto erraticamente e utilizar a pista no momento em que a cruzassem.

Mascaramento das informações visuais frontais e laterais. Após a fase de treino, as formigas eram confinadas no ninho e procedia-se ao mascaramento das informações visuais frontais e laterais inclusive do ninho, por meio de uma cortina de tecido branco que pendia do teto até o chão. Apenas o teto da sala e o dispositivo continuavam visíveis. Os trajetos registrados nessa situação constituíram os controles. A hipótese é que se a formigas chegam à fonte de alimento, então a pista química, as informações visuais restantes e/ou informações idiotécicas (ir em frente) as guiaram. As formigas experimentais passaram pelo mesmo tratamento, ao qual se acrescentou a rotação da arena de alimentação. Se as forrageiras forem ainda diretamente ao local onde se encontrava o alimento, isto sugere que elas utilizam informações idiotécicas e/ou as informações visuais do dispositivo mesmo. A figura 3 apresenta o esquema dessa situação.

Inversão de 180° do dispositivo experimental em ambiente complexo. Durante o confinamento das formigas o conjunto do dispositivo, inclusive o ninho, sofria uma rotação de 180°. As formigas liberadas constituíam o grupo controle. Na fase experimental, além desta inversão, a arena de alimentação era girada de 90° (Figura 4).

Essa experiência visou verificar se as formigas controle seriam capazes de utilizar unicamente a pista química para chegar ao local do mel, não levando em conta as informações visuais da sala cujas posições “foram invertidas” com relação à situação de treino, bem como verificar se a interrupção da pista química levaria as formigas experimentais a voltarem a utilizar as informações visuais. Assim, ao deixar a ponte, a formiga poderia reconhecer no ambiente os sinais visuais que a guiavam em direção ao ninho ou ao alimento. Nesse caso, a formiga deveria dar meia volta e partir na direção onde se encontrava o alimento antes da inversão do dispositivo, ou seja, como na fase de treino. Não se pode excluir, entretanto, a possibilidade de uma regulação baseada na utilização de informações idiotécnicas ou visuais do próprio dispositivo, o que a conduziria a atravessar as duas arenas, dirigindo-se diretamente ao local da fonte de alimento.

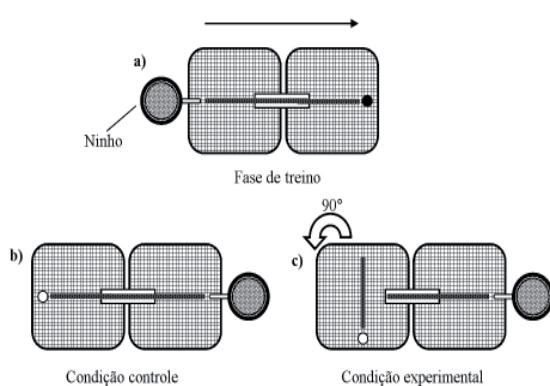


Figura 4. Situação 3. Esquema de preparação da situação de Inversão de 180° do dispositivo experimental. Após a situação de familiarização (a), todo o dispositivo sofreu rotação de 180° na condição controle (b) e na condição experimental (c) a segunda arena foi girada (90°) (para mais detalhes, veja Figura 2).

Categorização dos trajetos

Os trajetos, registrados em papel, foram classificados segundo duas categorias: A primeira reunia os chamados Trajeto Direto (D): indicando um deslocamento quase em linha reta até o destino, sem que a formiga se afastasse por mais de 10 cm de cada lado do eixo longitudinal

do dispositivo e Trajeto Indireto (I): tipo de trajeto que não atendia ao critério definido precedentemente, mas a operária atingia o local do alimento em menos de 2min30. A segunda categoria constituiu-se nos trajetos de tipo Outro (O), significando que destino não era alcançado pelo inseto até o tempo limite estipulado depois de sua entrada na AA.

Além dessas categorias, a análise individual dos trajetos levou à discriminação de comportamentos particulares: 1- A formiga executava pequenas e repetidas voltas atrás ou em torno do tubo de acesso ao dispositivo ao invés de atravessá-lo imediatamente; 2- A formiga, depois de um deslocamento inferior a 10 cm na segunda arena, retomava a ponte e voltava à primeira arena e 3- A formiga, ao cruzar a pista química perpendicular ao seu trajeto, mudava bruscamente de direção e passava a utilizá-la por ao menos 10 cm.

