

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

**Julio Cesar Espindula**

**Impacto das Mudanças Climáticas na eficiência de forrageamento  
de *Acromyrmex subterraneus*: Uma análise comportamental**

Juiz de Fora  
2026

## Ata de apresentação de Trabalho de Conclusão de Curso

Às 8 horas do dia 22 do mês de janeiro do ano de 2026, semestre letivo 2025.3, em sessão pública realizada na sala 3A -Anexo do Instituto de Ciências Biológicas, diante de banca avaliadora presidida pela professora orientadora Juliane Floriano Lopes Santos e composta pelos examinadores:

1. Nathan Oliveira Barros
2. Antônio Marcos de Oliveira Toledo

o discente **Julio Cesar Espindula**, matriculado(a) sob o n. **202101015B**, apresentou, sob forma de artigo, o trabalho de conclusão de curso intitulado **Impacto das Mudanças Climáticas na eficiência de forrageamento de *Acromyrmex subterraneus*: Uma análise comportamental**, requisito parcial para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas. Após a apresentação, discussão e análise da banca examinadora em momento reservado, esta decidiu pela **aprovação** do trabalho. Após a divulgação do resultado ao discente, eu, na qualidade de presidente da banca, preenchi a presente, que segue assinada por mim, pelos demais examinadores e pelo discente.

Juiz de Fora, 22 de Janeiro de 2026

 Documento assinado digitalmente <b>JULIO CESAR ESPINDULA</b> Data: 09/02/2026 09:39:04-0300 Verifique em <a href="https://validar.iti.gov.br">https://validar.iti.gov.br</a>		
 Documento assinado digitalmente <b>NATHAN OLIVEIRA BARROS</b> Data: 28/01/2026 07:38:38-0300 Verifique em <a href="https://validar.iti.gov.br">https://validar.iti.gov.br</a>	<b>Julio Cesar Espindula</b>	 Documento assinado digitalmente <b>ANTONIO MARCOS OLIVEIRA TOLEDO</b> Data: 26/01/2026 14:23:22-0300 Verifique em <a href="https://validar.iti.gov.br">https://validar.iti.gov.br</a>
<b>Nathan Oliveira Barros</b>		<b>Antônio Marcos Oliveira Toledo</b>
 Documento assinado digitalmente <b>JULIANE FLORIANO LOPES SANTOS</b> Data: 26/01/2026 14:14:47-0300 Verifique em <a href="https://validar.iti.gov.br">https://validar.iti.gov.br</a>		
<b>Juliane Floriano Lopes Santos</b>		

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

Espindula, Julio Cesar.  
Impacto das Mudanças climáticas na eficiência de forrageamento de *Acromyrmex subterraneus* : Uma análise comportamental / Julio Cesar Espindula. -- 2026.  
23 f. : il.

Orientadora: Juliane Floriano Lopes Santos  
Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, 2026.

1. Formigas cortadeiras . 2. Substrato . 3. Plasticidade . 4. Estresse térmico . 5. Trade-off. I. Santos, Juliane Floriano Lopes, orient. II. Título.

**Julio Cesar Espindula**

Impacto das Mudanças Climáticas na eficiência de forrageamento de *Acromyrmex subterraneus*: Uma análise comportamental

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

Juiz de Fora

2026

**Julio Cesar Espindula**


Julio Cesar Espindula

**Impacto das Mudanças Climáticas na eficiência de forrageamento de  
*Acromyrmex subterraneus*: Uma análise comportamental**

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


Aprovada em 22 de janeiro de 2026

**BANCA EXAMINADORA**

Documento assinado digitalmente  
 **JULIANE FLORIANO LOPES SANTOS**  
Data: 26/01/2026 14:14:47-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>


Dra. Juliane Floriano Lopes Santos - Orientadora

Universidade Federal de Juiz de Fora

Documento assinado digitalmente  
 **NATHAN OLIVEIRA BARROS**  
Data: 28/01/2026 07:38:37-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dr. Nathan Oliveira Barros

Universidade Federal de Juiz de Fora

Documento assinado digitalmente  
 **ANTONIO MARCOS OLIVEIRA TOLEDO**  
Data: 26/01/2026 14:25:12-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dr. Antônio Marcos Oliveira Toledo

Universidade Estadual de Pernambuco

## **AGRADECIMENTOS**

À minha orientadora, Professora Dra. Juliane, pela orientação, confiança e por me permitir evoluir como profissional, sempre com muita paciência, dedicação e comprometimento ao longo do desenvolvimento deste trabalho.

Aos meus pais, Dulcinea e Marcelo, e à minha irmã, Michele. Todos, de alguma forma, contribuíram para que eu conseguisse trilhar meu caminho. Meus pais me proporcionaram o grande privilégio de me dedicar integralmente aos estudos, pelo qual serei eternamente grato. Sem dúvidas, minha maior motivação para seguir o caminho universitário foi minha irmã.

À minha namorada, Vitória, que sempre me motivou e compreendeu minhas ausências em diversos momentos. Obrigado por sempre saber o que dizer, por me ouvir e por compartilhar comigo, com paciência, até mesmo minhas conversas sobre formigas.

Aos amigos que a faculdade me proporcionou, Enzo, Maria Clara e Thais, por tornarem essa jornada mais leve e agradável.

Aos meus amigos de longa data, em especial Samuel, Matheus e Eduardo. Sem vocês e os momentos de descontração, esse processo não teria sido possível. Carinhosamente, a Alta Cúpula.

Aos amigos do Laboratório de Mirmecologia, especialmente Thomas, Amália, André e Antônio, pela troca constante de conhecimentos, pelo apoio e pelos momentos de descontração, que tornaram o desenvolvimento deste trabalho ainda mais enriquecedor e inesquecível.

À Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF), por disponibilizar os recursos necessários à realização dos estudos e por tornar possível o desenvolvimento deste projeto.

Muito obrigado!!

## RESUMO

O aumento da temperatura causado pelas mudanças climáticas afeta diretamente organismos ectotérmicos, como as formigas, cuja locomoção e forrageamento dependem das condições ambientais. Em *Acromyrmex subterraneus*, a performance locomotora segue uma curva térmica, atingindo valores máximos em uma faixa ótima e declinando em temperaturas extremas. Neste estudo, avaliou-se como o aquecimento da superfície da trilha afeta o forrageamento de *A. subterraneus*, com foco em parâmetros individuais e coletivos. Neste estudo, quatro colônias foram submetidas a trilhas de vidro sob duas condições, aquecida (~40 °C) e controle (~26 °C), com oferta de discos foliares de *Acalypha wilkesiana* em dois tamanhos (pequenos e grandes), em ensaios de 60 minutos. Avaliamos como a variação térmica interfere na eficiência de forrageamento, considerando variáveis como velocidade e dinâmica de deslocamento, fluxo de operárias, tamanho da operária e escolha do tamanho da carga. Os resultados mostraram que o aquecimento não alterou significativamente o delay do forrageamento, mas reduziu o fluxo de operárias em cerca de 20% e diminuiu a proporção de discos grandes transportados (43% em trilhas aquecidas contra 47% em trilhas controle). Em contrapartida, a eficiência individual aumentou em 137% sob aquecimento, acompanhada de um aumento de 126% na velocidade de deslocamento. Esses achados sugerem que o aquecimento da trilha afeta simultaneamente o comportamento de forrageamento, evidenciando um trade-off entre velocidade de deslocamento e tamanho da carga transportada. Compreender esses efeitos é essencial para prever como formigas cortadeiras e outros organismos ectotérmicos responderão às alterações ambientais, dado que o forrageamento é um processo fundamental para a ecologia e o sucesso das colônias.

Palavras-chave: Formigas cortadeiras; Substrato; Plasticidade; Estresse térmico; Trade-off.

