

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**Júlia Barreto Lacerda**

**Influência da patrilinearidade na determinação de castas em formigas (Hymenoptera,  
Formicidae): uma revisão sistemática**

Juiz de Fora

2021

**Júlia Barreto Lacerda**

**Influência da patrilinearidade na determinação de castas em formigas  
(Hymenoptera, Formicidae): uma revisão sistemática**

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

Orientador: Dra. Juliane Floriano Lopes Santos

Juiz de Fora

2021

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

Barreto Lacerda, Júlia.

Influência da patrilinearidade na determinação de castas em formigas (Hymenoptera, Formicidae): uma revisão sistemática / Júlia Barreto Lacerda. -- 2021.

21 f.

Orientadora: Juliane Floriano Lopes Santos

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas, 2021.

1. Poliandria. 2. patrilinearidade. 3. divisão do trabalho. 4. determinação de castas. 5. formigas cortadeiras. I. Floriano Lopes Santos, Juliane, orient. II. Título.

**Júlia Barreto Lacerda**

**Influência da patrinhagem na determinação de castas em formigas  
(Hymenoptera, Formicidae): uma revisão sistemática**

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

Aprovada em 22 de março de 2021

**BANCA EXAMINADORA**

---

Dra Juliane Floriano Lopes Santos - Orientador  
Universidade Federal de Juiz de Fora - MG

---

Dra. Mariana Brugger Silva  
Instituto Federal de Ensino Superior - Campus Nova Venécia - ES

---

Dr. André Camargo Guaraldo  
Universidade Federal de Juiz de Fora - MG

## RESUMO

A divisão do trabalho entre operárias pertencentes a diferentes castas é um dos fatores determinantes do sucesso ecológico das formigas. Os mecanismos pelos quais ocorre a determinação das castas dos membros de uma colônia, permitindo o complexo nível de organização em espécies mais derivadas ainda são discutidos. A princípio, acreditava-se que as diferentes castas eram determinadas por fatores ambientais como nutrição e temperatura. No entanto, com o advento dos estudos moleculares e o desenvolvimento de novas tecnologias, as diferentes patrilinhagens das operárias são apontadas como fonte promotora da determinação de castas físicas, etárias e fisiológicas, bem como da alocação diferencial de operárias em diferentes tarefas. As diferentes patrilinhagens verificadas em operárias da mesma colônia é resultado do acasalamento da rainha com múltiplos machos (poliandria). O presente estudo consiste em uma revisão sistemática que objetivou esclarecer a relação entre a patrilinhagem e a organização social em colônias de formigas poliândricas a partir da análise de 17 artigos científicos, encontrados nas bases de dados Web of Science e Scopus, seguindo o protocolo PRISMA. A análise dos artigos aponta principalmente que as diferentes patrilinhagens influenciam a propensão de operárias se desenvolverem em uma determinada casta ou realizar preferencialmente uma determinada tarefa, no entanto, não há exclusividade de uma única patrilinhagem a uma única casta ou tarefa. Vale destacar que, a despeito da propensão genética, fatores ambientais interferem na determinação final da casta de uma operária e/ou em sua alocação para uma determinada tarefa. A investigação mais profunda sobre a influência dessa variação genética na especialização de indivíduos dentro de uma casta, bem como dos resultados da interação entre fatores genéticos e ambientais abre perspectivas para a compreensão cada vez mais profunda sobre a organização social de colônias de formigas.

Palavras-chave: Poliandria, patrilinhagem, divisão do trabalho, determinação de castas, formigas cortadeiras.

## ABSTRACT

The division of labor between workers from different castes is one of the determinants of the ecological success of ants. The mechanisms by which the caste determination of members of a colony occurs, allowing the complex level of organization in more derived species are still discussed. At first, it was believed that different varieties were determined by environmental factors such as nutrition and temperature. However, with the advent of molecular studies and the development of new technologies, the different patrilineages of workers are identified as a source that promotes the determination of physical, age and physiological castes, as well as the differential allocation of workers in different tasks. The different patrilineages observed in intracolony workers are a result of the queen mating with multiple males (polyandry). The present study consists of a systematic review that aimed to clarify the relationship between patrilineage and social organization in polyandric ant colonies from the analysis of 17 scientific articles, found in the Web of Science and Scopus databases, following the PRISMA protocol. The analysis of the articles points out mainly that the different patrilineages interfere in the propensity of workers to develop in a certain caste or preferentially perform a certain task, however there is no exclusivity of a single patrilineage to a single caste or task. It is worth noting that, despite the genetic propensity, environmental factors interfere in the final determination of the caste of a worker and / or in her allocation to a certain task. Further investigation into the influence of this genetic variation on the specialization of individuals within a caste, as well as the results of the interaction between genetic and environmental factors, opens up perspectives for an ever deeper understanding of the social organization of ant colonies.

Keywords: polyandry, patrilineage, division of labor, caste determination, leaf-cutting ants.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>8</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>9</b>
<b>3</b>	<b>RESULTADOS .....</b>	<b>10</b>
<b>4</b>	<b>DISCUSSÃO .....</b>	<b>15</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>19</b>

## INTRODUÇÃO

O sucesso ecológico das formigas está principalmente associado à organização dos indivíduos da colônia e um dos fatores que promove essa organização é a divisão do trabalho verificada entre as operárias. Nas colônias de formigas, a sociedade é dividida em castas que aumentam a eficiência geral do grupo através da especialização dos indivíduos na realização de determinadas tarefas (ARNAN et al., 2011; FERGUSON-GOW et al., 2014; (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990;).

Em formigas, as castas podem representar diferenças fisiológicas entre fêmeas não reprodutivas e fêmeas reprodutivas (castas fisiológicas), a alocação de operárias entre tarefa com base na idade (casta etária) (LACERDA et al., 2020) ou morfologia (casta física) (CALHEIROS et al., 2019). A especialização dos indivíduos em uma determinada tarefa pode variar de acordo com a espécie, mas em geral incluem tarefas comuns como forrageamento, cuidado com a prole, manutenção do ninho, manutenção do lixo e defesa da colônia (CHARBONNEAU & DORNHAUS, 2015; PINTER-WOLLMAN et al., 2012).

