

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BACHAREL EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

Thomas Eduardo Ferreira Cardoso

**Maior demanda do fungo, maior atividade: testando o modelo de limiar de
resposta na atividade de forrageamento de *Acromyrmex subterraneus*
(Hymenoptera, Formicidae)**

Juiz de Fora

2026

Thomas Eduardo Ferreira Cardoso

Maior demanda do fungo, maior atividade: testando o modelo de limiar de resposta na atividade de forrageamento de *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae)

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientadora: Profa. Dra. Juliane Floriano Lopes Santos

Coorientador: Dr. Antônio Marcos Oliveira Toledo

Juiz de Fora

2026

Thomas Eduardo Ferreira Cardoso

Maior demanda do fungo, maior atividade: testando o modelo de limiar de resposta na atividade de forrageamento de *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae)

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Juliane Floriano Lopes Santos - Orientadora
Universidade Federal de Juiz de Fora

Profa. Dr. Antônio Marcos Oliveira Toledo - Coorientador
Universidade Federal de Juiz de Fora

Profa. Dra. Simone Jaqueline Cardoso
Universidade Federal de Juiz de Fora

MSc. André Henrique de Oliveira Carvalho
Universidade Federal de Juiz de Fora

Ficha catalográfica elaborada através do programa de geração automática da Biblioteca Universitária da UFJF, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Cardoso, Thomas Eduardo Ferreira.

Maior demanda, maior atividade : testando o modelo de limiar de resposta na atividade de forrageamento de *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae) / Thomas Eduardo Ferreira Cardoso. -- 2026.

27 p. : il.

Orientadora: Juliane Floriano Lopes Santos

Coorientador: Antônio Marcos Oliveira Toledo

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, 2026.

1. Limiar de Resposta. 2. *Acromyrmex subterraneus*. 3. Eficiência do forrageamento. 4. Plasticidade comportamental. 5. Redução do jardim de fungo. I. Santos, Juliane Floriano Lopes, orient. II. Toledo, Antônio Marcos Oliveira, coorient. III. Título.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por ter me dado forças nos momentos difíceis da graduação me escutando em todas as minhas orações.

À Profa. Dra. Juliane Floriano Lopes por toda a paciência em me orientar e também por todo cuidado e amizade nesse período.

Ao Dr. Antônio Marcos Toledo pelo acolhimento desde o início quando entrei no laboratório e aos os ensinamentos e conselhos durante todo o desenvolvimento deste trabalho.

Aos meus pais, Mauricio Eduardo e MarluCIA Ferreira por terem me dado sempre as melhores condições para chegar até aqui. Sou muito grato por todo amor e carinho em todos esses anos e por todos os sacrifícios que sei que vocês fizeram para criarem eu e minha irmã.

A minha irmã e as minhas tias que por sempre estarem ao meu lado.

Aos meus amigos de turma Gabriel, Carine e Yan por todos os momentos inesquecíveis durante a graduação.

Aos meus companheiros de laboratório, especialmente Amália, André e Julio, por toda ajuda na realização deste trabalho e por todos momentos de alegria e descontração nas horas de dificuldades.

Ao meu melhor amigo Eric, pelas tantas risadas e situações em que estivemos juntos.

A todos que, de alguma maneira, contribuíram para a realização deste trabalho.

E à Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF), pela disponibilização de todos os materiais necessários para a realização deste estudo.

RESUMO

Alocação de tarefas é um exemplo clássico de organização descentralizada, onde operárias fazem decisões individuais sobre a adesão na tarefa baseado em pistas do ambiente e limiares internos de responsividade. De acordo com o modelo de Limiar de Resposta (LR), operárias de formigas diferem quanto a sua sensibilidade aos estímulos das tarefas, resultando em um envolvimento desigual entre os indivíduos. Esta plasticidade comportamental poderia ser testada em formigas cortadeiras, como por exemplo *Acromyrmex subterraneus*, para investigar como a intensidade de um estímulo, como o declínio do jardim de fungo, afeta o recrutamento de operárias adicionais, supostamente as com LR mais alto, para a tarefa afetada, garantindo que tarefas essenciais como forrageamento e cultivo do fungo ocorram ininterruptamente. Nosso estudo investigou como a redução no volume do jardim de fungo impactou as dinâmicas de forrageamento e eficiência em *A. subterraneus*. O estudo foi conduzido com seis colônias mantidas no laboratório de mirmecologia (MirmecoLab) da UFJF. Ensaios experimentais foram realizados antes e após uma manipulação padronizada onde 50% do jardim de fungo de cada colônia foi removido, mantendo-se constante o tamanho populacional. As colônias foram conectadas a uma arena de forrageamento suprida com 10 g de folhas frescas. Registramos o fluxo de operárias saindo e entrando (com e sem fragmentos de folha), a latência de forrageamento e a eficiência individual de transporte. Nossos resultados foram significativos, sendo observado diminuição da latência acompanhada pelo aumento do fluxo de forrageamento seguindo a redução do fungo, quando comparado com as condição controle. Adicionalmente, a eficiência do forrageamento individual também teve um aumento significativo, com as operárias sendo mais velozes na condição redução, sugerindo que as colônias não só intensificaram a atividade de forrageamento como também aprimoraram a performance do transporte por operária. Estes achados destacam que a colônia está preparada para responder a alterações na demanda do fungo, garantindo um suprimento contínuo de substrato para ele. Nossos resultados são consistentes com as predições da teoria do LR e os modelos de alocação de tarefas conduzidas pelo estímulo.

Palavras-chave: Limiar de Resposta; *Acromyrmex subterraneus*, eficiência do forrageamento; plasticidade comportamental, redução do jardim de fungo.

ABSTRACT

Task allocation is a classic example of decentralized organization, where workers make individual decisions about task adherence based on environmental clues and internal responsiveness thresholds. According to the Response Threshold (RT) model, ant workers differ in their sensitivity to task-related stimuli, resulting in an unequal involvement between individuals. This behavioral plasticity can be tested in leafcutter ants, for example *Acromyrmex subterraneus*, to investigate how the intensity of a stimuli, like the reduction of the fungus garden, affect the recruitment of additional workers, supposedly those with higher thresholds, to the affected task, ensuring that essential tasks such as foraging and the cultivation of the fungus occur uninterruptedly. Our study investigated how the reduction in fungus garden volume impacted the foraging dynamics and the efficiency in *A. subterraneus*. The study was conducted with six colonies maintained in the myrmecology laboratory at UFJF. Experimental tests were conducted before and after standardized manipulation where 50% of the fungus garden was removed, maintaining a constant population size. Each colony was connected to a foraging arena supplied with 10 g of fresh leaves. We registered the flow of workers inbound and outbound (with and without leaf fragments), the foraging latency (delay) and the individual efficiency of transport. Our results were significant, with a decrease in delay accompanied by an increase in foraging flow following the reduction of the fungus, when compared to control conditions. Additionally, individual foraging efficiency also increased significantly, with workers being faster in the reduction treatment, suggesting that colonies not only intensified foraging activity but also improved transport performance per worker. These findings highlight that the colony is prepared to respond to changes in fungus demand, ensuring a continuous supply of substrate to the fungus garden while maintaining the task execution chain. Our results are consistent with the predictions of response threshold theory and stimulus-driven task allocation models.