Os registros foram interrompidos sempre que a formiga voltasse pra dentro do tubo; se imobilizasse por mais de um minuto no dispositivo ou despendesse mais de 2min30 sem atingir seu destino. Nos dois primeiros casos, o trajeto da formiga não foi contabilizado, mas, no terceiro, o trajeto foi classificado na categoria “Outros”.

Tratamento dos dados

Analisou-se apenas o segmento de trajeto que ocorreu na arena de alimentação, exceto na situação experimental de Inversão, na qual os inícios de trajetos também foram examinados. Em cada situação foi calculada a proporção das duas categorias de trajetos. Para a comparação dos resultados das diferentes experiências, foram construídas tabelas de contingências com as freqüências das categorias de trajetos. Quando o χ^2 não pode ser utilizado (efetivo teórico <5), utilizou-se o teste de probabilidade exata de Fischer.

Resultados

Situação ambiente complexo (C). Nessa situação (Figura 5), a maioria das formigas controle alcançou o local onde se encontrava o alimento efetuando trajetos mais ou menos

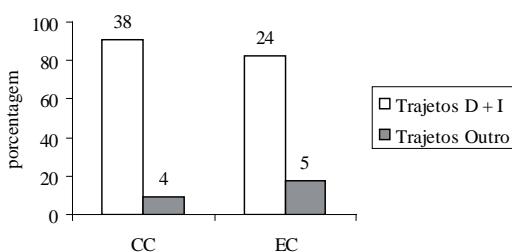


Figura 5. Porcentagem das duas categorias de trajetos (trajetos [D+I] e Outros) para as formigas controle (CC) e experimentais (EC), obtidas na situação Ambiente Complexo. O valor sobre cada barra corresponde ao efetivo das formigas em cada categoria.

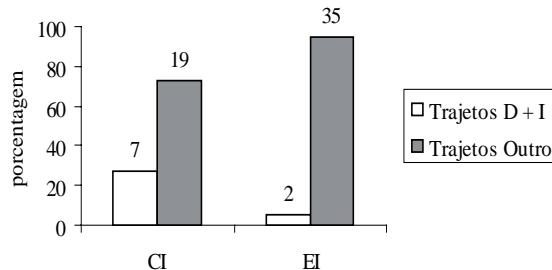


Figura 6. Porcentagem das duas diferentes categorias de trajetos para as formigas controle (CM) e experimentais (EM), obtidas na situação cujas informações visuais frontais e laterais foram suprimidas pela interposição, após a fase de treinamento, de uma cortina.

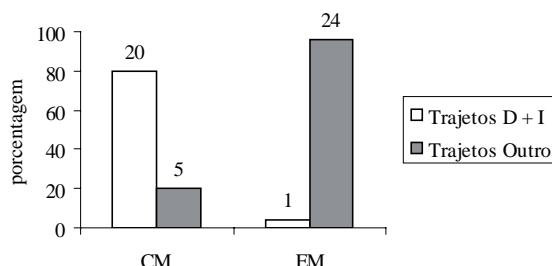


Figura 7. Porcentagem das duas diferentes categorias de trajeto para as formigas controle (CI) e experimentais (EI), registradas na situação de Inversão de 180° do dispositivo.

retilíneos na arena de alimentação. Mesmo após a rotação desta arena, 82,8% das formigas demonstraram boa orientação.

Não houve diferença significativa entre as duas fases da experiência (CC e EC) (Fisher; $p = 0,27$). Assim, mesmo na ausência da pista química, a maioria das operárias pode se orientar corretamente.

Situação de Mascaramento das informações visuais frontais e laterais. Os resultados desta experiência estão apresentados na Figura 6.

As formigas controle (CM), dispondendo da totalidade da pista química, atingiram majoritariamente (80%) o local da fonte de alimento. Ficou evidente, porém, que desde que a arena sofreu a rotação, as formigas experimentais (EM), não dispondendo nem da pista nem das informações visuais habituais, ficaram desorientadas, andando erraticamente. Apenas um indivíduo alcançou o local do mel.

Situação de Inversão de 180° do dispositivo experimental em ambiente complexo. Quando o dispositivo inteiro sofreu a rotação de 180°, as categorias dos trajetos se distribuíram como demonstrado na Figura 7.

