

A ORGANIZAÇÃO EM COLÔNIAS DE INSETOS SOCIAIS

Maria Margarida Pereira Rodrigues

Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Estudos Gerais.
Departamento de Psicologia. Av. Fernando Ferrari s/nº 29.060-900 - Vitória, ES, Brasil

RESUMO

O presente artigo discute as teorias sobre a organização social de insetos sociais - formigas, cupins, e abelhas e vespas mais evoluídas. Explicações holistas e reducionistas são comparadas a partir de estudos existentes sobre o comportamento social.

UNITERMOS: insetos sociais, organização, comportamento social.

ABSTRACT

Theories about social organization of social insects - ants, termites and the more organized bees and wasps - are discussed in this article. Based on currently available social behaviour studies, holistic ideas and reductionist approaches are compared.

KEY WORDS: Social insects, organization, social behaviour.

1. As explicações holistas

A observação das atividades de colônias de insetos sociais - abelhas, vespas, cupins ou formigas - leva a indagações sobre a organização dessas atividades e, invariavelmente, sobre o(s) determinante(s) dessa organização. Nos textos produzidos pelos naturalistas do início do século XX essas indagações focalizaram as atividades que envolvem o trabalho concomitante de grande número de indivíduos, tais como: construção do ninho, cuidados com formas imaturas, forrageamento, etc. (Maeterlink, 1915; Wheeler, 1910, por exemplo).

Apesar de todo o conhecimento já produzido neste século sobre o comportamento de insetos sociais, as questões apresentadas por Wheeler e Maeterlink ainda não foram totalmente respondidas. Quando Moglich (1978), estudando a imigração em formigas *Leptothotax*, pergunta "Quem resolve mudar o ninho de local?" está na verdade recolocando a questão "Quem tem o plano do ninho?", formulado por Maeterlink em 1915.

Maeterlink (1915) cunhou a expressão "espírito da colméia" para denominar uma suposta força organizadora de todas as atividades da colônia de *Apis mellifica*. Apesar de tecer diversas considerações sobre o modo de vida das abelhas esse autor não chegou a formular uma teoria a esse respeito. Seu texto apresenta um conjunto de divagações acerca das atividades da colméia que refletem muito mais o encantamento frente à complexidade dos fenômenos do que a busca de compreensão e explicações científicas.

Wheeler (1910), por outro lado, formulou uma explicação que comparava a colônia de formigas ao conjunto de células do corpo do metazoário. A rainha do formigueiro seria comparável ao óvulo de metazoa que contém, em potencial, todas as células do corpo. As castas da colônia seriam análogas aos tecidos diferenciados do corpo porque ambos são morfológicamente especializados para o desempenho de diferentes funções.

Essa analogia, que ficou conhecida como a teoria do superorganismo, tem sido alvo de inúmeras críticas. A teoria do superorganismo se enfraqueceu, não porque fosse incorreta, mas pela sua irrelevância. Não é necessário evocar essa teoria para iniciar a investigação das sociedades de insetos porque essa teoria não oferece técnicas ou conceitos a partir dos quais os intrincados fenômenos de uma colônia possam ser estudados e compreendidos (Wilson, 1972).

A despeito das críticas a que foi submetida, a teoria do superorganismo não foi totalmente abandonada. Meyer (1966) propôs um modelo cibernético para explicar o que ocorre em uma sociedade de insetos que, segundo esse autor, conduziria a uma renovação da teoria de Wheeler. Esse modelo pretende mostrar como a soma dos comportamentos desordenados e incompreensíveis de cada indivíduo constitui, para a colônia, um resultado perfeitamente adaptado. Do ponto de vista desse autor, o *formigueiro* é um *sistema fiel* constituído a partir de elementos (as formigas) que não o são.

