

1 INTRODUÇÃO

As formigas surgiram há cerca de 100 milhões de anos (FERNÁNDEZ, 2003), quando a América do Sul e a África ainda estavam unidas. Os registros fósseis mais antigos desses insetos foram descobertos em depósitos sedimentares da Formação Santana, fronteira entre o Ceará e Pernambuco (CARLOS, 2008). Segundo o mesmo autor, cerca de 10 mil espécies são conhecidas atualmente, mas acredita-se que esse número deva dobrar com o aumento de pesquisas relacionadas à fauna encontrada nas copas das árvores e do folhígio de florestas tropicais.

As formigas são consideradas insetos sociais (eusociais), ou seja, realizam atividades complexas agrupadas em castas: fêmeas férteis (rainhas) e estéreis ápteras (operárias e soldados), e machos alados (reprodutores). Além disso, elas cooperam no cuidado dos jovens, havendo uma divisão reprodutiva do trabalho - indivíduos sem função reprodutiva trabalhando para o benefício dos férteis (SILVA e LOECK, 2006).

Elas são responsáveis por uma parcela significativa da reciclagem de nutrientes e aeração das camadas superficiais do solo. Algumas espécies mantêm associações simbióticas com plantas, protegendo-as contra a ação de herbívoros, fungos e outros insetos (CARLOS, 2008). Em contrapartida, outras formigas atacam folhas de plantas de grande porte, como de culturas de eucalipto, causando grandes perdas e danos econômicos (GALLO et al., 2002).

No início dos anos 70, Mariconi descreveu a ocorrência de 1.015 espécies de formigas, só no Brasil. Gonçalves (1961) e Della Lucia et al. (1993a) destacam, ainda, a ocorrência de 10 espécies e três subespécies taxonômicas de saúvas (gênero *Atta*), e de 20 espécies e nove subespécies de quenquéns (*Acromyrmex* spp.). Essas formigas são conhecidas como cortadeiras.

As formigas dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* se destacam como as principais pragas do território brasileiro. Ambas cortam e transportam pedaços vegetais, de plantas nativas e cultivadas, para dentro dos formigueiros onde, em câmaras especiais (denominadas painelas), são utilizados como substrato para o cultivo de um fungo simbiote, do qual se alimentam (LOECK e GRÜTZMACHER, 2001).

Elas causam danos às florestas implantadas, a exemplo de *Pinus* e de *Eucalyptus* (FERNANDES et al., 2007), especialmente nas fases de pré-corte e imediatamente após o plantio, ou no início da condução de brotação (BOARETTO e FORTI, 1997; UKAN, 2008).

Devido à preferência de determinadas formigas cortadeiras, nem todas as espécies vegetais são atacadas, mesmo estando em grande quantidade e próximas ao ninho. Umas atacam somente dicotiledôneas, outras cortam monocotiledôneas e algumas coletam os dois tipos de vegetais. “Provavelmente, a preferência por espécies vegetais esteja relacionada com a exigência nutricional do fungo *Leucoagaricus gongylophorus* Singer que cultivam” (BORBA, 2006).

Há muitas controvérsias entre os pesquisadores com relação à taxonomia adotada para a determinação adequada deste fungo simbiote. Muitos acreditam que o fungo tenha perdido a capacidade de frutificação ao longo de sua evolução associado às formigas cortadeiras. Porém, outros autores relatam práticas constantes de controle do crescimento micelial por parte das formigas, impedindo que a frutificação do fungo desestrua o ninho.

Existem muitos questionamentos em relação à formação desses basidiocarpos que são encontrados sobre a superfície de ninhos de cortadeiras, já que podem ser considerados contaminantes oportunistas numa ocasião de distúrbio da colônia de formigas (PANOCCA, 2001). Além disso, as tentativas de frutificação em laboratório são dificultadas, tanto pela velocidade de crescimento do fungo simbiote, quanto pela falha no desenvolvimento de estruturas imaturas provenientes do micélio vegetativo.

Deste modo, além do fornecimento de subsídios para estudos futuros, esta revisão bibliográfica buscou identificar os trabalhos realizados com as formigas cortadeiras, associadas aos seus fungos simbiotes, principalmente aqueles que visaram uma melhor elucidação dessa relação simbiótica, classificação e tentativas de frutificação do fungo em laboratório.

2 FORMIGAS CORTADEIRAS

As formigas cortadeiras situam-se dentro do Reino Animal, Filo Arthropoda, Classe Insecta, Ordem Hymenoptera, Subordem Apocrita, Superfamília Formicoidea, Família Formicidae, Subfamília Myrmicinae e Tribo Attini (GALLO et al., 2002). Segundo Loeck e Grützmacher (2001), este grupo de insetos é composto pelos gêneros *Atta*, *Acromyrmex*, e também por algumas espécies dos gêneros *Trachymyrmex*, *Sericomyrmex* e *Apterostigma*. A tribo Attini é encontrada somente na Região Neotropical e está distribuída entre o Sul da América do Sul e o Sul dos Estados Unidos (Apêndice A).

Formigas cortadeiras são aquelas que possuem o hábito de cortar as folhas e outras partes de vegetais que servem de substrato para o crescimento de um fungo simbiote, a fim de garantirem a sua sobrevivência (FISHER et al., 1994; CARLOS, 2008). O material cortado é transportado para o interior do formigueiro, para uma câmara exclusivamente destinada ao cultivo do fungo que serve de alimento para larvas e adultos (ANA, 2008). São os chamados “jardins de fungos” (Figura 1). Há uma simbiose obrigatória entre as formigas cortadeiras e estes fungos basidiomicetos (SILVA-PINHATI et al., 2005), de tal forma que nenhum dos parceiros sobreviveria isoladamente (BORBA, 2006).

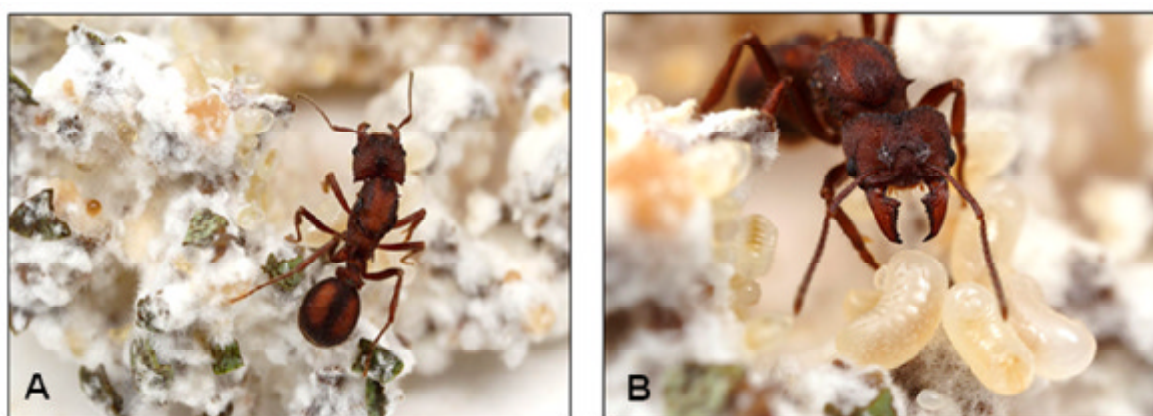


Figura 1 – *Atta* sp. e seu fungo simbiote: cuidado micelial (A) e com as formas jovens – larvas (B).