Keywords: Response Threshold; *Acromyrmex subterraneus*, foraging efficiency; behavioral plasticity, reduction of fungus garden.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Colônia com 50% do volume do jardim de fungo reduzido após passar pela manipulação do fungo simbionte.....11
- Figura 2 – Setup experimental apresentando a colônia conectada por uma ponte de vidro a uma arena de forrageamento com folhas frescas de *A. wilkesiana*.....12
- Figura 3 – Tempo de latência registrado nas colônias submetidas aos tratamentos controle e redução de 50% do volume de jardim de fungo. As caixas (boxplots) mostram a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e a distância entre os quartis superior e inferior (linhas verticais). Os pontos pretos representam valores discrepantes (outliers) e o losango, a média.....14
- Figura 4 – Fluxo de forrageamento (número de operárias/min/cm) registrado nos tratamentos controle e redução de 50% do volume de jardim de fungo. As caixas (boxplots) mostram a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e a distância entre os quartis superior e inferior (linhas verticais). Os pontos pretos representam valores discrepantes (outliers).....15
- Figura 5 – Eficiência de transporte individual (g/cm/s) registrada nas colônias nos dois tratamentos: controle e redução. As caixas (boxplots) mostram a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e a distância entre os quartis superior e inferior (linhas verticais). Os pontos pretos representam valores discrepantes (outliers).....16
- Figura 6 – (A) Velocidade de deslocamento das operárias (cm·s⁻¹) e (B) massa seca das folhas transportadas (mg) em colônias de *Acromyrmex subterraneus* submetidas aos tratamentos controle e redução. As caixas (boxplots) indicam a mediana (linha horizontal), o intervalo

interquartil (caixa) e a variação entre os quartis inferior e superior (linhas verticais).....17

Figura 7 – Consumo médio de folhas (g) registrado nos tratamentos controle e redução. As caixas (boxplots) mostram a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e a distância entre os quartis superior e inferior (linhas verticais). Os pontos pretos representam valores discrepantes (outliers).....18

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	9
2	METODOLOGIA	11
2.1	MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS.....	11
2.2	MANIPULAÇÃO DAS COLÔNIAS.....	11
2.3	DELINEAMENTO EXPERIMENTAL.....	12
2.4	ANÁLISES ESTATÍSTICAS	13
3	RESULTADOS	14
4	DISCUSSÃO	18
5	CONCLUSÃO	
6	REFERÊNCIAS	22

1. INTRODUÇÃO

Formigas cortadeiras são consideradas um exemplo de grande sucesso ecológico. Reconhecidas como herbívoros dominantes em ecossistemas neotropicais, este grupo de formigas possui papéis importantes em diversos processos ecossistêmicos, alterando as condições físicas, químicas e biológicas do solo e afetando a disponibilidade de recursos e habitats de outras espécies (Leal et al., 2014). Seu sucesso ecológico está relacionado ao sofisticado mecanismo de divisão de trabalho entre as operárias que compõem as colônias, o qual é utilizado como base para a construção de algoritmos de otimização para uma ampla variedade de aplicações (Kabir et al., 2012; Mohideen & Thangavel, 2014).

O mecanismo de divisão de trabalho pode ser observado durante a realização de diferentes tarefas essenciais para a sobrevivência e desenvolvimento da colônia, como o forrageamento, cultivo do jardim de fungo e remoção de resíduos (Beshers & Fewell, 2001). Tais tarefas são realizadas paralelamente por grupos distintos de operárias que compartilham uma ou mais características, como linhagem parental, idade, tamanho e fisiologia (Tripet e Nonacs, 2004; Constant et al., 2012; Corona et al., 2013; Trigos-Peral et al., 2023).

Entretanto, operárias de mesma idade e tamanho podem apresentar diferentes níveis de performance para uma dada tarefa, resultando em uma distribuição de trabalho não homogênea entre os indivíduos (Dornhaus et al., 2008; Constant et al., 2012; dos Santos et al., 2018; Toledo et al., 2024). Tal constatação evidencia que o engajamento de uma operária em uma dada tarefa não se deve unicamente às suas características intrínsecas, mas também a fatores externos. De fato, colônias alocam adequadamente a força operária em resposta às demandas das tarefas (Calabi & Traniello, 1989; Couvillon et al., 2008). As demandas se alteram devido às mudanças no ambiente extra e intracolônia e as operárias trocam de tarefas, exibindo uma flexibilidade comportamental que é reflexo das interações entre os indivíduos e o ambiente (Charbonneau & Dornhaus, 2015; Gordon, 2021; Ślipiński et al., 2021).

Os primeiros estudos que investigaram a importância das interações entre as operárias demonstraram que o engajamento em uma tarefa, como o forrageamento, por exemplo, depende de fatores como a disponibilidade do recurso (Jeanne, 1986) e do número de indivíduos disponível para realizar a tarefa (Wilson, 1984), o que por

sua vez depende do número de operárias engajadas em outra tarefa (Gordon, 1987). Posteriormente, foram propostos diferentes modelos para compreender o mecanismo de divisão de trabalho, destacando-se o Modelo de Limiar de Resposta (Beshers & Fewell, 2001).

Este modelo tem como premissa que as operárias apresentam diferenças quanto ao seu limiar de resposta (LR) e, portanto, a quantidade de estímulo necessária para disparar uma determinada resposta comportamental nestes indivíduos é diferente. Operárias com LR baixo são mais sensíveis aos estímulos e, conseqüentemente, respondem mais rapidamente (Beshers & Fewell, 2001; Jandt & Dornhaus, 2014; Weidenmüller et al., 2019). Ao atender à demanda, o estímulo conseqüentemente reduz, reduzindo a probabilidade de indivíduos com LR mais alto responderem (Beshers & Fewell, 2001). A variação no LR entre os indivíduos para a mesma tarefa e do indivíduo para diferentes tarefas possibilita a alocação coordenada das operárias em um processo autorganizável (Pinter-Wollman et al., 2012).