Comparativamente, o número de formigas que chegou ao local do alimento diminuiu bastante em ambos os grupos. Com efeito, o comportamento de 73,1% dos animais controle e de 94% dos experimentais foi categorizado como “Outro”. Entretanto, a porcentagem de formigas controle que chegaram ao local do mel foi significativamente mais elevada que a das formigas que lá chegaram após a rotação da segunda arena (Fisher; $p = 0,02$).

O ponto a considerar quando se compara os trajetos das formigas controle nas três situações concerne a atração da pista para guiar as formigas até o alimento na segunda arena. Entre as situações Complexa e Mascaramento, não existiu diferença significativa (Fisher; $p = 0,20$), isto é, a situação Mascaramento não perturbou de maneira importante os comportamentos das formigas. Entretanto, este não foi o caso quando foram comparadas as situações Mascaramento e Inversão: as distribuições são significativamente diferentes ($\chi^2 = 14,41$; $gl = 1$; $p < 0,001$), indicando que na situação na qual o dispositivo sofreu rotação de 180°, o comportamento de seguir a pista praticamente desapareceu.

Já a comparação entre as condições experimentais (todas as formigas submetidas à rotação da segunda arena), permitiu a análise das variações comportamentais em função das modificações induzidas no panorama (mascarado ou invertido) e da ausência da pista química. Constatou-se uma diferença significativa nas performances de chegada ao local do alimento das formigas experimentais entre as diferentes situações ($\chi^2 = 57,50$; gl = 2; $p < 0,001$). Apenas a primeira situação permitiu orientação até o local da fonte de alimento na ausência de pista química.

O ambiente visual modificado e a interrupção da pista química provavelmente levaram as formigas que chegaram à segunda arena a adotar comportamentos de orientação alternativos em função das situações. Esta inferência foi deduzida a partir da análise das particularidades dos trajetos.

A Tabela I apresenta a freqüência das três particularidades observadas nos trajetos.

Note-se que a particularidade “desvio para a pista química” só pode ser observada durante a fase experimental de cada situação, enquanto que as outras duas puderam ser também observadas nas fases controle. As formigas que executaram “voltas atrás do tubo” poderiam, em seguida, seguir seu caminho

realizando trajetos de um tipo qualquer (D, I ou O), enquanto que aquelas que realizam “meia volta à saída da ponte” ou “desvio para a pista” seguiram trajetos que necessariamente entraram nas categorias de trajetos Indireto ou Outro. Na situação Ambiente Complexo, a freqüência dos trajetos apresentando as particularidades é nula ou fraca. Apenas três (10,3%) dos 29 indivíduos do grupo EC usaram a pista química quando a cruzaram na arena girada de 90°.

Nas situações cujo panorama foi dissimulado por uma cortina, apenas 3 indivíduos efetuaram voltas atrás do tubo de acesso ao dispositivo. O mais expressivo nessa situação foi o surgimento de retornos imediatos à ponte assim que as operárias do grupo experimental entraram na segunda arena (40%), enquanto que esta freqüência foi nula para as formigas controle.

Para a situação de inversão do dispositivo, mais de 60% das formigas controle efetuaram uma ou várias voltas atrás do tubo de acesso ao dispositivo desde que chegaram à arena ninho, enquanto que 24% das experimentais o fizeram. Dado que neste local preciso a situação era idêntica para as formigas dos grupos controle e experimental, pode-se supor que muitas formigas foram utilizadas nas duas condições, e, assim, estariam menos perturbadas na situação experimental.

Tabela I: Particularidades comportamentais observadas durante o trajeto das formigas dos grupos controle e experimental, nas três situações estudadas. N = efetivo. N_{CC} = 42; N_{EC} = 29; N_{CM} = 25; N_{EM} = 25; N_{CI} = 26; N_{EI} = 37. VA: valor absoluto.