Fonte: MYRMECOS.NET, 2008.

A origem mutualística entre formigas cortadeiras attines e seus fungos simbiossantes tem sido abordada por alguns trabalhos. Mueller (2002) sugere que este grupo tenha surgido no início do Terciário (há 45-65 m.a.), superando a estimativa de 50 m.a., dada por Wilson (1971). Mueller *et al.* (2001), resumiram algumas hipóteses sobre a evolução dos sucessivos elementos da cultura de fungos pelas attines em dois modelos: 1 – o tradicional “primeiro o consumo”, no qual estágios iniciais desses fungos tenham se desenvolvido acidentalmente nos ninhos, se tornando parte da dieta das formigas e evoluindo, posteriormente, a capacidade de promover o cultivo desse microrganismo, seguida pela capacidade de transmiti-lo às gerações futuras; e 2 – o modelo alternativo “primeiro a transmissão”, no qual, inicialmente, as formigas não se alimentavam do fungo, mas eram utilizadas como dispersoras por esses microrganismos, seguido pela incorporação do fungo em sua dieta e, finalmente, surgindo a possibilidade de cultivá-lo e transmiti-lo ao longo das gerações.

A natureza exata dessa ancestralidade é de difícil inferência, dado o longo tempo decorrido e intensa diversificação do táxon, desde a origem dos attines (MUELLER, 2002). Além disso, não existe nenhum estágio intermediário de interação, sugerindo transitoriedade e não-obrigação dessa associação mutualística. Possivelmente, também tenha ocorrido uma rápida transição da formiga “coletora-caçadora” ancestral para a derivada, cultivadora de fungos (BRANDÃO e MAYHÉ-NUNES, 2007).

No momento que identificam uma fonte de material verde na qual tenham interesse, as formigas carregadeiras efetuam o corte e retornam ao ninho, batendo seus abdomens no solo e depositando um feromônio marcador de trilha a intervalos regulares de 2 ou 3 mm. Então, as outras operárias detectam o carreiro, tateando o solo com as antenas, até o local de coleta e retornam ao ninho repetindo a marcação, a fim de reforçar o caminho. Esta substância odorífera é insolúvel na água, sendo que a atividade de “baldear” folhas continua mesmo em solo molhado e durante as chuvas leves (MARICONI, 1979). Algumas espécies de formiga são bastante restritas na utilização somente de mono ou dicotiledôneas, o que indica a possibilidade de existir variabilidade genética entre os fungos que cultivam para seu alimento (BORBA, 2007).

Elas causam grandes prejuízos à agricultura brasileira, pelo fato de atacarem praticamente todas as plantas cultivadas e estarem disseminadas por todo o território nacional, efetuando sua ação predadora durante todo o ano (LOECK e GRÜTZMACHER, 2001). Em função de sua importância econômica no Brasil, as principais pesquisas e publicações sobre formigas cortadeiras estão concentradas nos gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, conhecidos popularmente pelas denominações de saúvas e quenquéns (ZANETTI, 2003; NILTON, 2008) (Figura 2). Seus ninhos podem conter centenas de painéis subterrâneos (a exemplo de *Atta*), a maioria delas preenchidas com jardins de fungos (PAGNOCCA, 2001).

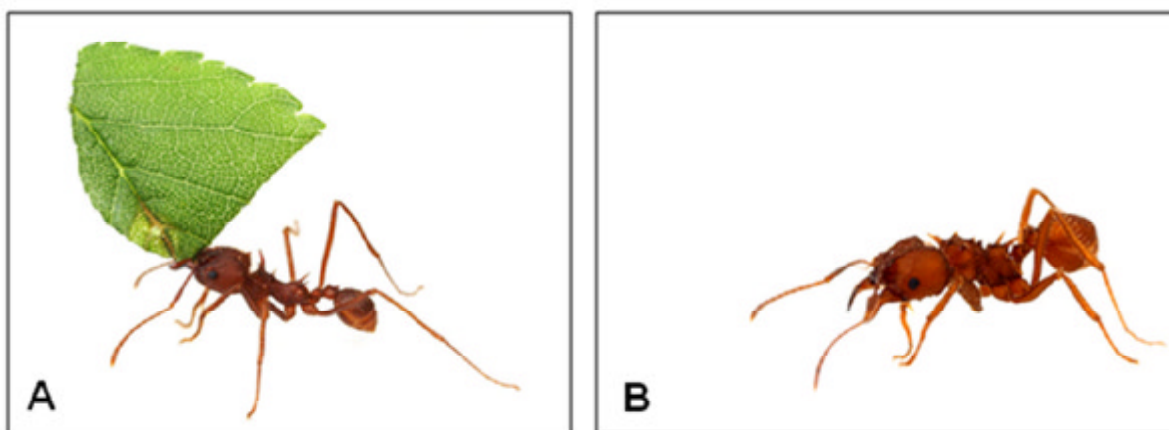


Figura 2 – Formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* (saúvas) (A) e *Acromyrmex* (quenquéns) (B). Insetos-praga de grande importância na agricultura brasileira. Fonte: MYRMECOS.NET, 2008.

Espécies do gênero *Atta* podem desenvolver ninhos grandes e possuir operárias com alto grau de polimorfismo (CHERRETT et al., 1989) (Figura 3). Em saúvas, a diferenciação morfológica entre as operárias é bem mais visível do que nas quenquéns. Ambos os tipos de formigas cortadeiras apresentam castas permanentes e temporárias. As últimas, constituídas pelos alados, são responsáveis pela revoada ou vôo nupcial. Os machos alados, comumente denominados “bitus”, têm vida curta e morrem logo após fecundar as fêmeas aladas. Estas, por sua vez, são conhecidas vulgarmente como “içás”, “rainhas” ou “tanajuras”. Numa casta permanente, a exemplo de *Atta* (saúvas), encontramos uma fêmea áptera (rainha), fundadora do saúveiro e

responsável pela reprodução da colônia de formigas, e, também, as inúmeras operárias, encarregadas de diversas tarefas na colônia (DELLA LUCIA et al., 1993b) – jardineiras, generalistas, forrageadoras e soldados (GALLO et al., 2002).

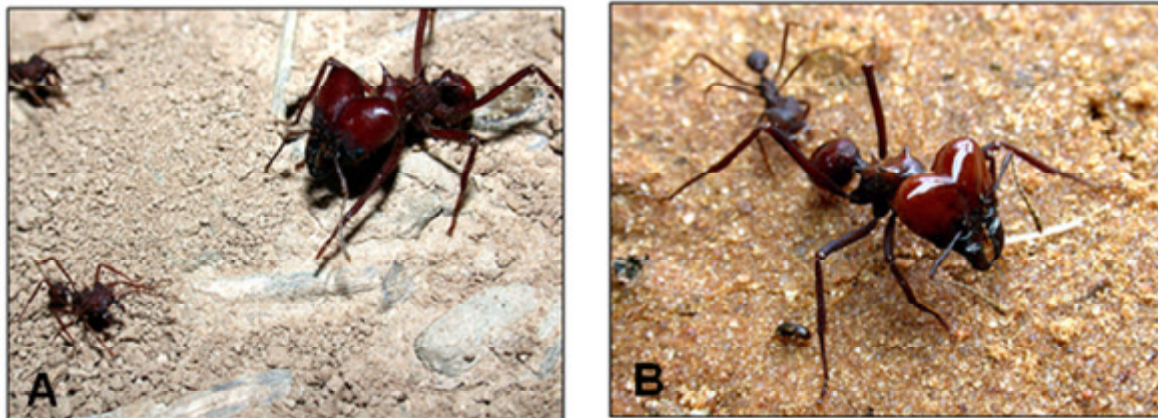


Figura 3 – Polimorfismo entre formigas do gênero *Atta* spp.: as maiores representam soldados de *A. vollenweideri* (A) e *A. laevigata* (B).