Estudos sobre a reconstrução do ninho em formigas *Oecophylla* levaram Chauvim (1952) à conclusão de que não seria adequado comparar as obreiras a máquinas simples. De acordo com esse autor, na atividade de construir só o produto final é claramente

definido; já os meios utilizados pelas obreiras são extremamente variados e dependentes das circunstâncias. Por isso, as obreiras só poderiam ser comparadas a máquinas complexas, capazes de fornecer a solução a partir da integração constante dos elementos de uma situação muito variável.

Ambos, Chauvin e Meyer, parecem concordar que a atividade dos indivíduos que compõem a colônia resulta em produto complexo e finalizado. Mas, enquanto o primeiro considera a obreira um elemento complexo e, por isso, capaz de produzir construções elaboradas, Meyer segue a perspectiva da teoria de Wheeler, transferindo a complexidade para a colônia e concebendo a obreira como incapaz em si mesma de trabalhar organizadamente.

As tentativas de transferir a complexidade dos fenômenos observados em insetos sociais para a colônia - concebida como uma totalidade - mostram a dificuldade de o investigador proceder a análise desses fenômenos. De outro lado, a teoria resultante nada nos informa sobre a causação do comportamento dos indivíduos que compõem a colônia.

O declínio do uso do conceito de superorganismo exemplifica, de acordo com Wilson (1972), o processo sofrido pelos conceitos holísticos em biologia, que foram pouco a pouco cedendo lugar a conceitos reducionistas.

2. As explicações reducionistas

A análise da literatura sobre insetos sociais nos mostrou que as teorias ou explicações de natureza reducionista diferem entre si quanto à origem dos fatores responsáveis pela organização das atividades da colônia. A determinação das atividades tem sido atribuída a: (1) liberadores químicos, especialmente os feromônios; (2) certas características das obreiras; (3) o trabalho das obreiras, enquanto atividade ou produto.

Apesar de tanto o feromônio quanto ao trabalho serem produzidos por obreiras, os autores têm tratado esses fenômenos como se fossem independentes de quem os produziu. Por isso, optamos por classificar as explicações reducionistas em três tipos, a saber: os liberadores químicos, as obreiras e o trabalho.

Os liberadores químicos

Wilson (1962 a) hipotetizou que a maior parte da vida social das formigas poderia ser explicada como produto de interrelação de padrões estereotipados; sendo cada um dos padrões induzidos por um liberador químico. Esse autor propôs essa explicação a partir dos estudos sobre recrutamento para forrageamento na formiga *Solenopsis saevissima*, que nesse caso é organizado exclusivamente pela substância de trilha.

Quando Wilson (1972) analisa os fatores determinantes das atividades de construção de ninho em formigas, sugere também que boa parte desses fatores poderia ser de natureza química. Para tanto cita pesquisas realizadas por Francfort (1945) e Hangartner

(1969) onde se verificou que o odor tinha papel importante no aparecimento do comportamento coletivo e, que as obreiras eram atraídas por baixas concentrações de gás carbônico, escavando através de obstáculos para alcançar a fonte desse gás. A conclusão de Hangartner (1969) foi que embora possam existir outros estímulos que controlam comportamentos como os de escavação, o gás carbônico desempenharia um importante papel de propiciar condições mínimas para a ocorrência de todas as atividades pertinentes à colônia.

Estudo realizado por Hangartner *et al.* (1970) com obreiras de *Pogonomyrmex badius* revelou que elas preferem o material de ninho de sua própria colônia ao material de outras colônias. Como o material das outras colônias era fisicamente semelhante ao material da colônia de origem das obreiras estudadas, os autores concluíram que as obreiras discriminavam quimicamente o material de seu ninho.