## ABSTRACT

Rising temperatures associated with climate change directly affect ectothermic organisms such as ants, whose locomotion and foraging performance depend strongly on environmental conditions. In *Acromyrmex subterraneus*, locomotor performance follows a thermal performance curve, reaching maximum values within an optimal temperature range and declining under extreme conditions. In this study, we investigated how warming of the trail surface affects the foraging behavior of *A. subterraneus*, focusing on both individual- and colony-level parameters. Four colonies were exposed to glass trails under two thermal conditions, heated (~40 °C) and control (~26 °C), with the supply of leaf discs of *Acalypha wilkesiana* in two sizes (small and large), during 60-minute trials. We evaluated how thermal variation influenced foraging efficiency by analyzing walking speed and locomotor dynamics, worker flow, worker size, and load size selection. Warming of the substrate did not significantly affect the delay to initiate foraging but reduced worker flow by approximately 20% and decreased the proportion of large leaf discs transported (43% on heated trails versus 47% on control trails). In contrast, individual transport efficiency increased by 137% under warming conditions, accompanied by a 126% increase in walking speed. These results indicate that trail warming simultaneously alters multiple components of foraging behavior, revealing a trade-off between walking speed and load size. Understanding such micro-scale thermal effects is essential for predicting how leaf-cutting ants and other ectothermic organisms will respond to environmental change, given that foraging is a fundamental process underlying colony ecology and success.

Keywords: Leaf-cutting ants; Substrate; Behavioral plasticity; Thermal stress; Trade-off.



## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Sistema experimental composto pela colônia com jardim de fungo e câmara de lixo conectada à trilha de forrageamento aquecida por banho-maria e arena com discos de *Acalypha wilkesiana*. Perpendicular à trilha, é possível observar a câmera Sony HDR-XR260 utilizada para a filmagem.....6
- Figura 2 – Variação do delay do forrageamento em *Acromyrmex subterraneus* nas trilhas controle (26 °C) e aquecida (40 °C) .....9
- Figura 3 – Fluxo de forrageamento (operárias/minuto) de *Acromyrmex subterraneus* nas trilhas controle (26 °C) e aquecida (40 °C).....10
- Figura 4 – Eficiência individual de transporte de carga (g X cm/s) de operárias de *Acromyrmex subterraneus* de diferentes tamanhos em trilhas controle (26 °C) e aquecidas (40 °C).....11
- Figura 5 – Velocidade de deslocamento predita (cm/s) de operárias de *Acromyrmex subterraneus* com carga nas trilhas controle (26 °C) e aquecida (40 °C), considerando o tamanho da operária, estimado pela largura da cabeça (mm).....12
- Figura 6 – Eficiência ponderada de transporte de folhas da colônia em *Acromyrmex subterraneus*, em trilhas controle (26 °C) e aquecida (40 °C).....13

## SUMÁRIO

<b>1</b>	INTRODUÇÃO .....	01
<b>2</b>	METODOLOGIA .....	04
2.1	ESPÉCIE DE ESTUDO .....	04
2.2	MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS .....	05
2.3	SISTEMA EXPERIMENTAL .....	05
2.4	DINÂMICA DO FORRAGEAMENTO .....	07
2.5	ANÁLISE ESTATÍSTICA .....	08
<b>3</b>	RESULTADOS .....	09
<b>4</b>	DISCUSSÃO E CONCLUSÃO .....	13
<b>5</b>	REFERÊNCIAS .....	1

## 1. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas impulsionadas pelo aumento da emissão de gases de efeito estufa têm promovido elevação das temperaturas globais, alterações nos regimes de precipitação e intensificação de eventos climáticos extremos (Parr & Bishop, 2022). Além dos efeitos em escala macroclimática, essas alterações também impactam a estrutura térmica do microambiente, escala na qual organismos ectotérmicos interagem funcionalmente com o ambiente. (Woods, H. A. et al., 2015) Nesse contexto, as condições térmicas atuais e futuras tendem a se diferenciar daquelas sob as quais as espécies foram moldadas ao longo de sua história evolutiva.

Para organismos ectotérmicos, cujo controle da temperatura corporal depende exclusivamente da temperatura ambiental, as variações térmicas impõem fortes restrições ao desempenho fisiológico, locomotor e comportamental, uma vez que estes são determinados pela amplitude térmica do ambiente (Sinclair et al., 2016). Entre esses organismos, as formigas destacam-se tanto pela elevada sensibilidade térmica quanto pela centralidade de suas funções ecológicas. Com mais de 20 mil espécies descritas, esse grupo desempenha papéis fundamentais na dinâmica dos ecossistemas, incluindo ciclagem de nutrientes, dispersão de sementes, predação e controle de herbívoros (Elizalde et al., 2020).

O desempenho térmico das formigas segue a curva típica de ectotérmicos, caracterizada por um aumento da performance até a temperatura ótima ( $T_{opt}$ ), seguido por um declínio abrupto após o limite térmico máximo crítico ( $CT_{max}$ ), momento em que os processos celulares passam a ficar comprometidos (Angilletta, 2009). Alterações climáticas são, portanto, preocupantes com relação à atividade desses indivíduos, em especial na ocorrência de temperaturas próximas ou superiores ao  $CT_{max}$ , podendo desencadear efeitos em cascata em diferentes níveis ecológicos, desde indivíduos até populações e comunidades (Nascimento et al., 2022).

Além dos limites térmicos fisiológicos intrínsecos a cada espécie, deve-se considerar que a tolerância ao calor e o comportamento das formigas também variam de acordo com o contexto ambiental. Fatores como a taxa de aquecimento, o estado de hidratação corporal e a umidade atmosférica influenciam tanto a temperatura máxima voluntária de atividade ( $VT_{max}$ ) quanto o limite térmico

máximo crítico associado à perda de função fisiológica (CT<sub>max</sub>) (Lima, Helene & Camacho, 2022). A taxa de aquecimento e a forma de transferência de calor ao corpo, especialmente por condução a partir de superfícies aquecidas, podem alterar substancialmente esses limites (Lima, Helene & Camacho, 2022), conferindo alta relevância ao aquecimento da superfície de deslocamento de formigas como fator crítico no estresse térmico. Superfícies expostas aquecem de maneira rápida e heterogênea, frequentemente atingindo temperaturas superiores às do ar, o que impõe riscos adicionais decorrentes do contato direto com o solo (Christian & Morton, 1992; Cerdá & Retana, 2000; Oyen & Dillon, 2018).

Entre os diferentes grupos de formigas, as formigas cortadeiras destacam-se como um modelo particularmente interessante para investigar os efeitos do estresse térmico sobre o forrageamento. Espécies dos gêneros *Atta* e *Acromyrmex* constituem os principais herbívoros dos Neotrópicos, sendo capazes de remover até 17% da produtividade primária (Hölldobler & Wilson, 1990). Essa elevada taxa de exploração vegetal é realizada utilizando um sistema de forrageamento altamente organizado, no qual operárias percorrem longas trilhas expostas, frequentemente sob condições térmicas extremas, pelas quais transportam fragmentos vegetais cortados até o interior da colônia para o cultivo do fungo simbiote. Como consequência, o forrageamento dessas formigas ocorre em ambientes nos quais o aquecimento do substrato representa uma importante fonte de estresse térmico. Cabe ressaltar que a atividade de forrageamento ocorre entre faixas específicas de temperatura, sendo interrompida fora desses limites térmicos (Hölldobler & Wilson, 1990; Pilati & Quirán, 1996; Bollazzi, 2008), gerando um efeito no desenvolvimento e sobrevivência das colônias, dada a dependência entre a eficiência do forrageamento e sucesso ecológico destas.

O transporte da carga vegetal exige ajustes biomecânicos finos, incluindo alterações posturais, deslocamento do centro de massa e aumento da sobreposição das fases de apoio para garantir estabilidade durante o deslocamento (Moll et al., 2013), os quais podem ser alterados em função do deslocamento em superfícies aquecidas. Além disso, variações morfológicas entre operárias modulam a exposição térmica ao substrato, uma vez que indivíduos maiores tendem a apresentar maior reserva hídrica e pernas mais longas, o que reduz o aquecimento corporal ao manter o corpo mais distante da superfície aquecida (Christian & Morton, 1992; Cerdá & Retana, 2000; Oyen & Dillon, 2018). Dessa forma, o

forrageamento em trilhas expostas constitui um cenário ideal para examinar como a interação entre temperatura do substrato, morfologia e locomoção molda o desempenho térmico das operárias.