Durante o forrageamento, operárias de formigas cortadeiras realizam várias subtarefas componentes que envolvem a busca, seleção, corte e transporte de material vegetal fresco no ambiente externo (de Toledo et al., 2016; Constantino et al., 2021). Em seguida, no interior da colônia, dá-se início à incorporação deste material vegetal para o cultivo do fungo simbiote, tarefa que também envolve outras diferentes atividades, como limpeza e redução do fragmento vegetal e o processo de incorporação do substrato propriamente dito (Muratore et al., 2023). Só então, a colônia tem acesso ao alimento sob a forma de hifas do jardim de fungo, as quais são oferecidas passivamente às larvas (Lopes et al., 2005). Fica claro que as atividades que compõem cada tarefa demandam a sincronização das operárias, sendo realizadas em uma dada sequência (Lopes et al., 2003).

O jardim de fungo simbiote é fonte de alta demanda de tarefas para operárias de formigas cortadeiras, as quais aumentam ou diminuem a frequência de realização de tarefas relacionadas ao seu cultivo em função da população de larvas e do seu volume, o qual pode entrar em declínio em consequência da desnutrição (Römer et al., 2022) ou de efeitos tóxicos de substratos neste incorporados (North et al., 2004). Em alguns casos, o aumento da demanda para a tarefa leva ao recrutamento de operárias que habitualmente não realizam essa tarefa (Leitner & Dornhaus, 2019). Assim, testamos a hipótese de que, ao manipular a demanda para

realização de uma tarefa, o resultado será o aumento na execução desta, havendo o recrutamento de indivíduos supostamente não habituados a realizá-la.

Nesse contexto, o presente estudo investigou o efeito da redução do volume do fungo simbiote na atividade e eficiência do forrageamento de uma espécie de formiga cortadeira, *Acromyrmex subterraneus*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS

Foram selecionadas seis colônias de *A. subterraneus* contendo 1,5 L de fungo simbiote, mantidas em laboratório sob condições controladas (25°C e 80% UR). As colônias são mantidas em sistema fechado, composto por três câmaras — arena de forrageio, câmara do jardim de fungo e câmara de lixo — interligadas por tubos plásticos transparentes e, diariamente, são oferecidas folhas de *Acalypha wilkesiana* para o cultivo do fungo simbiote.

2.2 MANIPULAÇÃO DAS COLÔNIAS

Todas as colônias foram observadas sob duas condições: Controle e Redução. Na controle não houve manipulação, enquanto na Redução houve a manipulação do volume de fungo simbiote, que consistiu na remoção de 50% do volume do jardim de fungo (figura 1), com auxílio de colheres, pazinhas de jardinagem e espátulas). Destaca-se que todas as operárias, pupas e larvas contidas no fungo removido foram coletadas e devolvidas à colônia. Para isso, o fungo removido era colocado em uma bandeja de plástico e os indivíduos eram coletados individualmente e colocados em um pote para posterior reintegração na colônia.



Figura 1. Colônia de *A. subterraneus* após redução de 50% do volume do jardim de fungo.

2.3 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL

Para realizar os ensaios experimentais, cada colônia foi conectada com uma ponte de vidro (70 x 3 cm) a uma arena de forrageamento, na qual foram oferecidos 10 g de folhas frescas de *A. wilkesiana* (figura 2). Na ponte, foi demarcada uma linha transversal a 35 cm da saída da colônia para contagem das operárias que saem e retornam ao ninho, discriminando se houve ou não o transporte de folhas. As contagens foram realizadas durante 1 min, com intervalos de 5 min, sendo a primeira contagem realizada 5 min após o transporte do primeiro fragmento de folha.

Também foi registrado o tempo de latência, considerando o tempo decorrido entre o início do ensaio experimental e o transporte do primeiro fragmento de folha.



Figura 2. Setup experimental apresentando a colônia conectada por uma ponte de vidro a uma arena de forrageamento com folhas frescas de *A. wilkesiana*.

Ademais, também antes do experimento, foi demarcada uma seção de 20 cm de comprimento, na região mediana da ponte, para determinação do tempo de deslocamento de 10 operárias com carga foliar. Essa medida de deslocamento foi realizada logo após o procedimento de contagem de operárias, com o auxílio de um cronômetro. Após percorrer a seção demarcada, as operárias foram coletadas juntamente com suas respectivas cargas, as quais foram pesadas separadamente. Depois as operárias eram devolvidas a colônia a qual elas pertenciam e as cargas eram colocadas em estufa (70°C por 24 h) para determinação da massa seca do fragmento foliar. Também foi determinada a taxa de consumo da colônia, pela diferença entre o peso do material vegetal oferecido e o peso mensurado após o término do ensaio experimental. (Rudolph & Loudon, 1986)

Cada ensaio experimental teve duração de 60 min e foi repetido cinco vezes em cada colônia nas duas condições.

2.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Os dados de contagem da passagem das operárias foram utilizados para calcular o fluxo de forrageamento usando as fórmulas: Fluxo total = N° indivíduos/área da trilha/min. Cada ensaio experimental forneceu 12 medidas de fluxo, obtendo-se um total de 60 medidas/colônia/tratamento.

Os dados relativos ao tempo de deslocamento foram utilizados para calcular a velocidade de deslocamento das operárias e, em seguida, a eficiência, utilizando a fórmula: Eficiência = Velocidade x carga.

Para avaliar os efeitos da redução do jardim de fungo simbiote, foram utilizados modelos lineares generalizados mistos (GLMM) com distribuição Gamma e função de ligação log. A variável "Tratamento" (Controle vs. Redução) foi incluída como efeito fixo, enquanto "Colônia" e "Repetição dentro da colônia" foram especificadas como efeitos aleatórios para controlar a pseudorrepetição e variações inerentes à origem das colônias. Foram construídos modelos separadamente para as variáveis: (i) fluxo de forrageamento (número de operárias/minuto/cm²), (ii) eficiência individual (massa de folha transportada × velocidade de deslocamento) e (iii) tempo de latência para o início do forrageamento.

Os modelos foram ajustados com a função `glmmTMB` (ou `glm` para variáveis sem estrutura de efeitos aleatórios) no R. A qualidade dos ajustes foi avaliada visualmente por gráficos QQ de resíduos e por simulações via pacote DHARMA.

Comparações entre os tratamentos foram realizadas utilizando estimativas de médias marginais (EMMs) com o pacote emmeans, seguidas de testes post-hoc com correção para comparações múltiplas. As estimativas foram transformadas do log para a escala original por exponenciação, permitindo a interpretação direta dos efeitos percentuais. A variância explicada foi estimada com o R^2 marginal e condicional (r.squaredGLMM).

