

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E CONSERVAÇÃO DA NATUREZA

Antônio Marcos Oliveira Toledo

Investigação da performance individual de operárias em formigas:
Influência de fatores internos, externos e metodologias

Juiz de Fora
2024

Antônio Marcos Oliveira Toledo

Investigação da performance individual de operárias em formigas:
Influência de fatores internos, externos e metodologias

Tese apresentada ao programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza da Universidade Federal de Juiz de Fora, para a obtenção do título de Doutor em Ciências. Área de concentração: Comportamento, Ecologia e Sistemática.

Orientadora: Juliane Floriano Lopes Santos

Juiz de Fora
2024

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

Toledo, Antônio Marcos Oliveira.

Investigação da performance individual de operárias em formigas: Influência de fatores internos, externos e metodologias / Antônio Marcos Oliveira Toledo. -- 2024.

86 p.

Orientadora: Juliane Floriano Santos Lopes

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza, 2024.

1. Mirmecologia. 2. Organização social. 3. Divisão de trabalho. 4. Alocação de tarefas. 5. Performance individual. I. Lopes, Juliane Floriano Santos, orient. II. Título.

ANTÔNIO MARCOS OLIVEIRA TOLEDO

**Investigação da performance individual de operárias em formigas:
Influência de fatores internos, externos e metodologias**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza da Universidade Federal de Juiz de Fora como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biodiversidade e Conservação da Natureza. Área de concentração: Comportamento, Ecologia e Sistemática.

Aprovada em 06 de setembro de 2024.

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Juliane Floriano Lopes Santos - Orientadora

Universidade Federal de Juiz de Fora

Dr. Roberto da Silva Camargo

Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho

Prof. Dr. André de Camargo Guaraldo

Universidade Federal do Paraná

Profa. Dra. Sabrina Amador-Vargas

Smithsonian Tropical Research Institute

Prof. Dr. Nicolas Gérard Châline

Universidade de São Paulo

Juiz de Fora, 09/08/2024.



Documento assinado eletronicamente por **Sabrina Amador, Usuário Externo**, em 06/09/2024, às 17:22, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Roberto da Silva Camargo, Usuário Externo**, em 07/09/2024, às 17:18, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Juliane Floriano Lopes Santos, Professor(a)**, em 09/09/2024, às 12:41, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Nicolas Gérard Châline, Usuário Externo**, em 10/09/2024, às 13:00, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **André de Camargo Gualdo, Usuário Externo**, em 16/09/2024, às 14:44, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no Portal do SEI-Ufjf (www2.ufjf.br/SEI) através do ícone Conferência de Documentos, informando o código verificador **1913806** e o código CRC **7EACFCBD**.

Dedico este trabalho a minha irmã
Carla (em memória), uma das pessoas
mais importantes em toda a minha
trajetória!

Agradecimentos!

Ah, os agradecimentos, esse é o momento em que o filho chora e a mãe não vê. É o momento de lembrar de todos aqueles que foram essenciais na nossa jornada e também daqueles que foram difíceis ao longo do caminho (mas claro, esses nós omitimos, afinal, não acrescentaram em nada, haha sarcástico). Tentarei ser breve, com um pouco de humor e talvez um toque de sarcasmo.

Primeiramente, agradeço as entidades espirituais que me guiaram e me deram forças durante esta jornada.

Agradeço profundamente à minha família, que sempre me apoiou incondicionalmente. À minha mãe Terezinha, meu pai Antônio, minha irmã Kátia e às minhas sobrinhas Lavínia e Rebeca por todo amor, paciência e incentivo nos momentos mais difíceis. Vocês são meu porto seguro e fonte constante de inspiração. Em especial à minha irmã Carla, que infelizmente nos deixou este ano, mas foi uma das pessoas mais importantes em toda a minha trajetória. Queria muito poder estar lhe abraçando e comemorando mais esta vitória.

E claro, não poderia deixar de agradecer à Sandra, minha salsicha, que desde 2020, está ao meu lado com seu jeito carinhoso (as vezes uma fera) e brincalhão, sempre alegrando meus dias. Sei que me trocar fácil por um pedaço de pão, mas sua lealdade e companheirismo foram essenciais nesta caminhada. Família, EU AMO VOCÊS!

Agradeço à minha orientadora Juh (a intimidade é incrível!), que, em 2016, no meio de centenas de e-mails, viu o meu e pensou: "esse daí vai me dar orgulho" – já disse que intimidade é algo maravilhoso? Haha! - Lembro do dia 19 de setembro de 2016 como se fosse ontem, nossa primeira conversa sobre uma possível orientação e cá estamos, sete anos de uma linda caminhada estudando as formigas cortadeiras. Tenha certeza de que todo o investimento em mim, o tempo dedicado, as raivas passadas e as discussões com perda de paciência (sim, nossa relação foi sem dúvidas de amor e ódio, afinal, somos dois cabeças-dura) valeram a pena. Então não poderia deixar de dizer o meu MUITO OBRIGADO a você, Dra. Juliane Lopes, sou eternamente grato por sua orientação e apoio ao longo de toda esta jornada.

Aos *nestmates* do MirmecoLab, que foram coadjuvantes em toda a minha trajetória, obrigado de coração por todo o suporte e colaboração ao longo dos meus experimentos; vocês foram essenciais durante toda a minha trajetória. Sei que foram muitos puxões de orelha (Ant tóxico?), mas acreditem, foram todos para o aprendizado e crescimento profissional de vocês.

Sentirei saudades das nossas conversas acompanhadas de um bom café e uma leve pitada de fofoca, questionamentos aleatórios e, por que não, científicos? Ah, e das brincadeiras que eram de lei - afinal, a seriedade não tira nossa alegria. Um forte abraço do Ant!

Bom, como agradecer aos amigos? São tantos e de tantas partes (acadêmica, musculação; trabalho), pessoas essas que não consigo citar o nome de todos, mas que foram essenciais com palavras e gestos de apoio em momentos de felicidade e dificuldades. Vocês tornaram a jornada até aqui menos árdua. Muito obrigado por todo o apoio!

Sou grato à espécie que uso como modelo de estudo (*Acromyrmex subterraneus*, vulgo quenquém e formiga cortadeira), cuja complexidade e beleza de uma organização social me ensinaram lições valiosas sobre o mundo animal.

Aos mestres do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação da Natureza da UFJF, que contribuíram significativamente para a minha formação. Um

agradecimento especial às secretárias do programa (Marlú, Dayane, Priscila e Rosimar), pelo auxílio indispensável ao longo do curso.

Não poderia deixar de agradecer à banca examinadora pela análise metódica e detalhada da minha tese. Sou muito grato pelo tempo e pela dedicação que vocês investiram na leitura e avaliação do meu trabalho. Tenho certeza de que as críticas e sugestões de vocês foram essenciais para aprimorar minha tese e fortalecer os argumentos apresentados.

Gostaria de expressar minha gratidão à Dra. Anna Dornhaus, vulgo Dorni, cujos artigos foram fundamentais para embasar minha pesquisa, em especial o "Specialization does not predict individual efficiency in ant", o qual li inúmeras vezes durante toda minha trajetória na pós-graduação. Espero um dia poder tomar um café com você.

Agradeço ao governo do PT pela criação das políticas públicas que deram acesso às instituições públicas com ensino de qualidade aos filhos de pedreiro e dona de casa, permitindo que estes se tornassem mestres e doutores.

À Fundação Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa, tornando possível a realização e conclusão do meu doutorado. Sem ela, seria impossível. Meu muito obrigado.

Por fim, agradeço ao povo brasileiro, que paga arduamente seus impostos e mantém viva a esperança de um país mais justo e igualitário.

Sumário

Apresentação	6
Capítulo 1 - Análise dos fatores relacionados à variação de performance individual em formigas: uma revisão sistemática	8
Resumo.....	8
Abstract	9
Introdução.....	10
Material e Métodos.....	11
Revisão sistemática e produção científica	12
Análises estatísticas	13
Resultados e Discussão	13
Análise cienciométrica	13
Linha do tempo das publicações científicas	13
Distribuição geográfica e institucional da produtividade científica	15
O papel das revistas e palavras-chave na pesquisa científica	16
Espécies e tarefas estudadas	18
Efeito dos fatores no Divisão do Trabalho e na Alocação de tarefas	20
Variação dos critérios de categorização e nomenclatura das operárias	28
Referências bibliográficas.....	30
Capítulo 2 -Performance e eficiência no transporte de folhas: Desvendando o quebra-cabeça de alocação de tarefas em <i>Acromyrmex subterraneus</i>	35
Resumo.....	35
Abstract	36
Introdução.....	37
Material e Métodos.....	38
Marcação individual das operárias	39
Configuração experimental	39
Componentes de massa corporal	40
Medidas metabólicas	40
Morfometria dos dentes	41
Análises dos dados	41
Resultados	43
Discussão	50
Referências bibliográficas.....	53
Capítulo 3 - Classificando com precisão: Como os métodos de categorização do nível de atividade de operárias promovem diferenças nos resultados	60
Resumo.....	60
Abstract	61

Introdução.....	62
Material e Métodos.....	64
Métodos de classificação das operárias	64
Análises estatística	66
Reesultados	66
Discussão	72
Referências bibliográficas.....	76

Lista de tabelas

Capítulo 1 - Análise dos fatores relacionados à variação de performance individual em formigas: uma revisão sistemática

Tabela 1 - Número e descrição das tarefas e comportamentos que foram utilizados para investigar o desempenho individual das operárias de formigas nos artigos analisados.. 12

Capítulo 2 - Performance e eficiência no transporte de folhas: Desvendando o quebra-cabeça de alocação de tarefas em *Acromyrmex subterraneus*

Tabela 1 - Número de operárias de *Acromyrmex subterraneus* em cada categoria de acordo com seu nível de atividade na tarefa de transporte de folhas. Os valores entre parênteses são porcentagens do total 43

Tabela 2 – Correlação dos componentes da massa corporal e variáveis morfométricas dos dentes em três componentes principais da Análise de Componentes Principais (PCA) de operárias de *Acromyrmex subterraneus* em cada categoria de acordo com seu nível de desempenho na tarefa de transporte de folhas 49

Capítulo 3 - Classificando com precisão: Como os métodos de categorização do nível de atividade de operárias promovem diferenças nos resultados

Tabela 1 - Comparação do número de operárias entre as categorias Baixa e Alta atividade para os seis métodos de categorização analisados. Os valores indicam a média marginal estimada e o desvio padrão (MME \pm DP), a diferença estimada entre os níveis de categoria de performance ($\beta \pm$ DP), o valor do teste de comparação múltipla (z) e a probabilidade de significância (p). Valores de p significativos em negrito..... 68

Tabela 2 - Resultado obtido nos GLMMs realizados para cada método de categorização. Os valores indicam o efeito estimado das variáveis fixas (Comprimento do fêmur e categoria de performance: Baixa e Alta atividade) e da interação ($\beta \pm$ DP), o valor da anova (F) e a probabilidade de significância (p). Valores de p significativos em negrito..... 69

Tabela 3 - Comparação do delay entre operárias das categorias Baixa e Alta atividade nos seis métodos de categorização analisados. Os valores indicam a média marginal estimada e o desvio padrão (MME \pm DP), a diferença estimada entre os níveis de categoria de performance ($\beta \pm$ DP), o valor do teste de comparação múltipla (t), a probabilidade de significância (p - valores de p significativos em negrito), a proporção de variância explicada pelos efeitos fixos (R^2 marginal) e pelos efeitos fixos e aleatórios juntos (R^2 condicional)..... 70

Tabela 4 - Comparação do tempo médio das viagens de operárias com Baixa e Alta atividade ao longo dos cinco dias de observação nos seis métodos de categorização analisados. Os valores indicam o efeito estimado dos dias de observação e a diferença estimada entre os níveis de categoria de performance ($\beta \pm$ DP), o valor do teste de Anova (F), a probabilidade de significância (p) (p - valores de p significativos em negrito), a proporção de variância explicada pelos efeitos fixos (R^2 marginal) e pelos efeitos fixos e aleatórios juntos (R^2 condicional)..... 71

Lista de figuras

Capítulo 1 - Análise dos fatores relacionados à variação de performance individual em formigas: uma revisão sistemática

Figura 1 - Gráfico de barras representa a frequência de artigos publicados por ano. Barras maiores representam um maior número de artigos publicados, enquanto barras menores indicam um menor número de publicações.. 14

Figura 2 - Frequência das afiliações dos autores de acordo com a Instituição e país das 28 publicações analisadas. 15

Figura 3 - Nuvem de palavras referente às revistas nas quais estão publicados os 28 artigos analisados. O tamanho da fonte representa a frequência e a cor, a classe do Fator de impacto da revista (Vermelho: 0.1 a 1.0, Laranja: 1.1 a 2.0, Verde escuro: 2.1 a 3.0, Azul: 3.1 a 4.0, Roxo: 4.1 a 5.0, Preto: 5.1 a 6.0, Marrom: 9.1 a 10.0, Ciano: 16.1 a 17.0 e Verde: 56.1 a 57.0). 16

Figura 4 - Nuvem de palavras referente às palavras-chave utilizadas nos 28 artigos científicos. O tamanho da fonte representa a frequência com que as palavras-chave foram utilizadas e a cor, a categoria das palavras-chave (Vermelho: Modelos de resposta e interações sociais, Laranja: Especialização, Rosa: Gênero e espécie, Verde: Comportamento, Azul: Organização social, Preto: Inseto social, Marrom: Tarefa e Roxo: Característica biológica). 17

Figura 5 - Correlação entre os dados cientométricos relativos ao fator de impacto da revista, total de citações, número de palavras-chave e ano de publicação dos 28 artigos analisados. Os painéis apresentam gráficos de dispersão das matrizes, com os dados de dispersão bivariados e linhas de regressão ajustadas para os dados abaixo da diagonal, histogramas com a distribuição de frequência dos dados na diagonal e o coeficiente de correlação de Pearson acima da diagonal..... 18

Figura 6 - Nuvem de palavras relativo às diferentes espécies de formigas estudadas nos 28 artigos analisados. O tamanho da fonte indica a frequência com que as espécies foram estudadas e a cor, a subfamília (Vermelho: Amblyoponinae, Ciano escuro: Dorylinae, Marrom: Ectatomminae, Verde: Formicinae, Roxo: Myrmicinae e Azul: Ponerinae)..... 18

Figura 7 - Nuvem de palavras relativa às diferentes tarefas e comportamentos estudados nos 28 artigos analisados. O tamanho da fonte indica a frequência com que as tarefas e comportamentos foram e a cor, o tipo (Verde: Tarefas internas, Laranja: Tarefas externas e Lilás: Comportamentos)..... 20

Figura 8 - Rede de interação quantitativa Fator-Espécie verificada nas 28 publicações analisadas. Blocos à esquerda representam os fatores, sendo fatores internos em verde e externos em laranja. Blocos à direita representam as espécies. A largura da faixa de ligação indica a frequência de cada interação..... 21

Figura 9 - Rede de interação quantitativa Tarefa-Fator verificada nas 28 publicações analisadas. Blocos à esquerda representam as tarefas e à direita os fatores, sendo as internas em verde e externas em laranja. Em azul, tem-se os comportamentos. A largura da faixa de ligação indica a frequência de cada interação..... 22

Figura 10 - Rede de interação quantitativa Tarefa-Espécie verificada nas 28 publicações analisadas. Blocos à esquerda representam as tarefas e comportamentos e à direita as espécies, sendo tarefas internas em verde, as externas em laranja e o comportamento em roxo. Em azul, tem-se as espécies. A largura da faixa de ligação indica a frequência de cada interação..... 23

Capítulo 2 - Performance e eficiência no transporte de folhas: Desvendando o quebra-cabeça de alocação de tarefas em *Acromyrmex subterraneus*

Figura 1 - Relação entre Carga de Trabalho Individual e Taxa de Provisionamento Individual (A), e relação entre comprimento do fêmur (mm) e Taxa de Provisionamento Individual (B) de cada categoria de performance. Os símbolos indicam dados brutos de acordo com a categoria de performance Baixa Atividade (círculos azuis) e Alta Atividade (triângulos laranja). As linhas de regressão linear representam o ajuste através dos dados, com a inclinação e interceptação estimadas, e as bandas laterais são intervalos de confiança.. 44

Figura 2 - Delay da primeira viagem transportando folha das operárias de Baixa Atividade (círculos azuis) e Alta Atividade (círculos laranja) (A) e sua relação com a taxa metabólica específica de massa (B). O diagrama de caixa e bigode (A) mostra a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e a distância dos quartis superior e inferior (bigodes). Letras diferentes indicam diferenças significativas de acordo com a comparação de Tukey. No diagrama de regressão (B), os símbolos indicam dados brutos de acordo com a categoria da operária, as linhas de regressão representam o ajuste através dos dados, com a inclinação e interceptação estimadas, e as bandas laterais são intervalos de confiança.. 45

Figura 3 - Sequência de viagens carregadas feitas pelas operárias de Baixa Atividade (ladrilhos azuis) e Alta Atividade (ladrilhos laranja) nas cinco observações (colunas) para cada colônia. Cada ladrilho na grade representa uma viagem 46

Figura 4 - Tempo de viagem das cinco primeiras viagens registradas para operárias de Baixa Atividade (azul) e Alta Atividade (laranja). Os diagramas de caixa e bigode mostram a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e a distância dos quartis superior e inferior (bigodes). Letras maiúsculas indicam diferença significativa entre viagens, e letras minúsculas entre categorias de performance, de acordo com a comparação de Tukey em pares. 47

Figura 5 - Tempo médio diário de viagem das operárias de Baixa Atividade (azul) e Alta Atividade (laranja) durante a tarefa de transporte de folhas ao longo da sequência de observações. Os símbolos indicam dados brutos, e as linhas de regressão representam a linha de melhor ajuste através dos dados, com a inclinação e a interceptação estimadas pela regressão linear. Os símbolos e linhas coloridas de acordo com as categorias de trabalhadores.. 48

Figura 6 - Análise de Componentes Principais (PCA) mostra a distribuição dos componentes morfométricos dos dentes das operárias e da massa corporal. Cada ponto representa uma operária individual, e as elipses correspondem às categorias de performance (Não-transportador, Baixa Atividade e Alta Atividade). O eixo x representa o primeiro componente principal, enquanto o eixo y representa o segundo componente principal... 49

Capítulo 3 - Classificando com precisão: Como os métodos de categorização do nível de atividade de operárias promovem diferenças nos resultados

Figura 1 - Proporção de operárias de Alta e Baixa atividade e Não-transportadoras na tarefa de transporte de folhas de acordo com o método utilizado por diferentes autores. Em (A) apresenta-se os dados separados e em (B) os dados agrupados referentes a cinco colônias de *Acromyrmex subterraneus*. Os valores apresentados no interior das barras indicam o número absoluto de operárias e as linhas pontilhadas (roxo) os valores esperados (em roxo no eixo y). Em (C) apresenta-se o dendrograma resultante da análise de agrupamento hierárquico (distância euclidiana e método de ligação de Ward) de operárias de acordo com o tempo investido no transporte de folhas. O primeiro ramo separou as operárias Não-transportadoras, porém incluiu neste grupo aquelas com tempo atividade muito baixo (Não-transportadoras*). O segundo ramo separou as operárias de Baixa e Alta atividade. 67

Figura 2 - Delay Relação entre a taxa de aprovisionamento individual e o comprimento do fêmur para as operárias de Baixa e Alta atividade nos métodos de categorização. Símbolos representam os dados brutos de cada operária de acordo com a categoria de performance (Círculo: Baixa atividade; Triângulo: Alta atividade). As linhas de regressão linear representam os dados ajustados, com inclinação e intercepto estimados pelo modelo. As faixas laterais representam o intervalo de confiança 69

Figura 3 - Delay da primeira viagem com transporte de carga de operárias de Baixa e Alta atividade. Os violinos apresentam a frequência aproximada dos dados e os box-plots apresentam a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e valores máximo e mínimo (linhas verticais). Eixo y em escala de log10. Diferenças significativas (teste de Tukey) entre as categorias de performance são indicadas com asterisco (*). 71

Figura 4 - Tempo médio das viagens ao longo dos cinco dias de observação de operárias de Baixa e Alta atividade de acordo com os métodos de categorização. Símbolos representam os dados brutos de cada operária de acordo com a categoria de performance (Círculo: Baixa atividade; Triângulo: Alta atividade). As linhas de regressão linear representam os dados ajustados, com inclinação e intercepto estimados pelo modelo. As faixas laterais representam o intervalo de confiança. Eixo y em escala de log10..... 72

Apresentação

A presente tese, intitulada “Investigação da performance individual de operárias em formigas: Influência de fatores internos, externos e metodologias”, consiste em uma investigação detalhada dos mecanismos de Divisão de Trabalho e Alocação de Tarefas entre as operárias, complementando/dando continuidade às pesquisas iniciadas em 2017, durante o curso de mestrado no PPG Comportamento e Biologia Animal da Universidade Federal de Juiz de Fora. Um dos pontos de destaque dessa investigação é a obtenção de dados individuais das operárias, o que determina o modelo de estudo: colônias jovens de *Acromyrmex subterraneus*. O gênero *Acromyrmex* apresenta um repertório comportamental bastante diverso que inclui muitos comportamentos coletivos que permitem a emergência de padrões, os quais são resultado das interações entre operárias e garantem a coordenação entre elas. Tais padrões e coordenação são observáveis em colônias jovens, ou seja, pouco populosas, o que foi uma característica primordial visto possibilitar a marcação individual de todas as operárias de mesma classe de tamanho e idade, utilizando combinações de cores.

Na minha dissertação de mestrado foi realizada a simulação de diferentes ambientes sociais a partir da remoção de indivíduos de alta e baixa atividade. Com essa estratégia, foi possível avaliar a flexibilidade comportamental das operárias e verificar que tal flexibilidade garante a execução da tarefa, mesmo com a redução da eficiência. Este foi o ponto de partida para novas questões relacionadas à performance individual de operárias de formigas que moldaram parte da presente tese de doutorado. “Quais diferenças físicas e fisiológicas podem levar uma operária a trabalhar mais que a outra?”; “Como tais diferenças interagem e coordenam os mecanismos de divisão de trabalho e alocação de tarefas?”.

A tese é composta por três capítulos, sendo apresentado no primeiro, uma revisão sistemática sobre o estado da arte da investigação dos fatores relacionados à variação de performance individual em formigas. Apresentamos uma análise cienciométrica abrangente, apontando uma linha do tempo das publicações científicas ao longo dos anos, destacando tendências e avanços significativos no campo. Além disso, mapeamos a distribuição geográfica e institucional da produtividade, identificando os principais centros de pesquisa e as regiões com maior concentração de estudos. Também destacamos os pesquisadores mais influentes e suas contribuições, fornecendo uma visão detalhada das colaborações que têm impulsionado o estudo desse tema. Discutimos a importância das revistas e das palavras-chave, destacando como a seleção adequada influencia a disseminação e o reconhecimento do trabalho científico. Analisamos quais espécies e tarefas/comportamentos são mais investigados, e para quais fatores há a validação empírica que estes influenciam na divisão de trabalho e alocação de

tarefas. Por fim, examinamos a variação dos critérios de categorização e nomenclatura das operárias adotada por diversos pesquisadores.

No segundo capítulo, investigamos a relação entre a performance e a eficiência das operárias de *A. subterraneus* na tarefa de transporte de folhas e os fatores associados à variação da performance. Demonstramos que as operárias com maior atividade são mais eficientes, tanto pela alta frequência de realização da tarefa quanto pela rapidez na execução da mesma. Dos fatores morfológicos e fisiológicos avaliados, apenas a taxa metabólica basal se revelou como influenciando a atividade das operárias, embora não se relacione com o nível de atividade.

No terceiro capítulo, aprofundamos nossa investigação sobre os métodos de categorização e a partir da aplicação de seis diferentes métodos em um mesmo banco de dados, demonstramos que as variáveis e critérios utilizados para cálculo da *baseline* de categorização dos diferentes métodos pode enviesar os resultados obtidos e conseqüentemente a interpretação destes, em especial as que se referem à eficiência de operárias com diferentes níveis de atividade.