A redução do forrageamento em temperaturas elevadas é bem documentada, com fluxos significativamente menores quando próximos ou acima de 40 °C, em função do risco de desidratação e superaquecimento (Pilati & Quirán, 1996; Caldato et al., 2016; Nobua Behrmann et al., 2017; Ramirez-Olier et al., 2022). Entretanto, o estresse térmico também promove ajustes comportamentais complexos, como a alocação preferencial de operárias termicamente ousadas (*heat-bold*), capazes de manter a atividade sob condições de alta temperatura e, assim, suprir a necessidade da colônia (Cerdá & Retana, 2000). Além disso, variações nos gradientes térmicos podem alterar a alocação de operárias de diferentes tamanhos no forrageamento, uma vez que diferenças morfológicas influenciam a tolerância ao calor (Christian & Morton, 1992; Oyen & Dillon, 2018).

Alterações locomotoras também são frequentes sob altas temperaturas, sendo comum o aumento da velocidade de deslocamento (Hurlbert et al., 2008) e, conseqüentemente, a tendência em se transportar cargas mais leves. Em *Acromyrmex subterraneus molestans* (Hymenoptera: Formicidae), por exemplo, o transporte de fragmentos foliares menores em função do aumento da temperatura ambiente, atua como um mecanismo compensatório capaz de manter a taxa de retorno de folhas mesmo diante da redução do fluxo de forrageadoras (Ramirez-Olier et al., 2022). No entanto, a seleção do tamanho da carga não resulta exclusivamente de restrições térmicas. Além disso, o transporte de cargas menores acelera o retorno ao ninho e favorece a transmissão de informações sobre a fonte alimentar, processo conhecido como *info-foraging* (Bollazzi & Roces, 2011). Assim, a seleção coletiva do tamanho da carga emerge da interação entre condições térmicas e mecanismos sociais, refletindo a colônia como uma unidade integrada de resposta ao ambiente.

Apesar do volume de estudos sobre a influência da temperatura no comportamento e na fisiologia de formigas cortadeiras, a resposta das operárias ao aquecimento isolado da superfície da trilha permanece pouco explorada. A maioria das investigações manipula a temperatura ambiente ou utiliza microcâmaras experimentais sem dissociar o papel térmico do substrato, embora grande parte da transferência de calor em artrópodes pequenos ocorra por condução a partir do solo

aquecido (Tizón et al., 2014). O preenchimento dessa lacuna é particularmente relevante, uma vez que superfícies expostas podem atingir temperaturas letais mesmo quando a temperatura do ar permanece dentro de limites toleráveis (Parr & Bishop, 2022).

Diante desse cenário, o presente estudo investigou os efeitos do aquecimento da superfície da trilha sobre o forrageamento em *Acromyrmex subterraneus*, com foco nos mecanismos compensatórios que permitem à colônia manter sua eficiência sob estresse térmico. Para tanto, foram avaliados parâmetros relacionados ao desempenho individual e coletivo, incluindo velocidade de deslocamento, fluxo de operárias, seleção do tamanho da carga, eficiência individual de transporte de carga e eficiência da colônia.

## 2 METODOLOGIA

### 2.1 ESPÉCIE DE ESTUDO

*Acromyrmex subterraneus* é uma espécie de formiga cortadeira endêmica da região Neotropical, pertencente à subfamília Myrmicinae, grupo que reúne elevada diversidade de espécies, comportamentos e estratégias ecológicas (Lach et al., 2010). As colônias se formam a partir da rainha que, após o voo nupcial e da cópula com diversos machos, escava o solo e regurgita o fungo simbiote que trouxe consigo da colônia de origem. Tão logo esse processo finaliza, inicia-se a oviposição e a rainha realiza todas as tarefas, incluindo o cultivo do fungo simbiote a partir de fragmentos foliares coletados no ambiente, caracterizando um comportamento semi-claustral, até a emergência das operárias. As colônias, nessa segunda fase de desenvolvimento, denominada fase ergonômica, apresentam operárias polimórficas, as quais exibem refinada divisão de trabalho que garante o funcionamento da colônia. As operárias se distribuem na execução de diversas atividades, incluindo forrageamento, limpeza da colônia, construção de câmaras e túneis no ninho e cuidado com a prole. A variação de tamanho entre as operárias implica na variação de reservas hídricas, tolerância térmica e eficiência locomotora. Operárias maiores tendem a apresentar menor perda hídrica e valores mais elevados de tolerância térmica máxima, além de pernas mais longas que aumentam a distância do corpo em relação ao solo aquecido, reduzindo a absorção de calor

(Cerdá & Retana, 2000; Oyen & Dillon, 2018). Esses atributos tornam *A. subterraneus* um modelo adequado para investigar como fatores térmicos influenciam o comportamento locomotor e o forrageamento em insetos sociais.

Além disso, colônias de formigas cortadeiras têm impacto significativo no ecossistema em que estão inseridas, sendo fundamentais na estruturação do ambiente, pois movem toneladas de solo, integram nutrientes e arejam o solo enquanto constroem seus ninhos (Costa et al. 2008). Alterações climáticas são, portanto, preocupantes com relação à atividade desses indivíduos, em especial na ocorrência de temperaturas acima de seu máximo valor térmico crítico. A redução da atividade de formigas nos ecossistemas pode gerar efeitos que se expandem em diferentes níveis ecológicos (Nascimento et al., 2022).

## 2.2 MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS

Foram utilizadas quatro colônias de *A. subterraneus* as quais são mantidas no MirmecoLab da Universidade Federal de Juiz de Fora desde a coleta de rainhas na revoada em 2013. As colônias são criadas sob condições ambientais controladas (26°C; 80% UR) e possuem cerca de 1,5 L de jardim de fungo, sendo acondicionadas em sistema fechado, composto por três câmaras interligadas por tubos plásticos transparentes: arena de forrageio, câmara do jardim de fungo e câmara de lixo. Diariamente são oferecidas folhas frescas de *Acalypha wilkesiana* como substrato para o cultivo do fungo simbiote.

## 2.3 SISTEMA EXPERIMENTAL

O sistema experimental foi composto por uma placa de vidro temperado (30 cm de largura e comprimento) pintada de branco. Na parte central da placa, foi delimitada uma trilha (3 cm de largura e 20 cm de comprimento), com paredes de vidro temperado. A região da trilha na placa de vidro foi apoiada sobre um banho-maria elétrico, com água que aquecia diretamente a superfície da trilha a 40°C, ou água mantida na temperatura ambiente a 26°C (Figura 1).

Em uma das extremidades da trilha, foi conectada a câmara de fungo da colônia e, na outra extremidade, uma arena de forrageamento (8 cm de altura e 10 cm de comprimento e largura), na qual foram oferecidos 80 discos de folhas de

*Acalypha wilkesiana*, sendo 40 discos pequenos (0,5 cm de diâmetro) e 40 discos grandes (1 cm de diâmetro). Uma câmera foi posicionada superior e perpendicularmente à trilha para capturar uma seção central de 5 cm da trilha e registrar a movimentação das operárias.

Cada ensaio experimental teve a duração de 60 minutos, iniciados após o transporte do primeiro disco foliar ou até que todos os discos fossem coletados pelas operárias. Foram realizados cinco ensaios em cada uma das quatro colônias, com água na temperatura ambiente (26°C), constituindo o tratamento controle, e com água aquecida (40°C) - a temperatura em que o forrageamento da espécie tende a reduzir consideravelmente, antes que o CTmax seja atingido (Ramirez-oliver, 2022) - constituindo o tratamento aquecido, totalizando 40 ensaios experimentais (5 ensaios x 4 colônias x 2 condições térmicas).



Figura 1 – Sistema experimental composto pela colônia com jardim de fungo e câmara de lixo conectada à trilha de forrageamento aquecida por banho-maria e arena com discos de *Acalypha wilkesiana*. Perpendicular à trilha, é possível observar a câmera Sony HDR-XR260 utilizada para a filmagem.



## 2.4 DINÂMICA DO FORRAGEAMENTO

A partir da análise das filmagens, utilizando o programa BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software), foram coletados os seguintes parâmetros relacionados à dinâmica do forrageamento: delay, fluxo de operárias, seleção de discos foliares e velocidade de deslocamento.

O *delay* corresponde ao tempo decorrido entre a liberação da colônia para a arena e o transporte do primeiro disco. Nesse caso, obteve-se uma medida para cada ensaio experimental.