Fonte: MYRMECOS.NET, 2008.

Ao longo da história política, econômica e cultural do Brasil, a preocupação com as formigas cortadeiras sempre foi uma constante. Alguns historiadores sugerem que o nomadismo dos índios na América do Sul, em sua parte meridional, tenha ocorrido por causa das próprias saúvas que atacavam suas lavouras. Assim, sem saber como combatê-las, deslocavam-se para outros locais (CALIL e LINK, 2000).

Desde o século XVI as formigas cortadeiras têm sido relatadas e descritas por naturalistas, cronistas e jesuítas, no Brasil. No livro “As Saúvas” (MARIONI, 1970) podem ser encontrar vários relatos que demonstram como a preocupação com as formigas cortadeiras é antiga:

- Em 1560, José de Anchieta foi, ao que parece, um dos primeiros a alertar sobre o ataque de saúvas no Brasil: “...das formigas, porém, só parecem dignas de menção as que estragam as árvores; as chamadas içás têm a cor arruivada, abrem grandes buracos no chão e quando esmagadas cheiram a limão”;

- o Marechal José Arouche de Toledo Rondon, em 1788, descreve a angústia e dificuldade do homem do campo em controlar as formigas vermelhas (saúvas), dizendo que só elas comem mais pastagens que o próprio gado;

- à Saint'Hilaire, que percorreu o Brasil no período de 1816 a 1822, é atribuída a seguinte frase: "Ou o Brasil mata a saúva, ou a saúva mata o Brasil". Entretanto, em 1979, Mariconi ressalta que há dúvidas se realmente esta frase tenha sido proferida por este naturalista francês.

Na tentativa de minimizar os danos destes insetos às plantas nativas e cultivadas, foram desenvolvidos métodos de controle culturais, mecânicos, biológicos e químicos (inseticidas de origem sintética), sendo que este último geralmente age de maneira indiscriminada contra todos os insetos, inclusive os benéficos (FERNANDES et al., 2002).

Somente nas últimas décadas o controle biológico tem recebido a atenção dos pesquisadores, principalmente devido aos movimentos de preservação ambiental. Wilcken e Berti Filho (1994) ressaltam que este tipo de controle, uma vez adotado, traria soluções permanentes no combate às formigas, em contraste ao químico, no qual há obrigatoriedade de reaplicações periódicas no ambiente. Mesmo assim, este método não acompanhou o desenvolvimento de produtos químicos, por não apresentarem soluções rápidas e eficientes de controle, aos olhos dos consumidores.

Segundo Almeida (1979), a fecundação da "içá" (fêmea fértil e alada de sauveiros adultos) ocorre em pleno vôo, no período da revoada, estando o formigueiro no seu 38º mês de vida. O autor destaca a importância dos inimigos naturais (tamanduá, aves e outros insetos) no controle biológico dessas formigas. Caso não ocorresse a ação dos animais silvestres, mesmo admitindo-se a mortandade de 99,95% das içás que ocorre naturalmente após a construção da panela inicial, teríamos nesta área o aparecimento de 50.000 novos formigueiros adultos, derivados de uma única revoada. Ele ainda conclui que "o combate químico deve ser aplicado de forma preventiva e não curativa, bloqueando o ciclo biológico das saúvas antes do surgimento das formas reprodutoras".

Nota-se também, que em áreas utilizadas para o cultivo de monoculturas, com grande oferta de um mesmo tipo vegetal, ocorre uma maior concentração de formigueiros. Nas áreas de solo São Pedro (Santa Maria, RS), ocupadas com pastagens nativas permanentes, por exemplo, Calil e Link (2000) verificaram uma densidade média de um (1) sauveiro/ha, enquanto que, naquelas ocupadas com agricultura convencional, a densidade foi variável, até um máximo de 60 sauveiros/ha.

Nos últimos anos, a genética e a biologia molecular ampliaram significativamente as pesquisas com insetos, visando sua utilização como modelos biológicos. Porém, de acordo com Bacci Junior (2007), poucos trabalhos têm focalizado as formigas como importante fonte de informações sobre as origens das associações simbióticas, ou ainda os mecanismos genéticos, evolutivos e moleculares que permeiam estas interações, se preocupando apenas com a origem e filogenia destes insetos. Faltam, também, trabalhos que visem a caracterização dos mecanismos moleculares envolvidos na cooperação e ontogênese de diferentes castas de formigas.

Muitos trabalhos que buscaram identificar os efeitos de extratos de plantas sobre as formigas, ou sobre o crescimento de seus fungos simbiotes, têm sido realizados. Souza-Silva e Zanetti (2007) utilizaram-se do extrato pirolenhoso (subproduto da carbonização da madeira extraído de fornos de carvão vegetal) sobre mudas de eucalipto e observaram um aumento no forrageamento de *Atta sexdens rubropilosa*, com ou sem chance de escolha, atuando como um estimulante. Neste trabalho, também puderam constatar que solos tratados com 100% da adubação recomendada para o plantio das mudas sofrem maior atividade de corte pelas formigas, devido a uma melhor qualidade no desenvolvimento da planta e oferta de nutrientes. Ou seja, *Atta sexdens rubropilosa* é uma espécie capaz de reconhecer diferentes substratos e selecionar os que podem suprir as deficiências nutricionais da colônia.

2.1 GÊNERO *Acromyrmex*

O gênero *Acromyrmex* é próprio da América, sua distribuição começa na Califórnia (Estados Unidos), seguindo pelo México e continuando pela América Central e por todos os países da América do Sul (exceto Chile), até a

Patagônia (Argentina). Ocorre também em Cuba e Trinidad Tobago (NILTON, 2008).

Na Zona Sul do Estado do Rio Grande do Sul, Gusmão e Loeck (1999) encontraram, no período de setembro de 1994 a março de 1995, formigas cortadeiras das espécies *Acromyrmex heyeri* Forel, 1899, *Acromyrmex lundii* (Guérin, 1838), *Acromyrmex ambiguus* Emery, 1887, *Acromyrmex striatus* (Roger, 1863), *Acromyrmex crassispinus* Forel, 1909, *Acromyrmex laticeps* Emery, 1905 e *Acromyrmex lobicornis* Emery, 1887. Além disso, puderam constatar que existe relação entre as espécies encontradas com sistemas de cultivo, local de forrageamento e nidificação.

Muitas pessoas confundem as quenquéns com as saúvas. Para diferenciá-las basta observar o número de pares de espinhos presentes no mesossoma. As saúvas (*Atta*) apresentam três pares de espinhos e as quenquéns (*Acromyrmex*) quatro (ou mais) pares. Além disso, as operárias são polimórficas (tamanho varia de 2,0 a 10,5 mm) e a coloração também se diferencia dentro de um mesmo ninho. Segundo Ana (2008) a biologia das quenquéns ainda é pouco conhecida.