Consideramos que os dados aqui apresentados acrescentam muito à elucidação dos mecanismos de divisão de trabalho e a alocação de tarefas em colônias de formigas, em especial de formigas cortadeiras. O grande ineditismo e relevância dos resultados obtidos confirma-se pela publicação do artigo decorrente do capítulo 2 na revista de excelência na área, *Behavior Ecology and Sociobiology*. Além disso, os dados obtidos têm alto potencial de aplicação para utilização na melhoria de algoritmos de otimização de colônias de formigas (*ant colony optimization algorithm - ACO*), técnica probabilística para resolver problemas computacionais na qual formigas artificiais representam métodos multiagentes inspirados no comportamento de formigas reais.

Capítulo 1 - Análise dos fatores relacionados à variação de performance individual em formigas: uma revisão sistemática

Antônio Marcos Oliveira Toledo

Juliane Floriano Lopes Santos

Resumo

As formigas, com cerca de 16 mil espécies descritas, exibem uma ampla variedade de hábitos alimentares, estratégias de forrageamento, papéis ecológicos, tamanhos e densidades populacionais. Mecanismos comuns a todas as espécies são a divisão de trabalho e a alocação de tarefas entre as operárias os quais funcionam de modo auto organizável, sem controle central, o que torna ambos mecanismos alvo de inúmeras pesquisas que visam explicar como a divisão não homogênea da carga de trabalho é determinada e promove a eficiência da colônia. Nesta revisão sistemática, analisamos a frequência e a distribuição geográfica de artigos científicos que investigam o efeito de fatores intrínsecos e extrínsecos na performance individual das operárias. Os resultados indicam que, nos últimos 45 anos, foram publicados 28 artigos por 32 instituições em 10 países, com destaque para os EUA como o país mais influente na área, possivelmente devido à contribuição da pesquisadora Anna Dornhaus. A autoria é predominantemente masculina, evidenciando a necessidade de políticas públicas e mudanças atitudinais que promovam a participação e reconhecimento de pesquisadoras na área. As revistas com maior número de publicações são aquelas que têm como público-alvo pesquisadores do comportamento animal em geral. Os artigos apresentam a investigação de 11 tarefas/comportamentos em 17 espécies, e a avaliação do efeito de 14 fatores (9 intrínsecos e 5 extrínsecos) nos mecanismos de divisão de trabalho e alocação de tarefas. Os resultados apontam para a necessidade de ampliar os estudos sobre a performance individual para mais espécies, a fim de compreender melhor os mecanismos de divisão de trabalho e alocação de tarefas. Além disso, há uma confusão nas nomenclaturas e métodos utilizados para a categorização das operárias, com variações nos métodos adotados, o que pode estar enviesando os resultados obtidos. Nosso estudo destaca a necessidade de ampliar a pesquisa sobre a performance individual das operárias em mais espécies e de melhorar a padronização metodológica para avançar na compreensão dos mecanismos de divisão de trabalho e alocação de tarefas.

Palavras-chave: Alocação de tarefas, Divisão de trabalho, Mirmecologia

Chapter 1 - Analysis of factors related to individual performance variation in ants: A systematic review

Abstract

Ants, with around 16,000 described species, display a wide variety of feeding habits, foraging strategies, ecological roles, and population sizes and densities. Common mechanisms across all species include division of labor and task allocation among workers, which function in a self-organizing manner, without central control. These mechanisms are the focus of numerous studies aiming to explain how the uneven distribution of the workload is determined and promotes colony efficiency. In this systematic review, we analyze the frequency and geographic distribution of scientific articles that investigate the effects of intrinsic and extrinsic factors on individual worker performance. The results indicate that over the last 45 years, 28 articles were published by 32 institutions in 10 countries, with the USA standing out as the most influential country in the field, possibly due to the contribution of researcher Anna Dornhaus. Authorship is predominantly male, highlighting the need for public policies and attitudinal changes that promote the participation and recognition of women researchers in the field. The journals with the highest number of publications target researchers in animal behavior in general. The articles investigated 11 tasks/behaviors in 17 species and evaluated the effects of 14 factors (9 intrinsic and 5 extrinsic) on the mechanisms of division of labor and task allocation. The findings point to the need for expanding studies on individual performance to cover more species in order to better understand the mechanisms of division of labor and task allocation. Furthermore, there is confusion in the nomenclature and methods used for categorizing workers, with variations in the adopted methods, which may be biasing the results. Our study highlights the need to expand research on individual worker performance across more species and to improve methodological standardization to advance the understanding of division of labor and task allocation mechanisms.

Keywords: Task allocation, Division of labor, Myrmecology

Introdução

Formigas constituem um grupo de insetos altamente diverso, com cerca de 16 mil espécies descritas (AntWeb, 2024), as quais exibem grande variedade de hábitos alimentares, estratégias de forrageamento, papéis ecológicos, tamanhos e densidades populacionais. Entretanto, a despeito de toda diversidade, todas as espécies compartilham o sistema de organização social, que se baseia primariamente na divisão de trabalho e alocação de tarefas entre as operárias. Estes processos determinam quais e quantas operárias são alocadas para as diferentes tarefas da colônia (Bonabeau et al., 1997; Gordon 1999).

O processo de Divisão de Trabalho consiste na variação do conjunto de tarefas que é executado preferencialmente por operárias pertencentes a diferentes castas físicas e/ou etárias (Oster & Wilson, 1978). Já o processo de alocação de tarefas atua em um nível de refinamento maior, pois ao determinar quantos indivíduos executam cada tarefa e/ou por quanto tempo cada indivíduo permanece ativo para a tarefa (Gordon, 1999; 2016; Beshers & Fewell, 2001; Pinter-Wollman et al. 2012) assegura que dentro da mesma casta diferentes operárias realizem a tarefa em diferentes frequências (Gordon et al. 2013; Constantino et al., 2021; Ślipiński et al. 2021).

Na colônia, a força operária designada para uma determinada tarefa varia em função da sua demanda (Traniello, 1989; Gordon, 2016), gerando uma distribuição não-homogênea do trabalho entre as companheiras de ninho. Tal distribuição não-homogênea é verificada em *Acromyrmex versicolor* (Pergande, 1894) durante a tarefa de remoção de indivíduos mortos (Julian & Cahan, 1999); em *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) durante a atividade de escavação no ninho (Santos et al. 2018) e no forrageamento (Constant et al., 2012) e em *Temnothorax albipennis* (Curtis, 1854) e *Temnothorax rugatulus* (Emery, 1895) durante a emigração (Dornhaus et al. 2008; 2009; Pinter-Wollman et al. 2012). Curiosamente, colônias de formigas apresentam um número reduzido de indivíduos ativos durante a execução de uma dada tarefa, com cerca de 50 a 70% das operárias permanecendo inativas para certas tarefas (Gordon et al. 2005; Dornhaus 2008; Dornhaus et al. 2008; Charboneau & Dornhaus 2015; Santos et al., 2018). A investigação de como diferentes níveis de performance exibidos pelas operárias para uma dada tarefa permite compreender como os indivíduos afetam o sucesso da colônia como um todo, contribuindo para a ampliação do conhecimento sobre o comportamento coletivo emergente e a organização social a qual tem implicações nos campos da robótica, manejo organizacional e inteligência artificial.

A variação nos níveis de performance está relacionada a múltiplos fatores que incluem a diversidade de tarefas, variação etária, predisposição genética, sinais ambientais, sinalização química e interações sociais. Atualmente, seis diferentes modelos matemáticos são propostos

para explicar os diferentes níveis de performance das operárias na execução de tarefas (mais detalhes em Beshers & Fewell, 2001). Tais modelos demonstram como tais fatores internos (genéticos, hormonais, neurológicos e relacionados à experiência) e externos (localização no interior do ninho, percepção do estímulo relacionado à tarefa e interações entre operárias) e a interação entre estes são determinantes na variação da performance dos indivíduos.

No entanto, a análise da performance individual de operárias de formigas parece apresentar alguns vieses, especialmente relacionados com a categorização das operárias em função de sua performance e com os valores de corte utilizados para tal categorização. Nesse contexto, o objetivo do presente estudo foi analisar em que frequência os diferentes fatores indicados como promotores da variação na performance das operárias foram investigados, em qual contexto (tarefa, espécie, mecanismo da divisão de trabalho ou alocação de tarefas e se por meio de manipulação ou observação), e o critério e denominação utilizados na categorização das operárias. Secundariamente, uma análise cientométrica foi realizada a fim de analisar as tendências de investigação da variação da performance individual das operárias ao longo do tempo, identificar a proeminência global dos grupos e instituições de pesquisa. Também analisamos as revistas e respectivos fatores de impacto, palavras-chave e citações.

Material e Métodos

A presente revisão sistemática seguiu o guia de referência “*Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses*” (PRISMA) (Moher et al., 2009, 2015), estabelecendo como critério principal de seleção a investigação da performance individual de operárias de formigas.

Para tanto, foi realizada uma busca única nos bancos de dados Web of Science (WoS) e Scopus durante o período de 1964 a Junho de 2023, utilizando o código de busca: *((formicidae OR ant OR ants) AND (elit* OR hyperspeciali* OR speciali* OR idiosyncratic OR generali* OR inactiv* OR "lazy ant*" OR "lazy worker*" OR "keystone individual*" OR "key individual*") AND ("division of labo*" OR "labo* division" OR "DOL" OR "task* division" OR "task* allocation" OR "task* speciali*" OR "work* speciali*" OR "behavio* speciali*" OR "worker* perform" OR "task-specific stimul*" OR "behavio* variation" OR "Individual variation" OR "individual behavio*" OR "high* activ*" OR "high* performance" OR "less activ*" OR "activity level*" OR polyethism OR alloethism OR polymorphism))*.

O resultado da busca foi exportado no formato RIS (ProCite, Reference Manager) para o software Endnote X9 (EndNote, 2013) para a remoção das duplicatas e seleção dos artigos

de acordo com os critérios de elegibilidade: (i) presença de variação da atividade de operárias individualmente dentro da mesma casta; (ii) avaliação de fatores internos e/ou externos; (iii) operárias marcadas individualmente; e (iv) avaliação do comportamento individual da operária a nível social. A avaliação das publicações elegíveis foi realizada em duas etapas: primeiramente, triagem do título e resumo, e depois do texto completo.

Em seguida, extraímos os seguintes dados cienciométricos: (i) periódico e fator de impacto; (ii) ano de publicação; (iii) autores e rede de colaboração; (iv) país. Além disso, determinamos: (v) a frequência das espécies de formigas analisadas (vi) e tipo de casta; (vii) tipo de marcação da operária utilizada; (viii) qual tarefa foi avaliada; (ix) métodos e critérios de classificação das operárias; (x) e fatores determinantes do desempenho da tarefa.

Revisão sistemática e produção científica

A pesquisa inicial resultou em 951 publicações científicas. Excluimos as duplicatas (n = 350) e lemos o título e o resumo de cada publicação restante (n = 601), selecionando apenas publicações científicas sobre organização social com ênfase no desempenho individual da operária, seguindo os critérios de elegibilidade. Desta forma, eliminamos os artigos que trabalhavam com marcação por grupo de tarefa (ex: forrageamento = verde, escavação = branco (ver Constantino et al. 2021). Assim, consideramos como adequados apenas os artigos que trabalhavam com marcação individual, que isto é, permitiu a identificação de cada operária independente da tarefa que desempenhava. Após a aplicação destes filtros, restaram 28 publicações científicas.

Classificamos os atos comportamentais investigados nos 28 artigos estudados em 11 tarefas distintas (tab. 1).

Tabela 1 - Número e descrição das tarefas e comportamentos que foram utilizados para investigar o desempenho individual das operárias de formigas nos artigos analisados.

Número	Tarefa/Comportamento	Descrição
1	Cuidado com a prole	Todas as atividades que envolvam limpeza, translocação de ovos, larvas, pupas, bem como alimentação de larvas.
2	Emigração	Todas as atividades que envolvam o transporte de itens de rainha ou cria (ovos, larvas, pupas, operárias) para outro local, bem como a procura e descoberta de um novo local de nidificação.
3	Forrageamento	Todas as atividades que envolvam busca, transporte e manuseio de fontes alimentares (vegetais, açúcares, lípidios e proteínas), bem como marcação de trilhas.

4	Inatividade ou repouso	Indivíduos estão completamente imóveis
5	Manutenção e construção do ninho	Todas as atividades que envolvam coleta, transporte e remoção de <i>pellets</i> de solo, pedras ou outros materiais utilizados na nidificação.
6	Limpeza do ninho	Todas as atividades que envolvam coleta, transporte, remoção e manuseio de resíduos, cadáveres, entre outros.
7	Defesa do ninho	Todas as atividades envolvidas na guarda e defesa do ninho.
8	Policiamento da oviposição	Todas as atividades que envolvem a busca e eliminação de ovos depositados pelas companheiras de ninho ou pela rainha.
9	Resgate	Todas as atividades que envolvem busca, transporte, cuidado e tentativa de resgate dos companheiros de ninho feridos em um ataque.
10	Interação social e <i>grooming</i>	Todas as atividades que envolvam <i>alo-grooming</i> , trofalaxia, e o desempenho de <i>self-grooming</i> .
11	Indiferente	Andar ou explorar dentro ou fora do ninho e não estar envolvido em nenhuma tarefa discernível.

Análises estatísticas

Os dados foram importados para bibliometrix (Massino & Cuccurullo, 2017) para facilitar a geração de análises descritivas. Os gráficos e nuvens de palavras foram gerados utilizando os pacotes “dplyr” (Wickham et al., 2023), “GGally” (Schloerke, 2021), “ggpubr” (Kassambara, 2023), “ggwordcloud” (Le Penneç & Slowikowski, 2023), “ggplot2” (Wickham, 2016), “networkD3” (Allaire et al., 2017), “psych” (Revelle, 2024) e “RColorBrewer” (Neuwirth, 2022) no software R 4.3.1 (R Core Team, 2023).

Dados cientométricos relativos ao ano de publicação, número de palavras-chave, número de citações e fator de impacto da revista foram submetidos ao teste de correlação de Pearson.

Resultados e Discussão

Análise cienciométrica

Linha do tempo das publicações científicas

A revisão sistemática identificou 28 artigos que investigaram a variação do desempenho individual de operárias de formigas em diferentes tarefas. O primeiro artigo foi publicado em 1978 (Traniello, 1978) e desde então, ao longo de 45 anos, registou-se uma taxa de crescimento

anual de 2,53%. Esta taxa é influenciada principalmente pelas publicações dos últimos 14 anos com dois picos: em 2008 e 2022, ambos com 3 artigos publicados (fig. 1). O crescimento desta área de conhecimento foi lento, incluindo apenas 20 revistas científicas como fontes e os documentos têm uma idade média de 12,2 anos, o que indica uma baixa produção recente nessa área de conhecimento.

A taxa média de citação é de 39,11 por artigo e de 2,69 por ano por artigo, de um total de 1.112 referências, demonstrando a importância destes artigos em áreas de pesquisa correlatas e não correlatas, como entomologia, zoologia e ecologia animal, sistemas de automação e controle, filogenética e genoma (Web of Science, 2024).

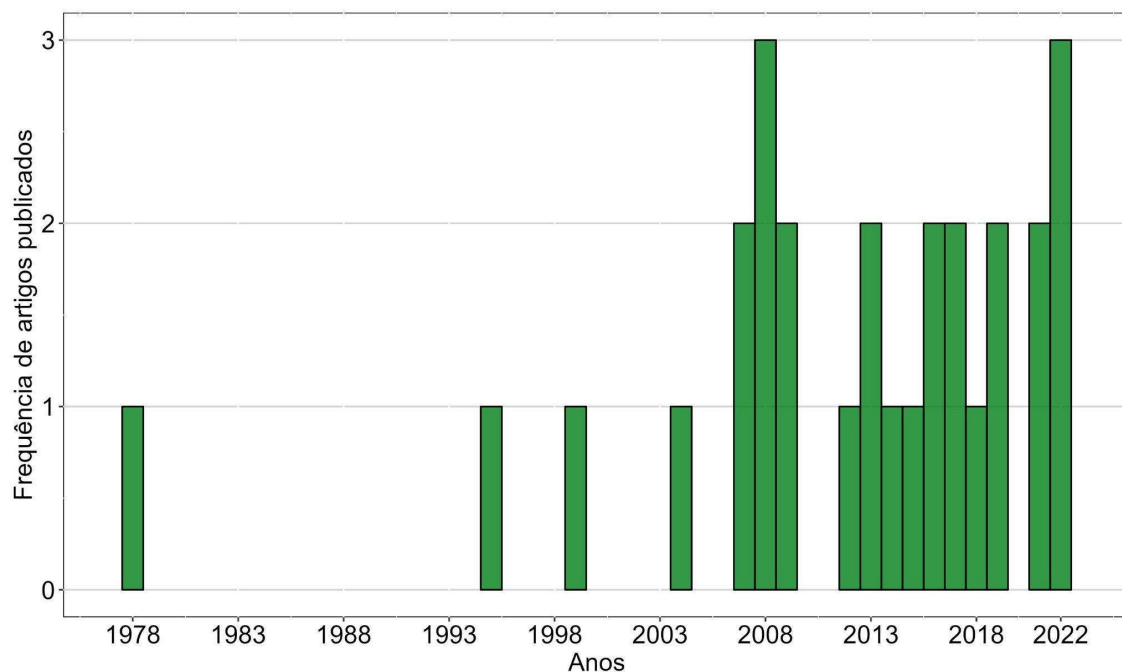


Figura 1 - Gráfico de barras representa a frequência de artigos publicados por ano.

Além disso, observa-se uma distribuição desigual da autoria, com uma média de 0,403 artigos por autor, indicando que alguns autores contribuíram com mais de um artigo. No entanto, a média de co-autores foi de 3,3 por artigo, o que indica uma considerável colaboração entre os pesquisadores. Vale ressaltar que dos 28 tags artigos analisados, apenas 2 apresentam autoria única. Cerca de 44,44% das colaborações envolveram pesquisadores de diferentes países, o que nos mostra uma diversidade de experiências e conhecimentos envolvidos nos trabalhos.

Distribuição geográfica e institucional da produtividade científica

Um total de 10 países e 32 instituições estão envolvidos nas 28 publicações científicas analisadas, com destaque para os EUA que compreende mais de 50% da produção e 30% das instituições às quais os autores são filiados. Dada essa concentração da produção científica, os EUA também apresentam um notável valor para o índice Citação Média por Artigo (CMA= 47,9) (Fig. 2), colocando o país como um grande influenciador nesta área de conhecimento.

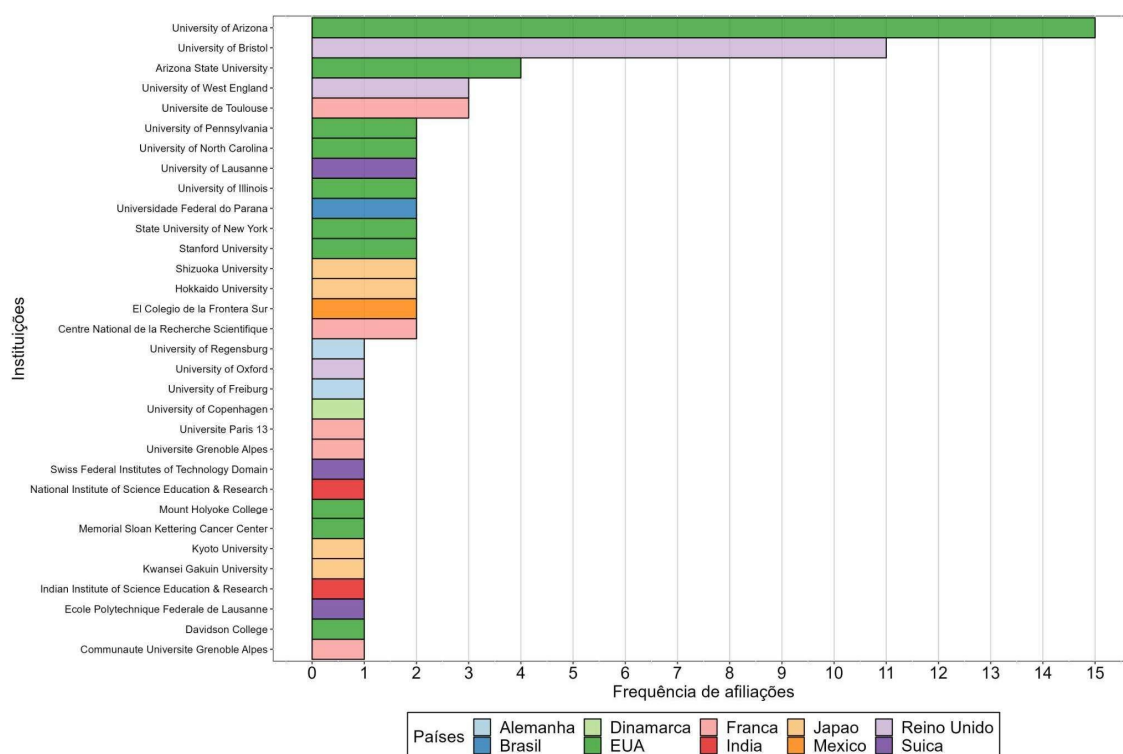


Figura 2 - Frequência das afiliações dos autores de acordo com a Instituição e país das 28 publicações analisadas.

A posição de destaque dos EUA tanto na produção como citação de artigos se deve especialmente à produção da pesquisadora Anna Dornhaus (n = 8 artigos) e sua equipe cujo principal interesse é compreender como os comportamentos coletivos emergem a partir das ações e interações dos indivíduos. Em seguida, temos os pesquisadores Nigel R. Franks (n = 7) e Daniel Charbonneau (n = 4), os quais participam da rede de colaboração de Anna Dornhaus e também tem produção independente. Isso sugere não apenas uma participação substancial e contínua no desenvolvimento e avanços do conhecimento na área, mas também demonstra uma capacidade consistente em liderar projetos de pesquisa.

Observa-se que a posição de mais produtiva é ocupada por uma mulher (Anna Dornhaus), no entanto, há uma disparidade nos artigos analisados, sendo 67% dos autores do

gênero masculino. A predominância masculina se repete também na posição de primeiro autor (46%) e na de última autoria (57%), a qual representa o prestígio e sucesso na carreira. Embora no campo da mirmecologia tenha ocorrido um aumento da participação feminina, as posições de maior prestígio ainda são ocupadas por homens (Ramalho et al. 2020), apontando que há desigualdade de gênero também em um dos ramos da mirmecologia (i.e. Divisão de trabalho e alocação de tarefas).

O papel das revistas e palavras-chave na pesquisa científica

As revistas científicas mais solicitadas para publicação foram Behavioral Ecology and Sociobiology (30%), seguido por Animal Behaviour (15%), Behavioural processes (10%). Dezesete revistas apareceram com apenas 1 publicação cada, correspondendo a 45% do total das publicações (Fig 3.). Os periódicos mais procurados para publicação concentram-se na área de comportamento animal, enfatizando aspectos fundamentais como a interação entre comportamento, ecologia, evolução, neurobiologia e psicologia, estendendo-se às suas aplicações práticas. A seleção da revista para publicação deve levar em consideração o escopo, a qualidade e reputação, bem como o público-alvo e o fator de impacto (JCI), os quais podem aumentar a possibilidade de citação (Thompson, 2007; Shokraneh et al., 2012).