Um dos fatores que pode influenciar a divisão do trabalho, visto estar relacionada com a determinação das castas, é a ocorrência de diferentes linhagens paternas entre a prole de uma mesma colônia. As diferentes patrinhagens são resultado da poliandria, ou seja, o acasalamento de uma fêmea com múltiplos machos (JENNIONS & PETRIE, 2000; CROZIER & FJERDINGSTAD, 2001). Esse sistema de acasalamento é comum na maioria dos táxons de insetos (ARNQVIST & NILSSON, 2000), mas é relativamente raro em himenópteros sociais (BOOMSMA & RATNIEKS, 1996).

A princípio, acreditava-se que a determinação de castas em insetos sociais era influenciada exclusivamente por fatores ambientais como nutrição e temperatura, sem interferência genética (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Nas últimas décadas, com o avanço das técnicas moleculares, como por exemplo os marcadores de microssatélites (GROVER & SHARMA, 2016), estudos de herdabilidade da determinação de tarefas em insetos sociais vêm ganhando cada vez mais espaço. Apesar da grande maioria desses trabalhos se concentrarem em abelhas, o crescimento da pesquisa em formigas pode contribuir significativamente para a melhor compreensão da origem evolutiva da determinação de castas e conseqüentemente do mecanismo de auto-organização da colônia.

Esse estudo teve como objetivo apresentar um panorama sobre a relação entre a ocorrência de diferentes patrinhagens e a organização social de colônias em diferentes



espécies de formigas, identificando para quais tipos de castas e espécies de formigas tal influência já foi verificada.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### *Coleta de dados*

Para realizar a revisão sistemática, foi utilizado o protocolo PRISMA (Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses) (MOHER et al., 2015) e feita uma busca por trabalhos científicos usando as bases de dados Web of Science (WoS) e Scopus (Elsevier) entre os anos de 1996, data da revisão a respeito de patrinhagens em insetos sociais (BOOMSMA & RATNIEKS, 1996), e 2020, utilizando o seguinte código de busca: ant, polyandry, paternity, patrilineage, genetic caste determination, division of labor, task allocation and caste.

Em seguida, os arquivos PDF dos artigos científicos resultantes da busca em ambas bases de dados foram baixados e exportados para o programa Endnote X9 para o gerenciamento de referências e a remoção das duplicatas.

A partir da leitura dos resumos e títulos destes artigos, os mesmos foram selecionados seguindo os seguintes critérios de elegibilidade: (i) estudos com espécies de formigas identificadas com o comportamento poliândrico (acasalamento da rainha com mais de um macho); (ii) estudos que avaliaram características relacionadas à determinação ou diferenciação de castas. Estudos que investigaram casos raros e específicos como hibridação e linhagens dependentes para determinação do destino da larva como rainha ou operária foram excluídos devido às especificidades das espécies.

As referências dos artigos incluídos foram analisadas também, a fim de identificar possíveis estudos que não foram encontrados durante as buscas nos bancos de dados eletrônicos e complementadas utilizando o Google Acadêmico.

Por fim, através da leitura integral dos artigos foram extraídas as seguintes informações: (a) espécie estudada, (b) casta investigada, (c) registro de casta especializada, sendo elas (1) castas físicas, (2) castas castas fisiológicas e (3) castas etárias, (d) frequência efetiva e absoluta de acasalamento, (e) número de patrinhagens, (f) tamanho amostral investigado e (g) local da amostragem.