A revoada das formigas aladas do quenquenzeiro ocorre de maneira programada, ou seja, de um formigueiro emergem apenas indivíduos de um dos sexos, enquanto ocorre a saída do sexo oposto de um outro ninho que esteja próximo, para que, então, ocorra o vôo nupcial (LOECK e GRÜTZMACHER, 2001 apud DIEHL-FLEIG, 1995). De acordo com Loeck e Grützmacher (2001) este fenômeno ocorre com a presença de pequenos grupos voando próximos ao formigueiro-mãe, entre árvores ou áreas mais abertas, justificando o fato de serem encontradas sempre as mesmas espécies de formigas em uma determinada área. Mais de uma fêmea pode ser responsável pela fundação de um novo ninho, o que lhes confere vantagens em relação à rapidez na construção da câmara inicial e redução da pressão predatória sobre as formigas fundadoras.

As espécies do gênero *Acromyrmex* apresentam colônias menores e mais abundantes, comparadas às saúvas, e são difíceis de serem localizadas sob a vegetação ou restos de colheita florestal, o que contribui para aumentar a sua importância como praga (ZANETTI et al., 2003).

3.2 GÊNERO *Atta*

As saúvas são as representantes do gênero *Atta*. Ocorrem na América, entre os paralelos 33° Norte e 33° Sul. Sua distribuição vai do sul dos Estados Unidos até o norte da Argentina. Assim, não são encontradas na Europa, Ásia, África e Oceania (MARICONI, 1979). Não há saúvas no Chile, em algumas ilhas das Antilhas e no Canadá, sendo que no Brasil não foi registrada a presença desses insetos apenas na ilha de Fernando de Noronha (GALLO et al., 2002).

Dentre as 10 mil espécies conhecidas da família Formicidae, 190 pertencem à tribo Attini e 15 delas são saúvas. No imaginário popular, formiga cortadeira é sinônimo de "comedora de folhas". No entanto, não são capazes de comê-las, mas sim as cortam, para que, dentro do formigueiro, possam cultivar os fungos dos quais se alimentam (CALDAS, 2007). Elas obtêm uma completa e balanceada dieta a partir do fungo associado, mas também ocorre a ingestão da seiva no momento do corte das folhas (PAGNOCCA, 2001). Além disso, elas podem ser classificadas como herbívoros dominantes em muitos ecossistemas, exatamente por ocuparem posição de destaque entre as pragas agrícolas (HEBLING, 1994).

Para o Brasil, Mariconi (1979) cita 9 espécies de saúvas, sendo que uma é dividida em 3 subespécies: "saúva matapasto" *Atta bisphaerica* Forel, 1908, "saúva parda" *Atta capiguara* Gonçalves, 1944, *Atta goiana* Gonçalves, 1942 (conhecidas por não causarem danos às culturas florestais); e "Saúva-da-mata" *Atta cephalotes* L., 1758, "Saúva-de-vidro" ou "saúva-cabeça-de-vidro" *Atta laevigata* Fred. Smith, 1858, "Saúva-do-sertão-do-Nordeste" *Atta opaciceps* Borgmeier, 1939, "Saúva preta" *Atta robusta* Borgmeier, 1939, "Saúva limão sulina" *Atta sexdens piriventris* Santschi, 1919, "Saúva limão" *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908, "Formiga-da-mandioca" *Atta sexdens sexdens* L., 1758 e Saúva *Atta vollenweideri* Forel, 1839 (que atacam as essências florestais).

Depois de fecundada (média de seis machos para cada fêmea), a "Içá" cai no solo, arranca suas asas (Figura 4A), e começa a cavar um túnel para fundar um novo saueiro (Figura 4B). Após o segundo dia de escavação, a rainha regurgita a pelota de fungo que foi retirada do formigueiro-mãe, antes da revoada (MARICONI, 1970).

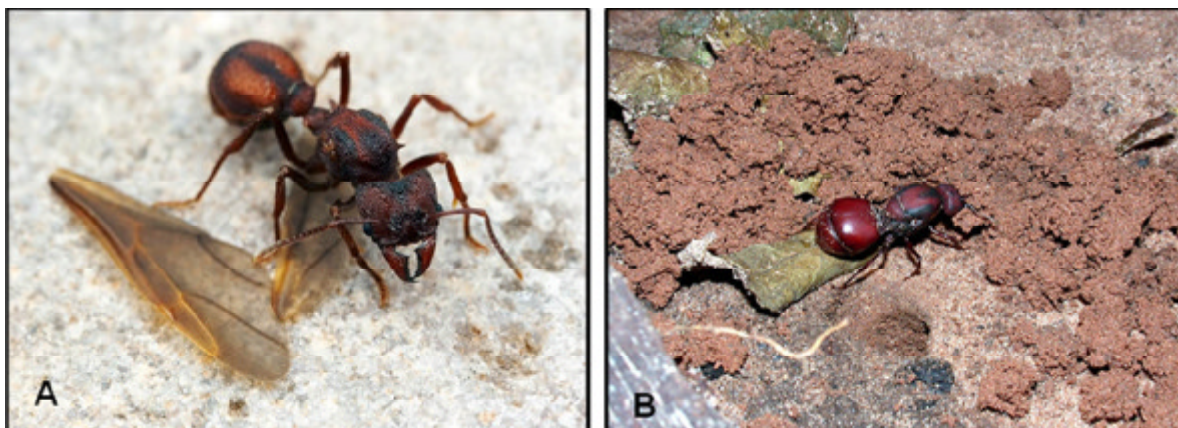


Figura 4 – Fêmeas recém-fecundadas: *Acromyrmex* arrancando suas asas, após vôo nupcial (A) e *Atta* fundando um novo formigueiro (B).

Fonte: MYRMECOS.NET, 2008.

A longevidade de uma rainha de saúva pode chegar a 22 anos, aproximadamente (LOECK, 2007). O autor acompanhou o período de vida de uma rainha de *Atta sexdens piriventris*, mantida em formigueiro sob condições artificiais em laboratório da Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel da Universidade Federal de Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil, durante o período compreendido entre setembro de 1985 a março de 2007.

4 FUNGO SIMBIONTE

O fungo cultivado pelas formigas cortadeiras da Tribo Attini pertence ao grupo dos Basidiomycota, representados aproximadamente por 22.300 espécies. Apresentam estruturas típicas, como: basídio (responsável pela produção dos basidiósporos - esporos) (figura 6), parede celular com quitina e hifas com septos perfurados. A maioria possui vida livre (terrestres), poucos são simbióticos (líquens) ou parasitas, e algumas espécies ainda se adaptaram ao ambiente aquático. São representados pelos cogumelos comestíveis e venenosos, alguns fitopatógenos (ferrugens e carvões) e leveduras (FREDGARDSON, 2008).