Essas pesquisas demonstraram a preferência manifesta das obreiras pelo material de ninho de sua colônia bem como o poder de atração do odor de sua colônia. No entanto, da preferência manifesta por material de sua colônia até às atividades de construção propriamente ditas existe distância considerável e, uma teoria baseada somente em liberadores químicos talvez não seja suficiente para explicar essas atividades de construção. Senão, vejamos: o indivíduo escolhe o material de ninho impregnado do odor de sua colônia e inicia a construção. Como é possível o odor do material nortear as sucessivas etapas da construção se esse material está impregnado do mesmo odor? Temos de supor que fatores de outra natureza - que não os de natureza química - têm de intervir durante a construção para poder explicar as mudanças (de orientação, forma, etc.) pelas quais o produto do comportamento construtor vai passando.

Holldobler (1978) demonstrou que um mesmo feromônio pode produzir comportamentos diametralmente opostos. Frente aos sinais de alarme, produzidos pela liberação de feromônio, as obreiras fogem ou exibem comportamentos de ataque dependendo de o feromônio ter sido liberado longe do ninho ou na sua vizinhança. Obviamente, não é descartada a possibilidade de os comportamentos serem eliciados por liberadores químicos. No entanto, em algumas situações, outros fatores devem intervir para que um mesmo liberador químico produza ora um comportamento de fuga ora um comportamento de ataque. Certos aspectos contextuais poderiam atuar conjuntamente com o feromônio na determinação do comportamento.

Os estudos realizados por Wilson (1962b) sobre os efeitos da substância de trilha da glândula de Dufour mostraram que essa substância pode produzir: forrageamento, emigração da colônia, alarme ou ajuntamento de obreiras. Constata-se então que as próprias observações de Wilson sobre os comportamentos passíveis de serem produzidos pela substância da glândula de Dufour, contradizem sua hipótese de uma relação simples entre liberador químico e comportamento.

Por outro lado, os dados da literatura que se dispõe até o momento mostram que não se pode excluir a possibilidade de atuação de substâncias químicas como liberadores de comportamento. Tampouco se pode negar o fato de que alguns agentes químicos tem ação direta e única sobre determinados comportamentos. Neste caso, o estudo citado de

recrutamento para forrageamento em *Solenopsis* e o sistema de alarme de *Pheidole dentata*, que só é evocado na presença de formigas vermelhas e membros do gênero *Solenopsis*, constituem exemplos da simplicidade da relação entre o liberador químico e o comportamento que ele evoca (Wilson, 1962a; Wilson, 1975).

De acordo com Cunha (1980), a rejeição de explicações de base feromonal não seria viável. A aceitação de explicações dessa natureza, no entanto, deve ser acompanhada da ressalva de que os feromônios (ou outras substâncias químicas) não podem ser consideradas os determinados (únicos) das atividades sociais que envolvem grande números de insetos.

O interesse de Wilson nas décadas de 60 e 70 se voltou basicamente para o estudo dos fenômenos de comunicação entre formigas, especialmente aqueles fenômenos que envolvem recrutamento. Talvez se deva pensar que a natureza do fenômeno estudado, onde os liberadores químicos têm presença marcante, tenha sido o principal responsável pela suposição levantada por esse autor de que se poderia explicar a maior parte da vida social das formigas em termos de liberadores químicos específicos. Os artigos desse autor, publicados na década de 80, que relatam pesquisas relativas à divisão de trabalho entre castas de formigas do Gênero *Atta* não fazem qualquer referência a explicações feromonais (Wilson, 1980a, 1980b, 1983).

Como alternativas à teoria de Wheeler as explicações de base feromonal não se mostram suficientes. De qualquer modo, a constatação da insuficiência de explicações que enfatizam os feromônios como determinantes de comportamento construtor não provoca a derrocada de explicações do tipo reducionista (não-feromonais).

As obreiras

A alternativa explicativa proposta por Wilson (1962a) pretende esvaziar conceitos como o de superorganismo mostrando a simplicidade dos fatores que causam os comportamentos sociais, bem como a estereotipia desses comportamentos. O ponto de discordância entre explicações como a de Wilson (1962a) e autores como Chauvin (1952) está em que este investigador considera o comportamento social altamente complexo e, em alguns casos, de improvável determinação herdada (Chauvin, 1960).