O fluxo de operárias foi determinado a partir da contagem do número de operárias deslocando-se pela trilha em direção à arena e retornando com ou sem folha, durante 1 min. A determinação do fluxo foi realizada a intervalos de 5 minutos, obtendo-se uma média de 66 medidas de fluxo/ensaio.

A velocidade de deslocamento foi determinada a partir do tempo gasto para percorrer a seção de 5 cm de comprimento na região central da trilha, sendo mensurada para cinco operárias que retornavam com carga à colônia, também a cada 5 minutos.

Os discos foliares transportados tiveram seu peso seco estimado a partir de amostras-padrão de 20 discos de cada tamanho, os quais foram secos a 70 °C por 24 h e posteriormente pesados (Sales et al. 2021).

Com os dados de velocidade e peso seco da carga, foi calculada a eficiência individual de transporte, utilizando a fórmula: Eficiência = velocidade de deslocamento x peso seco da carga.

Também registrou-se o número de discos transportados e seu respectivo tamanho, grande ou pequeno, durante todo o experimento para calcular a eficiência ponderada de transporte de folhas da colônia, utilizando a fórmula:

$$\text{Eficiência ponderada da colônia} = ((T_g \times w_g) + (T_p \times w_p)) / t$$

Onde:

$T_g$  = número de discos grandes transportados

$T_p$  = número de discos pequenos transportados

$w_g$  = peso de cada disco grande

$w_p$  = peso de cada disco pequeno

$t$  = tempo gasto no transporte

## 2.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A fim de avaliar o efeito da temperatura da superfície da trilha nos parâmetros do forrageamento, foram primeiramente realizadas a inspeção das distribuições das variáveis resposta, utilizando histogramas e ajustes a distribuições teóricas (lognormal, gama e Weibull). A análise indicou forte assimetria positiva e caudas pesadas, o que justificou a adoção de modelos com distribuição Gama e função de ligação logarítmica.

Foram considerados modelos lineares generalizados (GLMs) e modelos lineares generalizados mistos (GLMMs), conforme a estrutura dos dados:

Na análise da variação do delay, ajustou-se um GLMM gama com ligação log e intercepto aleatório para colônia, para controlar a pseudorrepetição entre indivíduos da mesma colônia. A temperatura da trilha foi incluída como efeito fixo.

O fluxo de forrageamento (operárias/min) foi modelado com GLMM gama (glmmTMB), considerando novamente a temperatura da trilha como efeito fixo e colônia como efeito aleatório.

A eficiência ponderada da colônia de forrageamento foi ajustada por GLMM gama (glmmTMB), incluindo como efeitos fixos o tratamento térmico e a duração do transporte, e intercepto aleatório para colônia.

A eficiência de transporte individual ( $\text{g}\cdot\text{cm/s}$ ) foi analisada com um modelo Twedie, devido à sobredispersão. Os efeitos fixos incluíram tratamento térmico e largura da cabeça da operária, enquanto colônia aninhada em repetição foi incluída como efeito aleatório.

A velocidade de deslocamento foi ajustada por GLMM gama, com tratamento térmico e largura da cabeça como efeitos fixos, e novamente colônia aninhada em repetição como efeito aleatório.

Também foi avaliado se a temperatura da trilha interferiu na seleção de discos de diferentes tamanhos. Para tanto, foi realizado o cálculo da proporção de discos grandes transportados em relação ao total. Maiores proporções de discos grandes entre os transportados indicam preferência, mesmo que o total transportado seja baixo. Em seguida, a preferência por discos foliares grandes foi analisada por regressão logística binomial, incluindo o tratamento térmico como preditor e número total de discos transportados como peso amostral.

Todas as análises foram realizadas no software R (R Core Team, 2024). Para o ajuste de modelos mistos, utilizou-se o pacote glmmTMB (Brooks et al., 2017) e, em análises complementares, o pacote lme4 (Bates et al., 2015). A inspeção da distribuição dos dados foi conduzida com o pacote fitdistrplus (Delignette-Muller & Dutang, 2015), enquanto a verificação de resíduos e diagnóstico de ajuste dos modelos foram realizados com o DHARMA (Hartig, 2022). Estimativas marginais e comparações entre tratamentos foram obtidas por meio do pacote emmeans (Lenth, 2024), e visualizações gráficas foram produzidas com o ggplot2 (Wickham, 2016) e ggeffects (Lüdecke, 2018).

### 3. RESULTADOS

Foi registrado um valor médio de delay correspondente a 8,49 s nas trilhas controle, apenas 1,2% menor do que nas trilhas aquecidas (Figura 2), não registrando-se diferença significativa ( $t = -0,045$ ;  $p = 0,96$ ).

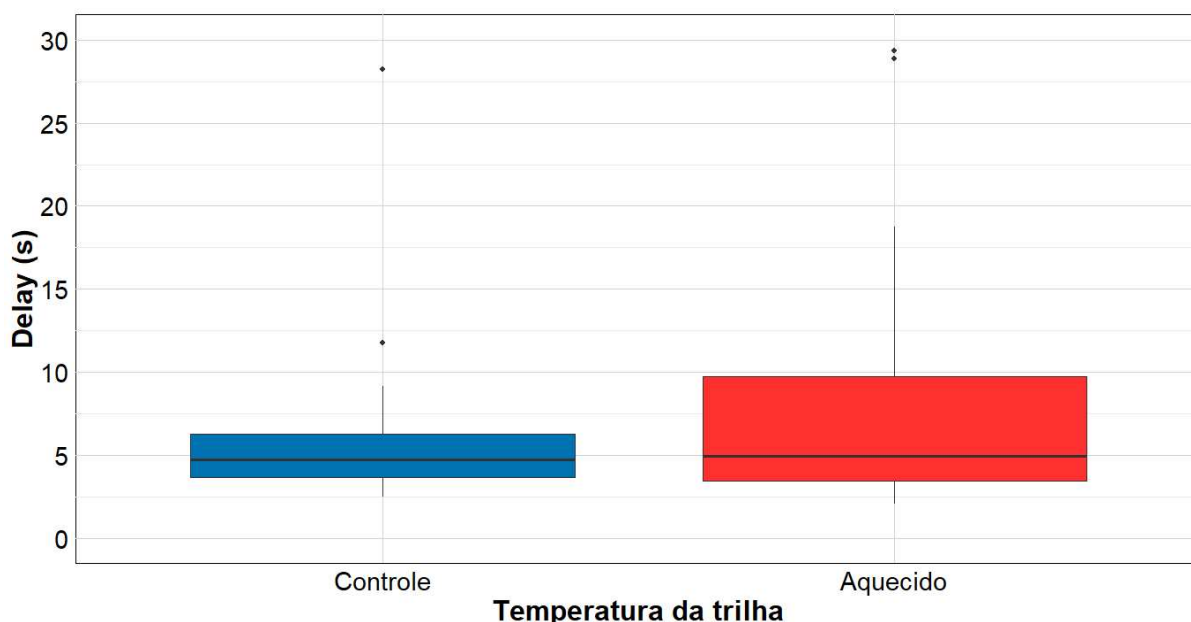


Figura 2 – Variação do delay do forrageamento em *A. subterraneus* nas trilhas controle (26 °C) e aquecida (40 °C).

Com relação ao fluxo de operárias, foi registrado um fluxo médio de 10,32 operárias/minuto nas trilhas controle, enquanto nas trilhas aquecidas houve uma

redução significativa de aproximadamente 20% ( $z = -2,32$ ;  $p = 0,02$ ). Tal redução no fluxo indica que um menor número de operárias forrageiras se engajaram na realização da tarefa quando a superfície da trilha estava aquecida (Figura 3).