Os dados de fluxo de operárias, latência e eficiência do forrageamento individual foram submetidos a modelos generalizados mistos (GLMM) para analisar o efeito da redução do volume de fungo sobre essas variáveis. O modelo considerou a estrutura hierárquica do design experimental, incluindo colônia e repetição na estrutura randômica. A partir da avaliação da distribuição da variável, foi utilizada a distribuição Gamma com link logaritmo. O ajuste dos modelos foi testado a partir da plotagem dos resíduos observados e esperados. Todas as análises foram realizadas no software R 4.3.3 (R Core Team 2024) e os pacotes “glmmTMB” (Brooks et al., 2017; McGillicuddy et al., 2025), “MuMIn” (Barton, 2023), “lme4” (Bates et al., 2015) e “emmeans” (Lenth, 2022). Os gráficos foram elaborados usando os pacotes “ggplot2” (Wickham, 2016) e “ggpubr” (Kassambara, 2022). O ajuste dos modelos foi verificado usando o pacote DHARMA (Hartig, 2022).

3. RESULTADOS

A redução do volume do jardim de fungo estimulou significativamente a atividade de forrageamento das colônias, o que foi evidenciado pela diminuição da latência inicial nas colônias submetidas a esse tratamento (GLMM: $t = -3,53$; $p = 0,0007$). O modelo estimou uma redução de aproximadamente 23,3% na latência em relação à condição controle, na qual o tempo médio registrado foi de 12,72 min (Figura 3).

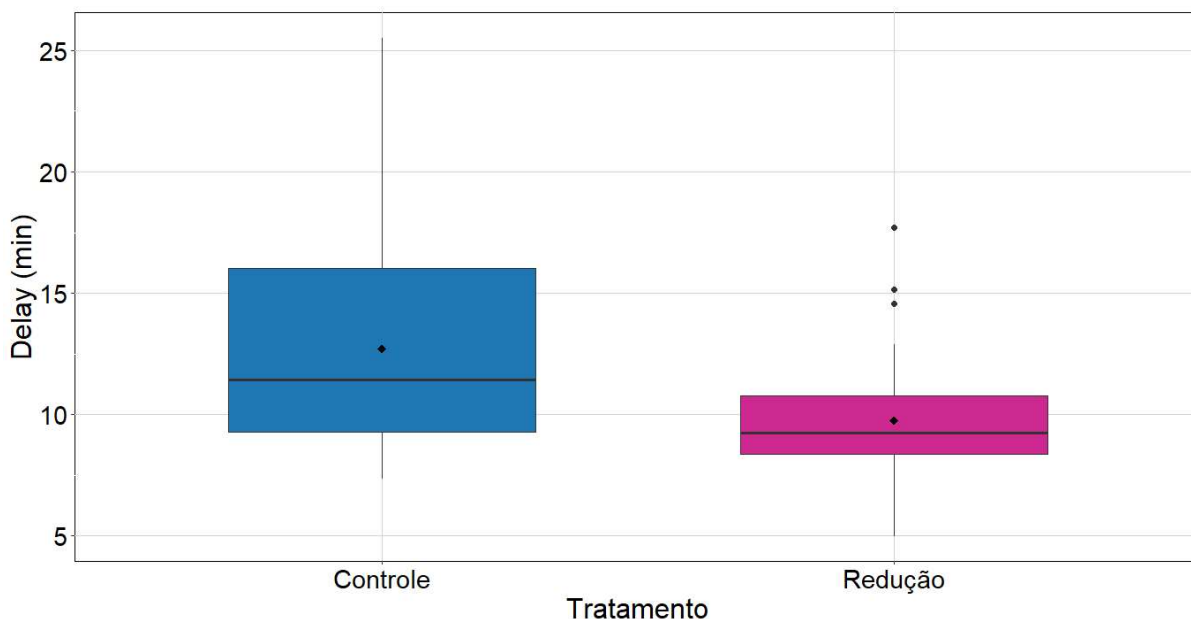


Figura 3. Tempo de latência registrado nas colônias submetidas aos tratamentos controle e redução de 50% do volume de jardim de fungo. As caixas (*boxplots*) mostram a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e a distância entre os quartis superior e inferior (linhas verticais). Os pontos pretos representam valores discrepantes (*outliers*) e o losango, a média.

De forma consistente, o fluxo de forrageamento aumentou significativamente após a redução do jardim de fungo (GLMM: $z = 13,10$; $p < 0,0001$). As colônias submetidas a esse tratamento apresentaram um aumento estimado de 41% no fluxo, quando comparadas às colônias controle, cujo fluxo médio foi de $10,7$ operárias·min⁻¹ (Figura 4).

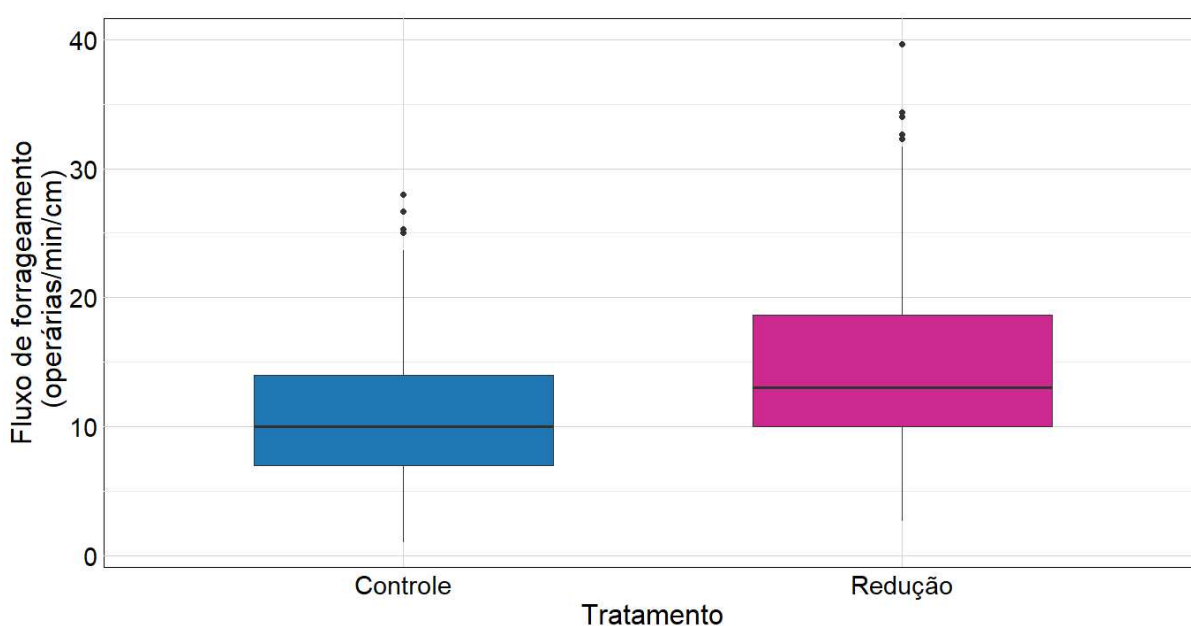


Figura 4. Fluxo de forrageamento (número de operárias/min/cm) registrado nos tratamentos controle e redução de 50% do volume de jardim de fungo.