	CC		EC		CM		EM		CI		EI	
	%	VA	%	VA	%	VA	%	VA	%	VA	%	VA
Voltas em torno do tubo de acesso ao dispositivo	0	0	0	0	4	1	8	2	61,5	16	24,3	9
Meia volta à saída da ponte	0	0	0	0	0	0	40	10	3,9	1	24,3	9
Desvio para a pista química	-	-	10,3	3	-	-	20	5	-	-	43,2	16

Discussão

Situação Ambiente Complexo. Este estudo mostrou que as formigas experimentais da situação Ambiente Complexo aprenderam a usar corretamente as informações visuais ou idiotéticas para se dirigirem até o local da fonte de alimento na ausência de pista química à saída da ponte. Entretanto, estes resultados estão em contradição com aqueles obtidos por Fourcassié e Beugnon (1988) que mostraram que nas experiências realizadas em laboratório, as formigas escolhem preferencialmente as informações químicas em razão de sua maior constância. Esta preferência só foi observada em raros casos nesta experiência. A contradição entre os resultados desses autores e os deste estudo pode ser devida a um maior tempo de familiarização das formigas com as informações visuais da sala e do dispositivo experimental e também ao fato de que o ambiente do presente trabalho era mais rico em estímulos visuais do que aquele dos autores citados.

Para as operárias da espécie *Formica rufa*, um ambiente rico em informações potenciais constitui a melhor condição para garantir uma orientação eficaz entre os diversos pontos de seu domínio vital, como as fontes duráveis de alimento e os domos das diversas colônias (em casos de policialia). Pode-se pensar que a complexa rede de pistas químicas que partem do ninho em várias direções constituiria uma fonte de perturbação. Entretanto, constatou-se que em meio natural as forrageiras de *F. rufa* não utilizam qualquer pista. Elas são fiéis a um local de alimento particular e utilizam sempre a mesma rota para alcançá-lo (Rosengren, 1971), ignorando as outras pistas que elas cruzam. A estratégia geral utilizada pelas formigas familiarizadas com vários tipos de informações, diante de informações direcionais contraditórias, parece ser uma seleção privilegiando os mais confiáveis: as informações visuais. De fato, as pistas químicas podem se cruzar e o substrato sobre o qual se encontram pode ser varrido pelo vento ou lavado pelas chuvas, enquanto que a estrutura da vegetação modifica-se pouco e lentamente. A experiência em ambiente complexo, após rotação da arena, confirma a idéia do uso eficiente das informações visuais e está de acordo com resultados obtidos na natureza por Rosengren (1971), Henquell e

Abdi (1981, para as experiências realizadas no verão) e Beugnon e Fourcassié (1988).

Situação de mascaramento das informações laterais. Mesmo que as informações visuais aprendidas durante a fase de treinamento tenham sido dissimuladas por uma cortina opaca, a pista química foi suficiente para guiar as formigas na condição controle. Também é possível que tenham utilizado a estimulação visual provinda das bordas do dispositivo (Graham & Collett, 2002, 2006; Pratt, Brooks, & Franks, 2001) ou uma combinação das duas modalidades sensoriais. Os resultados obtidos com as formigas do grupo experimental permitiram eliminar a intervenção da configuração visual do teto da sala. Em particular, elas não utilizaram para se guiar a lâmpada cuja disposição era paralela ao eixo longitudinal do dispositivo e de comprimento semelhante ao trajeto que une o ninho à fonte de alimento (Figura 1). O fato de que apenas 4% das formigas tenham atingido o local do alimento na segunda arena, mostra que é raro que estas formigas substituam a ausência de referências químicas ou visuais familiares por outro tipo de informação direcional, como as informações idiotéticas. Conclui-se que nas condições experimentais realizadas, as informações visuais preferenciais se situavam no campo visual frontal ou lateral.

A análise das particularidades dos trajetos revelou ao menos duas estratégias alternativas quando as formigas não encontram a pista química. Quase a metade do efetivo testado (43%) efetuou meia volta, o que as levou de volta à arena do ninho, e 21% percorreram a pista desde que a encontraram no seu caminho. Era, então, a pista química que, nesta experiência, guiava as formigas. Esta análise confirma bem a idéia da utilização simultânea das duas modalidades sensoriais. Que as formigas tenham um ambiente visual inalterado, mas sem pista química (formigas do grupo experimental da situação ambiente complexo) ou que disponham da totalidade da pista, porém sem informações visuais familiares, os desempenhos de orientação espacial são similares. A utilização exclusiva de um ou outro dos dois canais sensoriais (olfativo ou visual) é suficiente para garantir a orientação nesta espécie.

Durante a noite, a possibilidade de percepção das informações visuais decresce

ou até desaparece completamente durante as noites sem lua. As forrageiras só disporiam das informações axiais oferecidas pelas pistas químicas. A experiência de mascaramento pretendeu reproduzir de algum modo esta situação. Observou-se que as forrageiras podem utilizar várias estratégias para reajustar sua orientação, como procurar a pista ou simplesmente voltar ao ninho.