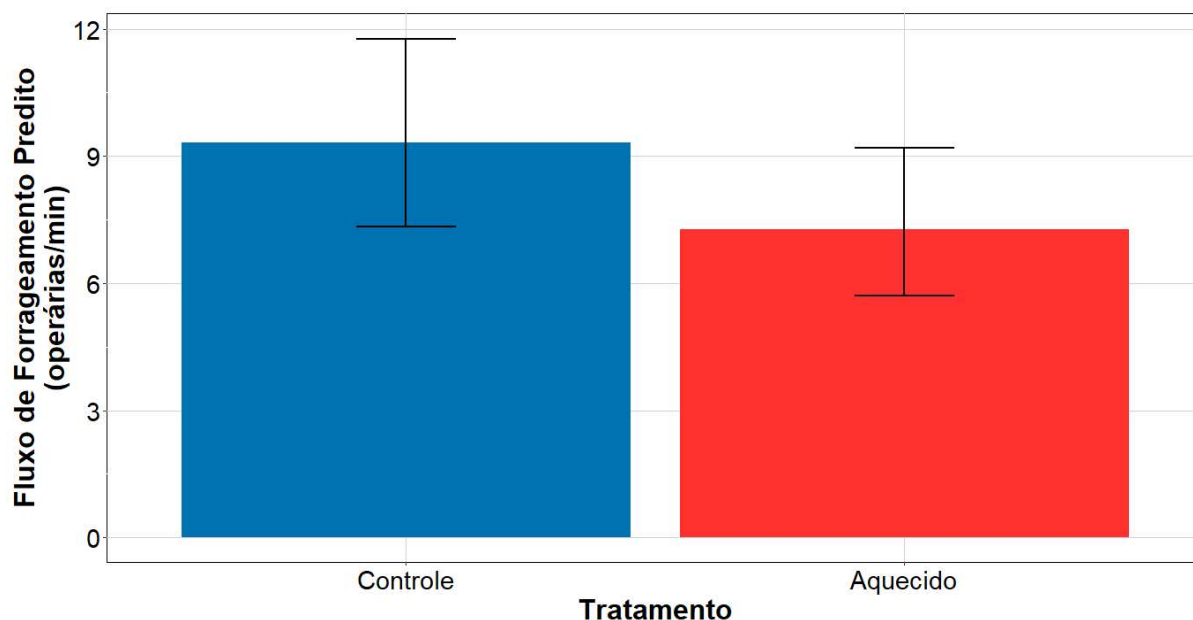


Figura 3 – Fluxo de forrageamento (operárias/minuto) de *A. subterraneus* nas trilhas controle (26 °C) e aquecida (40 °C).

Já a análise da eficiência individual revelou diferenças significativas entre os tratamentos. Na trilha controle, a eficiência média foi de 2,37 g/cm/s, aumentando cerca de 137% na trilha aquecida ( $z = 12,56$ ;  $p < 0,0001$ ) (Figura 4).

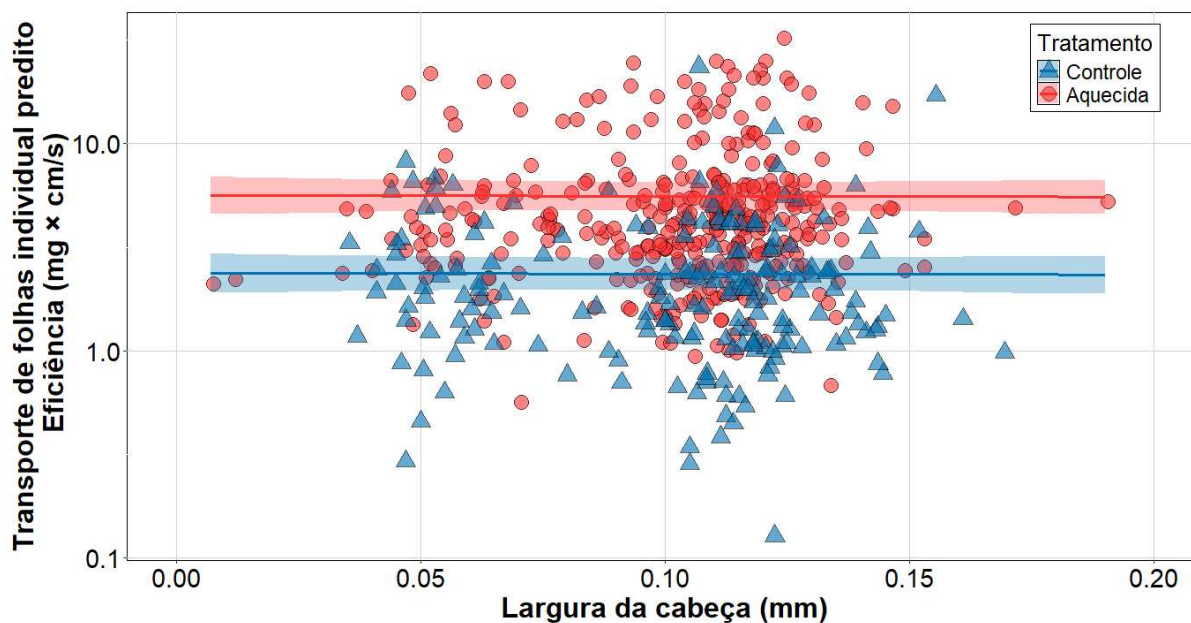


Figura 4 – Eficiência individual de transporte de carga (g  $\times$  cm/s) de operárias de *A. subterraneus* em trilhas controle (26 °C) e aquecidas (40 °C), de acordo com o tamanho da operária, estimado pela largura da cabeça (mm).

As operárias transportaram discos pequenos em ~53% das vezes nas trilhas controle e em ~57% nas trilhas aquecidas, representando um aumento de 3,8% na probabilidade de seleção de discos pequenos sob aquecimento, embora essa diferença seja marginalmente significativa ( $z = -1,95$ ;  $p = 0,052$ ).

Com relação à velocidade de deslocamento, verificou-se um aumento significativo na trilha aquecida de aproximadamente 126% em relação às trilhas controle ( $z = 16,07$ ;  $p < 0,0001$ ) (Figura 5).

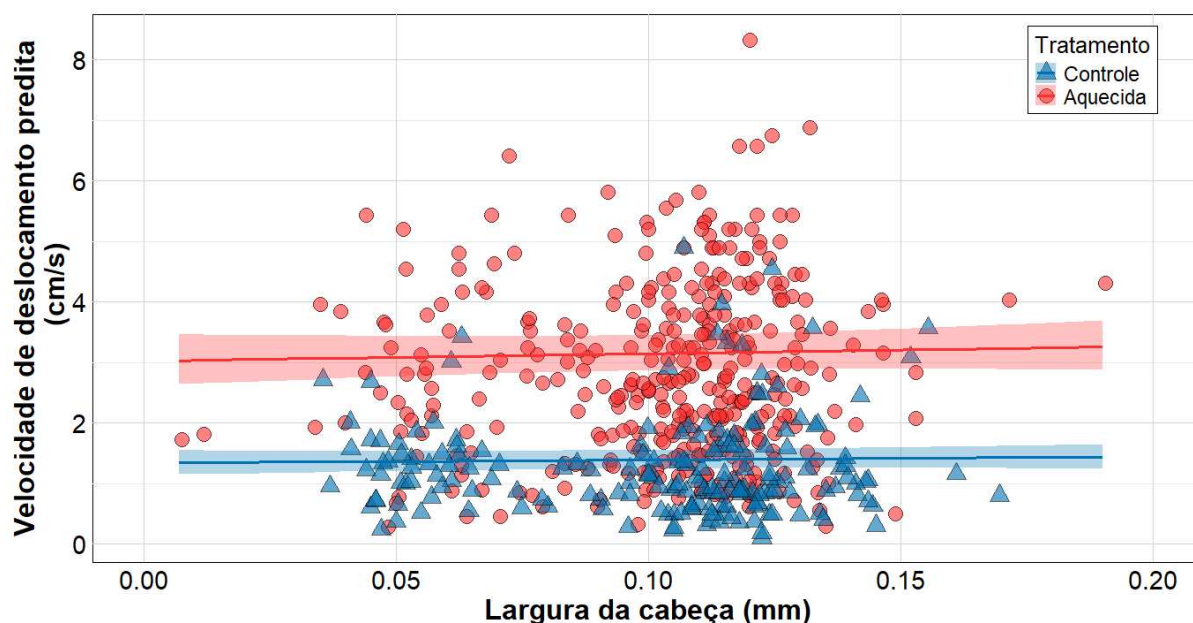


Figura 5 – Velocidade de deslocamento predita (cm/s) de operárias de *A. subterraneus* com carga nas trilhas controle (26 °C) e aquecida (40 °C), relativa ao tamanho da operária, estimado pela largura da cabeça (mm).