Quando Chauvin (1952) aponta a complexidade do comportamento social e concebe a obreira como um elemento complexo incorre, a nosso ver, no mesmo erro das teorias holistas. Porque a formulação teórica desse autor basicamente transferiu a complexidade de nível (da colônia para a obreira) mas não apontou caminhos nem forneceu métodos que possibilitassem a investigação ao nível da obreira.

É fato bastante conhecido, entre os estudiosos do comportamento de insetos sociais, a grande variabilidade entre obreiras quanto ao desempenho de quaisquer atividades da colônia. Mesmo quando são mantidos constantes o tamanho, a idade a procedência e outras características das obreiras verifica-se que há uma variação comportamental muito grande.

Chen (1937) demonstrou que as obreiras de *Camponotus japonicus* variavam entre si quanto à latência para iniciar a escavação do solo e também quanto aos totais escavados ao final de alguns dias. Morley (1954) constatou que algumas obreiras de *Formica rufa* se diferenciavam da maioria na medida que eram rápidas no responder e melhores aprendizes em testes simples.

A idade em que abelhas *Apis mellifera* começam a desempenhar a função de guardas da colméia e o tempo que permanecem nessa atividade é muito variável de obreira para obreira. Cerca de 7% das obreiras de *Vespa orientalis* nunca constroem celas enquanto outras obreiras (também cerca de 7%) constroem por períodos de tempo significativamente mais longos que a média das demais obreiras (Moore *et al*, 1987; Ishay, 1976). Nossas pesquisas sobre atividade escavadora de obreiras de *Atta sexdens* também evidenciaram a existência de obreiras que escavam excepcionalmente mais (e por mais tempo) que as demais (Rodrigues, 1983).

Kolmes e Winston (1988) citam diversas pesquisas com abelhas nas quais foi constatada a variabilidade individual entre obreiras. Os autores supõem que essa variabilidade permite adaptações da colônia a pressões ambientais brandas tais como: variações nas taxas larvas-obreira, flutuações na disponibilidade de nectar, etc. Para esses autores as colônias de abelhas seriam sistemas de grande elasticidade, onde existe uma grande margem para pequenas mudanças e adaptações, antes que mudanças drásticas no padrão normal da colônia se façam necessárias (Kolmes e Winston, 1988).

Mais surpreendente que a constatação dessas diferenças individuais foi a descoberta de que, pelo menos em formigas, essas obreiras excepcionais podiam influenciar o desempenho de outras obreiras melhorando sua aprendizagem ou aumentando seu total escavado (Morley, 1954; Chen, 1937). No caso da atividade escavadora de *Atta sexdens*, não conseguimos obter provas conclusivas da influência das obreiras excepcionais sobre o comportamento das demais obreiras mas diversas evidências apontaram na direção desse fenômeno.

Quando iniciou o estudo da migração na formiga *Leptothorax*, Moglich (1978) questionou "Quem resolve mudar o ninho de local". Suas investigações o levaram a supor que existem obreiras mais sensíveis, cujo limiar comportamental é afetado pelas mudanças adversas do ambiente. Essas obreiras seriam as responsáveis pelo início do recrutamento levando as demais obreiras a se engajarem nesse processo.

Em suma, a variação individual entre obreiras vem sendo atribuída à existência de diferenças em limiares entre obreiras (Morley, 1954; Moglich, 1978; Robinson, 1984). As obreiras com limiares de resposta mais baixos seriam as primeiras a reagir frente a mudanças nas condições da colônia e poderiam influenciar o comportamento de obreiras com limiares mais altos, o que acarretaria o envolvimento destas últimas na atividade em curso. As obreiras de limiares de respostas mais altos necessitariam estimulação mais intensa (como o recrudescimento das mudanças que atingiram a colônia) ou estimulação adicional propiciada pelas obreiras de limiares mais baixos.