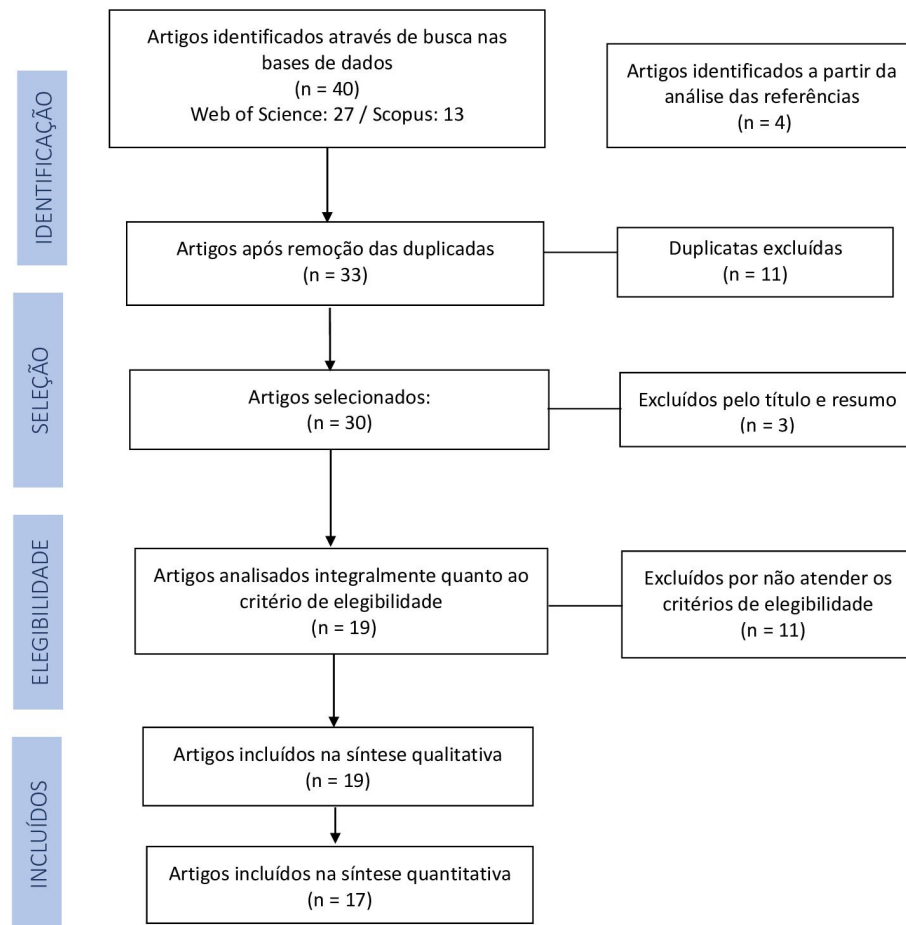
### *Análise de dados*

Para a análise estatística descritiva da listagem de referências selecionadas, foi utilizado o pacote “bibliometrix” (ARIA & CUCCURULLO, 2017) do software R versão 4.0.3 (R Core Team, 2020) obtendo-se as métricas relativas a: (a) artigos mais citados, (b) autores mais citados, (c) autores mais produtivos, (d) países de afiliação dos autores mais produtivos, (e) produção científica anual. O pacote “ggplot2” (WICKHAM, 2016) foi utilizado para a elaboração de gráficos de inspeção visual dos dados e o pacote “wordcloud2” (LAND & CHIEN, 2018) para a realização da nuvem de palavras.

## **RESULTADOS**

### *Seleção da Bibliografia*

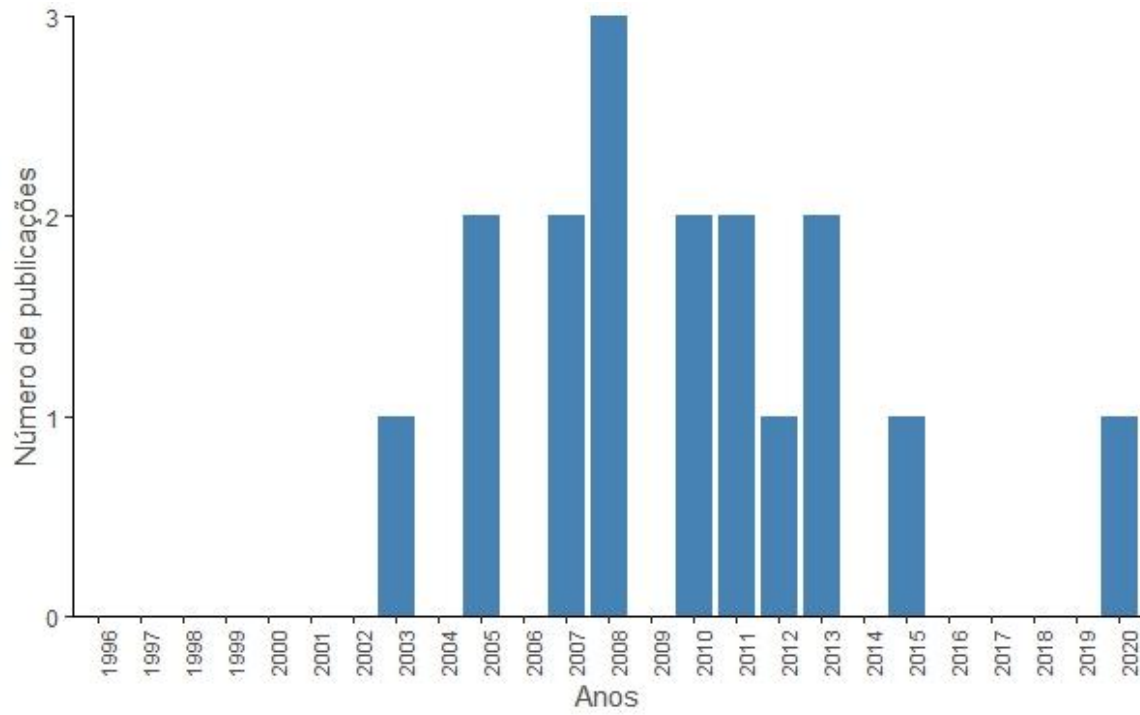
O número total de artigos encontrados na busca foi de 44 (27 no Web of Science, 13 na Scopus e 4 a partir das referências). Destes, foram eliminadas 11 duplicatas e 14 artigos que não estavam de acordo com os critérios de elegibilidade. Além disso, dois artigos incluídos se tratavam de revisões sistemáticas e por esse motivo, não entraram nas análises estatísticas (Figura 1).



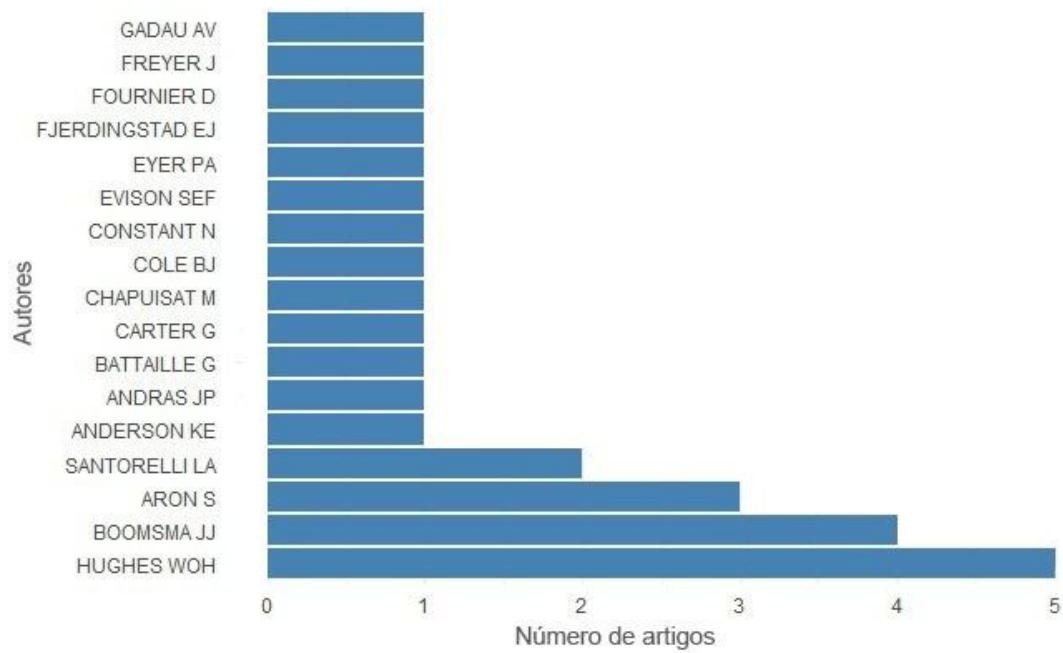
**Figura 1** – Fluxograma, segundo protocolo PRISMA, do processo de seleção dos artigos na revisão sistemática.