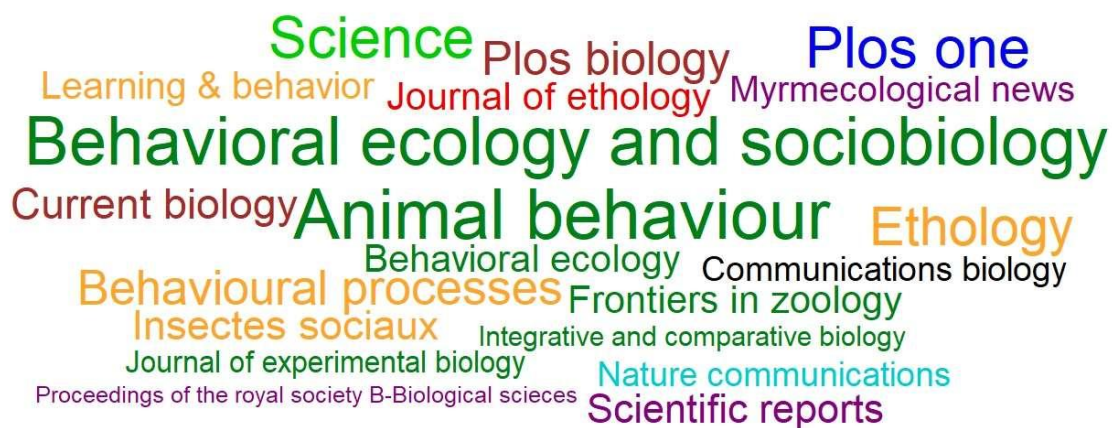


Figura 3 - Nuvem de palavras referente às revistas nas quais estão publicados os 28 artigos analisados. O tamanho da fonte representa a frequência e a cor, a classe do Fator de impacto da revista (Vermelho: 0.1 a 1.0, Laranja: 1.1 a 2.0, Verde escuro: 2.1 a 3.0, Azul: 3.1 a 4.0, Roxo: 4.1 a 5.0, Preto: 5.1 a 6.0, Marrom: 9.1 a 10.0, Ciano: 16.1 a 17.0 e Verde: 56.1 a 57.0).

Ao analisar as palavras-chave, observamos uma variedade de termos recorrentes na literatura sobre desempenho das operárias de formiga ($n = 67$). Notadamente, “*Division of labor/labour*” ($n = 13$) e “*Task allocation*” ($n = 6$) destacam-se com maior frequência visto serem os processos relacionados com a variação na performance das operárias (Fig. 4).

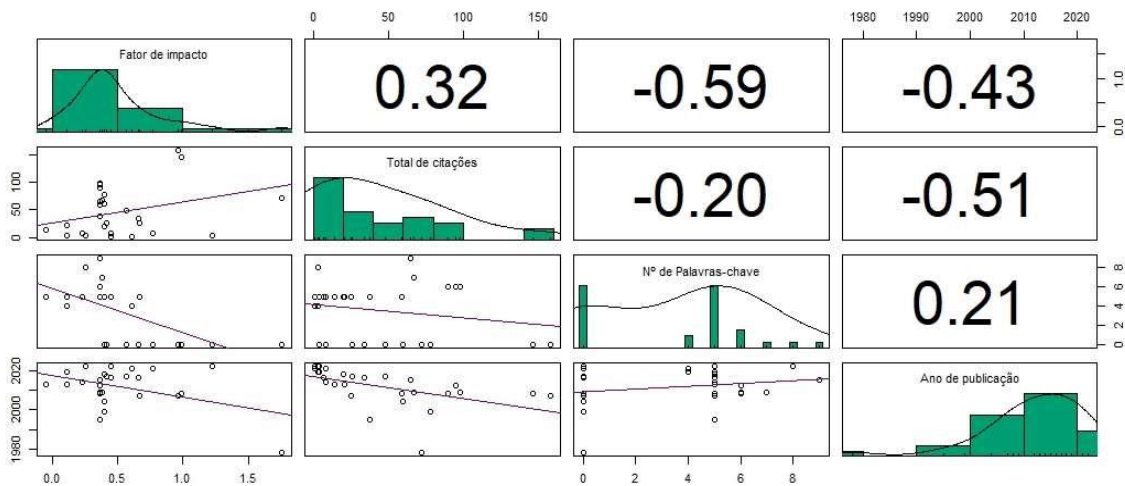


Figura 5 - Correlação entre os dados cientométricos relativos ao fator de impacto da revista, total de citações, número de palavras-chave e ano de publicação dos 28 artigos analisados. Os painéis apresentam gráficos de dispersão das matrizes, com os dados de dispersão bivariados e linhas de regressão ajustadas para os dados abaixo da diagonal, histogramas com a distribuição de frequência dos dados na diagonal e o coeficiente de correlação de Pearson acima da diagonal.

Espécies e tarefas estudadas

Um total de 17 espécies, pertencentes a 13 gêneros, foram estudadas, com destaque para duas espécies de *Temnothorax* (*T. albipennis* e *T. rugatulus*), que compreendem 44% dos estudos (n = 13). *Acromyrmex versicolor*, *Diacamma indicum*, *Myrmica kotokui* Forel, 1911 e *T. nylanderi* constam em duas publicações cada e as demais espécies em apenas uma publicação (Fig 6).



Figura 6 - Nuvem de palavras relativo às diferentes espécies de formigas estudadas nos 28 artigos analisados. O tamanho da fonte indica a frequência com que as espécies foram estudadas e a cor, a subfamília (Vermelho: *Amblyoponinae*, Ciano escuro: *Dorylinae*, Marrom: *Ectatomminae*, Verde: *Formicinae*, Roxo: *Myrmicinae* e Azul: *Ponerinae*).

O maior número de estudos realizados com *Temnothorax* está claramente associado ao maior número de publicações de Dornhaus e seus colaboradores (Dornhaus, 2008; Dornhaus

et al., 2008; 2009; Pinter-Wollman et al., 2012; Charbonneau et al., 2015; 2017ab; Leitner et al., 2019ab) que utilizam espécies desse gênero como modelo de estudo.

A maioria das outras espécies se caracteriza por apresentar populações pequenas o que permite a marcação individual das operárias, etapa crucial da metodologia que acreditamos ser o principal gargalo para o estudo da variação da performance individual em formigas. De fato, com exceção de apenas dois artigos, o código de cores no corpo das operárias foi o método de marcação utilizado. Este método é prático, efetivo e de baixo custo, sendo a única dificuldade a seleção de tintas cujo odor não interfere no comportamento das operárias (Camargo et al., 2007; Rocha et al., 2014). O outro método utilizado foi a aplicação de *tags* eletrônicas, que provavelmente é mais prático e de maior acurácia. No entanto, a miniaturização de equipamentos de rastreamento para uso em insetos é bem recente (mais detalhes em Kissling et al., 2013) e a técnica ainda necessita de ajustes, tanto em relação à adesão do equipamento ao corpo dos insetos (Batsleer et al., 2020) quanto à redução do peso do equipamento, de forma que não haja interferência no comportamento do inseto (Robinson et al., 2009), o que potencialmente reduz a confiabilidade dos dados.

Considerando que o número de espécies de formigas descritas ultrapassa os 16 mil (AntWeb, 2024), é evidente que há uma grande lacuna a ser preenchida, haja vista a diversidade de hábitos de forrageamento e nidificação, dentre outros, os quais implicam na demanda de diferentes tarefas e conseqüentemente influenciam na organização da colônia. Outro ponto a se destacar é que a maioria das espécies estudadas ($n = 14$) é monomórfica, cujo sistema de alocação de tarefas é primariamente baseado na idade. Nesse caso, a flexibilidade na execução de comportamentos pelas operárias pode ser uni- ou bidirecional, dependendo se operárias mais velhas podem retomar o repertório comportamental de quando eram jovens ou se além dessa reversão as operárias jovens podem acelerar na transição para comportamentos que seriam executados em momento tardio durante seu ciclo de vida (Ortiz-Alvarado et al., 2021).

Por outro lado, espécies polimórficas apresentam adaptações físicas a determinadas tarefas, de forma a aumentar a eficiência, visto que há um tamanho ótimo para realização de determinadas tarefas (Iwasa & Yamaguchi, 2020). Nas espécies que possuem castas morfológicamente diferenciadas, as operárias são especializadas nas tarefas de coleta e/ou processamento de alimento ou defesa do ninho. Nesses casos, o investimento da colônia para produção destes indivíduos reflete na sua sobrevivência, habilidade competitiva e reprodução (Powell, 2009; Wills et al., 2018).

Das publicações científicas analisadas, 39% analisou apenas 1 tarefa e 61% analisaram mais de 2 tarefas. Com destaque, apenas 1 artigo avaliou 7 tarefas (Neves et al., 2021). A

investigação de múltiplas tarefas fornece uma abordagem abrangente para a compreensão do comportamento das colônias, oferecendo uma visão mais detalhada da dinâmica de interações e dos papéis individuais, contribuindo para uma compreensão holística dos aspectos sociais e biológicos.

Em relação às tarefas, registramos 11 tarefas documentadas nos 28 artigos, as quais foram avaliadas um total de 86 vezes. As tarefas mais investigadas foram Forrageamento (n = 15) e Cuidado com a prole (n = 14), seguidos dos comportamentos de Interação social/Grooming, e Indiferente (n= 11, cada) (Fig 7).

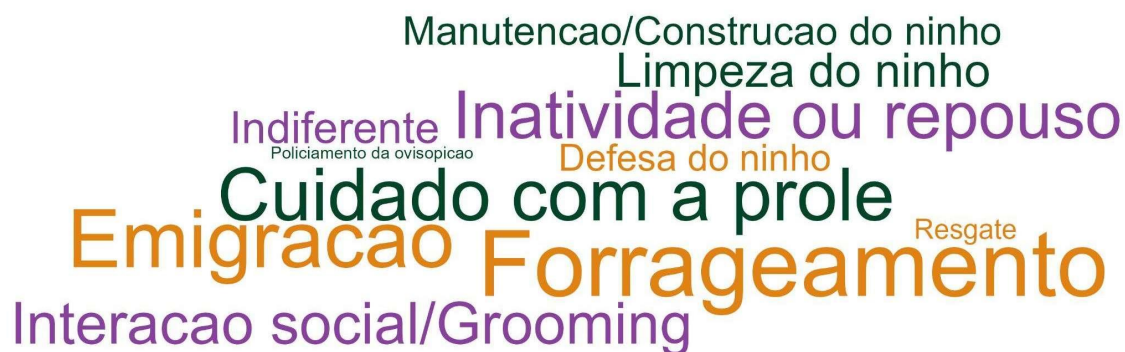


Figura 7 - Nuvem de palavras relativa às diferentes tarefas e comportamentos estudados nos 28 artigos analisados. O tamanho da fonte indica a frequência com que as tarefas e comportamentos foram e a cor, o tipo (Verde: Tarefas internas, Laranja: Tarefas externas e Lilás: Comportamentos).

Efeito dos fatores na Divisão de trabalho e na Alocação de tarefas

Um total de 14 fatores (internos = 9 e externos = 5) foram indicados como promotores da variação na performance das operárias. Os fatores Ambiente social e Idade foram os mais avaliados (n = 7 cada), seguido por Localização espacial (n = 6), e Limiar de resposta (n = 5). Verificou-se que em 14 publicações, os dados foram obtidos utilizando o método de observação, enquanto em 13 publicações, foi realizada a manipulação experimental para obtenção dos dados. Apenas um artigo (Pinter-Wolmann et al., 2012) utilizou os dois métodos.

Nas duas espécies de *Temnothorax*, o efeito de 11 fatores foi avaliado em *T. rugatulus* e 10 em *T. albipennis*. Destaca-se que o efeito dos fatores Alta atividade da operária, Distância do ninho e Velocidade de deslocamento foram avaliados exclusivamente também para este gênero. Em nossa análise, observa-se que *Temnothorax* não só foi a espécie mais estudada como também uma maior variedade de fatores foi investigado. Não foram encontradas, na literatura, informações a respeito da importância ecológica e/ou econômica da espécie que justifique tal volume de estudos, assim sugerimos que a escolha da espécie se deve ao fato de formarem colônias de baixa população, o que facilita a marcação individual das operárias.

Além disso, os estudos com *Temnothorax* são realizados pelo grupo de pesquisadores com maior produção nessa linha de pesquisa (Fig 8).

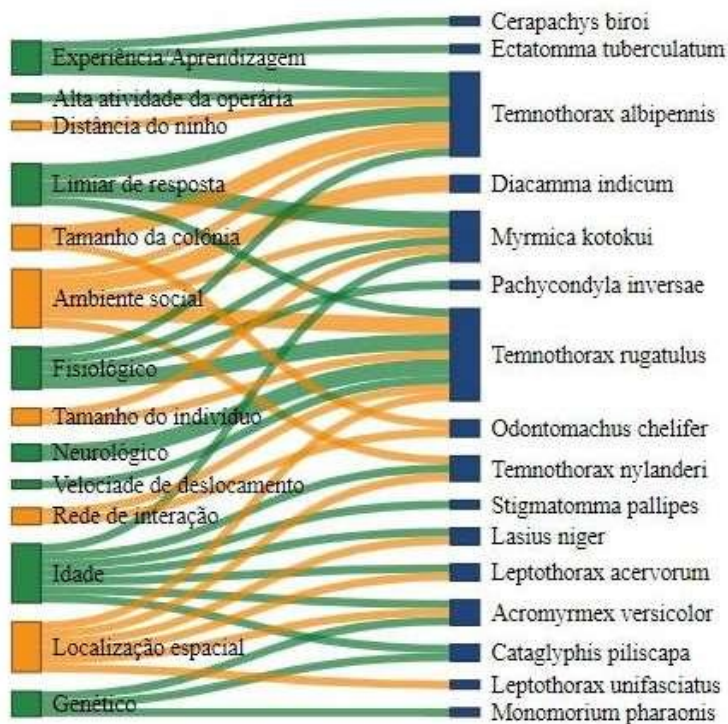


Figura 8 - Rede de interação quantitativa Fator-Espécie verificada nas 28 publicações analisadas. Blocos à esquerda representam os fatores, sendo fatores internos em verde e externos em laranja. Blocos à direita representam as espécies. A largura da faixa de ligação indica a frequência de cada interação.

Com relação à rede de interação fator-tarefa, verificou-se que o efeito da Idade foi analisado para o maior número de tarefas, em especial no Forrageamento e Interação social/Grooming. Em seguida, tem-se a investigação do efeito do Limiar de resposta também com destaque no Forrageamento e da Localização espacial no Forrageamento e Interação social/Grooming e Ambiente social e Fisiológico (n = 17, cada) (Fig. 9). Entender como esses fatores afetam a realização de diferentes tarefas nos fornece insights sobre a ecologia, comportamento e organização social desses insetos. Além de ter aplicações potenciais em áreas de automação e robótica e possivelmente a gestão de controle de pragas. Importante destacar que o efeito de diversos fatores foi investigado para os comportamentos de inatividade, indiferente e de Interação social/Grooming.

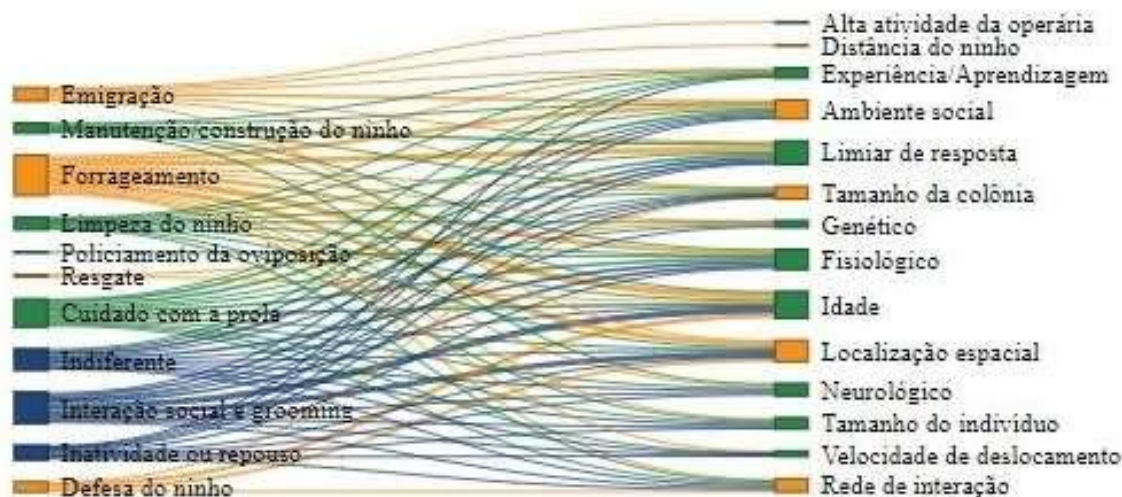


Figura 9 - Rede de interação quantitativa Tarefa-Fator verificada nas 28 publicações analisadas. Blocos à esquerda representam as tarefas e à direita os fatores, sendo as internas em verde e externas em laranja. Em azul, tem-se os comportamentos. A largura da faixa de ligação indica a frequência de cada interação.

Na rede Tarefa-Espécie (Fig. 10), observa-se que a diversidade de tarefas analisadas também está concentrada nas espécies de *Temnothorax*, bem como registra-se a alta frequência de estudos utilizando como modelo a mesma tarefa. Por outro lado, para cinco espécies de formigas, apenas uma tarefa foi utilizada como modelo, sendo o Policiamento de Oviposição e o Resgate analisado somente nas espécies *Pa. inversae* e *Ca. piliscapa*, respectivamente. Tal exclusividade está relacionada com características espécie-específicas. Em *Pa. inversae*, tem-se a ocorrência de *gamergates* (Heinze et al., 2002), operárias reprodutivamente viáveis e hábeis em reproduzir na ausência da rainha, o que justifica a investigação do policiamento de oviposição, visto sua influência no estabelecimento de hierarquias de dominância na colônia e consequentemente na divisão de trabalho e alocação de tarefas na colônia. Já em relação à exclusividade da tarefa de resgate em *Ca. piliscapa* se deve ao peculiar hábito de nidificação na areia, estando sujeita a ser soterrada durante a escavação do ninho. Cabe ressaltar que a ocorrência de resgate é rara nas espécies animais (Hollis & Nowbahari, 2013), assim a investigação de sua ocorrência em *Ca. piliscapa* pode revelar as condições ecológicas e comportamentais que provavelmente moldaram este comportamento, bem como sua influência nos mecanismos de divisão de trabalho e alocação de tarefas.

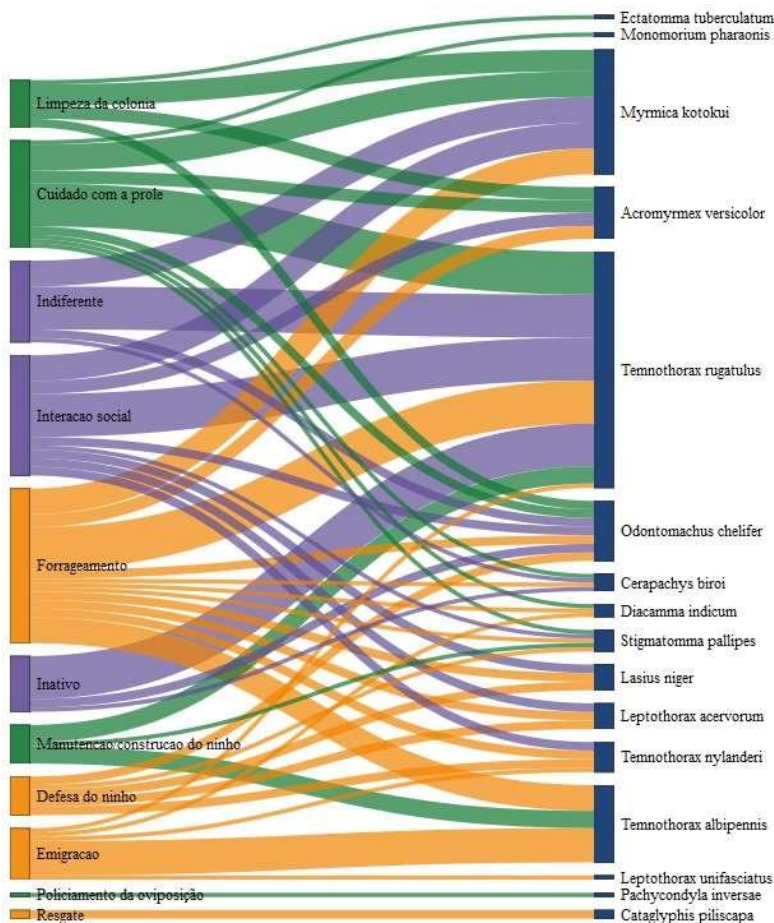


Figura 10 - Rede de interação quantitativa Tarefa-Espécie verificada nas 28 publicações analisadas. Blocos à esquerda representam as tarefas e comportamentos e à direita as espécies, sendo tarefas internas em verde, as externas em laranja e o comportamento em roxo. Em azul, tem-se as espécies. A largura da faixa de ligação indica a frequência de cada interação.

Diferentes estímulos internos ou externos são conhecidos por influenciar diretamente a Divisão de trabalho e a Alocação de tarefas em insetos sociais (Beshers & Fewell, 2001). Em formigas, verifica-se que o fator Idade influencia na Divisão de trabalho de várias espécies de formigas, como *Stigmatomma pallipes* (Haldeman, 1844), *Ac. versicolor*, *My. kotokui*, *Cataglyphis piliscapa* (Forel, 1901), *Leptothorax acervorum* (Fabricius, 1793), *Lasius niger* (Linnaeus, 1758) e *Te. nylanderii* e não sendo verificado seu efeito na alocação de tarefas (Traniello, 1978; Julian & Fewell, 2004; Ishii & Hasgeawa, 2013; Nowbahari et al. 2022; Richardson et al., 2021).

Enquanto a influência da idade na Divisão de trabalho tem sido amplamente reconhecida em várias espécies de formigas. Uma notável exceção é observada na espécie *Ca. piliscapa*. Nesta espécie, foi documentado que operárias com dois dias de idade não realizam a tarefa de resgate, enquanto suas irmãs com mais de cinco dias de idade desempenham essa tarefa com alta frequência (Nowbahari et al. 2022). Essa exceção ressalta a complexidade das

interações entre idade e Alocação de tarefas, destacando a importância dos fatores individuais das operárias na organização e funcionamento das colônias de formigas. Evidencia-se assim o polietismo etário como uma base da Divisão de trabalho, que designa grupos específicos de operárias para desempenhar tarefas de alto risco, como o forrageamento, enquanto outras, mais jovens, são encarregadas de tarefas de baixo risco, como cuidar da prole. No entanto, observa-se que o fator idade não influencia na frequência com que operárias jovens realizam a tarefa de forrageamento em comparação com suas companheiras mais velhas.

Além da idade, o fator Genético (matrilinhagem) desempenha um papel crucial na Divisão de trabalho na espécie *Ac. subterraneus*. Nesta espécie, operárias provenientes de diferentes rainhas são direcionadas para realizar tarefas específicas (Julian & Fewell, 2004). No entanto, esse fator não parece afetar a alocação de tarefas dentro da colônia. Por outro lado, a patrilinhagem (fator Genético) influencia a Alocação de tarefas na espécie *Ca. piliscapa* (Nowbahari et al. 2022), mas não demonstra efeito sobre a Divisão de trabalho. Em *Ac. subterraneus*, a patrilinhagem também influencia na divisão de trabalho durante o forrageamento (Constant et al. 2012), com operárias de diferentes linhagens genéticas transportando cargas de diferentes pesos, sendo bastante provável sua influência na alocação de tarefas. Assim, a estruturação das sociedades de formigas é adicionada como mais um importante papel da variabilidade genética (Julian & Fewell, 2004; Evison & Hughes, 2011; Nowbahari et al. 2022), além dos já classicamente reconhecidos (adaptabilidade a mudanças do ambiente, aumento da resistência a patógenos).

Ainda dentre os fatores internos, a influência de fatores Fisiológicos, como ritmo circadiano, potencial reprodutivo e corpulência (teor de gordura), foi avaliada. O efeito do Ritmo circadiano na alocação de tarefas não foi confirmado em *Te. rugatulus* (Charbonneau & Dornhaus, 2015), sendo o único estudo encontrado.

Notavelmente, o efeito do potencial reprodutivo não parece atuar diretamente na Divisão de trabalho nas espécies *My. kotokui*, *Te. rugatulus* e *Te. albipennis*, em uma ampla gama de tarefas e comportamentos que incluem Cuidado com a prole, Forrageamento, Interação social/Grooming, Limpeza do ninho, Manutenção e construção do ninho e Inativo e Indiferente. Por outro lado, o potencial reprodutivo tem efeito bem específico na alocação de operárias para a tarefa de Policiamento de oviposição em *Neoponera inversa* (Smith F 1858). O artigo de Heinze et al. (2002) revela que operárias com ovários atrofiados realizam a tarefa de policiamento com uma frequência superior em relação àquelas com ovários desenvolvidos. Os autores destacam que tal efeito é tarefa-específico em função da capacidade das operárias

em se tornar reprodutivas na ausência da rainha, o que leva à formação de hierarquias de dominância (Heinze et al., 2002).