Essa influência das obreiras de limiares mais baixos sobre as demais acontece, supostamente, no início da atividade. Os autores têm se perguntado o que (que tipo de

estimulação) seria responsável pela manutenção da obreira na atividade. Quem já observou insetos sociais durante atividades tais como forrageamento, transporte de formas imaturas, construção, e outras, percebeu que as obreiras mantêm raros contatos entre si. A impressão que permanece é a de que as obreiras trabalham de forma independente umas das outras. Observações desse tipo levaram alguns autores a suporem que o trabalho, especialmente seu produto, seria o único responsável pelo controle sobre o comportamento das obreiras.

O trabalho

Grassé (1959) em um estudo sobre as atividades de construção de cupins *Bellicositermes natalensis* e *cubitermes* verificou que se um grupo tiver menos de 50 indivíduos não ocorre construção organizada. Grupos de 100 cupins, por outro lado, constróem adequadamente na ausência de rainha. A hipótese levantada por esse autor é que a estimulação social em grupos pequenos é insuficiente para incitar o comportamento construtor.

Fato curioso é que Grassé não supõe que a facilitação social propiciada pelo grupo possa decorrer de alguma característica - endógena ou de atração entre obreiras - das obreiras que compõem o grupo; assim como não vincula a construção a fatores reprodutivos, no caso de pequenos grupos que exibem construção se uma rainha estiver presente. A estimulação social viria do produto do trabalho executado pelas obreiras, que quando em grupos numerosos transportariam grande número de pelotas de material e iniciariam muitas construções. Este produto, ainda que parcial, incitaria as obreiras a trabalharem.

A teoria proposta por Grassé (1959) - teoria da estimergia - supõe que as partes de um edifício, que vão sendo sucessivamente construídas, exercem uma ação específica sobre o indivíduo. Graças a essa ação só o ninho se constrói mas também assume uma forma mais ou menos constante e característica da espécie (Grassé, 1967).

Darchen (1962) analisa a teoria da estimergia a partir de dados obtidos com *Apis mellifica* durante a construção e reconstrução de celas. Esse autor argumenta que nos casos onde as obreiras desmancham uma cela para ôvo de obreira e a transformam em cela para acomodar um ôvo que dará origem a um macho, uma explicação que enfatize apenas a estimulação externa não parece adequada. Um outro exemplo é a abelha desmanchar um pedaço da construção e construir outro que dá "boa forma" a seu edifício. Análise semelhante da atividade construtora de *Polistes fuscatus* mostrou que essas vespas utilizavam dicas adicionais, além das provenientes da construção, o que levou os pesquisadores a deduzirem que o processo de construção nessa espécie de vespa é mais complexo do que supõe a teoria da estimergia (Downing e Jeanne, 1988).

Algumas de nossas pesquisas sobre escavação em *Atta sexdens* mostraram que essa atividade vai se tornando organizada à medida que aumenta o número de obreiras do grupo (Rodrigues, 1983; Rodrigues e Ribeiro, 1991. Um dos possíveis determinantes

dessa organização parece ser a atração que túneis já iniciados exercem sobre as obreiras. Se colocamos obreiras solitariamente em caixa onde existem túneis essas obreiras tendem a aprofundar esses túneis (Rodrigues e Ribeiro, 1983).

Apesar do papel organizador que o produto da atividade (o túnel) supostamente exerce sobre a atividade escavadora, devemos admitir que este não é suficiente para garantir a organização do trabalho. A escavação realizada por pequenos grupos ainda mantém certo grau de dispersão porque as obreiras além de aprofundarem túneis já iniciados também iniciam novos túneis. Além de dispersa, a escavação realizada por pequenos grupos é incompleta na medida em se limita à abertura e aprofundamento de túneis; a escavação de câmaras só ocorre se o grupo for constituído por aproximadamente 100 obreiras (Rodrigues, 1983).