#### *Análise Descritiva da Produção Científica*

Apesar da data de busca ter sido realizada no intervalo de 1996 a 2020, o primeiro artigo encontrado foi publicado em 2003, sendo a maior produção verificada em 2008 (Figura 2). Os 17 artigos, todos de múltipla autoria, envolveram a participação de 45 autores, sendo o valor do índice de colaboração de autores igual a 2.65, ou seja, o valor médio de colaboração. Os autores mais produtivos foram William O. H. Hughes, Jacobus J. Boomsma, Serge Aron e Lorenzo A. Santorelli (Figura 3). Com relação à citação, destacam-se dois artigos que compartilham o primeiro autor (HUGHES et al, 2003; 2008), com 147 e 78 citações.

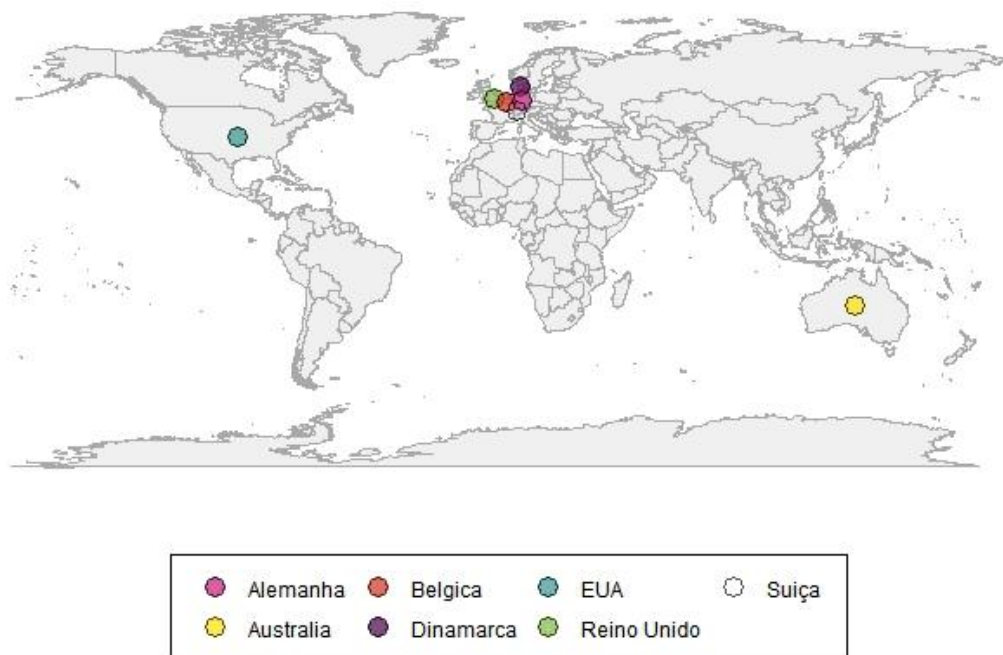


**Figura 2.** Número de publicações científicas relativas à influência da patrilinearidade na determinação de castas em formigas durante o período de 1996-2020.



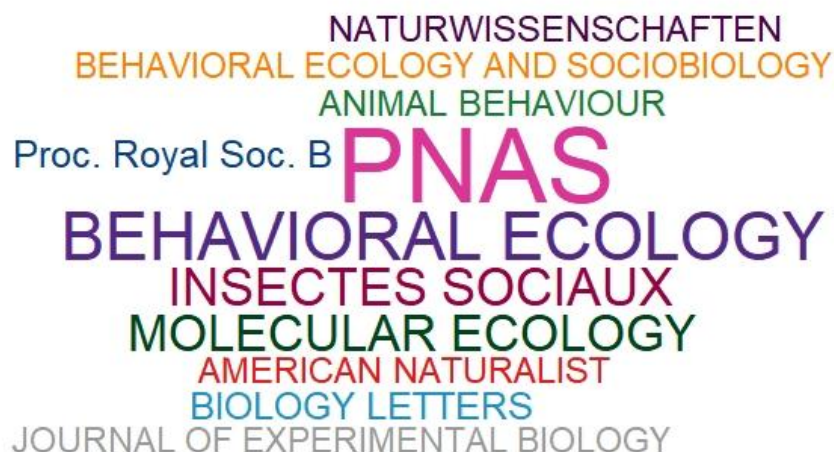
**Figura 3.** Produtividade de artigos científicos relativos à influência da patrilinearidade na determinação de castas em formigas por autor.

Considerando a afiliação dos autores, os países com maior número de publicações foram o Reino Unido e os Estados Unidos com quatro artigos cada, seguido pela Bélgica com três artigos, Dinamarca e Alemanha com dois artigos, Austrália e Suíça com um artigo cada (Figura 4).



**Figura 4.** Distribuição da produção científica mundial relativa à influência da patrilinearidade na determinação de castas em formigas.

Os periódicos com maior destaque em relação ao número de artigos foram “Behavioral Ecology and Sociobiology” e “Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America” (PNAS), ambos com 3 artigos, seguidos por “Insectes Sociaux” e “Molecular Ecology”, com 2 artigos cada. De acordo com consulta realizada na plataforma Sucupira (quadriênio 2013-2016), estes periódicos estão classificados nos estratos superiores do Data Qualis (A1, A2 e B1), na área de biodiversidade (Figura 5).



**Figura 5.** Nuvem de palavras com os periódicos das publicações analisadas. Tamanho da fonte representa a frequência do número de artigos publicados.