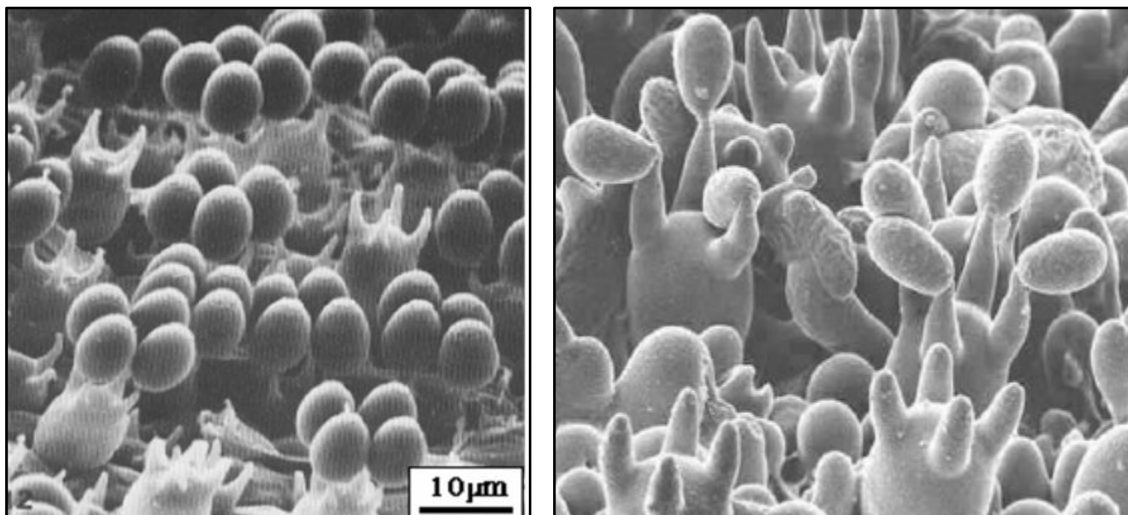


Figura 6 - Himênio de fungos basidiomicetes, mostrando a estrutura do basídio sustentando os basidiósporos.

Fonte: TOLWEB, 2008; JIM, 2008.

Segundo Vasconcelos e Fowler (1990), a associação simbiótica estabelecida entre as formigas e os fungos que cultivam resulta no seu sucesso ecológico na natureza. Muito embora Belt, em 1874, ter registrado a simbiose obrigatória entre estas formigas e o fungo, os estudos continuam incessantes, atualmente, nas buscas relacionadas com os aspectos evolutivos, comportamentais, nutricionais e bioquímicos envolvidos nessa interação. Apesar disso, poucos estudos realizados com estes fungos obtiveram êxito, tendo como principal razão a dificuldade de sua identificação.

Este fungo simbiote ainda não tem uma taxonomia claramente definida e aceita entre os especialistas, devido à ausência de frutificação sob condições de laboratório (BORBA, 2006). Além disso, eles apresentam baixa velocidade no crescimento e compartilham o substrato com diferentes microrganismos oportunistas, dificultando ainda mais as pesquisas realizadas (SILVA-PINHATI et al., 2005).

De acordo com Fisher et al., 1994, o fungo é mantido livre de contaminações pelas operárias graças a um antibiótico natural (“Myrmicacin”) que é secretado pelas formigas e que inibe o crescimento de muitos fungos de solo (*Penicillium* spp.) e de plantas (*Cladosporium* e *Alternaria* spp.).

Tradicionalmente, a identificação de fungos baseia-se na morfologia dos órgãos reprodutivos. Para o fungo simbiote das formigas cortadeiras não se tem observado a produção de esporos ao nível de campo e de laboratório, e acredita-se que eles tenham se adaptado às diferentes condições de meio oferecidas pelas formigas (BORBA, 2007).

Muitos pesquisadores acreditam que, ao longo de sua evolução associado às formigas, este fungo perdeu a capacidade de reprodução sexuada. Uma das teorias existentes, sugerida por Mueller, Rehner e Schultz (1998), é que teria ocorrido uma degeneração dos genes responsáveis pela formação de basidiósporos ao longo do tempo, devido à propagação destes fungos em forma de clones, pelas formigas. Outro motivo seria o grande controle efetuado por parte das formigas dos estágios iniciais de desenvolvimento das estruturas reprodutivas do fungo e pelo fato de atacarem os basidiomas imaturos (quando conseguem se desenvolver), inclusive para utilizá-los como alimento (FISHER, 1994). Borba (2006) também destaca que “a formação de basidiocarpos são encontrados com muito pouca frequência, de forma anômala e não como parte do ciclo de vida normal desses fungos”.

Até o momento, os estudos taxonômicos em nível de Filo foram difíceis, o que sugere maiores dificuldades ainda em níveis mais específicos. Powell e Stradling (1986) testaram interações entre linhagens isoladas de *Atta sexdens*, *Atta cephalotes*, *Acromyrmex octospinosus* e *Trachymyrmex urichi* e concluíram que estas formigas cultivam a mesma espécie de fungo.

Na tentativa de superar as dificuldades da taxonomia tradicional foram realizadas descrições de estruturas do micélio por Angeli-Papa e Eymé (1985) de *Atta*, *Acromyrmex* e *Trachymyrmex*, e por Brancher (1993) do gênero *Acromyrmex* e estudos moleculares (Chapela et al., 1994; Hinkle et al., 1994 e Mueller et al., 1998) cujos resultados serviram apenas para comprovar que os fungos cultivados pelos Attini são basidiomicetes.

Mueller (2002), após relatar todas as ocorrências de basidiomas encontrados em ninhos de *Atta* e *Acromyrmex*, considerou que ambas as espécies cultivam o mesmo fungo, o que também concluíram Silva-Pinhati et al. (2004) após avaliarem o DNA ribossomal e espaçadores gênicos de diferentes linhagens de fungos pertencentes a estes dois gêneros.

A nomenclatura desses fungos sempre gerou muitas divergências entre os autores. Möller (1893) descreveu basidiomas de ninhos de *Acromyrmex* como sendo *Rozites gongylophora*. A indução da formação de basidiomas de fungos de attines realizada por Weber (1957), e avaliada por Heim (1957), os nomeou como *Leucoagaricus gongylophorus*. Da mesma forma, Singer (1986) ao analisar todas as descrições realizadas até então confirmou essa última hipótese, passando a ser a nomenclatura mais utilizada atualmente pelos pesquisadores da área. Mesmo assim, Muchovej, Della Lucia e Muchovej (1991) descreveram basidiomas de *Atta sexdens* e *Atta cephalotes* como sendo *Leucoaricus weberi*.

Trabalhos realizados por Loeck et al. (2000) mostraram diferentes respostas dos fungos cultivados por diferentes espécies de *Atta* e *Acromyrmex*, em relação aos meios de cultivo e pH's, evidenciando um processo co-evolutivo entre fungo e formigas. Com o objetivo de verificar diferenças genotípicas em fungos cultivados por *Atta* e *Acromyrmex*, na impossibilidade da obtenção de esporos, utilizou-se a técnica de análise do DNA com marcadores moleculares utilizada para diferenciar genótipos de várias espécies de plantas (Welsh e McClelland, 1990; Williams et al., 1990; Oliveira et al., 1996), assim como Meyer et al. (1991), que caracterizaram fungos filamentosos através de microsátélites e, mais recentemente, Mueller, Rehner & Schultz (1998) usaram técnicas de AFLP's (Amplified Fragment Length Polymorphism) para investigar diferenças entre fungos também cultivados por *Atta* e *Acromyrmex*.

Vários trabalhos com extratos de plantas para verificar o efeito sobre o desenvolvimento do fungo simbiote também têm sido realizados. Borba (2005) avaliou o crescimento do fungo simbiote *L. gongylophorus*, cultivado pela formiga *Acromyrmex heyeri*, em diferentes meios de cultura, sendo que o maior diâmetro e peso seco foram observados quando cultivado no meio de cultura contendo farelos de arroz e de trigo na sua composição.