A eficiência ponderada do transporte de folhas da colônia diminuiu cerca de 4,3% a cada minuto adicional gasto no deslocamento ( $z = -5,70$ ;  $p < 0,0001$ ). Embora trilhas aquecidas tenham apresentado tendência a maior eficiência ( $\approx 29\%$ ), esse efeito não foi estatisticamente significativo ( $z = 1,27$ ;  $p = 0,20$ ) (Figura 6), indicando que as alterações dos parâmetros da dinâmica do forrageamento foram suficientes para a manutenção da taxa de entrada de folhas na colônia.

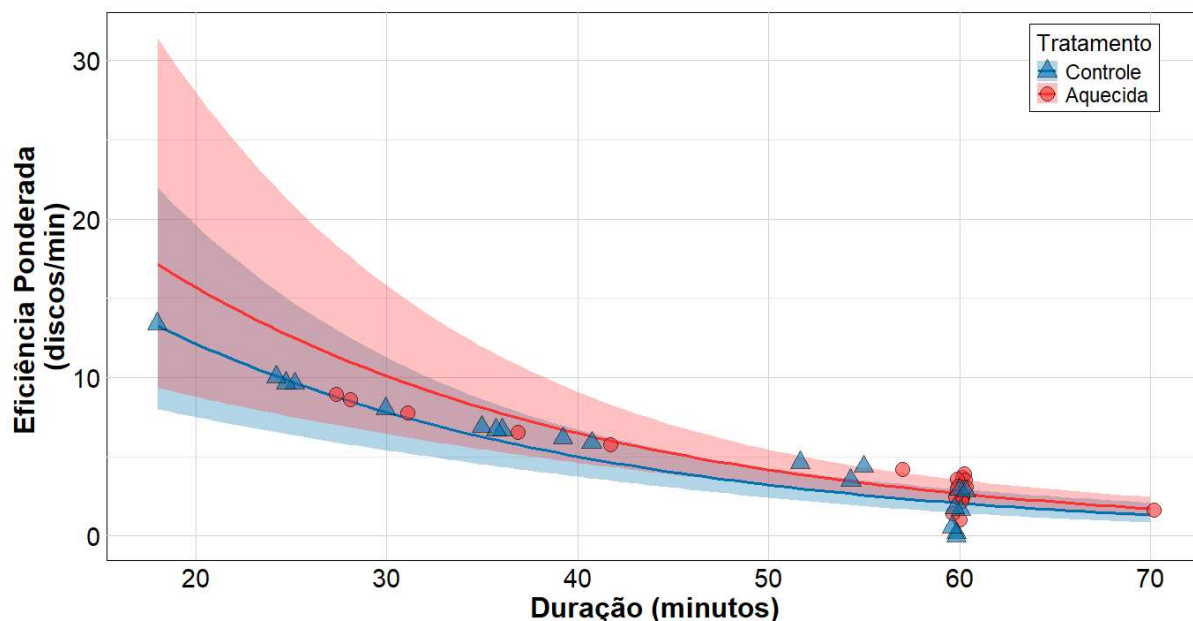


Figura 6 – Eficiência ponderada de transporte de folhas da colônia em *A. subterraneus*, em trilhas controle (26 °C) e aquecida (40 °C).

#### 4. DISCUSSÃO E CONCLUSÃO

Os resultados obtidos no presente estudo demonstraram que o aquecimento da superfície da trilha promoveu alterações na maioria dos parâmetros relacionados à dinâmica do forrageamento em *A. subterraneus* que, no entanto, não comprometeram a taxa de entrada de folhas da colônia. O padrão observado sugere que as alterações registradas refletem a ativação de mecanismos compensatórios, os quais foram capazes de manter o desempenho coletivo. A manutenção da eficiência da colônia pode ser explicada pela combinação entre a redução do fluxo de operárias e o aumento da eficiência individual, sustentada principalmente por maior velocidade de deslocamento e pelo transporte preferencial de fragmentos foliares menores nas trilhas aquecidas.

O delay foi o único parâmetro para o qual não foi verificada alteração em função do tratamento térmico, indicando que o aquecimento da trilha não interferiu no tempo de latência para início da atividade forrageadora. Esse resultado sugere que, dentro da faixa térmica avaliada, a temperatura da superfície atuou predominantemente como um modulador da velocidade de deslocamento e organização do forrageamento, não influenciando no estímulo necessário para dar início à atividade. O disparo do forrageamento em formigas tende a ser menos

sensível a variações térmicas pontuais e, portanto, relativamente conservado e associado a padrões comportamentais estáveis da colônia, mesmo sob condições potencialmente estressantes (Lach et al., 2010). Assim, a manutenção de um curto delay pode estar relacionada à atuação de um subconjunto de operárias mais tolerantes ao calor ou mais propensas ao risco, frequentemente descritas como *heat-bold* (Cerdá & Retana, 2000; 2003). Colônias de formigas possuem indivíduos mais tolerantes ao calor, que adotam estratégias *risk-prone* (propensas a risco) e forrageiam em temperaturas próximas ao limite térmico crítico, e indivíduos *risk-averse* (avessos ao risco), os quais tendem a restringir sua atividade a condições térmicas mais amenas (Cerdá & Retana, 2000; 2003). A ocorrência de operárias termicamente ousadas (*heat-bold*) tem sido apontada como um mecanismo que permite a manutenção da atividade mesmo quando parte da colônia reduz sua participação (Hurlbert et al., 2008; Roeder et al., 2022), o que permitiu a manutenção do curto delay observado neste estudo e resultou na redução do fluxo de forrageamento.

Em contraste, o aquecimento da superfície promoveu uma redução no fluxo de operárias, indicando que a elevação da temperatura interferiu no processo de alocação de indivíduos ao forrageamento, sem causar a interrupção da atividade. A restrição do número de forrageadoras ativas é reconhecida como forma de reduzir a exposição ao calor, permitindo reorganizar a atividade em vez de suprimi-la completamente (Pilati & Quirán, 1996; Caldato et al., 2016; Roeder et al., 2022). A diminuição do fluxo pode, portanto, ser interpretada como uma estratégia adaptativa coletiva, na qual o forrageamento é mantido por um grupo reduzido de operárias mais tolerantes às condições térmicas adversas. Adicionalmente, a menor densidade de indivíduos nas trilhas garante um trânsito mais livre e, consequentemente, um incremento na velocidade de deslocamento, haja vista a redução do número de colisões (Pereyra, M., & Farji-Brener, A. G., 2020).

No entanto, as operárias que realizaram o forrageamento nas trilhas aquecidas apresentaram expressivo aumento da eficiência individual. O aumento da eficiência foi fortemente associado à maior velocidade de deslocamento e à preferência pelo transporte de fragmentos foliares menores. Ao se deslocarem com maior velocidade, as operárias reduzem o tempo de contato com o substrato, o que é especialmente relevante quando este está aquecido, pois o deslocamento mais rápido minimiza a transferência de calor por condução, um fator crítico para



artrópodes de pequeno porte (Hurlbert et al., 2008). Por sua vez, a preferência por cargas menores diminui os custos biomecânicos do transporte, garantindo maior estabilidade em velocidades mais elevadas (Burd, 2000; Moll et al., 2013). Esses ajustes indicam uma modificação no *trade-off* entre carga transportada e velocidade de deslocamento, mantendo o aporte de recursos mesmo sob estresse térmico (Christian & Morton, 1992; Bollazzi & Roces, 2011; Ramirez-Olier et al., 2022).

Contudo, o balanço entre o aumento da eficiência individual e a redução da participação coletiva (fluxo de operárias) resultou em uma taxa de aporte de folhas (eficiência da colônia) semelhante entre os tratamentos térmicos, confirmando a hipótese de que o forrageamento em formigas cortadeiras emerge da integração entre múltiplos componentes comportamentais, e não do aumento isolado da performance individual. Resultados semelhantes foram descritos para colônias de *A. subterraneus molestans* e *A. lobicornis*, nas quais ajustes no comportamento individual permitem a manutenção do suprimento de material vegetal à colônia mesmo sob condições térmicas restritivas (Pilati & Quirán, 1996; Bollazzi, 2008; Ramirez-Olier et al., 2022).