#### *Análise textual dos artigos*

Após a leitura integral dos textos, foi possível classificar os estudos que relacionaram a influência de diferentes patrilinhagem com (1) castas físicas e/ou (2) castas fisiológicas e/ou (3) castas etárias. No total, 10 espécies foram estudadas, com destaque para os gêneros *Acromyrmex*, *Cataglyphis*, *Atta* e *Pogonomyrmex* (Figura 6). Dez estudos analisaram o polimorfismo das castas operárias, enquanto 4 analisaram diretamente a função/tarefa das operárias (alocação de tarefa) e 3 ofereceram dados suficientes para uma avaliação ao longo do tempo (Tabela 1).



**Figura 6.** Word Cloud (nuvem de palavras) com a representação das espécies abordadas nos artigos. Tamanho da fonte representa a frequência na qual cada espécie foi investigada.

**Tabela 1.** Espécie, tipo de casta, influência da variação da patrilinearidade, frequência efetiva e absoluta de acasalamentos e de patrilinearidades verificadas, e número de colônias avaliadas nos 17 artigos analisados na presente revisão sistemática. Ni: não informado.

Artigo	Espécie	Tipo de Casta	Influência da patrilinearidade	Frequência efetiva de acasalamentos	Frequência absoluta de acasalamento (observada)	Número de patrilinearidades verificadas (por colônia)	Número de colônias avaliadas
Hughes et al., 2003	<i>Ac. echinator</i>	Casta física	Polimorfismo das operárias	NI	NI	4	5
Hughes e Boomsma, 2008	<i>Ac. echinator</i>	Casta fisiológica e casta física	Propensão no desenvolvimento de castas físicas e fisiológicas	NI	NI	4 a 8	5
Hughes e Boomsma, 2007	<i>Ac. echinator</i>	Casta física	Polimorfismo das operárias	NI	NI	NI	10
Waddington et al., 2010	<i>Ac. echinator</i>	Todas as operárias	Alocação entre tarefas	NI	NI	7 a 5	3
Constant et al., 2012	<i>Ac. subterraneus</i>	Casta etária e casta física	Alocação entre tarefas	8.3 ± 2.3	NI	4 a 12	3
Holman et al., 2011	<i>At. colombica</i>	Casta física	Polimorfismo das operárias	2.18 ± 0.23	2.29 ± 0.24	2 a 4	14
Evison e Hughes, 2011	<i>At. colombica/At. cephalotes</i>	Casta física	Polimorfismo das operárias	<i>At. colombica</i> = 4.38±0.15 / <i>At. cephalotes</i> = 2.27	<i>At. Colombica</i> = 6.33±0.29 / <i>At. cephalotes</i> = 4	6 a 7 <i>At.colombica</i> 4 <i>At.cephalotes</i>	3- <i>At.combical</i> 1 <i>At. cephalotes</i>
Wiernasz e Cole, 2010	<i>Po. occidentalis</i>	Casta física e etária	Variação de distribuição temporal	NI	NI	NI	NI
Rheindt et al., 2005	<i>Po. Badius</i>	Casta física	Polimorfismo das operárias	NI	NI	4 a 28	17

Continuação da tabela 1 -

Artigo	Espécie	Tipo de Casta	Influência da patrilinearidade	Frequência efetiva de acasalamentos	Frequência absoluta de acasalamento (observada)	Número de patrilinearidades verificadas (por colônia)	Número de colônias avaliadas
Smith et al., 2008	<i>Po. badius</i>	Casta fisiológica e casta física	Polimorfismo em rainhas e pequenas operárias	7.7	22	20.4 em média	8
Fournier et al., 2008	<i>Ca. cursor</i>	Casta física	Não afetou polimorfismo das operárias e alocação de tarefa	9.44 3.13	10.08 2.15	7 a 14	12
Andras et al., 2020	<i>Ca. cursor</i>	Casta etária	Alocação de tarefa "comportamento de resgate"	NI	NI	9 a 10	4
Eyer et al., 2013	<i>Ca. cursor</i>	Casta física	Alocação de tarefa	NI	NI	5 a 6	4
Leniaud et al., 2015	<i>Ca. bombycina</i>	Casta física	Polimorfismo das operárias	8.79 ± 2.90	11.00 ± 3.21	6 a 14	7
Huang et al., 2013	<i>Ph. rhea</i>	Casta física	Polimorfismo dos soldados	NI	NI	2-6	15, 15
Jaffe et al., 2007	<i>Ec. burchellii</i>	Casta física	Polimorfismo das operárias	11.6 ± 0.2	16.7 ± 0.4	13 a 24	5
Tanja Schwander et al., 2005	<i>Fo. selysi</i>	Casta física	Polimorfismo das operárias	NI	NI	NI	6

Destaca-se que, embora a influência da patrilinearidade na determinação de castas tenha sido evidenciada, em nenhum dos artigos operárias pertencentes à mesma patrilinearidade eram exclusivas à uma única casta física, etária ou fisiológica ou eram alocadas exclusivamente a uma única tarefa. Com exceção do artigo de ANDRAS (2020), diferentes patrilinearidades aumentam a propensão do indivíduo em desenvolver-se em uma determinada casta e/ou alocar-se para a mesma atividade, mas a exclusividade não foi verificada. No artigo de ANDRAS (2020), a investigação realizada em *Cataglyphis cursor* (Fonscolombe, 1846), a respeito do comportamento de resgate em que operárias podem ou não apresentar, revelou que 9 das 38 patrilinearidades totais identificadas, possuíam todos os indivíduos resgatadores (6 patrilinearidades), ou seja, exibiam o comportamento, ou não resgatadores (3 patrilinearidades), não exibiam.

Em todos os artigos foi verificada a utilização de técnicas de análises moleculares, com protocolos específicos para cada espécie, para identificar e quantificar as diferentes patrilinearidades. Para seis artigos foi possível calcular a frequência efetiva de acasalamento e comparar com a frequência absoluta observada.