Nas duas espécies de *Temnothorax* (*Te. rugatulus* e *Te. albipennis*), o efeito da corpulência (fator Fisiológico) não foi confirmado na dinâmica do Divisão de trabalho (Robinson & Richardson, 2009; Charbonneau et al. 2017a), mas para *Te. albipennis* atua na variação da frequência com que as operárias realizam a tarefa de forrageamento (Robinson & Richardson, 2009). O mesmo não é verificado para as operárias de *Te. rugatulus* em diferentes tarefas testadas (Charbonneau et al. 2017a). Apesar de ambas as espécies pertencerem ao mesmo gênero, e compartilharem certas características, há uma diferença na forma como o fator corpulência (Fisiológico) influencia no comportamento das operárias.

Por exemplo, em algumas espécies de formigas, os indivíduos mais corpulentos geralmente permanecem dentro do ninho, enquanto os mais magros se dedicam à tarefa de forrageamento (Porter & Jorgensen, 1981; Blanchard et al., 2000). Isso se dá porque indivíduos com menor teor de gordura tendem a ser mais eficientes, uma vez que são mais ágeis, possuem maior capacidade de alimentação no exterior da colônia e atraem menos predadores (Porter e Jorgensen, 1981; Blanchard et al., 2000). Além disso, os autores sugerem que as operárias forrageadoras pertencem a uma "casta descartável", visto o menor custo energético de sua morte para a colônia. Em contraste, em indivíduos com maior corpulência, a reserva de gordura internamente armazenada é mobilizada e compartilhada com outras companheiras de ninho por meio da produção de secreções orais ricas em lipídios ou de ovos tróficos (Hölldobler e Wilson, 1990), sendo, portanto, um recurso energético mais valioso para a colônia (Robinson & Richardson, 2009).

O efeito do Limiar de resposta não foi verificado nos mecanismos de Divisão de trabalho e Alocação de tarefas para *Te. rugatulus* quando testado em diferentes tarefas e comportamentos (Leitner et al. 2019ab). No entanto, atua de forma significativa em ambos mecanismos nas espécies *Te. albipennis* e *My. kotokui* (Dornhaus, 2008; Pinter-Wollman et al., 2012; Ishii & Hasgeawa, 2013; Hasegawa et al., 2016). Sugerimos que a obtenção de resultados positivos e negativos com relação ao efeito do Limiar de resposta em espécies co-genéricas, pode estar relacionada ao design metodológico dos estudos. Em *Te. rugatulus*, a tomada de dados foi realizada a partir de observação de operárias individualizadas, enquanto em *Te. albipennis*, as operárias estavam no contexto da colônia.

Os fatores Experiência e aprendizagem também desempenham papéis importantes tanto na Divisão de trabalho quanto na Alocação de tarefas nas espécies *Ce. biroi* e *Te. albipennis*, com impacto variado em uma série de tarefas, desde o cuidado com a prole até a

Manutenção/Construção do ninho (Ravary et al., 2007; Dornhaus, 2008; Langridge et al., 2008). Em *Ec. tuberculatum*, a Experiência e aprendizagem afetam a Alocação de tarefas determinando a frequência com que um indivíduo realiza a tarefa de Limpeza do ninho (Rocha et al., 2014).

Considerando a influência do aprendizado e experiência no comportamento das formigas durante o forrageamento, destaca-se também a importância da velocidade das operárias. Em *Te. rugatulus*, a Velocidade de deslocamento é um fator que atua sobre a Divisão de trabalho, com operárias mais rápidas desempenhando a tarefa de forrageamento, enquanto as mais lentas estão inativas ou andantes dentro da colônia (Charbonneau et al., 2017a). No entanto, tal fator não afeta a Alocação de tarefas entre os indivíduos, sugerindo que a velocidade de deslocamento pode estar associada ao aumento da performance na execução de tarefas específicas. É cabível relacionar os fatores Velocidade de deslocamento e Alta atividade e seu impacto no mecanismo de alocação da tarefa de emigração da colônia em *Te. albipennis* na (O'Shea-Wheller et al., 2016), haja vista que ambas características garantem o aumento da performance das operárias.

Ainda dentre as características morfológicas, verifica-se que o Tamanho do indivíduo tem efeito tanto na Divisão de trabalho quanto na Alocação de tarefas para as espécies *My. kotokui* e *Te. rugatulus* (Ishii & Hasgeawa, 2013; Charbonneau et al., 2017a). Registra-se para essas espécies que as operárias de tamanho corporal médio são designadas para tarefas Cuidado com a prole e Forrageamento, enquanto as maiores são para os comportamentos Inativo e Indiferente. Em outros estudos, nos quais não houve a observação individual de operárias, a relação entre tamanho e tarefa é frequentemente registrada, caracterizando o polietismo físico para outras espécies (Camargo et al., 2007; Calheiros et al., 2019; Muratore et al., 2023). Nesse contexto, a divisão de trabalho implica no aumento da propensão em que uma classe de tamanho das operárias executam determinada tarefa dada sua adaptação morfológica para tal. No entanto, as tarefas não são executadas exclusivamente por uma única classe de tamanho de operárias (Muratore et al., 2023), indicando a existência de uma dinâmica flexível e adaptativa na Divisão de trabalho que reflete na Alocação de tarefas. Fatores de provável interferência são a demanda para execução da tarefa, o contingente de operárias de diferentes castas físicas disponível, as necessidades da colônia e as condições ambientais. Um exemplo clássico é a alocação diferencial de operárias com diferentes tamanhos nos períodos diurno e noturno em função da presença de parasitóides (Constantino et al. 2021).

Iniciando a análise dos fatores externos, observa-se que o fator Tamanho da colônia não interfere na Divisão de trabalho em *Te. albipennis* e *Od. chelifera*, mas desempenha um papel

significativo na Alocação de operárias em diversas tarefas que incluem: Cuidado com a prole, Defesa do ninho, Emigração, Forrageamento, Inativo, Indiferente, Interação social e grooming, Limpeza do ninho e Manutenção e construção da colônia (Dornhaus et al., 2008; 2009; Neves et al., 2021).

A presente análise nos permite sugerir que tal influência se deve ao fato que quanto maior o tamanho da colônia maior a probabilidade de interação entre os indivíduos. À medida que uma população cresce e o espaço interno da colônia reduz, o número de colisões e antenações aumenta. O aumento da frequência destas interações atua como estímulo para iniciar atividades para expansão do ninho escavação (Camargo & Forti, 2015; Römer & Roces, 2015) ou emigração (Visscher, 2007; McGlynn, 2012), atuando na Divisão de trabalho e Alocação de tarefas, como registrado para *Te. rugatulus* e *Od. chelifer* (Charbonneau et al., 2017a; Neves et al. 2021).

A Localização espacial também desempenha um papel crucial na organização das colônias de formigas, afetando a Divisão de trabalho em *Te. rugatulus*, *La. niger*, *Te. nylanderii* e *Le. acervorum*. Nestes estudos, operárias próximas da prole tendem a ser cuidadoras, enquanto aquelas próximas à saída do ninho exibem maior propensão a ser forrageadoras (Charbonneau et al., 2017a; Richardson et al., 2021). Em contraste com o padrão observado nas espécies anteriormente listadas, não há efeito da Localização espacial em *Ac. versicolor* e *Le. unifasciatus* (Sendova-Franks & Franks, 1995; Julian & Cahan, 1999). Ao buscar explicações responsáveis pelo efeito diferenciado entre as espécies, não localizamos nenhuma variação biológica que justificasse os diferentes resultados obtidos para as espécies. Portanto consideramos que, assim como no caso do fator Ambiente social, a fonte de variação está relacionada com as abordagens metodológicas (manipulação e observação).

O efeito significativo do tamanho da colônia, rede de interações e localização espacial no ninho é reconhecido no modelo de rede de interações proposto por Gordon et al. (1992). De acordo com esse modelo, a informação transmitida durante as interações depende da atividade ou inatividade da operária para a tarefa no momento da interação. Operárias ativas em um determinado local do ninho irão interagir com as operárias ativas e inativas presentes no mesmo local, enquanto as inativas interagem apenas com as ativas. O balanço entre o número de interações com indivíduos ativos e inativos atua na tomada de decisão do indivíduo em engajar ou não na tarefa, movendo o sistema para um ponto estável e dinâmico que determina o número de operárias ativas e inativas para as diferentes tarefas. Em outros modelos, também embasados na rede de interações (Pacala et al, 1989), que investigam os efeitos do tamanho do grupo e, conseqüentemente, da colônia, da rede e da localização espacial, na alocação de tarefas, as

informações a respeito da demanda de realização das tarefas são recebidas do ambiente; do sucesso dos indivíduos em localizar tarefas e das interações entre indivíduos.

O fator Distância do ninho também afeta os mecanismos de Alocação de tarefas no processo de emigração em *Te. albipennis* (O'Shea-Wheller et al., 2016). A distância do ninho emerge como um elemento fundamental na organização das operárias durante esse processo, influenciando diretamente o número de operárias alocadas em função da distância do novo local de nidificação.

O Ambiente social é um fator que influencia tanto o comportamento individual quanto a distribuição de tarefas em colônias de *Di. indicum*, *My. kotokui*, *Te. albipennis*, *Te. nylanderi* e *Te. rugatulus* em variadas tarefas da colônia (Robinson et al., 2009; Pinter-Wollman et al., 2012; Ishii & Hasgeawa, 2013; Sumana & Sona, 2013; Charbonneau et al., 2017b; Richardson et al., 2021; Tanaka et al., 2022), indicando seu efeito nos dois mecanismos aqui analisados. Em todos os estudos, este fator foi avaliado em experimentos de manipulação demográfica, realizando-se a remoção e reposição de indivíduos mais e menos ativos. Tal manipulação induz operárias menos ativas a aumentarem a frequência de trabalho, e operárias inativas a iniciarem a execução da tarefa (Robinson et al., 2009; Pinter-Wollman et al., 2012; Ishii & Hasgeawa, 2013; Sumana & Sona, 2013; Charbonneau et al., 2017b; Richardson et al., 2021; Tanaka et al., 2022). A manipulação do Ambiente social como uma abordagem experimental fornece *insights* sobre como a dinâmica social impacta a organização e a execução de tarefas, garantindo a reorganização das colônias após eventos que comprometem sua estrutura física e/ou populacional.

Variação dos critérios de categorização e nomenclatura das operárias

A análise dos artigos revelou dois principais critérios de categorização, o ranqueamento de performance e o registro da realização da tarefa sem considerar a frequência de execução. No entanto, tem-se uma grande variedade de nomes utilizados para a categorização das operárias.

O ranqueamento das operárias é baseado na performance em uma ou mais tarefas, sendo utilizada tanto a frequência absoluta, quanto a frequência relativa seja em relação à colônia ou à tarefa. A partir daí o ranqueamento foi utilizado para nomear as operárias indicando-se apenas o nível da atividade (Ex: alta ou baixa) ou o nível da atividade de acordo com a tarefa (Ex: forrageadora, cuidadora, líder). A avaliação da performance de operárias em mais de uma tarefa permitiu uma segunda classificação ao nível da especialização das operárias, além do nível de atividade (Dornhaus, 2008; Pinter-Wollman et al., 2012). Nesse caso, as categorizações foram

associadas à proporção da atividade em relação às diferentes tarefas, sendo: elites, especialistas, generalistas e inativas (detalhes em: Dornhaus 2008; Pinter-Wollman et al., 2012; Charbonneau & Dornhaus, 2015).

O artigo de Traniello (1978) poderia ter classificado as operárias como especialistas, haja vista que investigou o polietismo etário em *St. pallipes* em quatro tarefas distintas, no entanto o autor não categoriza as operárias. Por outro lado, Rocha et al. (2014) utilizam o termo especialista de forma equivocada, pois só foi analisada uma tarefa. Embora o artigo apresente uma *baseline* bastante clara, a classificação correta seria em relação ao nível de atividade.

Observa-se que diferentes *baselines* são utilizadas para classificação do nível de performance das operárias. Richardson et al. (2021) classificam *Te. nylanderi* durante a emigração em Líder e Seguidor, enquanto Sumana & Sona (2013) utilizam os termos Líderes Máximo, Médio e Novato em *Di. indicum*. Ambos artigos registraram a frequência absoluta mas utilizam diferentes *baselines*: consistência no tempo independentemente do número de vezes que realizou a tarefa e performance duas vezes maior que a média, respectivamente. Rocha et al. (2014) utilizaram como *baseline* um valor correspondente a performance 50% maior se a distribuição da atividade fosse homogênea entre todas as operárias disponíveis na colônia. Os autores apresentam ainda a classificação de hiperespecialista, no qual o cálculo da *baseline* é semelhante, porém considera-se apenas as operárias envolvidas na tarefa. A frequência absoluta também foi utilizada em *Ca. piliscapa*, categorizando as operárias em Resgatadoras e Resgatadas, quando a tarefa é observada pelo menos uma vez (Nowbahari et al., 2022).

Outro exemplo no qual observa-se a baixa padronização na determinação das *baselines* é o artigo de Hasegawa et al. (2016), no qual 10% da população com os maiores e menores valores de performance são categorizadas como de Alta Atividade e Inativa, respectivamente, e os 80% restante da população, como Intermediárias. Em Pinter-Wollman et al. (2012), o valor percentual utilizado é de 20% em relação à atividade, classificando-se as operárias em Diligentes e Indolentes (80% população com menor atividade).

Com relação ao segundo critério que não considera as frequências, mas apenas a realização de uma dada tarefa, duas nomenclaturas se destacam: “Ativo e Inativo” e “Realizou ou Não realizou a tarefa”. Embora pareçam ser sinônimos, o uso do termo inativo deve ser feito com cautela, visto que na etologia, um organismo é classificado como inativo quando não realiza movimento (Charbonneau & Dornhaus, 2015). Verificamos o uso incorreto do termo Inativo nos artigos Hasegawa et al. (2016), O'Shea-Wheller et al. (2016), nos quais o termo correto seria *lazy* (preguiçosa), de acordo com Charbonneau & Dornhaus (2015).

A variabilidade de *baselines* e nomes adotados para categorização das operárias claramente indicam falta de consistência e padronização na interpretação dos resultados, podendo gerar vieses importantes quanto à organização do trabalho em colônias de formigas. Sugere-se a realização de uma meta-análise na qual um mesmo conjunto de dados seja submetido aos diferentes critérios a fim de identificar o potencial problema gerado pela comparação de resultados a partir da aplicação de diferentes critérios.

References

- Allaire, J., Gandrud, C., Russell, K., Yetman, C. *_networkD3: D3 JavaScript Network Graphs from R_*. R package version 0.4, 2017. <<https://CRAN.R-project.org/package=networkD3>>.
- AntWeb. Version 8.103.2. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Acesso em 11 de janeiro de 2024.
- Batsleer, F., Bonte, D., Dekeukeleire, D., Goossens, S.: Poelmans, W., Van der Cruyssen, E., Maes, D., Vandegheuchte, M. L. The neglected impact of tracking devices on terrestrial arthropods. *Methods in Ecology and Evolution*. v. 11, p. 350–361, 2020. doi: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13356C>
- Behzadi, P., Gajdács, M. Writing a strong scientific paper in medicine and the biomedical sciences: a checklist and recommendations for early career researchers. *Biologia Futura*, v. 72, p. 395–407, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1007/s42977-021-00095-z>
- Beshers, S. N., Fewell, J. H. Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology*, v. 46, n. 1, p. 413-440, 2001. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.413>
- Blanchard, G. B., Orledge, G. M., Reynolds, S. E., Franks, N. R. Division of labour and seasonality in the ant *Leptothorax albipennis*: worker corpulence and its influence on behaviour. *Animal Behaviour*, v. 59, n. 4, p. 723–738, 2000. doi.: <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1374>
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J. L., Aron, S., Camazine, S. Self-organization in social insects. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 12, n. 5, p.188–193, 1997. doi.: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01048-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01048-3)
- 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 doi: <https://doi.org/10.1007/s10905-019-09729-6>
- Camargo, R. S., Forti, L. C., Lopes, J. F. S., Andrade, A. P. P., Ottati, A. L. T. Age polyethism in the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym., Formicidae). *Journal of Applied Entomology*, v. 131, n. 2. p. 139-145, 2007. doi.: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2006.01129.x>
- Camargo, R. S., Forti, L.C. What is the stimulus for the excavation of fungus chamber in leaf-cutting ants?. *Acta Ethologica*, v. 18, p. 31–35, 2015. doi.: <https://doi.org/10.1007/s10211-014-0181-9>
- 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, n. 9, p. 1459–1472, 2015. doi:<https://doi.org/10.1007/s00265-015-1958-1>

- Charbonneau, D., Poff, C., Nguyen, H., Shin, M. C., Kierstead, K., Dornhaus, A. Who Are the “Lazy” Ants? The Function of Inactivity in Social Insects and a Possible Role of Constraint: Inactive Ants Are Corpulent and May Be Young and/or Selfish. *Integrative and Comparative Biology*, v. 57, n. 3, p. 649–667, 2017^a. doi.: <https://doi.org/10.1093/icb/icx029>
- Charbonneau, D., Sasaki, T., Dornhaus, A. Who needs ‘lazy’ workers? Inactive workers act as a ‘reserve’ labor force replacing active workers, but inactive workers are not replaced when they are removed. *PLOS ONE*, v. 12, n. 9, p. e0184074, 2017b. doi.: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184074>
- 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. doi.: <https://doi.org/10.1093/beheco/ars116>
- Constantino, P. B., Valentinuzzi, V. S., Helene, A. F. Division of labor in work shifts by leaf-cutting ants. *Scientific Reports*, v. 11, n. 8737, 2021. doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88005-0>
- Cuschieri, S., Grech, V., Savona-Ventura, C. WASP (Write a Scientific Paper): Structuring a scientific paper. *Early Human development*, v. 128, p. 114–117, 2019. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.earlhumdev.2018.09.011>
- Dornhaus, A., Holley, J. A., Pook, V. G., Worswick, G., Franks, N. R. Why do not all workers work? Colony size and workload during emigrations in the ant *Temnothorax albipennis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 63, n. 1, p. 43–51, 2008. doi: <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0634-0>
- Dornhaus, A. Specialization does not predict individual efficiency in an ant. *PLoS Biology*, v. 6, n. 11, p. e285, 2008. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060285>
- EndNote. 2013. EndNote X9 [Software de computador]. <https://endnote.com/>
- Evison, S. E. F., Hughes, W. O. H. Genetic caste polymorphism and the evolution of polyandry in *Atta* leaf-cutting ants. *Naturwissenschaften*, v. 98, p. 643–649, 2011. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00114-011-0810-3>
- Gordon, D. M., Chu, J., Lillie, A., Tissot, M., Pinter, N. Variation in the transition from inside to outside work in the red harvester ant *Pogonomyrmex barbatus*. *Insectes Sociaux*, v. 52, n. 3, p. 212–217, 2005. doi: <https://doi.org/10.1007/s00040-004-0796-3>
- Gordon, D. M., Dektar, K. N., Pinter-Wollman N. Harvester ant colony variation in foraging activity and response to humidity. *PLoS ONE*, v. 8, n. 5, p. e63363, 2013. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063363>
- Gordon, D. M., Goodwin, B. C., Trainor, L. E. H. A parallel distributed model of the behavior of ant colonies. *Journal of Theoretical Biology*, v. 156, n. 3, p. 293–307, 1992. doi.: [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80677-0](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80677-0)
- Gordon, D. M. Interaction patterns and task allocation in ant colonies. In: Detrain, C., Deneubourg, J. L., Pasteels, J. M. (eds) *Information Processing in Social Insects*. Birkhäuser, Basel. 1999. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-8739-7_3
- Gordon, D. M. From division of labor to the collective behavior of social insects. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 70, p. 1101–1108, 2016. doi: <https://doi.org/10.1007/s00265-015-2045-3>
- Hasegawa, E., Ishii, Y., Tada, K., Kobayashi, K., Yoshimura, J. Lazy workers are necessary for long-term sustainability in insect societies. *Scientific reports*, v. 6, n. 1, p.20846, 2016. doi.: <https://doi.org/10.1038/srep20846>
- Heinze, J., Stengl, B., Sledge, M. F. Worker rank, reproductive status and cuticular hydrocarbon signature in the ant, *Pachycondyla cf. inversa*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 52, p. 59–65, 2002. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0491-1>
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. 1990. *The ants*. Harvard University Press.

- Hollis, K. L., Nowbahari, E. Toward a Behavioral Ecology of Rescue Behavior. *Evolutionary Psychology*, v. 11, n. 3, p. 647-664, 2013. doi.: <https://doi.org/10.1177/147470491301100311>
- Ishii, Y., Hasgeawa, E. The mechanism underlying the regulation of work-related behaviors in the monomorphic ant, *Myrmica kotokui*. *Journal of Ethology*, v. 31, p. 61–69, 2013. doi.: <https://doi.org/10.1007/s10164-012-0349-6>
- Iwasa, Y., Yamaguchi, S. Task allocation in a cooperative society: specialized castes or age-dependent switching among ant workers. *Scientific Reports*, v. 10, p. 3339, 2020. doi.: <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59920-5>
- Julian, G. E., Cahan, S. Undertaking specialization in the desert leaf-cutter ant *Acromyrmex versicolor*. *Animal Behaviour*, v. 58, n. 2, p. 437-442, 1999. doi.: <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1184>
- Julian, G. E., Fewell, J. H. Genetic variation and task specialization in the desert leaf-cutter ant, *Acromyrmex versicolor*. *Animal Behaviour*, v. 68, n. 1, p. 1-8, 2004. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.06.023>
- Kassambara, A. `ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots`. R package version 0.6.0, 2023. <<https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr>>.
- Kissling, D. W., Pattermore, D. E., Hagen, M. Challenges and prospects in the telemetry of insects. *Biological Reviews*, v. 89, n. 3, p. 511-530, 2014. doi.: <https://doi.org/10.1111/brv.12065>
- Langridge, E. A., Sendova-Franks, A. B., Franks, N. R. How experienced individuals contribute to an improvement in collective performance in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 62, p. 447-456, 2008. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0472-5>
- Leitner, N., Charbonneau, D., Gronenberg, W., Dornhaus, A. Peripheral sensory organs vary among ant workers but variation does not predict division of labor. *Behavioural processes*, v. 158, p. 137-143, 2019a. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.10.016>
- Leitner, N., Lynch, C., Dornhaus, A. Ants in isolation: obstacles to testing worker responses to task stimuli outside of the colony context. *Insectes Sociaux*. v. 66, p. 343–354, 2019b. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00040-019-00692-1>
- Le Penec, E., Slowikowski, K. `ggwordcloud: A Word Cloud Geom for 'ggplot2'`. R package version 0.6.1, 2023. <<https://CRAN.R-project.org/package=ggwordcloud>>.
- Massino, A., Cuccurullo, C. `bibliometrix: An R-tool for comprehensive science mapping analysis`. *Journal of informetrics*. v. 11, n. 4, p. 959-75, 2017. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.joi.2017.08.007>
- McGlynn, T. P. The ecology of nest movement in social insects. *Annual review of entomology*, v. 57, p. 291-308, 2012. doi.: <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120710-100708>
- Moher, D., Liberati, A., Tetzlaff, J., Altman, D. G. Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: the PRISMA statement. *Annals of Internal Medicine*, v. 151, n. 4, p. 264-269, 2009. doi.: <https://doi.org/10.7326/0003-4819-151-4-200908180-00135>
- Muratore, I. B., Ilieş, I., Huzar, A. K., Zaidi, F. H., Traniello, J. F. A. Morphological evolution and the behavioral organization of agricultural division of labor in the leafcutter ant *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 77, n. 70, 2023. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-023-03344-4>
- Neuwirth, E. `RColorBrewer: ColorBrewer Palettes`. R package version 1.1-3, <<https://CRAN.R-project.org/package=RColorBrewer>>.
- Neves, F. M., Borges, M. E., Pie, M. R. 2020. Worker-behavior and behavior-behavior interaction networks in the trap-jaw ant *Odontomachus chelifer* (Latreille, 1802) (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, v. 31, p 115-132, 2022. doi.: https://doi.org/10.25849/myrmecol.news_031:115