Ao isolar a análise do efeito térmico apenas na superfície da trilha, os resultados do presente estudo acrescentam informações aos efeitos do aumento da temperatura no forrageamento de formigas cortadeiras ao demonstrar que o aquecimento isolado da superfície da trilha é suficiente para induzir alterações locomotoras individuais e na organização coletiva. A maioria das investigações avalia a influência integrada da temperatura ambiente, sem dissociar o papel específico do substrato, apesar de a condução a partir do solo representar uma das principais vias de transferência de calor em artrópodes pequenos (Hurlbert et al., 2008; Wahl et al., 2015).

Em conjunto, os resultados deste estudo indicam que colônias de formigas cortadeiras são capazes de reorganizar o forrageamento mesmo sob condições de aquecimento compatíveis com cenários associados às mudanças climáticas, preservando sua eficiência por meio de ajustes comportamentais coordenados. As respostas observadas em nível individual, incluindo modificações na velocidade de deslocamento, na escolha do tamanho da carga e na eficiência de transporte, refletem um *trade-off* entre desempenho locomotor, esforço individual e organização coletiva, permitindo que a colônia amortize os efeitos negativos do estresse térmico sobre o forrageamento. Esses achados evidenciam a elevada plasticidade

comportamental das formigas cortadeiras, destacando seu papel do microambiente térmico, em especial da temperatura do substrato, na modulação de processos ecológicos fundamentais.

No contexto das mudanças climáticas, compreender os efeitos térmicos em pequena escala é fundamental para prever as respostas ecológicas de formigas cortadeiras, uma vez que ajustes individuais e coletivos garantem a manutenção do forrageamento em uma nova condição térmica ambiental. É importante ressaltar que a plasticidade comportamental e organizacional de formigas cortadeiras registrada no presente estudo reforça a preocupação com o impacto deste importante grupo de herbívoros em ecossistemas naturais e agrícolas, sendo aconselhável incorporar o papel do microhabitat térmico em avaliações futuras sobre a dinâmica populacional e o papel ecológico das formigas cortadeiras em cenários de aquecimento global.

## 5. REFERÊNCIAS

Alexander, R. M. (2005). Models and the scaling of energy costs for locomotion. *Journal of Experimental Biology*, 208, 1645–1652.

ALLOWAY, T. M.; ROUTTENBERG, A. Olfactory discrimination in the ant *Formica fusca*: Conditioning and interocular transfer. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, v. 63, n. 3, p. 457–461, 1967.

Andrew, N. R., Hart, R. A., Jung, M.-P., Hemmings, Z., & Terblanche, J. S. (2013). Can temperate insects take the heat? A case study of the physiological and behavioural responses in a common ant, *Iridomyrmex purpureus* (Formicidae), with potential climate change. *Journal of Insect Physiology*, 59, 870–880.

Arnan, X., Cerdá, X., & Retana, J. (2014). Ant functional responses along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology*, 83, 1398–1408.

Bollazzi, M., & Roces, F. (2008). Building behaviour and the control of nest climate in *Acromyrmex* leaf-cutting ants (Doctoral dissertation, Doctoral thesis-Deutscher Akademischer Austauschdienst, Germany).

Bollazzi, M., & Roces, F. (2011). Information needs at the beginning of foraging: grass-cutting ants trade off load size for a faster return to the nest. *PloS one*, 6(3), e17667.

BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Leaf-cutting ant workers (*Acromyrmex heyeri*) trade-off nest thermoregulation for humidity control. *Insectes Sociaux*, v. 57, n. 2, p. 157–165, 2010.

BURD, M. (2000). Body size effects on locomotion and load carriage in the highly polymorphic leaf-cutting ants *Atta colombica* and *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology*, 11(2), 125-131.

Burd, M., Archer, D., Aranwela, N., & Stradling, D. J. (2002). Traffic Dynamics of the Leaf-Cutting Ant, *Atta cephalotes*. *The American Naturalist*, 159, 283–293.

Bustamante, S., Amarillo-Suárez, A., Bustamante, S., & Amarillo-Suárez, A. (2019). Foraging plasticity of *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae) in response to temperature differences between forest and pasture. *Revista de Biología Tropical*, 67, 963–974.

CAMARGO, R. S., FORTI, L. C., LOPES, J. F. S., ANDRADE, A. P. P., & OTTATI, A. L. T. (2007). Age polyethism in the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym., Formicidae). *Journal of Applied Entomology*, 131(2), 139-145.

Cerdá, X., Retana, J., & Cros, S. (1998). Critical thermal limits in Mediterranean ant species: Trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, 12, 45–55.

Cerdá, Xim, & Retana, J. (2000). Alternative strategies by thermophilic ants to cope with extreme heat: Individual versus colony level traits. *Oikos*, 89, 155–163.

CHENG, K.; SOSA, S.; BEUGNON, G. Memory of home-related visual landmarks in ants: Learning walks and colony-founding queens in *Cataglyphis* and *Gigantiops*. *Insectes Sociaux*, v. 58, n. 1, p. 49–60, 2011.

CHICK, L. D., WATERS, J. S., & DIAMOND, S. E. Pedal to the metal: Cities power evolutionary divergence by accelerating metabolic rate and locomotor performance. *Evolutionary applications*, v. 14, n. 1, p. 36-52. 2021.

Clark, C. W. (1994). Leaf-cutting ants may be optimal foragers. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 63.

CLIFTON G. T., HOLWAY D. AND GRAVISH N. Uneven substrates constrain walking speed in ants through modulation of stride frequency more than stride length. *Soc. Open Sci.* 7192068. 2020.

Cooper, B. S. (2010). The evolution of thermal physiology in endotherms. *Frontiers in Bioscience*, E2, 861–881.

Csata, E., Gautrais, J., Bach, A., Blanchet, J., Ferrante, J., Fournier, F., ... Dussutour, A. (2020). Ant Foragers Compensate for the Nutritional Deficiencies in the Colony. *Current Biology*, 30, 135-142.e4.

D'ETTORRE, P.; LENOIR, A. Nestmate recognition in ants. In: LACH, L.; PARR, C. L.; ABBOTT, K. L. (Org.). *Ant ecology*. Oxford: Oxford University Press, 2010. p. 194–209.

Di Pietro, V., Govoni, P., Chan, K. H., Oliveira, R. C., Wenseleers, T., & van den Berg, P. (2022). Evolution of self-organised division of labour driven by stigmergy in leaf-cutter ants. *Scientific Reports*, 12, 21971.

DIAMOND, S. E.; MARTIN, R. A. Evolutionary and plastic responses of ectotherms to urban heat islands. *Biological Reviews*, v. 96, n. 6, p. 1938–1956, 2021.

Dimarco, R. D., Farji-Brener, A. G., & Premoli, A. C. (2010). Dear enemy phenomenon in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: behavioral and genetic evidence. *Behavioral Ecology*, 21(2), 304-310.

ELIZALDE, L.; FALCÓN-BENEDETTI, M.; FARIAS-DA-SILVA, N.; FOWLER, H. G.; NEVES, F. S.; ROCES, F.; DEL-CLARO, K.; FEITOSA, R. M.; SOUZA, D. C. Ants as drivers of ecosystem processes: A review. *Myrmecological News*, v. 30, p. 1–24, 2020.

ELLIS, S., & ROBINSON, E. J. H. Polydomy in red wood ants. *Insectes Sociaux*, v. 61, p. 111-122. 2014.

Evolution of self-organised division of labour driven by stigmergy in leaf-cutter ants | *Scientific Reports*. (s. d.).

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, 128–134.

FRIARD, O. AND GAMBA, M. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods Ecol Evol*, 7: 1325-1330, 2016.

GIURFA, M.; ZHANG, S.; JENNETON, B.; MAUGER, D.; MERTZ, C. The concepts of 'sameness' and 'difference' in an insect. *Nature*, v. 410, p. 930–933, 2001.

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

How Load-Carrying Ants Avoid Falling Over: Mechanical Stability during Foraging in *Atta vollenweideri* Grass-Cutting Ants. (s. d.)

Hurlbert, A. H., Ballantyne, F., & Powell, S. (2008). Shaking a leg and hot to trot: The effects of body size and temperature on running speed in ants. *Ecological Entomology*, 33, 144–154.