Borba (2006) induziu o crescimento do fungo de *Acromyrmex ambiguus*, *A. crassispinus*, *A. heyeri* e *A. lundii* em meios de cultura acrescidos de melão e de extratos de azevém (*Lolium multiflorum* Lam.), de tifa (*Typha angustifolia* L.) e de formiga (*Atta sexdens piriventris*). O meio de cultura desenvolvido por Pagnocca et al. (1990) proporcionou melhor desenvolvimento

do fungo daquelas formigas. Nesse sentido, esse resultado corresponde aquele encontrado no trabalho de Loeck et al. (2004), no qual, avaliando quatro diferentes meios de cultura (Pagnocca, M&S, V₈ juice ágar e Celulose-asparagine) sobre o crescimento do fungo de *Atta sexdens piriventris* e *A. heyeri*, observaram que, para ambas as espécies, o meio Pagnocca apresentou maior crescimento micelial.

Em continuidade a este trabalho, Borba (2006), expôs diferentes isolados de fungos de diferentes attines oriundos de locais distintos à luz ultravioleta e realizou pareamentos entre estes fungos, para verificar a ocorrência de heterocariose. Neste trabalho pôde ser constatada a grande variabilidade na morfologia dos fungos das diferentes espécies que o cultivam, e que a exposição à radiação de luz UV, além de alterar a coloração e margem das colônias, produziu isolados mais dissimilares comparados aos não submetidos a este teste. Estas análises foram realizadas ainda através da técnica de AFLP, que também verificou a diferença genética de isolados de fungos que foram pareados e, posteriormente, constatada a ocorrência de heterocariose.

5 TENTATIVAS DE FRUTIFICAÇÃO EM LABORATÓRIO

Um dos maiores problemas relacionados aos jardins de fungos que são cultivados pelas formigas cortadeiras sempre foi elucidar as raras ocasiões em que o estado sexual (basidioma) é encontrado associado a ninhos com distúrbios ou abandonados, e se estas frutificações correspondem, de fato, ao mesmo fungo simbiote cultivado pelas operárias no interior das câmaras (FISHER, 1994). Esporóforos de fungos coletados de ninhos de formigas cortadeiras têm sido classificados dentro de diferentes gêneros e espécies (PAGNOCCA, 2001).

Fisher et al. (1994) e Pagnocca et al. (2001) citam Möller (1893), que descreveu o isolamento do fungo simbiote a partir de vários ninhos de attines, associando o gongilídio presente na parte vegetativa do micélio com o basidioma formado, nomeando-o *Rozites gongylophora*.

Frutificações também foram observadas *in vitro* por Weber (1957, 1966), relatando que o fungo associado com *Cyphomyrmex costatus* pertencia ao gênero *Lepiota* e, um outro, isolado de um ninho de *Apterostigma mayrii*, foi determinado como sendo do gênero *Auricularia*. De acordo com Mueller, Rehner e Scultz (1998), o fungo cultivado pelas formigas cortadeiras pertencem à família Lepiotaceae, e North, Jackson e Howse (1997) acrescentam que o corrente nome dado à sua forma perfeita é *Leucoagaricus gongylophorus*.

Bononi, Autori e Rocha (1981) observaram uma frutificação a partir de um ninho de *Atta sexdens rubropilosa* (em laboratório), e o identificaram como sendo *Leucoprinus gongylophorus*. Dez anos depois, Muchovej, Della Lucia e Muchovej (1991) também relataram a formação de basidioma em ninhos dessa mesma espécie, em laboratório. Porém, o fungo foi nomeado *Leucoagaricus weberi*. Atualmente, muitos pesquisadores têm adotado o nome proposto por Singer, em 1986: *Leucoagaricus gongylophorus*.

O desenvolvimento do corpo de frutificação é favorecido pela ausência de manutenção do crescimento micelial vegetativo por parte das formigas cortadeiras, provavelmente devido a um distúrbio no ninho ou morte da rainha (PAGNOCCA, 2001 apud WEBER, 1966, 1983). Seguindo esse mesmo raciocínio, Fisher et al. (1994), em seu trabalho desenvolvendo o fungo de formigas da espécie *Atta cephalotes* em laboratório, sugere que uma mudança súbita nas condições do ninho foi o responsável pelo declínio da influência da rainha sobre as operárias. Esta condição proporcionou o desenvolvimento de estruturas mais maduras do fungo, a partir do micélio vegetativo, pela falha das formigas em controlar os estágios iniciais à formação do corpo de frutificação. Poucas semanas após o desenvolvimento do último corpo de frutificação (determinado como sendo *L. gongylophorus* em laboratório, foi constatada a morte da rainha.

Ainda neste trabalho, o mesmo autor relata que as tentativas de desenvolver o número reduzido de basidiósporos e basidiocárpos imaturos encontrados não obtiveram êxito. Além disso, as formigas também utilizavam como alimento a estrutura himenal, antes mesmo da maturação dos basidiósporos, talvez por representar uma forma concentrada dos gongilídeos.

Através da utilização da tecnologia RAPD - Polimorfismo de DNA Amplificado ao Acaso (Random Amplified Polymorphic DNA) - Pagnocca et al.,

2001, comparou o material genético de partes vegetativas do fungo simbiote de *Acromyrmex hispidus fallax* e dos corpos de frutificação encontrados na superfície do ninho dessas cortadeiras (encontrado no jardim de uma residência no interior de São Paulo, Brasil). Foi constatado, através de marcadores moleculares, que o micélio era compatível com os basidiocarpos e determinados também como sendo *Leucoagaricus gongylophorus* (Möller) Singer.

6 CONCLUSÃO

As formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* constituem importantes modelos biológicos para estudos sobre a origem das associações simbióticas, como também para um melhor entendimento com relação aos mecanismos genéticos, evolutivos e moleculares que permeiam essas interações. Além, disso estas formigas se destacam como uma das principais pragas do território brasileiro, principalmente para áreas cultivadas.

A parceria do fungo simbiote com as attines, de alguma maneira ocasionou a perda de sua capacidade reprodutiva sexuada, através da formação de basidiósporos. Essa associação, também comprometeu a autonomia quanto ao seu desenvolvimento e dispersão no ambiente, forçando a adaptação desses microrganismos às diferentes condições do meio fornecido pelas formigas.

Existem muitas divergências entre os trabalhos que visaram a frutificação e caracterização taxonômica desses fungos, pois muitos autores se basearam apenas nas características morfológicas das frutificações, que ocasionalmente conseguiram se desenvolver no ambiente externo ou daquelas que, *in vitro*, permaneceram imaturas, gerando as mais variadas denominações.

O campo de pesquisa com estes basidiomicetes ainda é amplo, se considerarmos as possibilidades de trabalhos que ainda podem ser realizados, através da utilização de técnicas de análises moleculares ou mesmo de modelos alternativos que possibilitem novos avanços no conhecimento e visem melhor elucidação de problemas até então corriqueiros nesta área.

REFERÊNCIAS

ALMEIDA, A.F. Aspectos biológicos no controle das saúvas. **IPEF – Instituto de Pesquisa e estudos Florestais**. Circular técnica, n.78, nov. 1979.

ANA E.C.F. **Pragas online** – Formigas cortadeiras. Disponível em: <http://www.pragas.com.br/pragas/formiga/formiga_cortadeira.php> Acesso em: 17 set. 2008.

ANGELI-PAPA, J.; EYMÉ, J. Les champignons cellulaires par les fourmis Attinae. Évolution des structures cellulaires au cours Du développement. **Annales des Sciences Natureles**, Botanique, Paris, v.7, n.13, p.103-129, 1985.