- Nowbahari, E., Hollis, K. L., Bey, M., Demora, L., Durand, J. L. Rescue specialists in *Cataglyphis piliscapa* ants: The nature and development of ant first responders. *Learning & Behavior*, v 50, p. 71–81, 2022. doi.: <https://doi.org/10.3758/s13420-021-00503-3>
- O'Shea-Wheller, T. A., Wilson-Aggarwal, D. K., Edgley, D. E., Sendova-Franks, A. B., Franks, N. R. A social mechanism facilitates ant colony emigrations over different distances. *Journal of Experimental Biology*, v. 219, n. 21, p. 3439-3446, 2016. doi.: <https://doi.org/10.1242/jeb.145276>
- Ortiz-Alvarado, Y., Fernández-Casas, R., Ortiz-Alvarado, CA.; Diaz-Iglesias, E., Rivera-Marchand, B. Behavioral flexibility in *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae), *Journal of Insect Science*, v. 21, n. 4, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieab059>
- Oster, G. F., Wilson, E. O. Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press. 1978.
- Pacala, S. W., Gordon, D. M., Godfray, H. C. J. Effects of social group size on information transfer and task allocation. *Evolutionary Ecology*, v. 10, p. 127–165, 1996. doi.: <https://doi.org/10.1007/BF01241782>
- 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, n. 10, p. 1407-1420, 2012. doi: <https://doi.org/10.1007/s00265-012-1396-2>
- Porter, S. D., Jorgensen, C. D. Foragers of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyheei*: a disposable caste?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. v. 9, p. 247–256, 1981. doi.: <https://doi.org/10.1007/BF00299879>
- Powell S. How ecology shapes caste evolution: linking resource use, morphology, performance and fitness in a superorganism. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 22, n. 5, p. 1004–1013, 2009. doi.: <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01710.x>
- Ramvalho, M., Martins, C., Moreau, C. S. Myrmecology: majority of females only within the colony. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi-Ciências Naturais*, v. 15, n. 1, p. 17-26, 2020. doi.: <https://doi.org/10.46357/bcnaturais.v15i1.241>
- Ravary, F., Lecoutey, E., Kaminski, G., Châline, N., Jaisson, P. Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. *Current Biology*, v; 17, n. 15, p. 1308-1312, 2007. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.047>
- R Core Team. *_R: A Language and Environment for Statistical Computing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2023. <<https://www.R-project.org/>>
- Revelle, W. *_psych: Procedures for Psychological, Psychometric, and Personality Research_*. Northwestern University, Evanston, Illinois. R package version 2.4.3, 2024. <<https://CRAN.R-project.org/package=psych>>.
- Richardson, T. O., Stroeymeyt, N., Crespi, A., Keller, L. Two simple movement mechanisms for spatial division of labour in social insects. *Nature Communications*, v. 13, n. 1, p. 6985, 2022. doi.: <https://doi.org/10.1038/s41467-022-34706-7>
- Robinson, E. J. H., Richardson, T. O., Sendova-Franks, A. B., Feinerman, O., Franks, R. N. Radio tagging reveals the roles of corpulence, experience and social information in ant decision making. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 63, p. 627–636, 2009. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0696-z>
- Rocha, F. H., Lachaud, J. P., Valle-Mora, J., Pérez-Lachaud, G. Fine individual specialization and elitism among workers of the ant *Ectatomma tuberculatum* for a highly specific task: intruder removal. *Ethology*, v. 120, p. 1185–1198, 2014. doi.: <https://doi.org/10.1111/eth.12291>

- Römer, D., Roces, F. Available space, symbiotic fungus and colony brood influence excavation and lead to the adjustment of nest enlargement in leaf-cutting ants. *Insectes Sociaux* v. 62, p. 401–413, 2015. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00040-015-0419-1>
- Santos, C. M., Camargo, R. S., Caldato, N., Ramos, V. M., Forti, L. C., Lopes, J. F. S. Specialist and hyperspecialist workers of leaf-cutting ants during nest digging. *International Journal of Agriculture Innovations and Research*, v. 6, n. 6, p. 318-324, 2018.
- Schloerke, B., Cook, D., Larmarange, J., Briatte, F., Marbach, M., Thoen, E., Elberg, A., Crowley, J. *_GGally: Extension to 'ggplot2'_*. R package version 2.2.1, 2024. <<https://CRAN.R-project.org/package=GGally>>.
- Sendova-Franks, A. B., Franks, N. R. Division of labour in a crisis: task allocation during colony emigration in the ant *Leptothorax unifasciatus* (Latr.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 36, p. 269–282, 1995. doi.: <https://doi.org/10.1007/BF00165836>
- Shokraneh, F., Ilghami, R., Masoomi, R., Amanollahi, A. How to select a journal to submit and publish your biomedical paper?. *Bioimpacts*, *Bioimpacts*. v. 2, n. 1, p. 61-68, 2012. doi.: <https://doi.org/10.5681/bi.2012.008>
- Ślipiński, P., Trigos-Peral, G., Maák, I., Wojciechowska, I., Witek, M. The influence of age and development temperature on the temperature-related foraging risk of *Formica cinerea* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 75, n. 107, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03029-w>
- Ślipiński, P., Trigos-Peral, G., Maák, I., Wojciechowska, I., Witek, M. The influence of age and development temperature on the temperature-related foraging risk of *Formica cinerea* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 75, n. 107, 2021. doi: <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03029-w>
- Sumana, A., Sona, C. Key relocation leaders in an Indian queenless ant. *Behavioural processes*, v. 97, p. 84-89, 2013. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.03.006>
- Tanaka, Y., Hojo, M. K., Shimoji, H. Individual experience influences reconstruction of division of labour under colony disturbance in a queenless ant species. *Frontiers in Zoology*, v. 19, n. 20, 2022. doi.: <https://doi.org/10.1186/s12983-022-00466-9>
- Thompson, P. J.. How to choose the right journal for your manuscript. *Chest*, v. 132, n. 3, p. 1073-1076, 2007 doi.: <https://doi.org/10.1378/chest.07-1340>
- Traniello, J. F. A. Caste in a primitive ant: Absence of age polyethism in *Amblyopone*. *Science*, v. 202, p. 770-772, 1978 doi.: <https://doi.org/10.1126/science.202.4369.770>
- Traniello, J. F. A. Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology*. v. 34, p. 191–210, 1989. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.001203>
- Visscher, P. K. Group decision making in nest-site selection among social insects. *Annual Review of Entomology*, v. 52, p. 255-275, 2007. doi.: <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151025>
- Web of Science. Web of Science Core Collection. Clarivate Analytics. 2024. <https://www.webofscience.com/>
- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., Vaughan, D. *_dplyr: A Grammar of Data Manipulation_*. R package version 1.1.4, 2023. <<https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>>.
- Wickham, H.. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.
- Wills, B. D., Powell, S., Rivera, M. D., Suarez, A. V. Correlates and consequences of worker polymorphism in ants. *Annual Review of Entomology*, v. 63, p. 575-598, 2018. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043357>

Capítulo 2 -Performance e eficiência no transporte de folhas: Desvendando o quebra-cabeça de alocação de tarefas em *Acromyrmex subterraneus*

Antônio Marcos Oliveira Toledo

Arthur Zimerer

Juliane Floriano Lopes Santos

Submetido em 01/04/2023. Aprovado em 28/02/2024. Publicado em 08/03/2024 na Revista *Behavioral Ecology and Sociobiology*. DOI.: <https://doi.org/10.1007/s00265-024-03454-7>

Resumo

O desempenho das operárias de formigas em uma tarefa específica pode ser altamente variável, gerando uma carga de trabalho não homogênea na colônia. No entanto, não há informações de que as operárias de alto desempenho são mais eficientes ou possuem variações morfométricas e fisiológicas que as fazem iniciar mais cedo e continuar executando a tarefa por mais tempo. Aqui, demonstramos que a distribuição não homogênea de tarefas é comum em pequenas colônias e que diferentes níveis de desempenho ocorrem entre operárias de *Acromyrmex subterraneus* da mesma classe de tamanho. As operárias de Alta Atividade realizaram mais a tarefa e foram mais rápidas, sendo, portanto, mais eficientes que as operárias de Baixa Atividade. No entanto, sua eficiência não estava relacionada ao comprimento das pernas, como registrado para as operárias de Baixa Atividade. Além disso, o *delay* na primeira viagem carregada das operárias de Alta Atividade foi menor que o das operárias de Baixa Atividade, indicando uma resposta mais rápida das primeiras à tarefa. A variação do atraso não foi afetada pela taxa metabólica específica da massa. Considerando as cinco primeiras viagens, verificamos que a primeira viagem teve uma duração mais longa que as outras, e as operárias de Alta Atividade foram mais rápidas que as operárias de Baixa Atividade, sugerindo que a maior eficiência das operárias de Alta Atividade pode estar relacionada ao mecanismo de reforço, que, por sua vez, reduz seu limiar de resposta à tarefa. As operárias, por fim, apresentaram morfometria dos dentes e componentes de massa corporal semelhantes, independentemente da categoria de atividade, indicando que essas variáveis não explicam as diferenças de desempenho ou eficiência entre as operárias. A taxa metabólica hipométrica, em função da massa, mostrou que as Não-transportadoras tiveram um gasto energético proporcionalmente menor que as outras categorias. As operárias de Alta Atividade demonstraram desempenho notável, eficiência e respostas mais rápidas ao estímulo de forrageamento. Sugerimos que esse nível elevado de proficiência individual esteja alinhado ao modelo de limiar, explicando o funcionamento do mecanismo de alocação de tarefas dentro da mesma classe de tamanho de operárias.

Palavras-chave: Alocação de tarefas, Escalonamento metabólico, Formiga cortadeira, Organização social

Performance and efficiency in leaf transport: unveiling the task allocation puzzle in *Acromyrmex subterraneus*

Abstract

The performance of ant workers in a given task can be highly variable, generating a non-homogenous workload in the colony. However, there is no information on whether high performance workers are more efficient, or have any morphometric and physiological variation that causes them to both start earlier and continue executing the task longer. Here, we demonstrate that non-homogeneous task distribution is common in small colonies and that different performance levels occur even among *Acromyrmex subterraneus* workers of the same size class. High Activity workers did more work and were faster, so they were more efficient than Low Activity workers. However, their efficiency was not related to their leg length, as it was for Low Activity workers. Also, the delay of the first loaded trip of High Activity workers was shorter than that of Low Activity workers, indicating an earlier response of the former to the task. Delay variation was not affected by mass-specific metabolic rate. Considering the first five trips, we found that the first trip had a longer duration than the others, and High Activity workers were faster than Low Activity workers, suggesting that the higher efficiency of High Activity workers may be related to the reinforcement mechanism, which in turn lessens their response threshold to the task. Finally, workers had similar mandible morphometry (length of the first and second tooth, number of teeth), and body mass components (water content, lean dry weight and lipid content) despite their activity category, indicating that these variables did not explain differences in performance or efficiency among workers. The hypometric mass scaling metabolic rate showed that Non-transporters had proportionally lower energy expenditure than other categories. High Activity workers showed remarkable performance, efficiency, and faster responses to foraging stimulus. We suggest that this heightened level of individual proficiency is in line with the threshold model, explaining the operation of the task allocation mechanism within the same worker size class.

Keywords: Leaf-cutting ants · Social organization · Metabolic scaling · Task allocation

Introdução

A principal característica nas colônias de formigas é o processo de alocação de tarefas, que ocorre sem um controle central e determina a força de trabalho das operárias é designada a cada uma das diferentes tarefas necessárias para o sucesso geral das colônias (Bonabeau et al., 1997; Gordon, 1999). Esse processo é uma parte do mecanismo auto-organizado observado desde as colônias nos estágios iniciais, nas quais a população é composta por poucas operárias (Enzmann & Nonacs, 2021), até colônias maduras, com uma maior população e castas de operárias com idades e/ou morfologias distintas (Camargo et al., 2007; Pinter-Wollman et al., 2012; Calheiros et al., 2019).

O processo de alocação de tarefas consiste em duas camadas principais. A primeira é conhecida como a “clássica” Divisão do trabalho, em que subconjuntos de operárias são designados para uma ou mais tarefas específicas, e a segunda envolve a determinação do número de indivíduos necessários para executar cada tarefa (Gordon, 1999; Beshers & Fewell, 2001; Pinter-Wollman et al., 2012). Características individuais das operárias, como tamanho e idade (Constant et al., 2012; Bernadou et al., 2015; Calheiros et al., 2019; Ślipiński et al., 2021), experiência e reforço (Langridge et al., 2007; Ravary et al., 2007; Rocha et al., 2014), níveis de limiar de resposta à tarefa (Pinter-Wollman et al., 2012; Rocha et al., 2014), e expressão de certas proteínas (e.g. V.g.: Kohlmeier et al., 2018; Morandín et al., 2019; Chen et al., 2022) influenciam qual tarefa a operária irá realizar. Por outro lado, interações com companheiras de ninho (Charbonneau & Dornhaus, 2015; Pinter-Wollman et al., 2012; Rocha et al., 2014; Gordon, 2021), localização espacial (Crall, et al. 2018) e percepção das condições ambientais (Gordon et al., 2013; Ślipiński et al., 2021) estão relacionadas a forma como as operárias são distribuídas entre as tarefas.

Como resultado do processo de alocação de tarefas, observa-se uma distribuição não homogênea das operárias da mesma subcasta entre as tarefas. Ao avaliar o engajamento das operárias na mesma tarefa, nota-se que poucas operárias executam a tarefa com frequências mais altas que o esperado (Robson & Traniello, 1999; Dornhaus et al., 2008; Pinter-Wollman et al., 2012; Rocha et al., 2014; Santos et al., 2018). A ocorrência de indivíduos de 'alta atividade' foi observada em *Acromyrmex versicolor* (Pergande, 1894) durante o transporte de cadáveres (Julian & Cahan, 1999), em *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893) durante a atividade de escavação do ninho (Santos et al., 2018), e em *Temnothorax albipennis* (Curtis, 1854) durante a emigração da colônia (Dornhaus et al., 2008, 2009). A distribuição não homogênea de tarefas é encontrada até mesmo em espécies que não possuem subcastas

morfológicas discretas de operárias (e.g., *Ectatomma* e *Formica*; Rocha et al., 2014, West & Purcell, 2020).

Uma vantagem presumida das operárias de alta performance se dá pelo fato delas serem mais eficientes que as operárias de baixa performance, visto que aprendem habilidades ao executar repetidamente uma ou algumas tarefas. A partir dessas habilidades previamente adquiridas, realizam tarefas semelhantes, evitando custos pela não alteração entre tarefas (Oster e Wilson, 1978; Chittka & Muller, 2009). No entanto, pesquisas recentes mostram que alta performance em uma tarefa não necessariamente prediz sua eficiência (Dornhaus, 2008) e pode comprometer a aptidão da colônia (Jongepier & Foitzik, 2016). O sucesso geral da colônia pode, portanto, ser alcançado através da flexibilidade das operárias na performance de tarefas (Robinson et al. 2009; Dussutour & Nicolis, 2013; Jongepier & Foitzik, 2016; Brugger et al., 2018), o que permite às operárias se reorganizem e garantam a execução das tarefas na ausência de operárias mais ativas (Pinter-Wollman et al., 2012; Charbonneau et al., 2017b; Brugger et al., 2018).

O nível de performance nas tarefas de forrageamento e escavação do ninho varia entre operárias da mesma casta física em formigas cortadeiras *A. subterraneus* (Constant et al., 2012; Santos et al., 2018). No entanto, não há informações se as operárias de alta performance são mais eficientes, se há alguma variação nos componentes de massa corporal ou no seu metabolismo que as faça começar mais cedo e continuar executando a tarefa. Aqui, utilizando colônias de *A. subterraneus* como modelo, investigamos se operárias com alta performance no transporte de folhas são também mais eficientes e procuramos diferenças na morfometria da mandíbula e perna, em componentes de massa corporal e no metabolismo, quando comparadas a operárias de menor ou nenhuma atividade na mesma tarefa.

Material e Métodos

Foram utilizadas, para o experimento, cinco colônias de *A. subterraneus* mantidas no MirmecoLab da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF), Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil, desde o voo nupcial, em outubro de 2020, sob condições controladas (26°C e 70%UR). Cada colônia tinha 5 meses de idade, continha aproximadamente 3 gramas de fungo simbiótico, 40 ovos, 20 larvas, 20 pupas, 23 operárias menores e 33 operárias médias. As colônias foram mantidas em um sistema fechado com três compartimentos (250 mL): câmara de fungo, arena de forrageamento e câmara de lixo, conectadas por tubos de plástico. Como substrato para o fungo simbiótico, foram fornecidos diariamente 0,5 grama de folhas de *Acalypha wilkesiana* (Euphorbiaceae). Para garantir alta atividade de forrageamento, as colônias não foram

alimentadas nas 24 horas antes de cada ensaio experimental (Lopes et al., 2004; Herz et al., 2008).

Marcação individual das operárias

Para garantir que todas as prováveis operárias forrageadoras fossem marcadas e contabilizadas no estudo, marcamos todas as operárias com coloração cuticular marrom escuro, selecionando cada uma de dentro da colônia. As pequenas e maiores operárias continham a cutícula marrom claro não foram marcadas, porque não se envolvem na tarefa de forrageamento por apresentarem menos de 15 dias de idade (Camargo et al., 2007; Armitage & Boomsma, 2010; Calheiros et al., 2019). Para determinar a coloração cuticular, usamos o método descrito por Armitage e Boomsma (2010). A fim de garantir que todas as operárias marcadas pertenciam à mesma classe de tamanho, mensuramos a largura da cabeça (intervalo = 1,6 a 2,3 mm) e o comprimento do fêmur (intervalo = 1,7 a 3,5 mm). Usamos uma combinação distinta de tintas (marcadores Edding®) no tórax e no abdômen, permitindo a identificação individual. Um total de 196 indivíduos foram marcados: 28 operárias da Colônia 1, 33 operárias das Colônias 2 e 5, 35 operárias da Colônia 3 e 34 operárias da Colônia 4.

Configuração experimental

Cada colônia foi conectada a uma arena de forrageamento (12x20 cm) por uma ponte de vidro de 70 cm de comprimento. Uma linha transversal foi marcada a 5 cm da saída da colônia para indicar o tempo de saída e o retorno de cada operária marcada em relação ao início do ensaio. Na arena de forrageamento, fornecemos 100 discos de folhas frescas de *A. wilkesiana* (0,5 cm de diâmetro) colhidas antes dos ensaios experimentais. Os discos foram cortados através de um perfurador manual de metal.

Uma câmera (64MP, 12MP ultrawide, 5MP macro e 5MP depth) foi posicionada perpendicularmente à trilha de forrageamento a fim de registrar o comportamento das operárias durante a tarefa de transporte de folhas. A gravação de vídeo começou logo após a abertura da colônia e terminou quando todos os discos de folhas foram transportados ou após 90 minutos desde o início do forrageamento. Este procedimento foi repetido durante cinco dias consecutivos (segunda a sexta-feira) em cada colônia, totalizando aproximadamente 28 horas de observação. Os registros de vídeo foram utilizados para extrair: (i) o tempo de viagem (TT), ou seja, o intervalo entre o retorno e a saída da colônia de cada operária marcada transportando um disco de folha; (ii) o atraso na 1ª viagem transportando folha, designado como o lapso de tempo entre o início do ensaio e a primeira viagem carregada de cada operária; e (iii) a

frequência de viagens transportando folha de cada operária marcada. Os registros de vídeo foram analisados através do *Behavioral Observation Research Interactive Software* (BORIS versão 7.12.2; Friard & Gamba, 2016).

Dados sobre a frequência de transporte de folhas individuais dos cinco dias consecutivos de cada colônia foram agrupados para calcular valores de referência de desempenho na tarefa. O número total de discos de folhas transportados foi dividido pelo número de operárias marcadas de cada colônia, fornecendo o valor esperado de atividade de transporte de folhas se fosse igualmente distribuído entre as operárias. O valor esperado foi multiplicado por 1,5 para obter o valor de referência de desempenho, correspondente a um incremento de 50% do esforço de transporte de folhas por indivíduo (ver Corbara et al., 1989, Schatz et al., 1995, Rocha et al., 2014 e Santos et al., 2018). Operárias, cuja frequência de transporte de folhas estava acima do valor de referência de desempenho, foram consideradas como operárias de Alta Atividade. Desta forma, aquelas que transportaram em frequência abaixo do valor de referência foram categorizadas como operárias de Baixa Atividade e as que não carregaram nenhum disco foram consideradas Não-transportadoras.

Componentes de massa corporal

As operárias foram pesadas individualmente para obter seu peso fresco (FW), depois secas em estufa a 70° C por 24 h para obter seu peso seco (DW). A partir disso, determinamos o conteúdo de água das operárias (WC: Eq. 1; Sales et al. 2021). Os lipídios foram extraídos por meio de uma adaptação do procedimento descrito por Cook et al. (2010). As operárias secas foram submersas em pentano por 24 h, depois secas em estufa por mais 24 h a 50° C antes de serem pesadas. Para garantir a extração completa dos lipídios, este procedimento foi repetido até se atingir um peso constante. Desta forma, foram calculados o peso seco (LDW: Eq. 2) e o conteúdo lipídico (LC: Eq. 3) das operárias.

Medidas metabólicas

A taxa metabólica de repouso (MR) das operárias marcadas foi determinada a partir de um equipamento de respirometria de fluxo interrompido (Sable Systems, Las Vegas, NV, EUA) que permite medir a produção de CO₂. As medições foram realizadas em um laboratório com temperatura constante de 26°C sob condições de luz. O ar ambiente foi bombeado a uma taxa de fluxo de 200 mL/min para o equipamento através de uma coluna de *drierite/ascarite*, que remove vapor de H₂O e CO₂. O *software Expedata* controlava um multiplexador de 8 canais, que regulava o fluxo de ar purificado através de sete câmaras respirométricas (32 mL)

por 2 min cada. Após a fase de sucção, a câmara era fechada (960s), enquanto o ar das seis câmaras restantes era sugado sequencialmente de maneira similar, obtendo uma nova amostra de cada câmara a cada 1080s. Seis câmaras continham uma única operária marcada, enquanto uma câmara era mantida vazia para fornecer um controle e era aberta após cada duas amostragens de câmaras ocupadas. O fluxo de ar era, portanto, direcionado para um analisador infravermelho de CO₂ (CA-10, Sable Systems). Os dados do analisador analógico de CO₂ foram coletados usando uma interface eletrônica (UI-2, Sable Systems) e ponderado com o *software ExpeData* (Sable Systems International, Las Vegas, NV, EUA). Após as medições, cada operária foi pesada. As taxas metabólicas específicas de massa foram, desse modo, calculadas como VCO₂ mL min⁻¹ g⁻¹. Como as colônias foram alimentadas com o mesmo volume de folhas em condições idênticas, o VCO₂ pode ser considerado uma estimativa confiável da taxa metabólica das operárias (Lighton, 1991; Cao & Dornhaus, 2013).

Morfometria dos dentes

A dissecação das operárias foi realizada sob uma lupa em um *Olympus SZX16* equipado com uma câmera digital *Olympus UC50* e software de imagem *Olympus cellSens Standard 1.16* (Build 15,404) no Laboratório Multiusuário de Captura e Análise de Imagens da UFJF. A cabeça e a mandíbula esquerda da operária foram removidas primeiramente para a contagem do número de dentes e, em seguida, para medir o comprimento do 1º e 2º dente (milímetros), da região basal até o ápice (Camargo et al., 2015; Silva et al., 2016).

Análises dos dados

Consideramos que a Carga de Trabalho Individual (CTI) de cada operária (exceto para as Não-transportadoras), que fornece uma medida da contribuição de cada operária para a entrada de material vegetal na colônia, como medida de performance. A CTI foi calculada pela divisão do número de viagens feitas por cada operária carregada pelo total de trabalho a nível de colônia (total de discos transportados) (adapt. Dornhaus 2008).

Em seguida, calculamos a Taxa de Provisionamento Individual (TPI), que representa uma medida de eficiência, visto que considera a entrada de folhas na colônia por unidade de tempo. Adaptamos a fórmula de Burd (1996): $TPI = \text{número de viagens carregadas} \times \text{peso seco do disco da folha} / \text{velocidade média (número de viagens} \times 2 \times \text{comprimento da trilha)} / (\sum TV \text{ de cada viagem})$ para cada operária.