Dados de certo modos similares aos nossos foram obtidos por Kugler *et al.* (1979) com obreiras de *Vespa orientalis*. Esses autores verificam que obreiras colocadas em grupos pequenos (2 obreiras) cometerem erros em cerca de 40% das celas construídas; a porcentagem de celas incorretas diminuiu para 4% quando o grupo construtor tinha mais de 12 obreiras. Os resultados citados nos fazem supor que o trabalho acaba exercendo influência sobre a atividade da obreira. Todavia, a organização da atividade está relacionada com o tamanho do grupo; a organização vai sendo cada vez maior conforme aumenta o tamanho do grupo até atingir seu ápice quando o grupo de indivíduos é a colônia.

Considerações Finais

A suposição básica da qual partem teorias como a de Wheeler (1910), está centrada na idéia de que a colônia como um todo produz trabalho organizado. Os indivíduos que constituem a colônia, por outro lado, não são individualmente capazes de trabalhar organizadamente. Ora, as observações de pequenos grupos de obreiras - de abelhas, vespas, cupins e formigas - têm mostrado que esses grupos exibem trabalho, organizado; ainda que a organização no pequeno grupo seja rudimentar.

As explicações reducionistas e seus métodos de análise e investigação possibilitaram, a nosso ver, o avanço do conhecimento sobre os determinantes da organização em insetos sociais. As primeiras tentativas de explicação tenderam a um reducionismo radical quando tentaram explicar a causação dos fenômenos organizacionais da colônia de insetos em função de um único conjunto de determinantes. As explicações propostas por Wilson (1962a), Chauvin (1952) e Grassé (1959) são exemplos dessa radicalização.

O conjunto das pesquisas sobre insetos sociais, citadas neste texto, nos levam a supor que a organização das atividades em colônias de insetos sociais é multideterminada. As obreiras (com suas peculiaridades), a comunicação feromonal, o produto do trabalho e outros - tais como: as formas imaturas e as rainhas - se constituem em determinantes dessa organização.

Agradecimento

Agradeço o Prof. Dr. Fernando Leite Ribeiro pelas discussões que facilitaram o desenvolvimento de muitas das idéias discutidas neste texto. Este artigo foi iniciado durante a vigência de bolsa da FAPESP e concluído com bolsa da CAPES.

Referências Bibliográficas

- Chauvin, R. (1952). Sur la reconstruction du nid chez les fourmis *Oecophylla longinoda*. *Behavior*, 4: 190-202.
- Chauvin, R. (1960). Sur les possibilités d'adaptation chez les insectes sociaux et spécialement chez l'abeille. *Insectes Sociaux*, VII(2): 101-107.
- Chen, S.C. (1937). The leaders and followers among the ant in nest-building. *Physiological Zoology*, 10: 437-455.
- Cunha, W.H.A. (1980). *Explorações no Mundo Psicológico das Formigas*. Ed. Atica, São Paulo, 391p.
- Darchen, R. (1962). Le comportement des cirieres d'*Apis mellifica* devant um "theme" de construction. Le role des destructions et les reconstructions des rayons. *Insectes Sociaux*, IX(1): 23-38.
- Downing, H.A.; Jeanne, R.L. (1988). Nest construction by the paper wasp *Polistes*: a test of stimergy theory. *Animal Behavior*, 36(6): 1729-1739.
- Francfort, R. (1945). Quelques phenomenes illustrant l'influence de la fourmiere sur les fourmis isolées. *Bulletin de la Société Enthomologique de France*, 50: 95-96.
- Grassé, P.P. (1959). La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *cubitermes* sp.. La théorie de la stimergie: essai d'interpretation des termites constructeurs. *Insectes Sociaux*, 6: 41-80.
- Grassé, P.P. (1967). Nouvelles experiences sur le termite de Mueller (*Macrotermes mulleri*) et considerations sur la theorie de la stimergie. *Insectes Sociaux*, XIV(1): 73-102.
- Hangartner, W. (1969). Carbon dioxide releaser for digging behavior in *Solenopsis germinata* (Hymenoptera-Formicidae). *Psyche* (Cambridge), 76: 58-67.
- Hangartner, W.; Reichson, J.M.; Wilson, E.O. (1970). Orientation to nest material by the ant *Pogonomyrmex badius* L.. *Animal Behavior*, 18: 331-334.
- Holldobler, B. (1978). Ethological aspects of chemical communication in ants. *Advances in the Study of Behavior*, 8: 75-111.
- Ishay, J. (1976). Comb building by the oriental hornet (*Vespa orientalis*). *Animal Behavior*, 24: 78-83.
- Kolmes, S.A.; Winston, M.L. (1988). Division of labour among worker honey bees in demographically manipulated colonies. *Insectes Sociaux*, 35(3): 262-270.
- Kugler, J.; Motro, M; Ishay, J.S. (1979). Comb buiding abilities of *Vespa orientalis* L. queenless. workers. *Insectes Sociaux*, 26(2): 147-153.