## DISCUSSÃO

A maioria dos estudos confirma a influência do fator genético na determinação de casta e/ou na alocação de tarefas entre as operárias de diferentes espécies de formigas. No entanto, indivíduos da mesma patrilinearidade não pertenciam exclusivamente a uma única



casta ou estavam alocados em uma única tarefa. De fato, verificou-se que há uma propensão que indivíduos da mesma patrilinearidade pertençam à mesma casta morfológica e/ou desempenhem a mesma atividade, sugerindo grande plasticidade na determinação genética das castas e que, a despeito dessa propensão genética, fatores ambientais, em especial nutrição e temperatura, interferem na determinação final da casta de uma operária (HUGHES et al., 2003; RHEINDT et al., 2005; HUGHES & BOOMSMA, 2007; JAFFE et al., 2007; SMITH et al., 2008; EVISON & HUGHES, 2011; HUANG et al., 2013; LENIAUD et al., 2015).

Por outro lado, também não há evidências conclusivas que a determinação de casta ocorra exclusivamente por influência de fatores ambientais (SCHWANDER et al., 2010). Os dados disponíveis na literatura indicam uma ação sinérgica dos componentes genético e ambiental. Ainda, vale destacar que o nível de influência relativa dos componentes genéticos e ambientais varia em função da espécie e que a variabilidade genética também atua como fator limitante da variação em função dos estímulos ambientais (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990; WHEELER, 1991; ANDERSON et al., 2008). Ou seja, o quanto o ambiente irá influenciar na determinação de casta ou alocação de tarefas de uma operária é limitado pelo componente genético.

Há um único estudo, de autoria de FOURNIER et al. (2008) que não evidencia a influência das patrilinearidades na casta ou comportamento das operárias. Porém, esse estudo foi refutado quatro anos depois por EYER et al. (2012), que indicaram que a divergência nos resultados dos referidos artigos se deve ao pequeno tamanho amostral utilizado no primeiro estudo.

Os sete gêneros de formigas utilizados nos estudos incluídos nessa revisão, indicam que há diferenças na estrutura e organização das castas. O gênero *Acromyrmex* é formado por duas castas de operárias dimórficas, sendo as operárias maiores responsáveis pelo forrageamento e manutenção da estrutura física da colônia o ninho enquanto as menores são responsáveis pelas atividades intranidais, como: cuidado larval, cuidado do jardim de fungo e controle da entrada de patógenos (WETTERER, 1999). Já o gênero *Atta* apresenta um dos sistemas mais complexos de divisão do trabalho (WILSON 1980; 1983): as menores operárias trabalham principalmente no interior do ninho, cuidando da ninhada e do jardim de fungo, mas também ocorrem em trilhas de forrageamento onde patrulham em busca de ameaças, limpam o material das folhas que chegam e reforçam o feromônio das trilhas (FEENER & MOSS 1990; EVISON et al. 2008); as operárias médias são forrageadoras e responsáveis pela remoção do lixo (HART & RATNIEKS 2001); e as operárias maiores são geralmente associadas à defesa da colônia (WILSON, 1980) e ao transporte de fragmentos de folhas

grandes (EVISON & RATNIEKS, 2007; HELANTERÄ & RATNIEKS, 2008). Os artigos de Holman (2011) e de Hughes & Boomsma (2007) mostram que em formigas cortadeiras, mais especificamente em *Atta colombica* Guérin-Méneville, 1844 e *Acromyrmex echinator* (Forel, 1899), não há variação significativa da representação de castas nas patrinhagens ao longo do tempo.

Por sua vez, a espécie de formiga coletora *Pogonomyrmex badius* (Latreille, 1802) é dimórfica e as operárias grandes realizam a moagem de sementes e correspondem apenas a 7% da população enquanto as operárias pequenas são responsáveis pelas outras tarefas (TSCHINKEL, 1998). Para *Pogonomyrmex occidentalis* (Cresson, 1865), Wiernasz & Cole (2010) mostraram a existência de um significativo padrão de distribuição das patrinhagens entre fêmeas reprodutivas e fêmeas não reprodutivas, mas tal padrão não é consequência da alocação diferencial de genótipos paternos entre as castas e sim está relacionado com a utilização do esperma armazenado na rainha.

As demais espécies analisadas no presente estudo apresentam particularidades com relação à diferenciação de castas, como a presença de uma casta de soldados maiores em *Cataglyphis bombycina* (Roger, 1859), os quais são responsáveis pela defesa (LENIAUD et al., 2015), bem como a ocorrência de duas castas de soldados em *Pheidole rhea* Wheeler, 1908 (HUANG et al., 2013). *Eciton burchellii* (Westwood, 1842), uma espécie de formiga de correição, exibe um alto grau de polimorfismo, com quatro castas físicas de operárias: pequenas, médias, grandes e soldados (JAFFE et al., 2007).

Outro estudo muito interessante é o de Huang (2013), o qual analisou duas espécies de *Pheidole*. Os resultados obtidos pelo autor evidenciam que o maior número de acasalamentos de *P. rhea* em comparação com *Pheidole spadonia* Wheeler, 1915, promove maior amplitude na variação de tamanho das operárias e a ocorrência de duas castas de soldados. Em *P. spadonia*, a amplitude da variação de tamanhos é menor e há uma única casta de soldados. Essas descobertas são consistentes com a ideia de que os sistemas de acasalamento e a diversidade de castas estão intimamente relacionados com o aumento da complexidade na organização social de colônias de formigas. No entanto, há uma discussão a respeito da evolução da poliandria que levanta como hipótese mais provável que sua origem seja em função da pressão seletiva de parasitos (BROWN & SCHIMID-HEMPEL, 2003). Nesse caso, o benefício promovido pelas diferentes patrinhagens em função do acasalamento múltiplo seria um passo secundário nesse contexto evolutivo.