Isso posto, usamos um modelo linear misto geral (GLMM) para avaliar a relação entre a performance e a eficiência das operárias. A TPI foi modelada como uma função do CTI (variável contínua) e da categoria da operária (variável categórica com dois níveis).

Para verificar o efeito do comprimento da perna na eficiência, a TPI foi modelada como uma função das covariáveis fixas: comprimento do fêmur (variável contínua), categoria da operária (categórica com dois níveis) e sua interação.

Para verificar qualquer efeito fisiológico na resposta comportamental das operárias, também fizemos um modelo com o *delay* na viagem carregada, usando a taxa metabólica específica de massa (variável contínua) e a categoria da operária (variável categórica com dois níveis) como covariáveis fixas. Não houve efeito significativo da interação (taxa metabólica específica de massa x categoria da operária), sendo o TM removido da análise (GLMM₁: $F = 0,88$, $p = 0,35$).

O tempo de viagem (TV) dos cinco primeiros transportes foi modelado considerando sua sequência (variável categórica com cinco níveis) e a categoria da operária (variável categórica com dois níveis) como covariáveis fixas. Transformamos logaritmicamente a variável TV, porque um melhor ajuste foi revelado nos gráficos de diagnóstico de resíduos versus valores ajustados e de resíduos versus cada covariável com a transformação logarítmica. Além disso, para verificar a ocorrência de aprendizado, o TV médio individual em cada dia foi modelado considerando os dias de observação (variável contínua) e a categoria da operária (variável categórica com dois níveis) como covariáveis fixas. Para incorporar a dependência entre as observações da mesma colônia, usamos colônia como randômica em todos os modelos.

Aplicamos a Análise de Componentes Principais (PCA) para avaliar se a morfometria dos dentes (comprimento do 1º e 2º dentes; número de dentes) e os componentes da massa corporal (massa seca, conteúdos de lipídios e água) influenciavam o nível de performance das operárias das três categorias (Alta Atividade, Baixa Atividade e Não Transportadoras) na tarefa de forrageamento.

Finalmente, usamos uma ANCOVA para analisar o coeficiente de escala de massa das categorias de operárias usando a taxa de emissão de CO₂ e a massa fresca (ambas transformadas logaritmicamente). Testamos a homogeneidade das inclinações entre os grupos (neste caso, categorias das operárias) para verificar se apresentavam um expoente de escala de massa comum (Lighton 2018). As suposições da ANCOVA foram verificadas por diagnósticos de regressão após ajustarmos o modelo, analisando um gráfico de resíduos versus valores ajustados, um gráfico de probabilidade normal e um gráfico de localização da escala.

Todas as análises foram feitas usando o programa R 4.2.2 (R Core Team 2022) e os pacotes "FactoMineR" (Le et al. 2008), "multcomp" (Hothorn et al. 2008), "lme4" (Bates et al. 2015), "car" (Fox & Weisberg 2019), "interactions" (Long 2019), "factoextra" (Kassambara & Mundt 2020), "afex" (Singmann et al. 2022), "emmeans" (Lenth 2022), "ggbeeswarm" (Clarke et al. 2022), "nlme" (Pinheiro & Bates 2022), "summarytools" (Comtois 2022). Os gráficos foram elaborados usando os pacotes "ggplot2" (Wickham 2016), "plyr" (Wickham 2011), "corrplot" (Wei & Simko 2021) "RColorBrewer" (Neuwirth 2022), "reshape2" (Wickham 2007), "scales" (Wickham & Seidel 2022), "gplots" (Warnes et al. 2022), "jtools" (Long 2022), "ggpubr" (Kassambara 2022), "quantmod" (Ryan & Ulrich 2023).

Resultados

Os registros da atividade de forrageamento das operárias, marcadas individualmente, mostraram que aproximadamente 50% estavam envolvidas na tarefa de transporte de folhas, com 23,98% classificadas como Alta Atividade e 26,67% como Baixa Atividade (Tab. 1). A categorização das operárias, de acordo com sua frequência de transporte de folhas, revelou que a divisão dessa tarefa não foi distribuída de maneira uniforme entre as operárias.

Tabela 1 - Número de operárias de *Acromyrmex subterraneus* em cada categoria de acordo com seu nível de atividade na tarefa de transporte de folhas. Os valores entre parênteses são porcentagens do total

Colônia	Não-transportadora	Baixa atividade	Alta atividade
C1	21 (75,00)	2 (7,14)	5 (17,86)
C2	22 (66,67)	5 (15,15)	6 (18,18)
C3	12 (32,35)	12 (32,29)	11 (32,35)
C4	9 (27,27)	16 (45,45)	9 (27,27)
C5	15 (45,45)	10 (30,30)	8 (23,98)
Média	15,8 (49,35)	9 (26,67)	7,8 (23,98)

As operárias com maiores valores de desempenho (CTI) tinham maior eficiência (TPI) (GLMM₁: $F = 22,09$, $p < 0,0001$). No entanto, algumas operárias com baixo IWL também tinham altos valores de TPI, indicando que a alta eficiência não estava restrita às operárias de

Alta Atividade (Fig. 1A). As operárias de Alta Atividade tinham um IPR maior do que as operárias de Baixa Atividade (GLMM₁: $F = 6,13$, $p = 0,01$), indicando que as operárias de Alta Atividade contribuíram, em média, 35% a mais para a entrada de material vegetal na colônia (Fig. 1B). Houve também um efeito significativo do comprimento do fêmur no IPR (GLMM₁: $F = 9,41$, $p = 0,003$) e uma interação significativa entre a categoria e comprimento do fêmur no IPR (GLMM₁: $F = 3,88$, $p = 0,05$), mostrando que as operárias de Baixa Atividade com pernas mais longas eram mais eficientes do que aquelas com pernas mais curtas. Por outro lado, o comprimento do fêmur não afetou a eficiência das operárias de Alta Atividade (Fig. 1B).

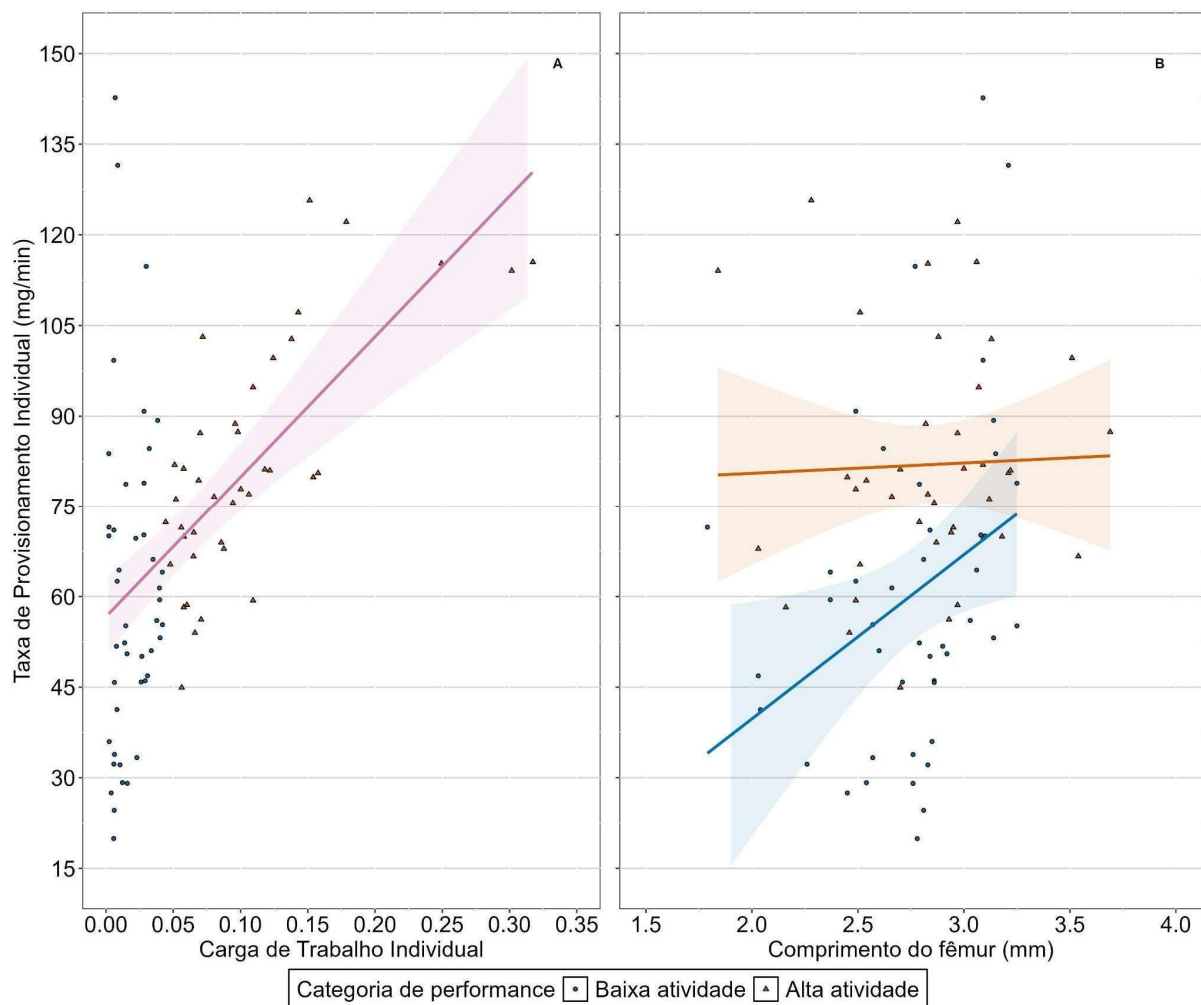


Figura 1 - Relação entre Carga de Trabalho Individual e Taxa de Provisionamento Individual (A), e relação entre comprimento do fêmur (mm) e Taxa de Provisionamento Individual (B) de cada categoria de performance. Os símbolos indicam dados brutos de acordo com a categoria de performance Baixa Atividade (círculos azuis) e Alta Atividade (triângulos laranja). As linhas de regressão linear representam o ajuste através dos dados, com a inclinação e interceptação estimadas, e as bandas laterais são intervalos de confiança

O *delay* na viagem carregada foi menor para as operárias da categoria de Alta Atividade (GLMM₁: $F = 8,31$, $p = 0,004$), sem efeito significativo da taxa metabólica específica de massa (GLMM₁: $F = 0,01$, $p = 0,93$; Fig. 2AB). Comparando a sequência de desempenho das duas

categorias de operárias, pode-se notar que, na maioria dos casos, as operárias de Alta Atividade haviam feito várias viagens antes da primeira viagem de uma operária de Baixa Atividade (Fig. 3). Esses resultados sugerem que as operárias de Alta Atividade eram mais propensas a reagir ao estímulo de forrageamento, mas não devido a qualquer variação na taxa metabólica específica de massa.

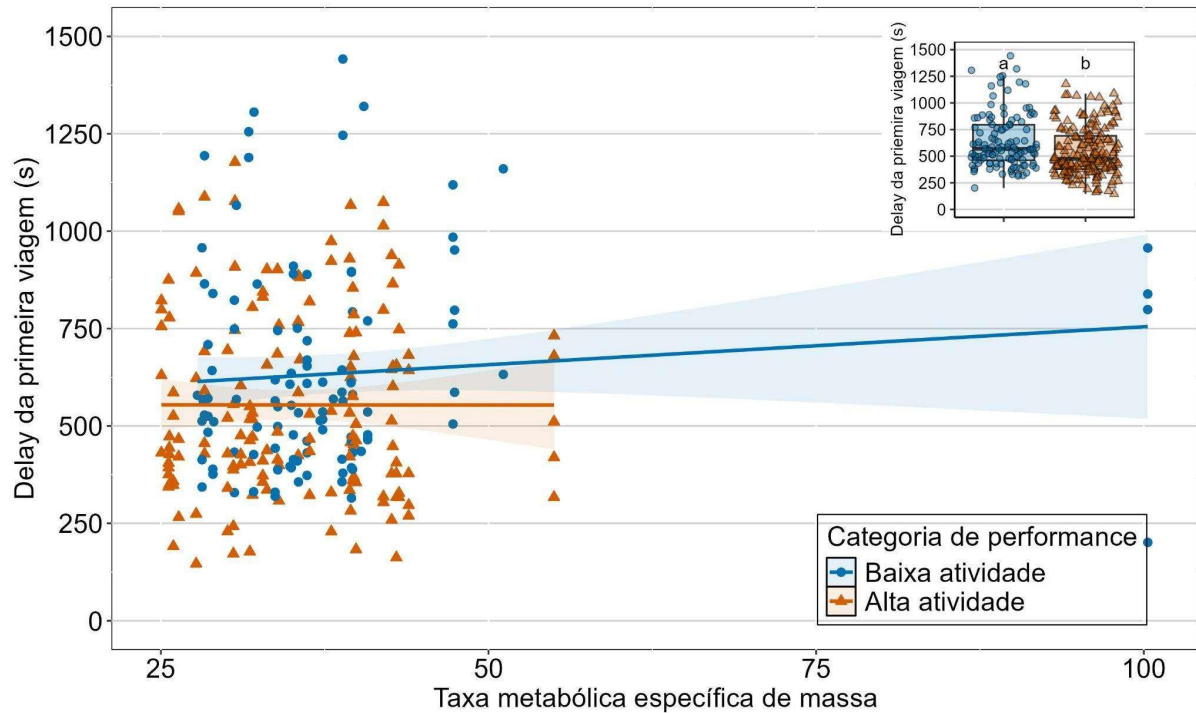


Figura 2 - *Delay* da primeira viagem transportando folha das operárias de Baixa Atividade (círculos azuis) e Alta Atividade (círculos laranja) (A) e sua relação com a taxa metabólica específica de massa (B). O diagrama de caixa e bigode (A) mostra a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e a distância dos quartis superior e inferior (bigodes). Letras diferentes indicam diferenças significativas de acordo com a comparação de Tukey. No diagrama de regressão (B), os símbolos indicam dados brutos de acordo com a categoria da operária, as linhas de regressão representam o ajuste através dos dados, com a inclinação e interceptação estimadas, e as bandas laterais são intervalos de confiança.

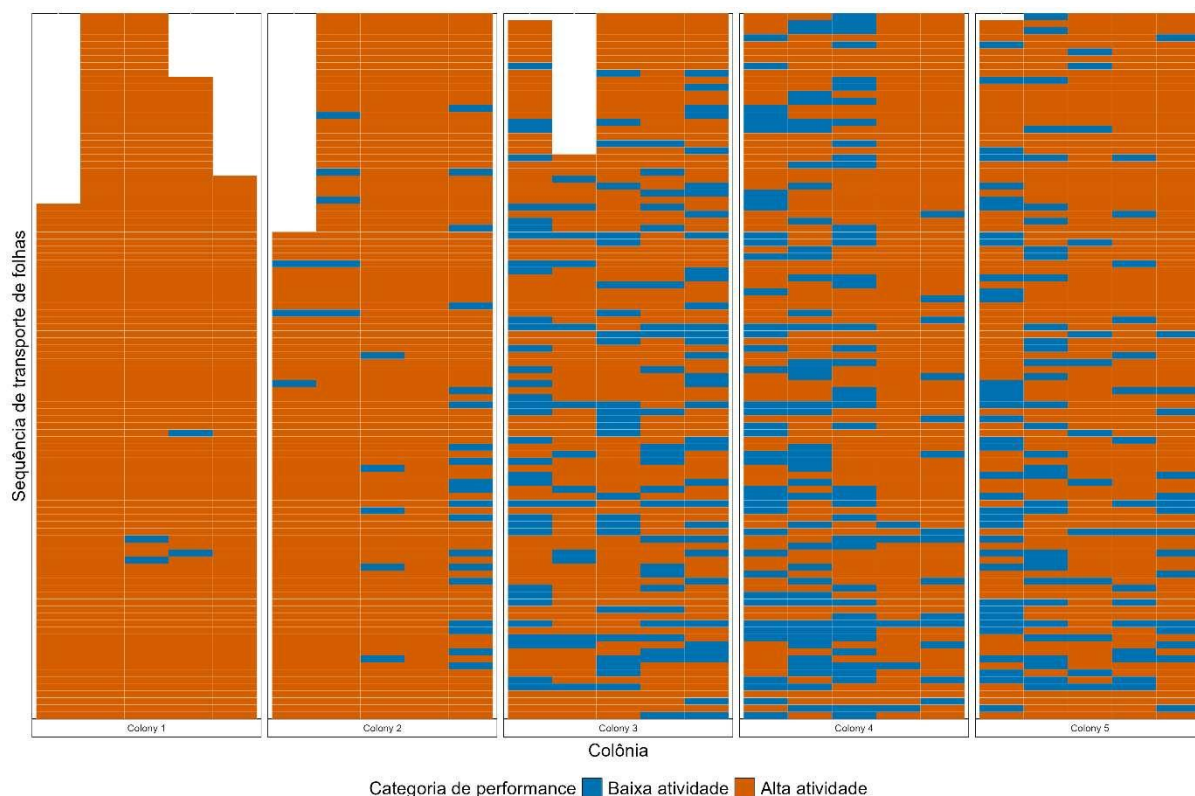


Figura 3 - Sequência de viagens carregadas feitas pelas operárias de Baixa Atividade (ladrilhos azuis) e Alta Atividade (ladrilhos laranja) nas cinco observações (colunas) para cada colônia. Cada ladrilho na grade representa uma viagem

Analisando o tempo de viagem (TV) das cinco primeiras viagens, encontramos diferenças significativas tanto entre as viagens (GLMM₄: $F = 17,44$, $p = 0,0001$) quanto entre as categorias de operárias (GLMM₁: $F = 113,81$, $p = 0,0001$). A primeira viagem de forrageamento durou mais do que as outras quatro (2^a: $t = 5,59$, 3^a: $t = 6,50$, 4^a: $t = 6,46$ e 5^a: $t = 6,44$, $p < 0,0001$ para todas as comparações pareadas, $DF = 1.218$), enquanto para as operárias de Alta Atividade, o TTV ainda foi menor do que para as operárias de Baixa Atividade ($t = 10,67$, $p < 0,0001$, $DF = 1.221$). Em média, o tempo de viagem das operárias de Alta Atividade foi aproximadamente 30% menor do que o das operárias de Baixa Atividade. Resumindo, a primeira viagem demorou mais do que as outras subsequentes, e sua duração foi ainda maior para as operárias de Baixa Atividade. O menor TV registrado para as operárias de Alta Atividade indica que essas operárias eram mais rápidas tanto ao percorrer a trilha quanto ao pegar os discos de folhas.

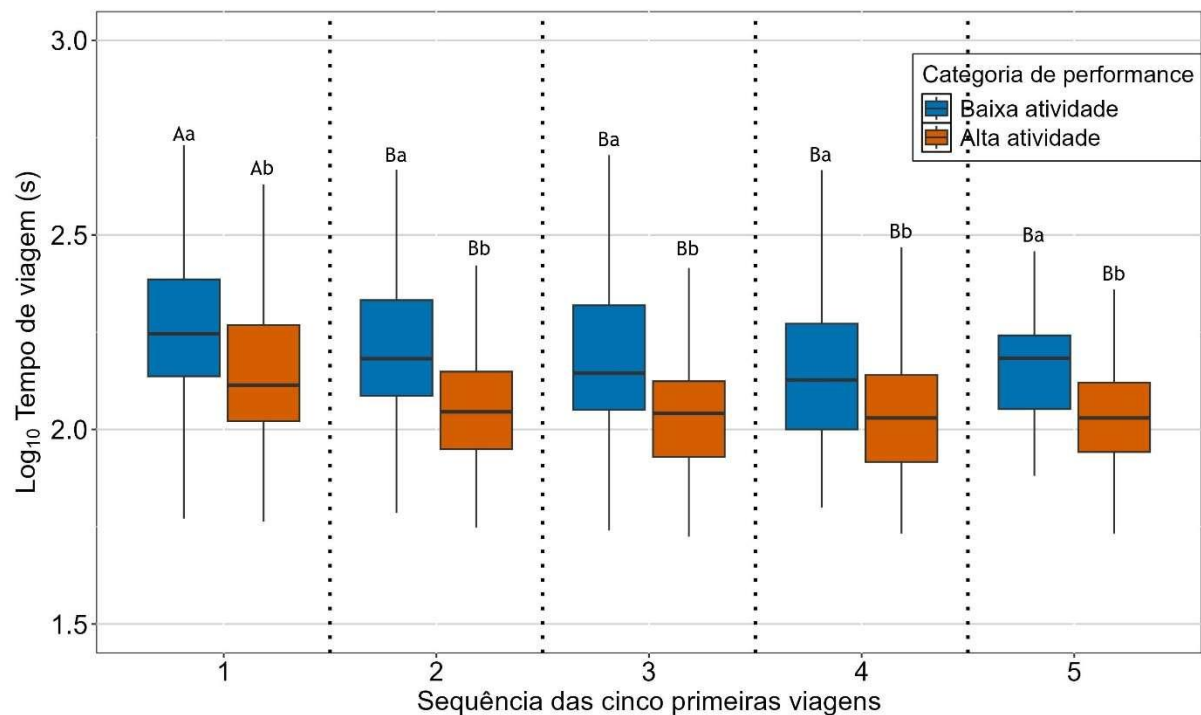


Figura 4 - Tempo de viagem das cinco primeiras viagens registradas para operárias de Baixa Atividade (azul) e Alta Atividade (laranja). Os diagramas de caixa e bigode mostram a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e a distância dos quartis superior e inferior (bigodes). Letras maiúsculas indicam diferença significativa entre viagens, e letras minúsculas entre categorias de performance, de acordo com a comparação de Tukey em pares.

O TV médio individual em cada dia diminuiu ao longo dos dias de observação (GLMM₁: $F = 11,76$, $P < 0,0001$) e foi menor para as operárias de Alta Atividade (GLMM₁: $F = 44,33$, $p < 0,0001$). Assim, a cada dia, as operárias realizaram as viagens de forrageamento em menos tempo do que no dia anterior, indicando um efeito de aprendizado na tarefa de transporte de folhas, com uma redução de 21,86% do primeiro dia para o quinto dia.

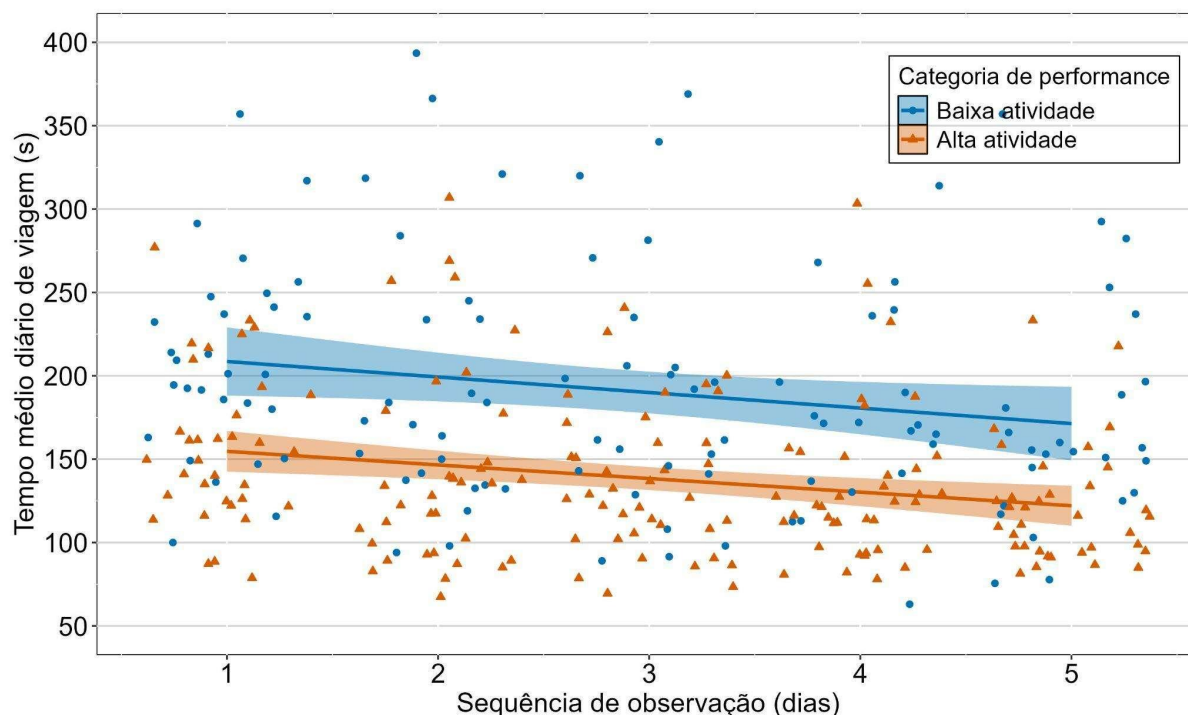


Figura 5 - Tempo médio diário de viagem das operárias de Baixa Atividade (azul) e Alta Atividade (laranja) durante a tarefa de transporte de folhas ao longo da sequência de observações. Os símbolos indicam dados brutos, e as linhas de regressão representam a linha de melhor ajuste através dos dados, com a inclinação e a interceptação estimadas pela regressão linear. Os símbolos e linhas coloridas de acordo com as categorias de trabalhadores.