Com relação à eficiência individual de transporte de folhas, verificou-se um aumento de aproximadamente 12,2% no tratamento Redução (GLMM, $z = 3,08$; $p = 0,002$) em relação ao controle, cuja eficiência média de transporte de folhas foi de $6,24 \text{ mg} \cdot \text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$ (Figura 5).

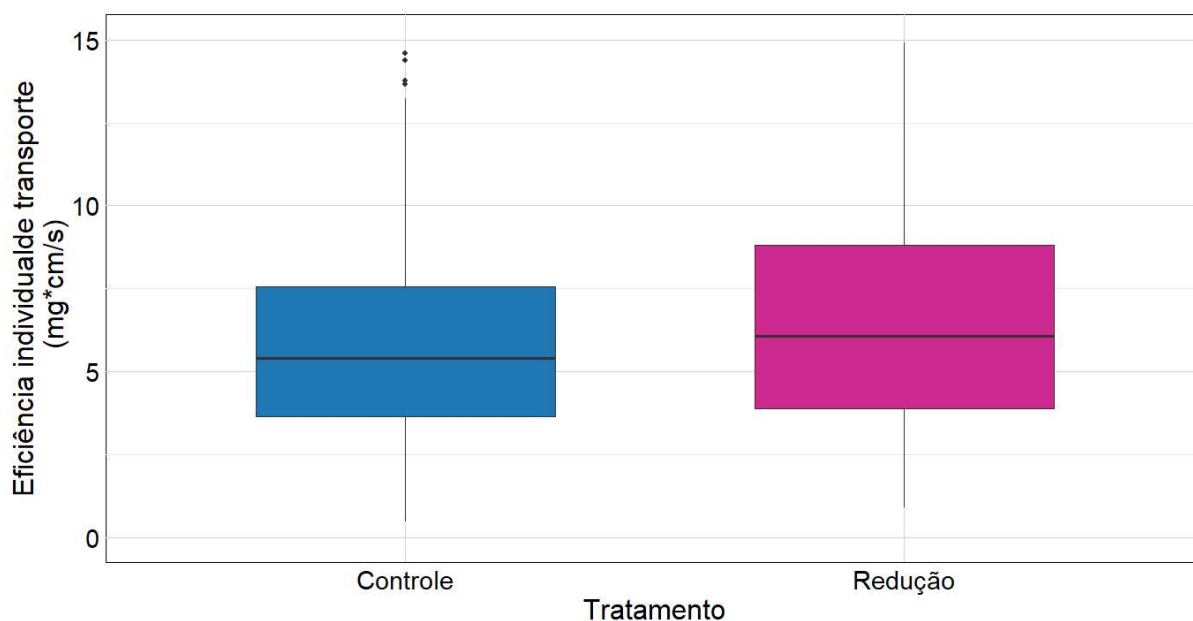


Figura 5. Eficiência de transporte individual ($\text{g}/\text{cm}/\text{s}$) registrada nas colônias nos dois tratamentos: controle e redução.

A velocidade média de deslocamento das operárias foi significativamente maior no tratamento Redução, com valor estimado de $2,24 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, em comparação a $1,94 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ no Controle, representando um aumento de 13,7% ($p < 0,001$). Em contraste, a massa seca das folhas transportadas apresentou valores semelhantes entre os tratamentos, sendo de 2,74 mg no Controle e 2,62 mg no tratamento Redução, o que corresponde a uma redução de aproximadamente 4% em relação ao Controle. Dessa forma, o aumento da eficiência individual de transporte observado no tratamento Redução não esteve associado ao transporte de folhas mais pesadas (Figura 6).

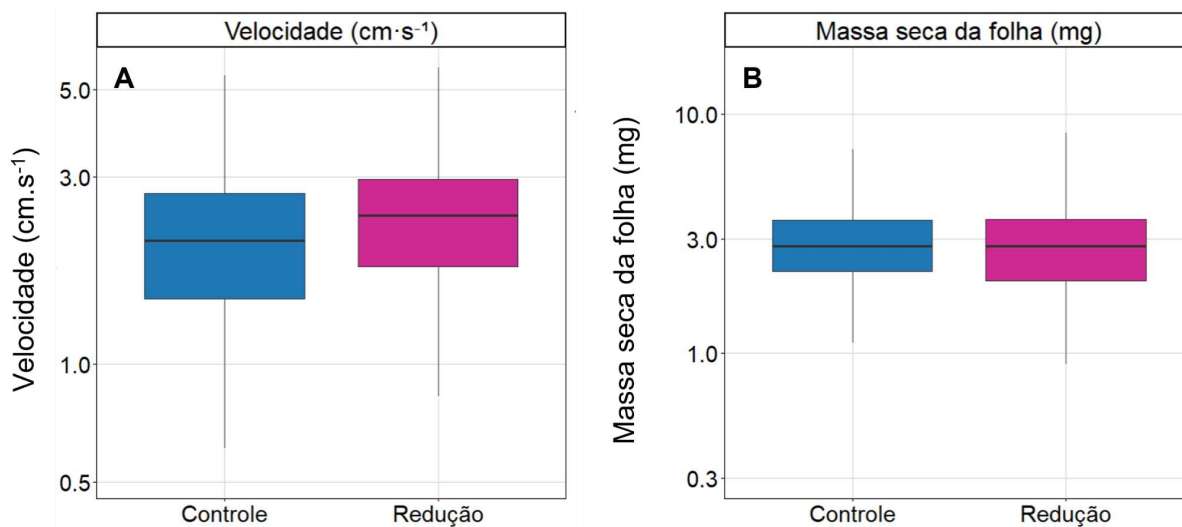


Figura 6. (A) Velocidade de deslocamento das operárias (cm·s⁻¹) e (B) massa seca das folhas transportadas (mg) em colônias de *Acromyrmex subterraneus* submetidas aos tratamentos controle e redução.

Por fim, a redução do volume do jardim de fungo resultou em um consumo total de folhas significativamente maior ($t = 3,90$; $p = 0,0003$), com um aumento estimado de aproximadamente 27% em relação ao tratamento controle, cujo consumo médio foi de 3,8 g de folhas (Figura 7).