Em relação à alocação de tarefas, os estudos confirmam que existe uma influência da patrinhagem em relação ao engajamento em determinadas tarefas, como forrageamento

(WADDINGTON et al., 2010; CONSTANT et al., 2012; EYER et al., 2013), construção do ninho, armazenamento de alimento (EYER et al., 2013) e remoção do lixo (WADDINGTON et al., 2010; EYER et al., 2013). Além disso, foi demonstrado recentemente por Andras (2020) que o comportamento de resgate, no qual uma operária responde a um pedido de ajuda de uma companheira do ninho presa a fim de libertá-la (NOWBAHARI et al., 2009; HOLLIS & NOWBAHARI, 2013), é hereditário na espécie *C. cursor*. O autor demonstrou que algumas patrilineagens eram compostas exclusivamente de operárias “socorristas” e outras de “não socorristas”.

Todos os primeiros autores têm afiliação em países com alto Índice de Desenvolvimento Humano (IDH), apesar dos locais de coleta dos indivíduos serem países com médio e baixo IDH. Esses estudos investigaram espécies de formigas cortadeiras que exibem um alto grau de organização social (VILELA & DELLA LUCIA, 2003), sendo portanto ótimos modelos de estudo, e tem sua distribuição restrita entre o sul dos EUA e o norte da Argentina (WETTERER, 1999). Vale ressaltar ainda que, em alguns casos, os autores fizeram parcerias com pesquisadores dessas regiões a fim de realizar as pesquisas, sendo muito favorável para ambos os lados, visto que geralmente esses países com menor IDH possuem investimentos e condições limitadas na área de pesquisa, e a utilização de técnicas moleculares, tanto insumos quanto equipamentos, tem custo elevado.

A verificação de maior citação do autor Hughes está provavelmente relacionada ao pioneirismo de seu artigo. De acordo com a presente revisão sistemática, seu artigo publicado em 2003 foi o primeiro a confirmar a influência genética no polimorfismo das operárias e conseqüentemente na determinação de castas. Esta publicação pode ser considerada como um passo importante na abertura desse campo de investigação, motivando a realização de pesquisas em outras espécies, em castas fisiológicas e na alocação de tarefas.

A partir da busca nas bases de dados WoS e Scopus, foi possível perceber que os estudos a respeito de patrilineagens em formigas na determinação de castas estão em fase de expansão. Foi possível verificar que a patrilineagem influencia, em diferentes níveis, a propensão de desenvolvimento de castas físicas e/ou fisiológicas, e também na alocação de tarefa em formigas, entretanto, os mecanismos pelos quais a poliandria age na determinação das castas permanecem incertos. Por isso, é preciso não apenas verificar as diferenças em proporção das castas em cada linhagem, mas também, a partir de estudos moleculares estabelecer como a variabilidade das patrilineagens interferem no limiar de resposta dos indivíduos, que dessa forma reagem em diferentes intensidades a diferentes estímulos do ambiente.

## REFERÊNCIAS

- ANDERSON, K. E.; LINKSVAYER, T. A.; SMITH, C. R. The causes and consequences of genetic caste determination in ants (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 11, p. 119–132, 2008.
- ANDRAS, J. P.; HOLLIS, K. L.; CARTER, K. A.; COULDWELL, G.; NOWBAHARI, E. Analysis of ants' rescue behavior reveals heritable specialization for first responders. **Journal of Experimental Biology**, v. 5, p. 223-230, 2020.
- ARIA, M.; CUCCURULLO, C. Bibliometrix: An R-tool for comprehensive science mapping analysis. **Journal of Informetrics**, v. 11, n.4, p. 959-975, 2017.
- ARNAN, X.; FERRANDIZ-ROVIRA, M.; PLADEVALL, C.; RODRIGO, A. Worker size-related task partitioning in the foraging strategy of a seed-harvesting ant species. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 65, p. 1881-1890, 2011.
- ARNQVIST, G.; NILSSON, T. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. **Animal Behaviour**, v. 60, n. 2, p. 145–164, 2000.
- BOOMSMA, J. J.; RATNIEKS, F. L. W. Paternity in eusocial Hymenoptera. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, v. 351, p. 947-975, 1996.
- BROWN, M. J. F., SCHMID-HEMPEL, P. The evolution of female multiple mating in social hymenoptera. **The Society for the Study of Evolution**, v. 57, n. 9, p. 2067-2081, 2003.
- CALHEIROS, A. C; RONQUE, M. U. V.; OLIVEIRA, P. S. Social Organization and Subcaste Specialization in the Leaf-Cutting Ant *Acromyrmex subterraneus* (Formicidae: Myrmicinae). **Journal of Insect Behavior**, v. 32, p. 267–280, 2019.
- CHARBONNEAU, D.; DORNHAUS, A. Workers ‘specialized’ on inactivity: Behavioral consistency of inactive workers and their role in task allocation. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 69, p. 1459–1472, 2015.
- CONSTANT, N.; SANTORELLI, L. A.; LOPES, J. F. S.; HUGHES, W. O. H. The effects of genotype, caste, and age on foraging performance in leaf-cutting ants. **Behavioral Ecology**, v. 23, n. 6, p. 1284-1288, 2012.
- CROZIER, R. H.; FJERDINGSTAD, E. J. Polyandry in social Hymenoptera – disunity in diversity? **Annales Zoologici Fennici**, v. 38, p. 267-285, 2001.
- DAWEI, L.; CHIEN, G. Wordcloud2: Create word cloud by 'htmlwidget'. R package version 0.2.1, 2018.
- EVISON, S. E. F.; HUGHES, W. O. H. Genetic caste polymorphism and the evolution of polyandry in *Atta* leaf-cutting ants. **Naturwissenschaften**, v. 98, n. 8, p. 643-649, 2011.
- EVISON, S. E. F.; HART, A. G.; JACKSON, D. E. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. **Animal Behaviour**, v. 75, p. 963-969, 2008.