BACCI JUNIOR, M. Formigas como modelo de estudo em biologia molecular. **Biológico**, São Paulo, v.69, supl. 2, p.173-176, 2007.

BELT, T. **The naturalist on Nicaragua**. London: E. Bumpus, 1874.

BOARETTO, M.A.C.; FORTI, L.C. Perspectivas no controle de formigas cortadeiras. **Série Técnica IPEF**, v. 11, n. 30, p. 31-46, maio 1997.

BONONI, V.L.R.; AUTUORI, M.; ROCHA, M.B. *Leucoprinus gongylophorus* (Möller) Heim, o fungo do formigueiro de *Atta sexdens rubropilosa* Forel. **Rickia**, v.9, p.93-97, 1981.

BORBA, R. S. et al. Crescimento do fungo simbiote de formigas cortadeiras cultivado em diferentes meios de cultura. In: CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA, 14, 2005, Pelotas. **Anais do ...** Pelotas, 2005. 1 CD-ROM.

_____. et al. Crescimento do fungo simbiote de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* em meios de cultura com diferentes extratos. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 36, n. 3, p. 726, maio-jun. 2006.

_____. et al. Polimorfismo do fungo simbiote de formigas cortadeiras submetido à luz ultravioleta. **Ciência Rural**, v.37, n.5, set-out, 2007.

BRANCHER, N. **Avaliação eletroforética e morfológica do fungo cultivado pelas formigas cortadeiras dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex***. 1993. 58f. Dissertação (pós-graduação em Agronomia – área de concentração em Fitossanidade), Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas.

BRANDÃO, C. R. F., MAYHÉ-NUNES, A. J. A phylogenetic hypothesis for the *Trachymyrmex* species groups, and the transition from fungus-growing to leaf-cutting in the Attini. In SNELLING, R. R., B. L. FISHER, AND P. S. WARD. Advances in ant systematics (Hymenoptera: Formicidae): homage to E. O. Wilson – 50 years of contributions. *Memoirs of the American Entomological Institute*, v.80, 2007, p.72-88.

CALDAS, C. Formigas e plantas: troca de favores e benefícios mútuos. **Ciência e Cultura**. São Paulo, v.59, n.4, p.12-13, 2007.

CALIL, F.N.; LINK, D. Distribuição geográfica da formiga saúva-limão-sulina, *Atta sexdens piriventris*, no município de Santa Maria, RS. In: CONGRESSO FLORESTAL ESTADUAL DO RIO GRANDE DO SUL, 8, 2000, Nova Prata. **Anais do...**, Nova Prata, 2000.

CARLOS R.F.B. **Formigas**. Disponível em:

<http://www.scipione.com.br/educa/galeria/10_for/index.htm> Acesso em: 19 set. 2008.

CHAPELA, I.H. et al. Evolutionary history of symbiosis between fungus growing ants and their fungi. **Science**, v.266, p.1691-1694, 1994.

CHERRET, J.M.; POWELL, R.J.; STRADLING, D.J. The mutualism between leaf-cutting ants and their fungus. In: WILDING, N.; COLLINS, N.M.; HAMMOND, P.M.; WEBER, J.F. **Insect-fungus interactions**. Academic Press, San Diego, New York, Berkeley, Toronto and Tokio, 1989. p.92-120.

DELLA LUCIA, T.M.C.; FOWLER, H.G.; ARAÚJO, M. Espécies de formigas cortadeiras no Brasil. In: DELLA LUCIA, T.M.C. **As formigas cortadeiras**. Viçosa, MG, Sociedade de Investigações Florestais, 1993. p.43-53.

_____; FOWLER, H.G.; ARAÚJO, M. Castas de formigas cortadeiras. In: DELLA LUCIA, T.M.C. **As formigas cortadeiras**. Viçosa, MG, Sociedade de Investigações Florestais, 1993. p.43-53.

FERNANDES, J.B. et al. Extrações de óleos de sementes de citros e suas atividades sobre a formiga cortadeira *Atta sexdens* e seu fungo simbiote. **Química Nova**, v.5, n.6B, p.1091-1095, 2002.

FERNANDES, J.B. et al. O futuro dos produtos naturais no controle de formigas. **Biológico**, São Paulo, v.69, supl.2, p.221-224, 2007.

FERNÁNDEZ, F. **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 2003.

FISHER, P.J.; STRADLING, D.J.; PEGLER, D.N. Leaf cutting ants, their fungus gardens and the formation of basidiomata of *Leucoagaricus gongylophorus*. **Mycologist**, v.8, p.128-131, ago. 1994.

FREDGARDSON M. **Reino fungi – divisão basidiomycota**. Disponível em: <http://www.ccaa.ufma.br/fredgardson/basidiomycota_alunos.pdf> Acesso em: 05 nov. 2008.

GALLO, D. (*in memoriam*) et al. **Entomologia agrícola**. v.10. Piracicaba, SP: FEALQ, 2002.

GONÇALVES, C.R. O Gênero *Acromyrmex* no Brasil. **Studia Ent.**, Petrópolis, v.4, n.1-4, p.113-180, 1961.

GUSMÃO, L.G.; LOECK, A.E. Distribuição geográfica de formigas cortadeiras do gênero *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) na Zona Sul do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Agrociência**, v.5, n.1, p.64-67, jan.-abril, 1999.

HEIM, R. A propos du *Rozites gongylophora* A. Möller. **Revue de Mycologie**, v.22, p.293-299, 1957.

HEBLING, M.J.A et al. Derivados de plantas tóxicas como alternativa potencial para o controle de formigas cortadeiras. In: CURSO DE ATUALIZAÇÃO NO CONTROLE DE FORMIGAS CORTADEIRAS, 3, 1994, São Paulo. **Anais do...**, São Paulo, 1994. p.8-10.

HINKLE, G. et al. Phylogeny of the attine fungi based on analysis of small subunit ribosomal RNA gene sequences. **Science**, v.226, p.1695-1697, 1994.

JIM D. **The Microbial World** - Basidiomycota: activities and lifestyle. Disponível em:

<<http://www.biology.ed.ac.uk/research/groups/jdeacon/microbes/basidio.htm>>

Acesso em: 01 nov. 2008.

LOECK, A.E. et al. Growth of fungus cultivated by cutting ants on Murashige & Skoog nutrient solution in different pH. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF ENTOMOLOGY, 21, 2000, Fóz do Iguaçu. **Abstracts of...** Londrina, PR: Embrapa Soja, 2000. v.1. p.527-527.

_____ ; GRÜTZMACHER, D.D. **Ocorrência de formigas cortadeiras nas principais regiões agropecuárias do Estado do Rio Grande do Sul.** Pelotas: Editora e Gráfica da UFPEL, 2001. v. 1.

_____. et al. Growth of symbiont fungi of some higher attine ants in mineral medium. **Ciência Rural**, v.34, p.79-82, 2004.

_____. Longevity of a queen of *Atta sexdens*. **Informativo da Sociedade Entomológica do Brasil**, a.32, v.32, n3, p.3, dez. 2007.

MARICONI, F.A.M. **As saúvas**. São Paulo: Ceres, 1970.

_____. As saúvas. **IPEF – Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais**. Circ. téc., n.77, nov. 1979.

MEYER, W. et al. Differentiation of species and strains among filamentous fungi by DNA fingerprinting. **Current Genetic**, v.19, p.239-242, 1991.