Situação de inversão de 180° do dispositivo em ambiente complexo. A experiência de Inversão mostrou que a pista “perdeu” a atração quando a configuração dos índices visuais da sala foi invertida com relação à da fase de treinamento. De fato, nesta situação, a porcentagem de formigas que chegam ao local do alimento é muito baixa, e assim foi mesmo para as formigas controle que dispunham integralmente da pista química. A informação fornecida pelas dicas visuais da sala, com as quais as formigas se familiarizaram, estava em contradição com a informação fornecida pelas informações próprias ao dispositivo (recipiente-ninho, ponte). Foi necessário, por isso, revisar a interpretação feita precedentemente na qual se considerou que a maior parte das formigas havia realizado um trajeto tipo “Outro”. A análise das particularidades dos trajetos permitiu propor uma outra explicação. Mais da metade das formigas controle passou por trás do tubo de acesso ao dispositivo. Um quarto das formigas experimentais procedeu da mesma maneira e o restante efetuou meia-volta imediatamente depois de ter atravessado a ponte. Estes retornos observados nos dois grupos de formigas desta experiência sugerem que a maioria delas se baseou principalmente nas informações visuais da sala durante suas excursões, e, além disso, pareceram preferir avançar na direção indicada pelo padrão da disposição dos estímulos visuais (um padrão no sentido ninho-alimento e outro para o sentido inverso). Foi bem demonstrado por Pastergue-Ruiz, Beugnon e Lachaud (1995) em uma experiência realizada com *Cataglyphis cursor* que a aprendizagem seqüencial é possível, mas que a informação mais próxima do alimento tem um peso maior e que, então, um inseto pode se deslocar sem precisar retomar todas as informações que o levam a um lugar preciso. Na situação experimental Inversão, também foi encontrado um efeito de ordem. Porém, a situação experimental foi evidentemente

diferente já que à formiga não foi imposta uma sucessão de escolhas binárias discretas, mas um panorama apresentado de modo contínuo. A forrageira, à saída do ninho, encontrava-se em uma situação na qual a configuração das informações percebidas no campo visual era aquela habitualmente vista quando ela ia do alimento ao ninho. Por isso, um grande número de formigas, não se dirigiu imediatamente para a segunda arena, mas dava meia volta e se orientava na direção que as levaria ao alimento. Igualmente, quando elas chegavam à segunda arena, exibiam forte tendência a voltar à primeira arena. Em um contexto de procura de alimento, elas se orientaram então para o local onde se encontrava o alimento na fase de treino. Muitas vezes, formigas deslocadas passivamente, por acidente ou experimentalmente, encontram seu caminho. Fourcassié (1986, 1991) mostrou que os índices pertinentes para formigas *Formica* deslocadas passivamente foram os mais conspícuos na linha do horizonte. Esses resultados se aproximam daqueles obtidos com a formiga de floresta tropical *Paltothyreus tarsatus* por Hölldobler (1980). Quando a configuração visual formada pela copa foi invertida, por meio do artifício de inversão de uma fotografia reproduzindo-a e colocada sobre o percurso das formigas, estas inverteram a direção de seu deslocamento da mesma maneira que as formigas na situação Inversão do dispositivo. Confirmou-se assim que a pista química é polarizada pelas informações visuais, e não por ela mesma. Enfim, 43% das formigas experimentais utilizaram a pista química quando a cruzaram. Para esses indivíduos, sugere-se que diante do conflito de informações fornecido entre o dispositivo e a sala, a pista química não seria mais ignorada e provocaria um reajuste na orientação (Graham & Collett, 2006; Harris, de Ibarra, Graham, & Collett, 2005).