As três primeiras dimensões da PCA explicaram 70% da variação dos dados (PC1 = 32,2%, PC2 = 19,5% e PC3 = 18,3%). O primeiro componente principal refletiu as medidas morfométricas dos dentes (comprimento do 2º dente = 0,65, comprimento do 1º dente = 0,63) e todos os coeficientes dos autovetores foram positivos, exceto para o conteúdo lipídico (intervalo = [0,65 - -0,03]). O segundo componente principal estava relacionado à variação dos componentes da massa corporal, que tinham autovetores com coeficientes negativos (massa corporal seca = -0,68, conteúdo de água = -0,47). Os demais autovetores foram positivos e tiveram coeficientes relativamente mais baixos (intervalo = [0,44 - 0,09]), com exceção, mais uma vez, do conteúdo lipídico (-0,22) (tab. 2). A variação dos componentes dos dentes e da massa corporal foi distribuída de forma semelhante entre as categorias das operárias, conforme indicado pelas elipses. A sobreposição dessas elipses mostra que essas características variaram de maneira similar nas três categorias (Fig. 6).

Tabela 2 – Correlação dos componentes da massa corporal e variáveis morfométricas dos dentes em três componentes principais da Análise de Componentes Principais (PCA) de operárias de *Acromyrmex subterraneus* em cada categoria de acordo com seu nível de desempenho na tarefa de transporte de folhas

	Component 1	Component 2	Component 3
Massa seca	0,17	0,17	-0,05
Água	0,30	0,21	0,43
Lipídio	0,03	0,11	-0,79
Número de dentes	-0,03	-0,33	0,37
Comprimento do 1º dente	0,29	-0,45	-0,12
Comprimento do 2º dente	0,27	-0,53	-0,07

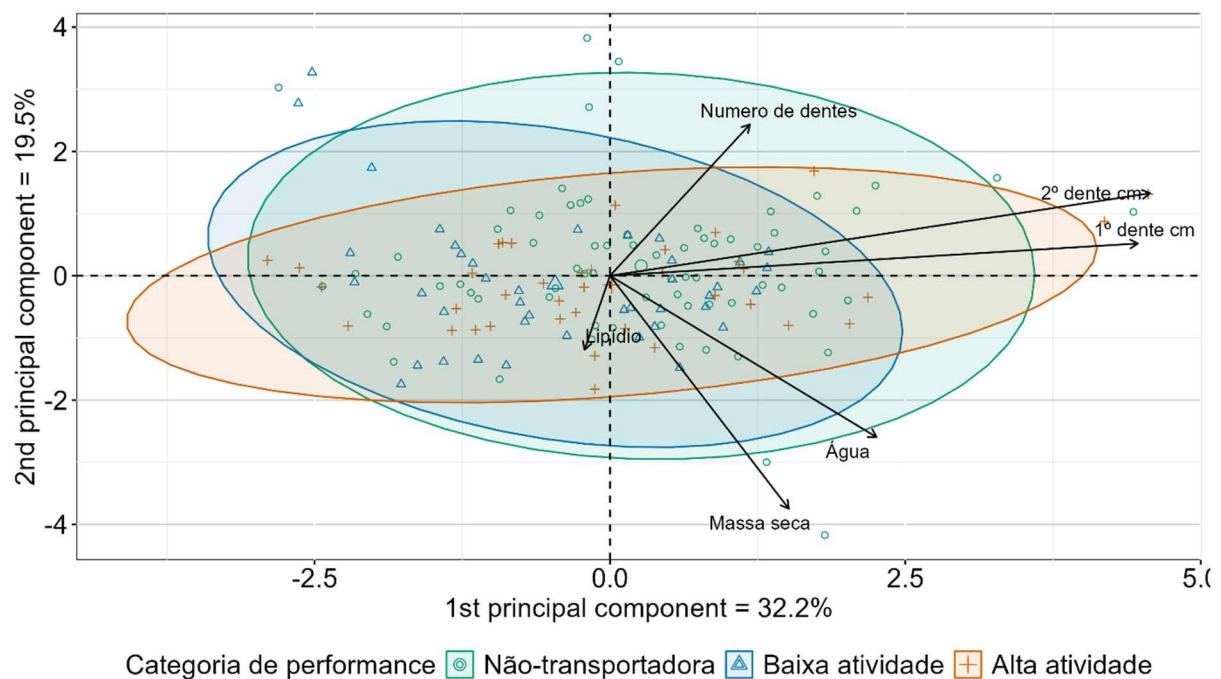
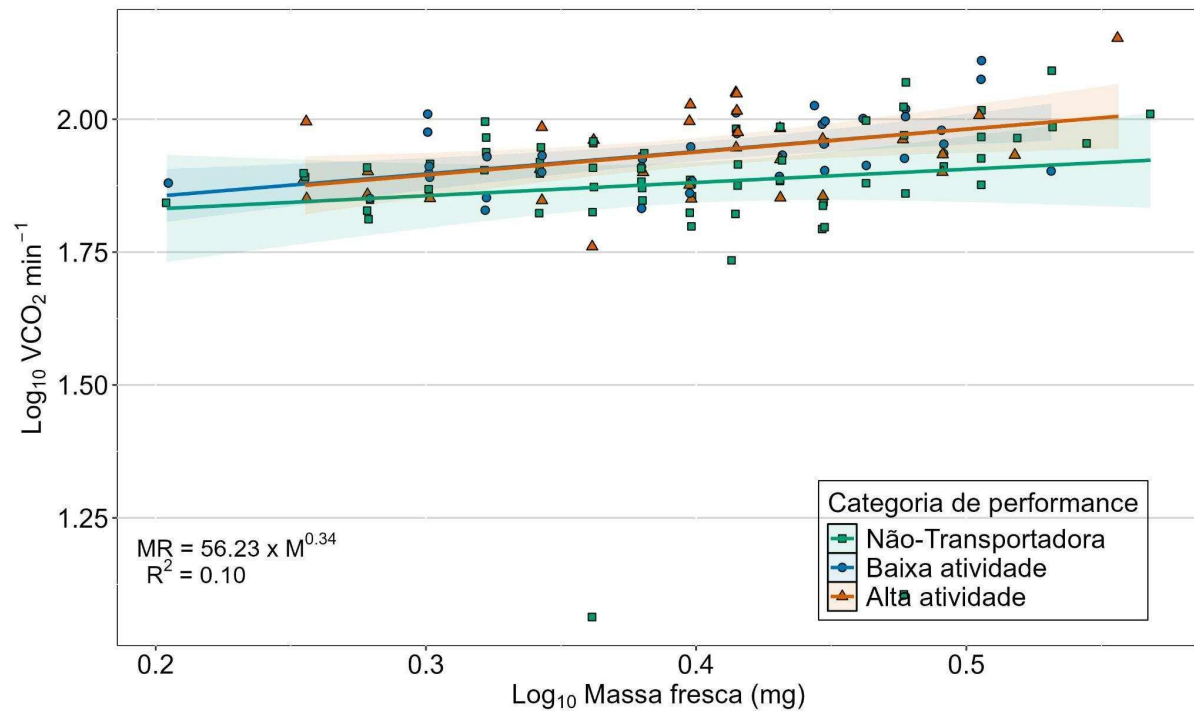


Figura 6 - Análise de Componentes Principais (PCA) mostra a distribuição dos componentes morfométricos dos dentes das operárias e da massa corporal. Cada ponto representa uma operária individual, e as elipses correspondem às categorias de performance (Não-transportador, Baixa Atividade e Alta Atividade). O eixo x representa o primeiro componente principal, enquanto o eixo y representa o segundo componente principal.

A taxa metabólica das operárias aumentou à medida em que a massa corporal cresceu (GLMM₁₃₄: $F = 5,08$, $p = 0,002$, $R^2 = 0,10$), com um expoente de escala hipométrico de 0,34, indicando que formigas maiores têm taxas metabólicas relativamente mais baixas do que formigas menores. As Não-transportadoras tinham uma taxa metabólica mais baixa do que tanto as operárias de Alta Atividade ($F = 2,23$, $p = 0,027$) quanto as operárias de Baixa Atividade ($F = 2,45$, $p = 0,015$), mas todas as categorias apresentaram uma relação similar entre massa corporal e taxa metabólica, com inclinações homogêneas ($F = 0,08$, $p = 0,925$). Este

achado indica que as Não-transportadoras consomem proporcionalmente menos energia que as operárias de Alta e Baixa Atividade, mesmo em repouso.



Discussão

Nosso experimento revelou que ocorre um padrão desigual de distribuição de trabalho entre as operárias da mesma classe de tamanho, gerando diferenças nos níveis de desempenho das operárias, mesmo em colônias jovens de *A. subterraneus*. Com essas informações, podemos usar uma abordagem de baixo para cima, visando responder às perguntas: Essas operárias de alto desempenho são mais eficientes? Quais são os fatores responsáveis por melhorar a eficiência? De que maneira essas operárias diferem?

As operárias de Alta Atividade contribuíram mais para a carga de trabalho da colônia (maior CTI), pois fizeram mais viagens de forrageamento, e também para a entrada de material vegetal na colônia (maior TPI). Assim, elas tinham tanto desempenho quanto eficiência mais altos. É importante notar que, como usamos discos de folhas padronizados, um TPI mais alto significa que as operárias eram mais rápidas ao percorrer a trilha, evitando o efeito da massa da folha na velocidade de caminhada das operárias. Qualquer variação nos dados de velocidade, portanto, relaciona-se ao indivíduo. Embora nossos dados contrastam com os de Dornhaus (2008), que encontrou que um maior desempenho em uma tarefa (especialização), não prediz eficiência, o que não é necessariamente uma contradição. Sugerimos que esses resultados diferentes podem ser devido a Dornhaus (2008) usar a duração média por viagem apenas para as duas primeiras viagens feitas pelas operárias, enquanto em nosso estudo usamos a velocidade

média de todas as viagens de forrageamento. Isso pode ser importante porque, ao comparar a duração das cinco primeiras viagens de forrageamento, pode-se notar que a primeira demorou mais do que as seguintes, que seguiram o mesmo padrão: as operárias de Alta Atividade eram mais rápidas do que as operárias de Baixa Atividade. Uma média baseada apenas nas duas primeiras viagens, como feito em Dornhaus (2008), poderia subestimar a eficiência das operárias, enquanto uma média calculada a partir de um conjunto maior de medições é mais representativa e confiável, porque a probabilidade de um valor atípico afetar o resultado é menor.

A diminuição do tempo de viagem diário ao longo dos cinco dias de observações indica que tanto as operárias de Alta quanto de as de Baixa Atividade passaram por um processo de aprendizado durante o evento de forrageamento. A execução repetida da mesma tarefa aumenta sua eficiência, permitindo mais viagens em menos tempo. De fato, outros estudos também relatam um aumento na velocidade de forrageamento como consequência do aprendizado individual (Czaczkes et al., 2011; Grüter et al., 2015; Nickele et al., 2015; Pasquier & Grüter, 2016).

No entanto, a maior eficiência não era exclusiva das operárias de Alta Atividade. Havia algumas operárias de Baixa Atividade que também eram muito eficientes, realizando apenas uma ou duas viagens de forrageamento em alta velocidade. Nossos dados indicam claramente que essas operárias rápidas de Baixa Atividade eram aquelas com pernas mais longas (Fig. 1B), o que lhes permitia ser tão rápidas quanto as operárias de Alta Atividade. O efeito do comprimento das pernas na velocidade de forrageamento é verificado para algumas espécies de formigas, geralmente indicando que formigas com pernas relativamente mais longas forrageiam mais rápido (Pearce-Duvel et al., 2011). Pernas mais longas reduzem a energia gasta durante o movimento, já que o custo metabólico da atividade muscular está ligado à frequência dos passos dados. Pernas mais longas permitem passos mais longos e, portanto, são necessários menos passos no total (Taylor et al., 1980).

Curiosamente, o comprimento das pernas não teve influência na eficiência das operárias de Alta Atividade, sugerindo, mais uma vez, que sua maior eficiência pode estar relacionada a um processo de aprendizado que atua no mecanismo de reforço. De acordo com o modelo de reforço para a divisão do trabalho, uma operária que tem sucesso em uma tarefa tem uma maior probabilidade de realizá-la novamente (Beshers & Fewell, 2001; Ravary et al., 2007). De fato, simulações de auto-reforço geram uma distribuição bimodal de desempenho de tarefas, na qual as operárias realizam uma tarefa com muita frequência ou são inativas nela (Plowright & Plowright, 1988). Essa distribuição bimodal concorda com nossos dados, nos quais metade das

operárias estava envolvida na tarefa de transporte de folhas, enquanto a outra metade não estava.

O menor atraso na primeira viagem carregada das operárias de Alta Atividade indica que elas foram incentivadas a iniciar a atividade mais cedo. Essa resposta precoce sugere que essas operárias tinham um limiar de resposta mais baixo para o estímulo de forrageamento. De acordo com o modelo de limiar de resposta, operárias com um limiar de resposta baixo para uma determinada tarefa responderão mais rapidamente ao estímulo da tarefa (Robinson, 1987; Bonabeau & Théraulaz, 1999). Idade, fisiologia ou experiência anterior são fatores previstos para afetar o limiar de tarefa de um indivíduo (Ravary et al., 2007; Robinson et al., 2009). Podemos excluir o efeito da idade porque controlamos isso ao não usar operárias com cutículas marrom-claro, portanto, todas as operárias usadas poderiam ter experiência anterior na atividade de forrageamento (Armitage & Boomsma, 2010). Podemos também excluir o efeito fisiológico, pois não houve efeito significativo da taxa metabólica específica de massa na variação do atraso ou diferenças entre indivíduos relacionadas aos seus componentes de massa corporal. Por outro lado, nossos dados sugerem um efeito do nível de experiência das operárias. As operárias de Alta Atividade realizaram muitas viagens consecutivas de forrageamento, adquirindo experiência nessa tarefa (Fig. 3), provavelmente reduzindo seu limiar de resposta. Seus atrasos mais curtos foram outra indicação de um limiar de resposta mais baixo para a tarefa de transporte de folhas.

Apesar da diferença de desempenho e eficiência entre as categorias de operárias na tarefa de transporte de folhas, é notável que elas eram semelhantes quanto à morfometria dos dentes e componentes de massa corporal. É possível que haja diferenças relacionadas à estrutura cerebral das operárias, com as operárias de Alta Atividade tendo corpos de cogumelo e lobos antenais maiores, por exemplo, que estão relacionados à integração sensorial e ao aprendizado, e ao processamento de entrada olfativa (Muratore et al., 2022). Também seria interessante investigar potenciais diferenças nos músculos mandibulares dessas operárias, já que a atividade de forrageamento está ligada ao desenvolvimento desses músculos (Püffel et al., 2023), mas seria necessário monitorar a operária ao longo de todo o seu ciclo de vida para isso.

Por outro lado, a taxa metabólica mais baixa apresentada pelas Não-transportadoras poderia estar relacionada à sua inatividade nessa tarefa. A taxa metabólica das operárias diz respeito ao seu gasto energético em repouso; assim, podemos supor que as Não-transportadoras eram mais tolerantes a condições hipóxicas (baixos níveis de O_2), aumentando a probabilidade de permanecerem dentro do ninho, cujo ambiente interno é caracterizado por uma condição hipóxica e hipercápnica (Fernandez-Bou et al., 2020; Sousa et al., 2021). Diferentes taxas

metabólicas também indicam que as operárias em uma colônia variam em seu “ritmo de vida” (Charbonneau et al., 2017a), alimentando o processo de alocação de tarefas.

Estudos anteriores mostram como características de tamanho corporal e idade estão relacionadas ao mecanismo de alocação de tarefas em formigas cortadeiras, relatando diferentes valores de desempenho e eficiência entre classes de tamanho e idade em tarefas distintas (Evison et al., 2008; Muscedere et al., 2011; Larsen et al., 2014; Valadares et al., 2022). Aqui, analisamos o mecanismo de alocação de tarefas em outro nível, buscando diferenças dentro das operárias da mesma classe de tamanho, e encontramos o mesmo tipo de integração de tarefas entre operárias de tamanhos diferentes como em Valadares et al. (2022). A variação na frequência de tarefas entre indivíduos da mesma classe de tamanho também foi verificada em *Atta cephalotes* (Muratore et al., 2023), indicando que *A. subterraneus* também pode ter uma divisão de trabalho flexível em relação às classes de tamanho, e o fator determinante poderia ser, em vez disso, os limiares de resposta e os efeitos/capacidades de aprendizado.

Em resumo, as operárias de Alta Atividade mostraram alto desempenho, alta eficiência e respostas mais rápidas ao estímulo de forrageamento, o que claramente aumentará sua experiência individual e poderá atuar em um processo de *feedback* positivo, que influencia a probabilidade delas executarem a tarefa repetidamente. Sugerimos que o menor atraso apresentado pelas operárias de Alta Atividade se deve ao seu baixo limiar de resposta, que foi moldado por seu alto desempenho nessa tarefa ao longo do tempo. Além disso, a menor taxa metabólica das Não-transportadoras atuaria na direção oposta, levando-as a permanecer dentro do ninho.

Referências bibliográficas

- Armitage, S.A., Boomsma, J. J. The effects of age and social interactions on innate immunity in a leaf-cutting ant. *Journal of Insect Physiology*, v. 56, n. 7, p. 780-787, 2010. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.01.009>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, v. 67, n. 1, p. 1-48, 2015 doi.: <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bernadou, A., Busch, J., Heinze, J. Diversity in identity: behavioral flexibility, dominance, and age polyethism in a clonal ant. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. v. 69, p. 1365-1375, 2015. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1950-9>
- Beshers, S. N., Fewell, J. H. Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology*, v. 46, p. 413–440, 2001. doi.: <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.413>
- Bonabeau, E., Théraulaz, G. Role and variability of response thresholds in the regulation of division of labor in insect societies. In: Detrain, C., Deneubourg, J. L., Pasteels, J. M.

- (eds) Information processing in social insects. Birkhäuser, Basel, Switzerland, pp 141–163, 1999.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J. L., Aron, S., Camazine, S. Self-organization in social insects. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 12, n. 5, p.188–193, 1997. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01048-3](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01048-3)
- Brugger, M. S., Camargo, R. S., Forti, L. C., Lopes, J. F. S. Increase in scout trips due to forager removal in *Atta sexdens* (Hymenoptera, Formicidae) (Forel, 1908). *Behaviour Processes*, v. 157, p. 570–573, 2018. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.04.015>
- Burd, M. Foraging performance by *Atta Colombica*, a leaf-cutting ant. *The American Naturalist*, v. 148, n. 4, p. 597-612, 1996. doi.: <https://www.jstor.org/stable/2556318>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10905-019-09729-6>
- Camargo, R.S., Forti, L. C., Lopes, J. F. S., Andrade, A. P. P., Ottati, A. L. T. Age polyethism in the leaf-cutting ant *Acromyrmex subterraneus brunneus* Forel, 1911 (Hym., Formicidae). *Journal of Applied Entomology*, v. 131, n. 2, p. 139-145, 2007 doi.: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2006.01129.x>
- Camargo, R. S., Hastenreiter, I. N., Forti, L. C., Lopes, J. F. S. Relationship between mandible morphology and leaf preference in leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Colombiana de Entomología*, v. 41, n. 2, p.241-244, 2015.
- Cao, T. T., Dornhaus, A. Larger laboratory colonies consume proportionally less energy and have lower per capita brood production in *Temnothorax* ants. *Insectes Sociaux*, v. 60, p. 1–5, 2013. <https://doi.org/10.1007/s00040-012-0256-4>
- 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. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1958-1>
- Charbonneau, D., Sasaki, T., Dornhaus, A. Who needs lazy workers? Inactive workers act as a reserve labor force replacing active workers, but inactive workers are not replaced when they are removed. *PLoS ONE*, v. 12, n. 9, p. e0184074, 2017a. doi.: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184074>
- Charbonneau, D., Poff, C., Nguyen, H., Shin, M. C., Kierstead, K., Dornhaus, A. Who are the lazy ants? The function of inactivity in social insects and a possible role of constraint: inactive ants are corpulent and may be young and/or selfish. *Integrative and Comparative Biology*, v. 57, n. 3, p. 649–667, 2017b. doi.: <https://doi.org/10.1093/icb/ixc029>
- Chen, J., Zhou, Y., Lei, Y., Shi, Q., Qi, G., He, Y., Lyu, L. Role of the foraging gene in worker behavioral transition in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Pest Management Science*. v. 78, n. 7, p. 2964–2975, 2022. doi.: <https://doi.org/10.1002/ps.6921>
- Chittka, L., Muller, H. Learning, specialization, efficiency and task allocation in social insects. *Communicative & Integrative Biology*, v. 2, n. 2, p. 151–154, 2009. doi.: <https://doi.org/10.4161/cib.7600>
- Clarke, E., Sherrill-Mix, S., Dawson, C. `ggbeeswarm`: Categorical scatter (Violin point) plots. R package version 0.7.1, 2022. < <https://CRAN.R-project.org/package=ggbeeswarm>
- Comtois, D. `_summarytools`: Tools to Quickly and neatly summarize data. R package version 1.0.1, 2022. <https://CRAN.R-project.org/package=_summarytools
- 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. doi.: <https://doi.org/10.1093/beheco/ars116>

- Cook, S. C., Eubanks, M. D., Gold, R. E., Behmer, S. T. Colony-level macronutrient regulation in ants: mechanisms, hoarding and associated costs. *Animal Behaviour*, v. 79, n. 2. p. 429–437, 2010. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.11.022>
- Corbara, B., Lachaud, J. P., Fresneau, D. Individual variability, social structure and division of labour in the Ponerine ant *Ectatomma ruidum* Roger. Formicidae) *Ethology*, v. 82, n. 2, p. 89–100, 1989. doi.: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1989.tb00490.x>.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2022. URL <https://www.R-project.org/>
- Crall, J. D., Gravish, N., Mountcastle, A. M., Kocher, S. D., Oppenheimer, R. L., Pierce, N. E., Combes, A. S. Spatial fidelity of workers predicts collective response to disturbance in a social insect. *Nature Communications*, v. 9, n. 1201, 2018. doi.: <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03561-w>
- Czaczkas, T. J., Grüter, C., Jones, S. M., Ratnieks, F. L. W. Synergy between social and private information increases foraging efficiency in ants. *Biology Letters*, v. 7, n. 4, p. 7521–7524, 2011. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2011.0067>
- Dornhaus, A. Specialization does not predict individual efficiency in an ant. *Plos Biology*, v. 6, n. e285, 2008. doi.: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060285>
- Dornhaus, A., Holley, J. A., Pook, V. G., Worswick, G., Franks, N. R. Why do not all workers work? Colony size and workload during emigrations in the ant *Temnothorax Albigipennis*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 63, p. 43–51, 2008. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0634-0>
- Dornhaus, A., Holley, J. A., Franks, N. R. Larger colonies do not have more specialized workers in the ant *Temnothorax Albigipennis*. *Behavioral Ecology*, v. 20, n. 5, p. 922–929, 2009. doi.: <https://doi.org/10.1093/beheco/arp070>
- Dussutour, A., Nicolis, S. C. Flexibility in collective decision-making by ant colonies: tracking food across space and time. *Chaos, Solitons & Fractals*, v. 50, p. 32–38, 2013. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.chaos.2013.02.004>
- Enzmann, B. L., Nonacs, P. Age-related division of labor occurs in ants at the earliest stages of colony initiation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 75, n. 35, p. 75:35, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-021-02974-w>
- Evison, S. E., Hart, A. G., Jackson, D. E. Minor workers have a major role in the maintenance of leafcutter ant pheromone trails. *Animal Behaviour*, v. 75, n. 3, p. 963–969, 2008. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.07.013>
- Fernandez-Bou, A. S., Dierick, D., Harmon, T. C. Diel pattern driven by free convection controls leaf-cutter ant nest ventilation and greenhouse gas emissions in a neotropical rain forest. *Oecologia*, v. 192, p. 591–601, 2020. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04602-2>
- Fox, J., Weisberg, S. An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. 2019. URL: <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- Friard, O., Gamba, M. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology & Evolution*, v. 7, p. 1325–1330, 2016. doi.: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584>
- Gordon, D. M. Interaction patterns and task allocation in ant colonies. In: Detrain, C., Deneubourg, J. L., Pasteels, J. M. (eds) *Information Processing in Social Insects*. Birkhäuser, Basel. 1999. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-8739-7_3
- Gordon, D. M. Movement, encounter rate, and collective behavior in ant colonies. *Annals of the Entomological Society of America*, v. 114, n. 5, p. 541–546, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1093/aesa/saaa036>