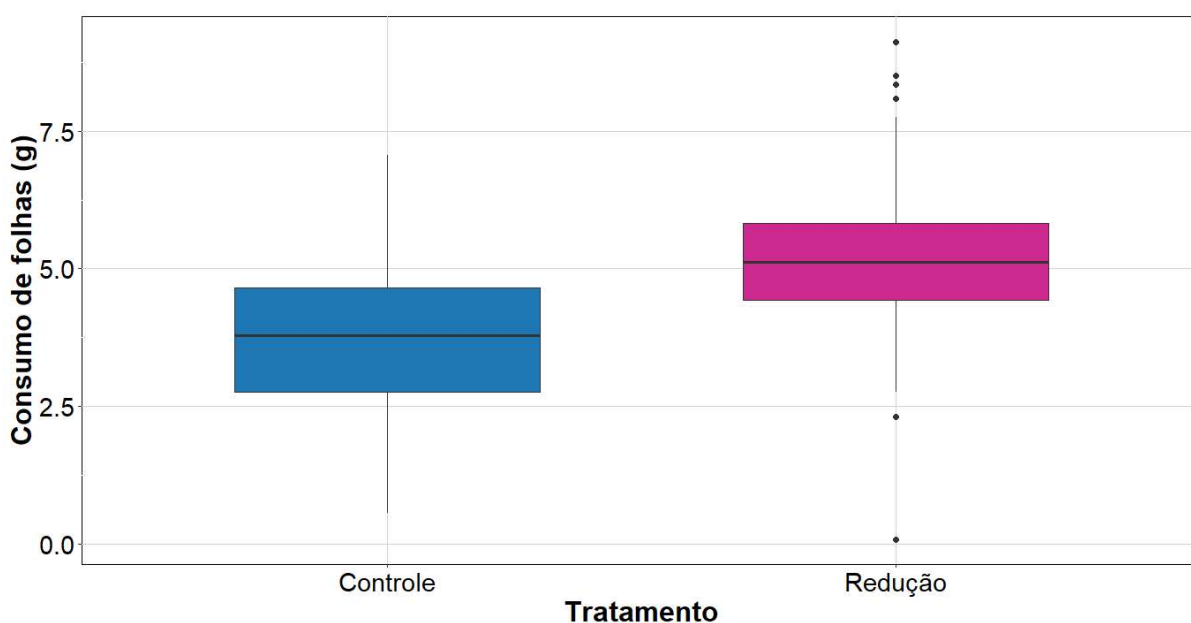


Figura 7. Consumo médio de folhas (g) registrado nos tratamentos controle e redução.

4. DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo demonstram que a redução experimental do volume do jardim de fungo intensificou a atividade de forrageamento em *Acromyrmex subterraneus*, corroborando a hipótese que o aumento da demanda de uma tarefa resulta no engajamento maior, mais rápido e mais eficiente de operárias para sua execução. Ao reduzir o volume do jardim de fungo das colônias, a resposta obtida foi a diminuição do tempo de latência para o início do forrageamento, aumento do fluxo de operárias, elevação da eficiência individual de transporte e maior consumo total de folhas. O aumento da eficiência foi determinado pelo incremento na velocidade de deslocamento das operárias, enquanto a massa seca das folhas cortadas e transportadas permaneceu semelhante entre os tratamentos. Em conjunto, esses resultados indicam que a remoção parcial do fungo simbiote aumentou o estímulo associado à tarefa de forrageamento, promovendo o aumento da intensidade na execução da tarefa, provavelmente devido ao recrutamento de um maior número de operárias, por meio da alocação de indivíduos com provável limiar de resposta mais elevado e também promovendo o aumento da performance individual na execução da mesma. Esses padrões corroboram as previsões do Modelo de Limiar de Resposta (Beshers & Fewell, 2001), segundo o qual o aumento da intensidade do estímulo amplia o espectro de indivíduos recrutados e modula o desempenho individual, permitindo que a colônia ajuste de forma flexível e eficiente sua divisão de trabalho frente a variações na demanda do fungo simbiote.

A redução da latência nas colônias submetidas à manipulação pode ser explicada pelo papel das operárias escoteiras, que apresentam limiares de resposta mais baixos para a exploração do ambiente externo (Gordon, 1996). O aumento do estímulo associado à demanda do fungo pode tornar essas operárias ainda mais propensas a deixar o ninho e a retornar rapidamente após a localização de recursos, desencadeando o recrutamento em massa.

Além de responderem mais rapidamente, houve a alocação de um maior número de indivíduos, evidenciado pelo elevado fluxo de operárias na trilha (41% maior, quando comparadas as colônias em condições controle). Tais resultados sugerem o engajamento de indivíduos com, provavelmente alto LR na realização da tarefa a fim de restabelecer de forma mais rápida a relação entre o volume de fungo

e o tamanho populacional das colônias. De fato, formigas cortadeiras são capazes de perceber as necessidades do fungo, via sinais químicos emitidos pelo jardim de fungo dentro da colônia, direcionando o fluxo de recursos para as áreas menos nutridas (Römer et al., 2022). A manipulação experimental realizada neste estudo simula condições naturais de declínio do fungo, como aquelas causadas por escassez de alimento ou contaminação, desencadeando respostas adaptativas tanto na alocação de operárias quanto na intensidade do forrageamento.

O aumento do fluxo, por sua vez, funciona como um mecanismo de retroalimentação positiva, pois um maior número de operárias resulta em maior concentração do feromônio de trilha, que por sua vez aumenta o estímulo de recrutamento (Wilson, 1962; Czaczkes et al., 2015). Estudos clássicos demonstram que o fluxo de operárias está diretamente relacionado à concentração de feromônio, o qual é depositado durante o deslocamento entre o ninho e a fonte de alimento (Hölldobler & Wilson, 1990). À medida que mais operárias exploram o recurso, a concentração do feromônio aumenta, estabelecendo um mecanismo de feedback positivo no qual o sucesso inicial da exploração reforça progressivamente o engajamento de novos indivíduos. Assim, o aumento da demanda do fungo, seguido pelo incremento no fluxo de forrageamento observado neste estudo, sugere uma provável maior concentração de feromônio de trilha, potencializando ainda mais o recrutamento de operárias.

Embora o aumento do fluxo de operárias nas trilhas de forrageamento seja frequentemente associado a limitações físicas, como maior probabilidade de colisões entre indivíduos, nossos resultados indicam que esse aumento do fluxo não comprometeu a eficiência individual de transporte. Estudos prévios demonstram que, mesmo sob altas densidades, formigas cortadeiras mantêm o deslocamento funcional ao longo das trilhas, ajustando seu comportamento locomotor e o uso do espaço disponível (Burd et al., 2002; Farji-Brener et al., 2011).