MÖLLER, A. Die Pilzgärten einiger suedamerikanischer Ameisen. **Botanische Mittheilung aus den tropen**, v.6. p.1-127, 1893.

MUCHOVEJ, J.J.; DELLA LUCIA, T.M.; MUCHOVEJ, R.M.C. *Leucoagaricus weberi* sp. nov. from a live nest of leaf-cutting ants. **Mycological Research**, v.95, p.1308-1311, 1991.

MUELLER, U.G.; REHNER, S.A.; SCHULTZ, T.R. The evolution of agriculture in ants. **Science**, v.281, p. 2034-2038, 1998.

_____. et al. The origin of the attine ant-fungus mutualism. **Quarterly Review of Biology**, n.76, p.169-197, 2001.

_____. Ant versus fungus versus mutualism: ant-cultivar conflict and the deconstruction of the attine ant-fungus symbiosis. **American Naturalist** 160 (suppl.): p.67-98. 2002.

MYRMECOS.NET. **Subfamily Myrmicinae**. Disponível em:

<<http://www.myrmecos.net/anttaxa.html#myr>> Acesso em: 01 nov. 2008.

NILTON J.S. **Pragas** – Posição sistemática das formigas cortadeiras.

Disponível em: <<http://www.floresta.ufpr.br/~lpf/pragas01.html>> Acesso em: 28 out. 2008.

NORTH, R.D.; JACKSON, C.W.; HOWSE, P.E. Evolutionary aspects of ant-fungus interactions in leaf-cutting ants. **Trends in Ecology & Evolution**, v.12, p.368-389, 1997.

OLIVEIRA, A.C. de; RICHTER, T.; BENNETZER, J.C. Regional and racial specificities in sorghum germoplasm assessed with DNA markers. **Genome**, v.39, p.579-587, 1996.

PAGNOCCA, C. et al. Toxicity of sesame extracts to the symbiotic fungus of leaf cutting ants. **Bulletin of Entomological Research**, v.80, p.349-352, 1990.

_____. et al. RAPD analysis of the sexual state and sterile mycelium of the fungus cultivated by the leaf-cutting ant *Acromyrmex hispidus fallax*. **Mycology Research**. v.105, n.2, p.173-176, fev. 2001.

POWELL, R.J.; STRADLING, D.J. Factors influencing the growth of *Attamyces bromatificus*, a symbiont of attine ants. **Transactions of the British Mycological Society**, v.87, n.2, p.205-213, 1986.

SILVA, E.J.E.; LOECK, A.E. **Guia de reconhecimento das formigas domiciliares do Rio Grande do Sul**. Pelotas: Universidade Federal de Pelotas, 2006.

SILVA-PINHATI, A. C. O. et al. Low diversity within sympatric and allopatric fungal symbiotic with leaf-cutting ants (Attini: Formicidae). **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**, v.37, p.1463-1472, 2004.

_____. et al. Isolation and Maintenance of Symbiotic Fungi of Ants in the Tribe Attini (Hymenoptera: Formicidae). **Neotropical Entomology**, v.34, n.1, p.2, jan-fev. 2005.

SINGER, R. **The Agaricales in modern taxonomy**. 4.ed. Koenigstein, Koeltz scientific books, 1986.

SOUZA-SILVA, A.; ZANETTI, R. Forrageamento por *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera: Formicidae) a campo em mudas de eucalipto pulverizadas ou imersas em soluções de extrato pirolenhoso. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v.31, n.4, p.753-759, 2007.

TOLWEB (TREE OF LIFE – Web Project). **Basidiomycota**. Disponível em: <<http://tolweb.org/Basidiomycota>> Acesso em: 01 nov. 2008.

UKAN, D. **Avaliação qualitativa e quantitativa de micro-porta-iscas para o controle de formigas cortadeiras, em plantios de *Eucalyptus urograndis* submetidos a diferentes cronogramas silviculturais**. 2008. 79f. Dissertação (Mestrado Pós-graduação em Engenharia Florestal), UFPR, Curitiba, PR.

VASCONCELOS, H.C.; FOWLER, H.G. Foraging and fungal substrate selection by leaf-cutting ants. In: VANDER MEER, R.K.; JAFFÉ, K.; CEDEÑO, A. (Eds.) **Applied myrmecology: a world perspective**. Boulder, Westview Press, p.410-419, 1990.

WEBER, N.A. Fungus-growing ants and their fungi: *Cyphomyrmex costatus*. **Ecology**, v.38, p.480-494, 1957.

_____. Fungus-growing ants. **Science**, v.153, p.587-604, 1966.

WELSH, J.; MCCLELLAND, M. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. **Nucleic Acids Research**, v.18, n.21, p.7213-7218, 1990.

WILLIAMS, G.K., et al. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. **Nucleic Acids Reseach**, v.18, n.22, p.6531-6535, 1990.

WILSON, E.O. **The insect societies**. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1971.

ZANETTI, R. et al. Combate sistemático de formigas-cortadeiras com iscas granuladas, em eucaliptais com cultivo mínimo. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, v.27, n.3, p.387-392, 2003.

APÊNDICE

APÊNDICE A

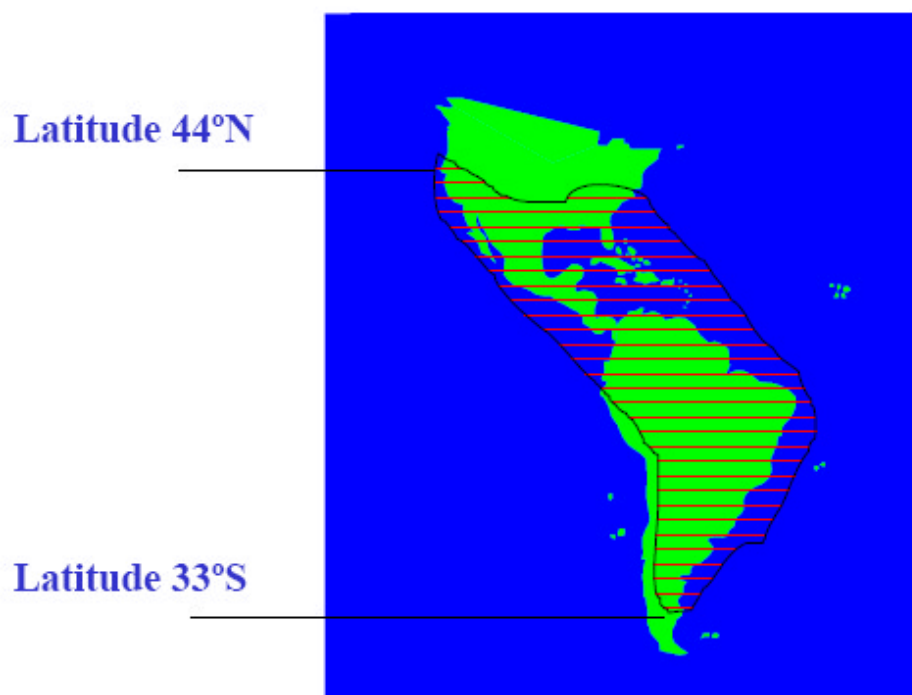
**DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DAS FORMIGAS
CORTADEIRAS NO CONTINENTE AMERICANO**

Figura 1 – Distribuição geográfica das attines no Continente Americano.

Fonte: desconhecida.