Jayatilaka, P., Narendra, A., Reid, S. F., Cooper, P., & Zeil, J. (2011). Different effects of temperature on foraging activity schedules in sympatric *Myrmecia* ants. *Journal of Experimental Biology*, 214, 2730–2738.

Lewis, O. T., Martin, M., & Czaczkes, T. J. (2008). Effects of trail gradient on leaf tissue transport and load size selection in leaf-cutter ants. *Behavioral Ecology*, 19, 805–809.

Lima, C., Helene, A. F., & Camacho, A. (2022). Leaf-cutting ants' critical and voluntary thermal limits show complex responses to size, heating rates, hydration level, and humidity. *Journal of Comparative Physiology B*, 192, 235–245.

Mueller, U. G., Mikheyev, A. S., Hong, E., Sen, R., Warren, D. L., Solomon, S. E., ... & Juenger, T. E. (2011). Evolution of cold-tolerant fungal symbionts permits winter fungiculture by leafcutter ants at the northern frontier of a tropical ant–fungus symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(10), 4053–4056.

Nascimento, G., Câmara, T., & Arnan, X. (2022). Critical thermal limits in ants and their implications under climate change. *Biological Reviews*, 97, 1287–1305.

O'Donnell, S., & Baudier, K. M. (2023). Significant colony differences in thermal tolerances and decoupling of high and low critical temperatures in the army ant *Eciton burchellii parvispinum*. *Ecological Entomology*, 48, 622–626.

ORTIZ, D. P., ELIZALDE, L., & PIRK, G. I. Role of ants as dispersers of native and exotic seeds in an understudied dryland. *Ecological Entomology*, v. 46, n. 3, p. 626–636. 2021.

Parr, C. L., & Bishop, T. R. (2022). The response of ants to climate change. *Global Change Biology*, 28, 3188–3205.

PARR, C. L.; BISHOP, T. R. Ant responses to climate change: Forecasting the future from studies of thermal physiology and ecology. *Current Opinion in Insect Science*, v. 52, p. 100956, 2022.

Pereyra, M., & Farji-Brener, A. G. (2020). Traffic restrictions for heavy vehicles: Leaf-cutting ants avoid extra-large loads when the foraging flow is high. *Behavioural Processes*, 170, 104014.

Pilati, A., & Quirán, E. (1996). Patrones de cosecha de *Acromyrmex lobicornis* (Formicidae: Attini) en un pastizal del Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. *Ecología Austral*, 6(2), 123–126.

Ramirez-Olier, J. P., Sanches, J. J., Barbosa, J. V. S., Botero, L. R., Fourcassié, V., Zanuncio, J. C., & Zanetti, R. (2022). Walking and foraging activity of *Acromyrmex subterraneus molestans* (Hymenoptera: Formicidae) at different temperatures. *Physiological Entomology*, 47, 162–169.

ROBINSON, E. J. Polydomy: the organisation and adaptive function of complex nest systems in ants. *Current Opinion in Insect Science*, v. 5, p. 37-43. 2014.

Roeder, D. V., Paraskevopoulos, A. W., & Roeder, K. A. (2022). Thermal tolerance regulates foraging behaviour of ants. *Ecological Entomology*, 47, 331–338.

ROEDER, K. A.; ROUX, E. A.; WONG, B. M.; HOLWAY, D. A.; O'DONNELL, S. Thermal tolerance of ants in the context of climate change. *Global Change Biology*, v. 27, p. 661–672, 2021.

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.

RÖMER, D.; BARTZ, H.; RÖSCHARDT, A.; BOLLAZZI, M.; ROCES, F. Heat at the colony level: How a leaf-cutting ant deals with high temperatures. *Journal of Insect Physiology*, v. 100, p. 1–9, 2017.

SALES, T. A., TOLEDO, A. M., ZIMERER, A., & LOPES, J. F. (2021). Foraging for the fungus: why do *Acromyrmex subterraneus* (Formicidae) queens need to forage during the nest foundation phase?. *Ecological Entomology*, 46(6), 1364-1372.

SANABRIA, C., BAROT, S., FONTE, S. J., & DUBS, F. Do morphological traits of ground-dwelling ants respond to land use changes in a neotropical landscape? *Geoderma*, v. 418, 115841. 2022

SCHNEIDER, C. A., RASBAND, W. S., & ELICEIRI, K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature methods*, v. 9, n. 7, p. 671-675. 2012.

SHIK, J. Z.; ARNAN, X.; OMS, C. S.; CERDÁ, X.; BOULAY, R. Thermal tolerances and foraging ecology: A global test of the thermal adaptation hypothesis. *Ecology Letters*, v. 22, n. 11, p. 2028–2035, 2019.

SINCLAIR, B. J.; WILLIAMS, C. M.; TERBLANCHE, J. S. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters*, v. 19, n. 11, p. 1372–1385. 2016.

STROEYMEYT, N.; GRASSE, P.-P.; MEUNIER, J.; PERONNET, R.; D'ETTORRE, P. Seasonality in communication and collective decision-making in ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 281, 20133108, 2014.

Swanson, A. C., Schwendenmann, L., Allen, M. F., Aronson, E. L., Artavia-León, A., Dierick, D., ... Zelikova, T. J. (2019). Welcome to the Atta world: A framework for understanding the effects of leaf-cutter ants on ecosystem functions. *Functional Ecology*, 33, 1386–1399.

The Fast and the Fractalous: Speed and Tortuosity Trade off in Running Ants on JSTOR. (s. d.).

Tizón, R., Wulff, J. P., & Peláez, D. V. (2014). The effect of increase in the temperature on the foraging of *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Studies*, 53, 40.

TIZÓN, R., WULFF, J. P., & PELÁEZ, D. V. (2014). The effect of increase in the temperature on the foraging of *Acromyrmex lobicornis* (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Studies*, 53(1), 40.

Traffic restrictions for heavy vehicles: Leaf-cutting ants avoid extra-large loads when the foraging flow is high—ScienceDirect. (s. d.).

VERZA, S. S., DINIZ, E. A., CHIARELLI, M. F., MUSSURY, R. M., & BUENO, O. C. Waste of leaf-cutting ants: disposal, nest structure, and abiotic soil factors around internal waste chambers. *Acta Ethologica*, v. 20, p. 119-126. 2017.

WAHL, V., PFEFFER, S. E., & WITTLINGER, M. Walking and running in the desert ant *Cataglyphis fortis*. *Journal of Comparative Physiology A*, v. 201, p. 645-656. 2015.

WEIDENMÜLLER, A.; MAYR, C.; FÜCHTBAUER, W.; KÖNIG, C. Ontogenetic shift from positive to negative phototaxis in *Camponotus rufipes* workers. *Journal of Experimental Biology*, v. 212, p. 1505–1510, 2009.



Welch, L. E., Baudier, K. M., & Harrison, J. F. (2020). Warmer mid-day temperatures increase leaf intake by increasing forager speed and success in *Atta colombica* during the rainy season. *Insectes Sociaux*, 67, 213–219.

Wilson, EO Casta e divisão de trabalho em formigas cortadeiras (Hymenoptera: Formicidae: *Atta* ). *Behav Ecol Sociobiol* 7 , 157–165 (1980).

Woods, H. A., Dillon, M. E., & Pincebourde, S. (2015). The roles of microclimatic diversity and of behavior in mediating the responses of ectotherms to climate change. *Journal of Thermal Biology*, 54, 86-97.

WYSTRACH, A., SCHWARZ, S., SCHULTHEISS, P., BEUGNON, G., & CHENG, K. Views, landmarks, and routes: how do desert ants negotiate an obstacle course? *Journal of Comparative Physiology A*, v. 197, p. 167-179. 2011.

Youngsteadt, E., Prado, S. G., Keleher, K. J., & Kirchner, M. (2023). Can behaviour and physiology mitigate effects of warming on ectotherms? A test in urban ants. *Journal of Animal Ecology*, 92, 568–579.

Zhang, N., & Yong, E. H. (2023). Dynamics, statistics, and task allocation of foraging ants. *Physical Review E*, 108, 054306.

#### Referências dos pacotes

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48.

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.

Delignette-Muller, M. L., & Dutang, C. (2015). fitdistrplus: An R package for fitting distributions. *Journal of Statistical Software*, 64(4), 1–34.