De fato, o aumento da eficiência individual de transporte foi predominantemente determinado pelo aumento da velocidade de deslocamento das operárias, mesmo sem a redução da carga foliar. Ressalta-se que o aumento da velocidade é associado à ocorrência de interações entre operárias (Razin et al., 2013). Assim, mesmo com o aumento do número de indivíduos na trilha, que poderia retardar a movimentação das operárias, o provável aumento de interações (colisões e/ou antenações) pode estar relacionado com o aumento da velocidade. Tal

estratégia pode representar uma solução funcionalmente vantajosa, uma vez que incrementos na velocidade elevam a taxa de retorno de substrato ao ninho sem os custos biomecânicos ou de manobrabilidade associados ao transporte de cargas maiores.

A capacidade das operárias de *A. subterraneus* de aumentar simultaneamente o fluxo de forrageamento e a eficiência individual evidencia uma elevada flexibilidade comportamental. Esse resultado contrasta com a expectativa de redução da velocidade individual em função do aumento do fluxo, como sugerido em estudos anteriores (Farji-Brener et al., 2011), e indica que operárias recrutadas com limiares de resposta mais elevados são capazes de melhorar seu desempenho. Conforme proposto por Toledo et al. (2024), a especialização e a experiência acumulada na execução de uma tarefa são determinantes da eficiência, de modo que operárias inicialmente menos propensas ao forrageamento podem, por meio de aprendizagem e reforço, ter aumentado significativamente seu desempenho (Toledo et al., 2024).

5. CONCLUSÃO

Em síntese, os resultados obtidos são amplamente consistentes com o Modelo de Limiar de Resposta, demonstrando que formigas cortadeiras percebem variações na demanda do fungo simbiote e ajustam de forma dinâmica tanto a alocação de operárias quanto o desempenho individual durante o forrageamento. A capacidade de recrutar indivíduos com diferentes limiares e de aumentar a eficiência locomotora garante um suprimento contínuo de substrato ao fungo, mesmo sob condições adversas. Estudos futuros se mostram necessários, como por exemplo, delimitando um gradiente de estímulo com um delineamento experimental com redução gradual do fungo, permitindo assim construir uma curva de sensibilidade do estímulo, averiguando qual o mínimo de estímulo que é necessário para uma ação comportamental da colônia. As colônias também podem ser observadas durante um período maior, testando se os efeitos do aumento da demanda da tarefa, como o aumento da eficiência de transporte individual, se mantêm a longo prazo. Outros estudos que investiguem os compostos voláteis emitidos pelo fungo e quantifiquem o papel das colisões e do aprendizado individual poderão também aprofundar a compreensão dos mecanismos proximais que sustentam essa resposta coletiva altamente adaptativa.

6. REFERÊNCIAS

- Bartoń, K. (2022). MuMIn: multi-model inference. R package version 1.46. 0. (doi:10.32614/CRAN.package.MuMIn)
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. **Journal of statistical software**, **67**, 1-48. (doi:10.18637/jss.v067.i01)
- Beshers, S. N., & Fewell, J. H. (2001). Models of division of labor in social insects. **Annual review of entomology**, **46**(1), 413-440. (doi:10.1146/annurev.ento.46.1.413.)
- Brooks, M. E., Kristensen, K., Van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., ... & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. **The R Journal**, **9**(2), 378-400. (doi:10.32614/RJ-2017-066.)
- Burd, M., Archer, D., Aranwela, N., & Stradling, D. J. (2002). Traffic dynamics of the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes*. **The American Naturalist**, **159**(3), 283-293. (doi:10.1086/338541).
- Calabi P. & Traniello J. F. A. (1989). Behavioral flexibility in age castes of the ant *Pheidole dentata*. **Journal of Insect Behavior**, **2**, 663-677. (doi:10.1007/BF01065785).
- Charbonneau, D.; Dornhaus, A. (2015). Workers specialized on inactivity: behavioral consistency of inactive workers and their role in task allocation. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **69**:1459-1472. (doi:10.1007/s00265-015-1958-1).
- Constant, N; Santorelli, L. A.; Lopes, J. F. S.; Hughes, W. O.H. (2012). The effects of genotype, caste, and age on foraging performance in leafcutting ants. **Behavioral Ecology**, **23**:1284-1288. (doi:10.1093/beheco/ars116).
- Constantino, P. B.; Valentinuzzi, V. S.; Helene, A. F. (2021). Division of labor in work shifts by leaf-cutting ants. **Scientific Reports**, **11**(1), 8737. (doi:10.1038/s41598-021-88005-0).
- Corona, M.; Libbrecht, R.; Wurm, Y.; Riba-Grognuz, O.; Studer, R. A.; Keller, L. (2013). Vitellogenin underwent subfunctionalization to acquire caste and behavioral specific expression in the harvester ant *Pogonomyrmex barbatus*. **PLoS genetics**, **9**(8), e1003730. (doi:10.1371/journal.pgen.1003730).
- Couvillon, M. J.; Robinson, E. J. H.; Atkinson, B.; Child, L.; Dent, K. R.; Ratnieks, F. L. W. (2008). Onslaught of conspecific intruders triggers rapid shifts in guarding behaviour in honey bees (*Apis mellifera*). **Animal Behaviour**, **76**, 1653-1658. (doi:10.1016/j.anbehav.2008.08.002).
- de Toledo, M. A.; Ribeiro, P. L.; Carrossoni, P. S. F.; Tomotani, J. V.; Hoffman, A. N.; Klebaner, D.; Watel, H. R.; Iannini, C. A. N.; Helene, A. F. (2016). Two castes sizes of

leafcutter ants in task partitioning in foraging activity. **Ciência Rural**, **46**(11), 1902–1908. (doi:10.1590/0103-8478cr20151491).

Dornhaus, A.; Holley, J. A.; Pook, V. G.; Worswick, G.; Franks, N. R. (2008). Why do not all workers work? Colony size and workload during emigrations in the ant *Temnothorax albipennis*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** **63**:43–51. (doi:10.1007/s00265-008-0634-0).

dos Santos, C. M.; Camargo, R. S.; Caldato, N.; Ramos, V. M.; Forti, L. C.; Lopes, J. F. S. (2018). Specialist and hyperspecialist workers of leaf-cutting ants during nest digging. **International Journal of Agriculture Innovations and Research**, **6**(6), 2319-1473.