Referências

- Aron, S., Beckers, R., Deneubourg, J. L., & Pasteels, J. M. (1993). Memory and chemical communication in the orientation of two mass-recruiting ant species. *Insectes Sociaux*, 39, 351-364.
- Beugnon, G., & Fourcassié, V. (1988). How do red wood ants orient during diurnal and nocturnal foraging in a three dimensional system? II. Field experiments. *Insectes Sociaux*, 35, 106-124. O

Orientação espacial em *Formica rufa*

- Camlitepe, Y., & Stradling, D. J. (1995). Wood ants orient to magnetic fields. *Proceedings of the Royal Society London B*, 261, 37-41.
- Cherix, D. (1986). *Les fourmis des bois ou fourmis rousses. Atlas Visuel*. Lausanne: Payot.
- Collett, T. S., & Collett, M. (2004). How do insects represent familiar terrain? *Journal of Physiology-Paris*, 98, 259-264.
- Collett, T. S., Graham, P., & Durier, V. (2003). Route learning by insects. *Current Opinion in Neurobiology*, 13, 718-725.
- Fourcassié, V. (1991). Landmark orientation in natural situations in the red wood ant *Formica lugubris* Zett (Hymenoptera; Formicidae). *Ethology Ecology & Evolution*, 3, 89-99.
- Fourcassié, V., & Beugnon, G. (1988). How do red wood ants orient when foraging in a three dimensional system? I- Laboratory experiments. *Insectes Sociaux*, 35, 92-105.
- Gordon, D. M., Rosengren, R., & Sundström, L. (1992). The allocation of foragers in red wood ants. *Ecological entomology*, 17, 114-120.
- Graham, P., & Collett, T. S. (2002). View-based navigation in insects: how wood ants (*Formica rufa* L.) look at and are guided by extended landmarks. *Journal of experimental Biology*, 205, 2499-2509.
- Graham, P., & Collett, T. S. (2006). Bi-directional route learning in wood ants. *Journal of experimental Biology*, 209, 3677-3684.
- Harris, R. A., de Ibarra, N. H., Graham, P., & Collett, T. S. (2005). Ant navigation: Priming of visual route memories. *Nature*, 438, 302-302.
- Harrison, J. F., Fewell, J. H., Stiller, T. M., & Breed, M. D. (1989). Effects of experience on use of orientation cues in the giant tropical ant. *Animal Behaviour*, 37, 869-871.
- Henquell, D., & Abdi, H. (1981). Influence respective des repères visuels et des repères chimiques dans l'orientation de *Formica polyctena* au cours de l'exploitation d'une source de nourriture. *Insectes Sociaux*, 28, 47-66.
- Hölldobler, B. (1980). Canopy orientation: A new kind of orientation in ants. *Science*, 210, 86-88.
- Jander, R. (1957). Die optische Richtungsorientierung bei den roten Waldameise *Formica polyctena*. *Zeitschrift für vergleichenden Physiologie*, 40, 162-238.
- Pastergue-Ruiz, I., Beugnon, G., & Lachaud, J. P. (1995). Can the ant *Cataglyphis cursor* (Hymenoptera: Formicidae) encode global landmark relationships in addition to isolated landmark goal relationships? *Journal of Insect Behavior*, 8, 115-132.
- Pratt, S. C., Brooks, S. E., & Franks, N. R. (2001). The use of edges in visual navigation by the ant *Leptothorax albipennis*. *Ethology*, 107, 1125-1136.
- Rosengren, R. (1971). Route fidelity, visual memory and recruitment behavior in foraging wood ants of the genus *Formica*. *Acta Zoologica Fennica*, 133c, 1-106.
- Rosengren, R. (1977). Foraging strategy of the wood ant *Formica polyctena*. II- Nocturnal orientation and dial periodicity. *Acta Zoologica Fennica*, 150, 1-30.
- Rosengren, R., & Fortelius, W. (1986). Ortstreue in foraging ants of the *Formica rufa* group. Hierarchy of orienting cues and long-term memory. *Insectes Sociaux*, 33, 306-337.
- Rosengren, R., & Pamilo, P. (1976). Effect of winter timber felling on behavior of foraging ants (*Formica rufa* group) in early spring. *Proceeding of the II IUSSI symposium, Warsaw*, 57-62.
- Salo, O., & Rosengren, R. (2001). Memory of location and site recognition in the ant *Formica uralensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology*, 107, 737-753.
- Sorvari, J., & Hakkarainen, H. (2004). Habitat-related aggressive behaviour between neighbouring colonies of the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Animal Behaviour*, 67, 151-153.
- Voss, C. (1967). Über das Formenschen der roten Waldameise (*F. rufa* Gruppe). *Zeitschrift für vergleichenden Physiologie*, 55, 225-254.
- Wehner, R. (2003). Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. *Journal of Comparative Physiology A*, 189, 579-588.

Recebido em 18 de outubro de 2007

Aceito em 9 de dezembro de 2007