- EVISON, S. E. F.; RATNIEKS, F. L. W. New role for majors in *Atta* leafcutter ants. **Ecological Entomology**, v. 32, p. 451-454, 2007.
- EYER, P. A.; FREYER, J.; ARON, S. Genetic polyethism in the polyandrous desert ant *Cataglyphis cursor*. **Behavioral Ecology**, v. 24, n. 1, p. 144-151, 2012.
- FEENER, D. H.; MOSS, K. Defense against parasites by hitchhikers in leaf-cutting ants: a quantitative assessment. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 26, p. 17-29, 1990.
- FERGUSON-GOW, H.; SUMNER, S.; BOURKE, A. F. G.; JONES, K. E. Colony size predicts division of labour in attine ants. **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 281, p. 1-9, 2014.
- FOURNIER, D.; BATAILLE, G.; TIMMERMANS, I.; ARON, S. Genetic diversity, worker size polymorphism and division of labour in the polyandrous ant *Cataglyphis cursor*. **Animal Behaviour** v. 75, p. 151-158, 2008.
- GROVER, A.; SHARMA, P. C. Development and use of molecular markers: past and present. **Critical Reviews in Biotechnology**, v. 36, p. 290-302, 2016.
- HART, A. G.; RATNIEKS, F. L. W. Task partitioning, division of labour and nest compartmentalisation collectively isolate hazardous waste in the leafcutting ant *Atta cephalotes*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 49, p. 387-392, 2001.
- HELANTERÄ, H.; RATNIEKS, F. L. W. Geometry explains the benefits of division of labour in a leafcutter ant. **Royal Society B: Biological Sciences**, v. 275, p.1255-1260, 2008.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. The ants. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA, 1990.
- HOLMAN, L.; STURUP, M.; TRONTTI, K.; BOOMSMA, J. J. Random sperm use and genetic effects on worker caste fate in *Atta colombica* leaf-cutting ants. **Molecular Ecology** v. 20 n. 23, p. 5092-5102, 2011.
- HUANG, M. H.; WHEELER, D. E.; FJERDINGSTAD, E. J. Mating system evolution and worker caste diversity in *Pheidole* ants. **Molecular Ecology** v. 22, n. 7, p. 1998-2010, 2013.
- HUGHES, W. O. H.; BOOMSMA, J. J. Genetic polymorphism in leaf-cutting ants is phenotypically plastic. **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, v. 274, n. 1618, p. 1625-1630, 2007.
- HUGHES, W. O. H.; BOOMSMA, J. J. Genetic royal cheats in leaf-cutting ant societies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 13, p. 5150-5153, 2008.
- HUGHES, W. O. H.; SUMNER, S.; VAN BORM, S.; BOOMSMA, J. J. Worker caste polymorphism has a genetic basis in *Acromyrmex* leaf-cutting ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 100, n. 16, p. 9394-9397, 2003.
- JAFFE, R.; KRONAUER, D. J. C.; KRAUS, F. B.; BOOMSMA, J. J.; MORITZ, R. F. A. Worker caste determination in the army ant *Eciton burchellii*. **Biology Letters**, v. 3, n. 5, p. 513-516, 2007.

- JENNIONS, M. D.; PETRIE M. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 75, n. 1, p. 21–64, 2000.
- LACERDA, F. G.; DELLA LUCIA, T. M. C.; SOUZA-SOUTO, L.; DE SOUZA, D. J.; Age Polyethism in *Atta sexdens* (Linnaeus) (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 67, n. 4, p. 508-513, 2020.
- LENIAUD, L.; PEARCY, M.; TAHERI, A.; ARON, S. Testing the genetic determination of the soldier caste in the silver ant. **Insectes Sociaux**, v. 62, n. 4, p. 517-524, 2015.
- MOHER, D., SHAMSEER, L.; CLARKE, M. Preferred reporting items for systematic review and meta-analysis protocols (PRISMA-P). **Systematic Reviews**, v. 4, n. 1, 2015.
- PINTER-WOLLMAN, N.; HUBLER, J.; HOLLEY, J. A.; FRANKS, N. R.; DORNHAUS, A. How is activity distributed among and within tasks in *Temnothorax* ants? **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 66, p. 1407–1420, 2012
- R CORE TEAM (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- RHEINDT, F. E.; STREHL, C. P.; GADAU, J. A Genetic component in the determination of worker polymorphism in the Florida harvester ant *Pogonomyrmex badius*. **Insectes Sociaux**, v. 52, n. 2, p. 163-168, 2005.
- SCHWANDER, T.; ROSSET, H.; CHAPUISAT, M. Division of labour and worker size polymorphism in ant colonies: the impact of social and genetic factors. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 59, n. 2, p. 215-221, 2005.
- SMITH, C. R.; ANDERSON, K. E.; TILLBERG, C. V.; GADAU, J.; SUAREZ, A. V. Caste determination in a polymorphic social insect: Nutritional, social, and genetic factors. **American Naturalist**, v. 172, n.4, p. 497-507, 2008.
- TSCHINKEL, W. R. Sociometry and sociogenesis of colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*: worker characteristics in relation to colony size and season. **Insectes Sociaux**, v. 45, p. 385-410, 1998.
- VILELA, E. F.; DELLA LUCIA, T. M. C. Feromônios de Insetos: Biologia, Química e Aplicação. 2. ed. Ribeirão Preto: Holos Editora, p. 11 -77, 2003.
- WADDINGTON, S. J.; SANTORELLI, L. A.; RYAN, F. R.; HUGHES, W. O. H. Genetic polyethism in leaf-cutting ants. **Behavioral Ecology**, v. 21, n. 6, p. 1165-1169, 2010.
- WETTERER, J. K. The ecology and evolution of worker size-distribution in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 34, p. 119-144, 1999.
- WHEELER, D. E. The developmental basis of worker caste polymorphism in ants. **The American Naturalist**, v. 138, p. 1218–1238, 1991.
- WICKHAM, H. ggplot2: Elegant graphics for data analysis. Springer-Verlag, New York, 2016.

WIERNASZ, D. C.; COLE, B. J. Patriline shifting leads to apparent genetic caste determination in harvester ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 107, n. 29, 12958-12962, 2010.

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

WILSON, E. O. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta). **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 7, p. 157–165, 1980.

WILSON, E. O. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta): IV. colony ontogeny of *A. cephalotes*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 14, n. 1, p. 55-60, 1983.