- Maeterlink, M. (1915). *A Vida das Abelhas*. A. M. Teixeira, Lisboa, 273p.
- Meyer, J. (1966). Essai d'application des certains modeles cybernétiques a la coordination chez les insectes sociaux. *Insectes Sociaux*, XIII(2): 127-138.
- Moglich, M. (1978). Social organization of nest emigration in Leptothorax (Hymenoptera-Formicidae). *Insectes Sociaux*, 25(3): 205-225.
- Moore, A.J.; Breed, M.D.; Moor, D. J. (1987). The guard honey bee: ontogeny and behavioral variability of workers performing a specializad task. *Animal Behavior*, 35(4): 1159-1167.
- Morley, D.W. (1954). *The Evolution of an Insect Society*. George Allen and Unwin Ltd., Londres.
- Robinson, G.E. (1984). Worker and queen honey bee behavior during foreing queen introduction. *Insectes Sociaux*, 31(3): 254-263.
- Rodrigues, M.M.P. (1983). Estudo dos fatores sociais envolvidos na escavação do solo por obreiras de *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 (Hymenoptera - Formicidae). Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Psicologia da USP/SP.
- Rodrigues, M.M.P.; Ribeiro, F.L. (1983). Organização da escavação em obreiras de *Atta sexdens rubropilosa*: A atração por túneis iniciados. *Anais do I Encontro Paulista de Etologia*, 1: 242.
- Rodrigues, M.M.P.; Ribeiro, F.L. (1991). Facilitação social na escavação do solo por pequenos grupos de obreiras *Atta sexdens rubropilosa*. *Biotemas*, 4(1): 63-74.
- Wheeler, W.M. (1910). *Ants - their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York.
- Wilson, E.O. (1962a). Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 1. The organization of mass-foraging. *Animal Behavior*, 10: 134-147.
- Wilson, E.O. (1962b). Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 3. Experimental induction of social responses. *Animal Behavior*, 10: 159-164.
- Wilson, E.O. (1972). *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, 548p.
- Wilson, E.O. (1975). Enemy specification in the alarm-recruitment system of an ant. *Science*, 190: 798-800.
- Wilson, E.O. (1980a). Caste and Division of Labour in Leaf-Cutter Ants (Hymenoptera-Formicidae: Atta). I. The Overall Pattern in *A. sexdens*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 143-156.
- Wilson, E.O. (1980b). Caste and Division of Labour in Leaf-Cutter Ants (Hymenoptera-Formicidae: Atta) II. The Ergonomoc Optimization of leaf cutting. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 7: 157-165.
- Wilson, E.O. (1983). Caste and division of labour in leaf-cutter ants (Himenoptera-Formicidae: Atta). IV Colony ontogeny of *A. cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14: 55-60.