FARJI-BRENER, A. G., Chinchilla, F. A., Rifkin, S., SÁNCHEZ CUERVO, A. M., Triana, E., Quiroga, V., & Giraldo, P. (2011). The 'truck-driver' effect in leaf-cutting ants: how individual load influences the walking speed of nest-mates. **Physiological Entomology**, **36**(2), 128-134. (doi:10.1111/j.1365-3032.2010.00771.x)

Gordon, D. M. (1996). The organization of work in social insect colonies. **Nature**, **380**, 121–124. (doi.org/10.1038/380121a0)

Gordon, D. M. (1987). Group-level dynamics in harvester ants: young colonies and the role of patrolling. **Animal Behaviour**, **35**:833–843. (doi:10.1016/S0003-3472(87)80119-7).

Gordon, D.M. (2021). Movement, encounter rate, and collective behavior in ant colonies. **Annals of the Entomological Society of America**, **114**:541–546. (doi:10.1093/aesa/saaa036).

Hartig, F. (2016). DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. CRAN: Contributed Packages.

Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). The ants. Harvard University Press.

Jandt, J. M., & Dornhaus, A. (2014). Bumblebee response thresholds and body size: does worker diversity increase colony performance?. **Animal Behaviour**, **87**, 97-106. (doi:10.1016/j.anbehav.2013.10.017).

Jeanne, R.L. (1986). The evolution of the organization of work in social insects. **Monitore Zoologico Italiano**, **20**:119–133. (doi:10.1080/00269786.1986.10736494).

Kabir, M. M., Shahjahan, M., & Murase, K. (2012). A new hybrid ant colony optimization algorithm for feature selection. **Expert Systems with Applications**, **39**(3), 3747-3763. (doi:10.1016/j.eswa.2011.09.073).

Kassambara, A. (2018). ggpubr:'ggplot2'based publication ready plots. R package version, 2. (doi.org/10.32614/CRAN.package.ggpubr)

- Leal, I. R., Wirth, R., & Tabarelli, M. (2014). The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests. **Biotropica**, **46**, 516–528. (doi:10.1111/btp.12126).
- Leitner, N., & Dornhaus, A. (2019). Dynamic task allocation: how and why do social insect workers take on new tasks?. **Animal Behavior**, **158**, 47-63. (doi:10.1016/j.anbehav.2019.09.021).
- Lenth, R., Banfai, B., Bolker, B., Buerkner, P., Giné-Vázquez, I., Herve, M., ... & Singmann, H. (2025). emmeans: Estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.11. 1. CRAN R project. (doi:10.32614/CRAN.package.emmeans)
- Lopes, J. F. S., Camargo, R. S., & Forti, L. C. (2003). Foraging behavior and subtask hierarchical structure in *Acromyrmex* spp.(Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, **42**(3), 781-794.
- Lopes, J. F. S., Hughes, W.O.H., Camargo, R.S. & Forti, L.C. (2005). Larval isolation and brood care in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Insectes Sociaux**, **52**, 333-338. (doi:10.1007/s00040-005-0816-y).
- McGillycuddy, M., Popovic, G., Bolker, B. M., & Warton, D. I. (2025). Parsimoniously fitting large multivariate random effects in glmmTMB. **Journal of Statistical Software**, **112**, 1-19. (doi:10.18637/jss.v112.i01).
- Mohideen, A. K., & Thangavel, K. (2014). Leafcutter ant colony optimization algorithm for feature subset selection on classifying digital mammograms. **International Journal of Applied Metaheuristic Computing**, **5**(3), 23-43. (doi:10.4018/ijamc.2014070103).
- Muratore, I. B., Ilieș, I., Huzar, A. K., Zaidi, F. H., & Traniello, J. F. A. (2023). Morphological evolution and the behavioral organization of agricultural division of labor in the leafcutter ant *Atta cephalotes*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **77**(6), 70. (doi:10.1007/s00265-023-03344-4).
- North, R. D., Jackson, C. W., & Howse, P. E. (1999). Communication between the fungus garden and workers of the leaf-cutting ant, *Atta sexdens rubropilosa*, regarding choice of substrate for the fungus. **Physiological Entomology**, **24**(2), 127-133. (doi:10.1046/j.1365-3032.1999.00122.x).
- Pinter-Wollman, N., Hubler, J., Holley, J. A., Franks, N. R., & Dornhaus, A. (2012). How is activity distributed among and within tasks in *Temnothorax* ants? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **66**, 1407-1420. (doi:10.1007/s00265-012-1396-2).
- Razin, N. J.-P. Eckmann, and O. Feinerman, "Desert ants achieve reliable recruitment across noisy interactions," **J. R. Soc. Interface**, vol. 10, no. 82, pp. 20130079–20130079, Mar. 2013.
- Römer, D., Aguilar, G. P., Meyer, A., & Roces, F. (2022). Symbiont demand guides resource supply: leaf-cutting ants preferentially deliver their harvested fragments to

undernourished fungus gardens. **The Science of Nature**, **109**(3), 25.
(doi:10.1007/s00114-022-01797-7)

Ślipiński, P., Trigós-Peral, G., Maák, I., Wojciechowska, I., Witek, M. (2021). The influence of age and development temperature on the temperature-related foraging risk of *Formica cinerea* ants. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **75**:1 -10.
(doi:10.1007/s00265-021-03029-w).

Toledo, A. M. O., Zimerer, A., & Lopes, J. F. S. (2024). Performance and efficiency in leaf transport: unveiling the task allocation puzzle in *Acromyrmex subterraneus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **78**(3), 1-12.
(doi:10.1007/s00265-024-03454-7).

Trigós-Peral, G., Maák, I. E., Ślipiński, P., & Witek, M. (2023). Behavioral and morphological traits influencing variation in task performance of *Camponotus vagus* ants. **Insectes Sociaux**, **70**(4), 451-461. (doi:10.1007/s00040-023-00937-0).

Tripet, F., & Nonacs, P. (2004). Foraging for work and age-based polyethism: the roles of age and previous experience on task choice in ants. **Ethology**, **110**(11), 863-877. (doi:10.1111/j.1439-0310.2004.01023.x).

Weidenmüller, A., Chen, R., & Meyer, B. (2019). Reconsidering response threshold models—short-term response patterns in thermoregulating bumblebees. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **73**, 1-13. (doi:10.1007/s00265-019-2709-5).

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis.* (Springer-Verlag: New York, NY, USA.).

WILSON, Edward O. (1962) Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) 1. The organization of mass-foraging. **Animal behaviour**, v. 10, n. 1-2, p. 134-147, 1962. (doi: 10.1016/0003-3472(62)90141-0).

Wilson, E.O. (1984). The relation between caste ratios and division of labor in the ant genus *Pheidole* (Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, **16**, 86–98. (doi:10.1007/BF00293108).