- Gordon, D. M., Dektar, K. N., Pinter-Wollman, N. Harvester ant colony variation in foraging activity and response to humidity. *PLoS ONE*, v. 8, n. 5, p. e63363, 2013. doi.: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063363>
- Grüter, C., Maitre, D., Blakey, A., Cole, R., Ratnieks, F. L. Collective decision making in a heterogeneous environment: *Lasius niger* colonies preferentially forage at easy to learn locations. *Animal Behaviour*, v. 104, p. 189-195, 2015. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.03.017>
- Herz, H., Hölldobler, B., Roces, F. Delayed rejection in a leaf-cutting ant after foraging on plants unsuitable for the symbiotic fungus. *Behavioral Ecology*, v. 19, n. 3, p. 575–582, 2008. doi.: <https://doi.org/10.1093/beheco/arn016>
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical journal*. v. 50, n. 3, p. 346–363, 2008. doi.: <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Jongepier, E., Foitzik, S. Fitness costs of worker specialization for ant societies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological science*, v. 283, n. 1822, p. 20152572, 2016. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2572>
- Julian, G. E., Cahan, S. Undertaking specialization in the desert leaf-cutter ant *Acromyrmex versicolor*. *Animal Behaviour*, v. 58, n. 2, p. 437-442, 1999. doi.: <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1184>
- Kassambara, A. `ggpubr`: ‘ggplot2’ based publication ready plots_. R package version 0.5.0, 2022. <https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr>
- Kassambara, A., Mundt, F. `factoextra`: Extract and visualize the results of multivariate data analyses_. R package version 1.0.7. 2020. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=factoextra>
- Kohlmeier, P., Feldmeyer, B., Foitzik, S. Vitellogenin-like A-associated shifts in social cue responsiveness regulate behavioral task specialization in an ant. *Plos biology*, v. 16, n. 6, p. e2005747, 2018. doi.: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005747>
- Langridge, E. A., Sendova-Franks, A. B., Franks, N. R. How experienced individuals contribute to an improvement in collective performance in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 62, p. 447–456, 2007. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0472-5>
- Larsen, J., Fouks, B., Bos, N., d’Ettorre, P., Nehring, V. Variation in nestmate recognition ability among polymorphic leaf-cutting ant workers. *Journal of Insect Physiology*, v. 70, p. 59-66, 2014. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2014.09.002>
- Le, S., Josse, J., Husson, F. `FactoMineR`: an R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, v. 25, n. 1, p. 1–18, 2008. doi.: <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Lenth, R. `emmeans`: Estimated marginal means, aka Least-Squares Means_. R package version 1.8.2, 2022. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Lighton, J. R. B. Measurements on insects. In: Payne CA (ed) *Concise encyclopedia on biological and biomedical measurement systems*. Pergamon, Oxford, UK, pp 201–208, 1991.
- Lighton, J. R. *Measuring metabolic rates: a manual for scientists*. Oxford University, 2018.
- Long, J. A. `interactions`: Comprehensive, user-friendly toolkit for probing interactions_. R package version 1.1.0. 2019. URL: <https://cran.r-project.org/package=interactions>
- Long, J. A. `jtools`: Analysis and presentation of social scientific data_. R package version 2.2.0. 2022. URL: <https://cran.r-project.org/package=jtools>
- Lopes, J. F. S., Forti, L. C. F., Camargo, R. S. The influence of the scout upon the decision-making process of recruited workers in three *Acromyrmex* species (Formicidae: Attini). *Behavioural Processes*, v. 67, n. 3, p. 471–476, 2004. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2004.08.001>

- Morandin, C., Hietala, A., Helanterä, H. Vitellogenin and vitellogenin-like gene expression patterns in relation to caste and task in the ant *Formica fusca*. *Insectes Sociaux*, v. 66, p. 519–531, 2019. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00040-019-00725-9>
- Muratore, I. B., Fandozzi, E. M., Traniello, J. F. A. Behavioral performance and division of labor influence brain mosaicism in the leafcutter ant *Atta cephalotes*. *Journal of Comparative Physiology A*, v. 208, p. 325–344, 2022. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00359-021-01539-6>
- Muratore, I. B., Ilieș, I., Huzar, A. K., Zaidi, F. H., Traniello, J. F. A. Morphological evolution and the behavioral organization of agricultural division of labor in the leafcutter ant *Atta cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 77, n. 70, 2023. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-023-03344-4>
- Muscudere, M. L., Berglund, J. L., Traniello, J. F. A. Polymorphism and division of labor during foraging cycles in the leaf-cutting ant *Acromyrmex octospinosus* (Formicidae; Attini). *Journal of Insect Behavior*, v. 24, p. 94–105, 2011. doi.: <https://doi.org/10.1007/s10905-010-9239-3>
- Neuwirth, E. RColorBrewer: ColorBrewer palettes. R package version 1.1-3. 2022. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=RColorBrewer>
- Nickele, M. A., Reis Filho, W., Pie, M. R. Sequential load transport during foraging in *Acromyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) leaf-cutting ants. *Myrmecological News*, v. 21, p. 73–82, 2015. doi.: https://doi.org/10.25849/myrmecol.news_021:073
- Oster, G. F., Wilson, E. O. Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press.
- Parr, C. L., Dunn, R. R., Sanders, N. J., Weiser, M. D., Photakis, M., Bishop, T. R., Fitzpatrick, M. C., Arnan, X., Baccaro, F., Brandão, C. R. F., Chick, L., Donoso, D. A., Fayle, T. M., Gómez, C., Grossman, B., Munyai, T. C., Pacheco, R., Retana, J., Robinson, A., Sagata, K., Silva, R. R., Tista, M., Vasconcelos, H., Yates, M., Gibb, H., Didham, R., Orivel, J. 2016. GlobalAnts: a new database on the geography of ant traits (Hymenoptera: Formicidae). *Insect Conservation and Diversity*, v. 10, n. 1, p. 5–20, 1978. doi.: <https://doi.org/10.1111/icad.12211>
- Pasquier, G., Grüter, C. Individual learning performance and exploratory activity are linked to colony foraging success in a mass-recruiting ant. *Behavioral Ecology*, v. 27, n. 6, p. 1702–1709, 2016. doi.: <https://doi.org/10.1093/beheco/arw079>
- Pearce-Duvet, J. M., Elemans, C. P., Feener, J. D. H. Walking the line: search behavior and foraging success in ant species. *Behavioral Ecology*, v. 22, n. 3, p. 501–509, 2011. doi.: <https://doi.org/10.1093/beheco/arr001>
- Pinheiro, J., Bates, D., Core Team R. `nlme`: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1–161. 2022. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>
- Pinter-Wollman, N., Hubler, J., Holley, J. F. Jr., Dornhaus, A. How is activity distributed among and within tasks in *Temnothorax* ants? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 66, p. 14071420, 2012. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-012-1396-2>
- Plowright, R. C., Plowright, C. M. S. Elitism in social insects: a positive feedback model. *Interindividual behavioral variability in social insects* (ed) Jeanne RL. Westview, Boulder, CO, pp 419–431, 1988.
- Püffel, F., Johnston, R., Labonte, D. A biomechanical model for the relation between bite force and mandibular opening angle in arthropods. *Royal Society Open Science*, v. 10, n. 221066, 2023. doi.: <https://doi.org/10.1098/rsos.221066>
- Ravary, F., Lecoutey, E., Kaminski, G., ChâLine, N., Jaisson, P. Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. *Current Biology*, v. 17, p. 1308–1312, 2007. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.047>
- Robinson, G. E. Modulation of alarm pheromone perception in the honey bee: evidence for division of labor based on hormonally regulated response thresholds. *Journal of*

- Comparative Physiology A, v. 160, p. 613–619, 1987. doi.: <https://doi.org/10.1007/BF00611934>
- Robinson, E. J. H., Feinerman, O., Franks, N. R. Flexible task allocation and the organization of work in ants. *Proceedings of the Royal Science B*, v. 276, n. 1677, p. 4373–4380, 2009. doi.: <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1244>
- Robson, S. K., Traniello, J. F. Key individuals and the organisation of labor in ants. *Information processing in social insects*. Birkhäuser Basel, Basel, pp 239–259, 1999.
- Rocha, F. H., Lachaud, J. P., Valle-Mora, J., Pérez-Lachaud, G. Fine individual specialization and elitism among workers of the ant *Ectatomma tuberculatum* for a highly specific task: intruder removal. *Ethology*, v. 120, n. 12, p. 1185–1198, 2014. doi.: <https://doi.org/10.1111/eth.12291>
- Ryan, J. A., Ulrich, J. M. *_quantmod: Quantitative financial modelling framework_*. R package version 0.4.22. 2023. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=quantmod>
- Sales, T. A., Toledo, A. M. O., Zimerer, A., Lopes, J. F. S. Foraging for the fungus: why do *Acromyrmex subterraneus* (Formicidae) queens need to forage during the nest foundation phase? *Ecological Entomology*, v. 46, n. 6, p. 1364–1372, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1111/een.13083>
- Santos, C. M., Camargo, R. S., Caldato, N., Ramos, V. M., Forti, L. C., Lopes, J. F. S. Specialist and hyperspecialist workers of leaf-cutting ants during nest digging. *International Journal of Agriculture Innovations and Research*, v. 6, n. 6, p. 318–324, 2018.
- Schatz, B., Lachaud, J. P., Beugnon, G. Spatial fidelity and individual foraging specializations in the neotropical ponerine ant, *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology*, v. 26, p. 269–282., 1995.
- Silva, L. C., Camargo, R. S., Lopes, J. F. S., Forti, L. C. Mandibles of leaf-cutting ants: morphology related to food preference. *Sociobiology*, v. 63, n. 3, p. 881–888, 2016. doi.: <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v63i3.1014>
- Singmann, H., Bolker, B., Westfall, J., Aust, F., Ben-Shachar, M. *_afex: analysis of factorial experiments_*. R Package Version 1 2-0. 2022. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=afex>
- Ślipiński, P., Trigos-Peral, G., Maák, I., Wojciechowska, I., Witek, M. The influence of age and development temperature on the temperature-related foraging risk of *Formica cinerea* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 75, n. 107, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03029-w>
- Sousa, K. K. A., Camargo, R. S., Caldato, N., Farias, A. P., Matos, C. A. O., Zanuncio, J. C., Santos, I. C. L., Forti, L. C. Carbon dioxide levels in initial nests of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* (Hymenoptera: Formicidae). *Scientific Reports*, v 11, n. 20562, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-00099-8>
- Taylor, C. R., Heglund, N. C., McMahon, T. A., Looney, T. R. Energetic cost of generating muscular force during running: a comparison of large and small animals. *Journal of Experimental Biology*, v. 86, n. 1, p. 9–18, 1980. doi.: <https://doi.org/10.1242/jeb.86.1.9>
- Valadares, L., Nascimento, F. S. D., Châline, N. Small workers are more persistent fighters than soldiers in the highly polymorphic *Atta* leaf-cutting ants. *Animal Behaviour*, v. 189, p. 15–21, 2022. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.04.013>
- Warnes, G., Bolker, B., Bonebakker, L., Gentleman, R., Huber, W., Liaw, A., Lumley, T., Maechler, M., Magnusson, A., Moeller, S., Schwartz, M., Venables, B. *_gplots: Various R programming tools for plotting data_*. R package version 3.1.3. 2022. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=gplots>
- Wei, T., Simko, V. R package ‘corrplot’: Visualization of a correlation matrix (Version 0.92). 2021. URL <https://github.com/taiyun/corrplot>

- West, M., Purcell, J. Task partitioning in ants lacking discrete morphological worker subcastes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v., n. 74 – 66, 2020. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02845-w>
- Wickham, H. Reshaping data with the reshape package. *Journal of Statistical Software*, v. 21, n. 12, p. 1–20, 2007. <http://www.jstatsoft.org/v21/i12/>
- Wickham, H. The split-apply-combine strategy for data analysis. *Journal of Statistical Software*, v. 40, n. 1, p. 1–29, 2011. URL :<https://www.jstatsoft.org/v40/i01/>
- Wickham, H. *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York, 2016
- Wickham, H.; Seidel, D. *_scales: Scale functions for visualization_*. R package version 1.2.1. 2022. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=scales>

Capítulo 3 - Classificando com precisão: Como os métodos de categorização do nível de atividade de operárias promovem diferenças nos resultados

Antônio Marcos Oliveira Toledo
Juliane Floriano Lopes Santos

Resumo

Para a investigação da divisão de trabalho e alocação de tarefas em formigas, diferentes métodos são empregados para categorizar as operárias, utilizando diferentes variáveis e cálculos. No entanto, a escolha do método de categorização pode enviesar a interpretação sobre a contribuição de operárias com diferentes níveis de performance na realização de uma dada tarefa. A fim de avaliar esse impacto, submetemos a mesma base de dados relativa ao transporte de folhas por operárias de *Acromyrmex subterraneus* a seis diferentes métodos de categorização e avaliamos os resultados fornecidos por cada um deles. Os diferentes métodos forneceram resultados variados quanto à composição da colônia, eficiência, prontidão para resposta ao estímulo e aprendizagem das operárias. Destaca-se que os métodos nos quais há a inclusão das operárias Não-transportadoras no cálculo da baseline e a utilização do tempo de atividade como variável mensurada foram responsáveis pelos contrastes mais evidentes entre os métodos, resultando principalmente na variação da composição da colônia. A divergência mais impactante foi relacionada a avaliação da eficiência individual de transporte das operárias com Alta e Baixa atividade, visto que para alguns métodos a eficiência destas operárias não apresenta diferença, sugerindo possíveis superestimativas ou subestimativas da contribuição das operárias. Já os resultados relativos à resposta ao estímulo (delay) e a capacidade de aprendizado foram consistentes entre os métodos, com operárias de Alta atividade respondendo mais rapidamente ao estímulo e redução proporcional do tempo de viagem devido à repetição da atividade. Sugere-se que métodos com baselines baixas são mais adequados para simulações de mudanças no ambiente social e estudos sobre limiares de resposta, e os com baselines altas são mais adequadas para estudos de especialização, visto que a categorização precisa irá garantir a remoção adequada de operárias de alta atividade e a correta determinação de especialistas, evitando enviesamentos na interpretação dos dados e assegurando a validade dos resultados obtidos.

Palavras-chave: Formiga, Organização social, Eficiência, Divisão de trabalho

Chapter 3 - Classifying with Precision: How Worker Activity Level Categorization Methods Influence Results

Abstract

In investigating division of labor and task allocation in ants, different methods are employed to categorize workers, using various variables and calculations. However, the choice of categorization method can bias interpretations regarding the contribution of workers with different performance levels to completing a given task. To assess this impact, we applied the same dataset on leaf transport by *Acromyrmex subterraneus* workers to six different categorization methods and evaluated the results provided by each. The different methods produced varying outcomes concerning colony composition, efficiency, readiness to respond to stimuli, and worker learning. Notably, methods that included Non-transporting workers in the baseline calculation and used activity time as a measured variable resulted in the most evident contrasts, mainly affecting the colony composition. The most significant divergence was related to evaluating the individual transport efficiency of workers with High and Low activity, as for some methods, there was no difference in their efficiency, suggesting possible over- or underestimations of worker contributions. However, results related to stimulus response (delay) and learning capacity were consistent across methods, with High-activity workers responding more quickly to stimuli and showing a proportional reduction in travel time due to repeated activity. It is suggested that methods with low baselines are more suitable for simulating changes in the social environment and studying response thresholds, while those with high baselines are more appropriate for specialization studies. Accurate categorization ensures the proper removal of high-activity workers and the correct identification of specialists, avoiding biased data interpretation and ensuring the validity of the obtained results.

Keywords: Ants, Social organization, Efficiency, Division of labor

Introdução

A divisão de trabalho é um dos temas mais investigados por biólogos de insetos sociais, visto ser uma das características responsáveis pelo sucesso ecológico das formigas. Este processo é comum a todas espécies e observado desde os estágios iniciais das colônias, as quais possuem poucas operárias (Enzmann & Nonacs 2021), até colônias maduras cuja população é composta por operárias de diferentes idades e castas morfológicas (Pinter-Wollman et al., 2012; Calheiros et al., 2019).

Os primeiros estudos analisaram a divisão de trabalho considerando como as castas morfológicas e etárias são mais adequadas a distintas tarefas. Para formigas de correição, por exemplo, foi estabelecida a relação entre operárias grandes que atuam como soldados, realizando a proteção da colônia (Topoff, 1971). Em espécies basais, que operárias jovens atuam nas tarefas de cuidado com a prole e da rainha (Traniello, 1978; Traniello & Jayasuriya, 1985).

Com o avanço da tecnologia foi possível expandir a abordagem das pesquisas, as quais investigam não apenas a divisão de trabalho na sua forma clássica, mas também a alocação de tarefas, ambas coordenadas por mecanismos sem controle central (Ulrich et al., 2020; Li et al., 2024). A fim de entender os fatores que determinam o funcionamento destes sistemas auto-organizáveis, tem-se a avaliação do efeito da expressão de proteínas (Kohlmeier et al., 2018; Morandin et al., 2019; Chen et al., 2022), da aprendizagem/experiência e reforço (Ravary et al., 2007; Ishii & Hasgeawa, 2013), do limiar de resposta (Pinter-Wollman et al., 2012; Leitner & Dornhaus 2019; Leitner et al., 2019ab), teor de gordura (Charbonneau et al., 2017; Toledo et al., 2024), morfometria da mandíbula, metabolismo, conteúdo de água (Toledo et al., 2024). E também o papel de fatores extrínsecos, como interações com as companheiras de ninho (Charbonneau & Dornhaus, 2015; Rocha et al., 2014; Gordon, 2021), localização espacial (Crall et al., 2018; Richardson et al., 2022), percepção das condições ambientais (Gordon et al., 2013; Ślipiński et al., 2021) e alteração no ambiente social (Charbonneau et al., 2017b; Richardson et al., 2021; Tanaka et al., 2022).

O efeito destes fatores é investigado a partir da marcação das operárias em grupos de acordo com a tarefa e/ou comportamento que é performado (Constantino et al. 2021), ou a partir da marcação individual, utilizando *tags* digitais (Robinson et al., 2009; Richardson et al., 2022) ou diferentes combinações de cores (Rocha et al., 2014; Santos et al., 2018; Leitner & Dornhaus, 2019), que permitem avaliar a composição da colônia, bem como a função, especialização e contribuição de cada indivíduo para o sucesso da colônia.

As operárias podem ser categorizadas em função de sua especialização (elite, especialista, generalistas e inativas) (Dornhaus, 2008; Pinter-Wollman et al., 2012), do seu papel na colônia (forrageadora, cuidadora, escoteira, líder) (Sumana & Sona, 2013; Charbonneau et al., 2017ab; Leitner et al., 2019ab), do nível de atividade em geral (ativas ou inativas) (Charbonneau et al., 2017ab) ou para uma dada tarefa (Alta e Baixa atividade) (Toledo et al., 2024). Para realizar a categorização registra-se tanto o número de vezes (Pinter-Wollman et al., 2012; Sumana & Sona, 2013; Hasegawa et al., 2016) quanto o tempo dedicado em uma ou mais tarefas (Charbonneau et al., 2017ab; Leitner & Dornhaus 2019; Leitner et al., 2019ab). A partir dessas variáveis são estabelecidos a frequência absoluta ou relativa da atividade, sendo que a frequência relativa pode ser determinada em relação à atividade do indivíduo (Pinter-Wollman et al., 2012; Hasegawa et al., 2016) ou à de todos os indivíduos da colônia (Rocha et al., 2014) e então aplicados diferentes métodos para determinar a *baseline* que diferencia as categorias de performance. Tanto os parâmetros quanto às variáveis selecionadas para realizar o cálculo da *baseline* podem gerar vieses os quais superestimam ou subestimam o papel das operárias, comprometendo a compreensão dos mecanismos de divisão de trabalho e alocação de tarefas.

Por exemplo, a remoção das forrageadoras em *Pogonomyrmex badius* (Latreille, 1802) não induziu a atividade de outras operárias para a respectiva tarefa (Kwapich & Tschinkel, 2013), apontando baixa flexibilidade comportamental das operárias. Em colônias de *Temnothorax rugatulus* (Emery, 1895), a remoção de 20% das operárias mais ativas promove um aumento de atividade das operárias menos ativas (Pinter-Wollman et al., 2012; Charbonneau et al., 2017b).

Operárias de *T. rugatulus* categorizadas em relação ao papel executado na colônia a partir de agrupamento hierárquico apresentam diferenças quanto à velocidade de deslocamento, tamanho corporal, corpulência e localização espacial (Charbonneau et al., 2017a). No entanto, estudos que utilizam a mesma espécie, método (agrupamento hierárquico) e variável (tempo dedicado na realização da tarefa) não verificaram diferenças entre as diferentes categorias com relação à densidade de sensilas antenais ou limiar de resposta das operárias (Leitner & Dornhaus, 2019; Leitner et al., 2019ab). O que nos leva a questionar se os métodos adotados para a categorização das operárias podem estar enviesando os resultados encontrados.

Assim, utilizando os dados de Toledo et al. (2024) que investigaram a alocação de tarefas durante o forrageamento em *Acromyrmex subterraneus* (Forel, 1893), realizamos uma análise comparativa e crítica de seis diferentes métodos de categorização da performance de

operárias a fim de demonstrar o efeito destes nos resultados obtidos e consequentemente na compreensão deste mecanismo que é de alta relevância em formigas.

Material e métodos

Detalhes da realização dos ensaios experimentais constam em Toledo et al. (2024), artigo do qual foram obtidos os dados. Assim, os dados utilizados no presente estudo referem-se ao número de operárias distribuídas nas categorias de performance Baixa e Alta atividade e as Não-Transportadoras, que reflete a composição da colônia; a Taxa de Provisionamento Individual (TPI), a qual reflete a eficiência média das viagens com transporte de folha de cada operária, apresentada em mg/min; o comprimento do fêmur (mm); *delay*, que consiste no tempo decorrido entre o início do experimento e o transporte do 1º disco foliar por cada operária, e portanto reflete o nível de prontidão da operária em responder ao estímulo; e o tempo médio de viagem em cada um dos cinco dias de coleta de dados, o qual reflete a ocorrência de aprendizado ao longo das observações.

Métodos de classificação das operárias

Para categorização das operárias em Alta Atividade e Baixa Atividade na tarefa de forrageamento, foi utilizada a frequência de transporte de folha ou o somatório do tempo gasto nas viagens com transporte de folha em cinco dias consecutivos, seguindo a descrição dos métodos:

- **Charbonneau** - A categorização das operárias foi realizada utilizando uma análise de *cluster* hierárquico a partir do somatório do tempo das viagens realizadas por cada indivíduo. Os dados foram escalonados e centralizados na média e submetidos à análise considerando a distância Euclidiana e método de ligação de Ward. Ressalta-se que neste método, tem-se a substituição dos dados de frequência de execução da tarefa (contagem) pelos dados de tempo gasto na realização da tarefa. No presente estudo, ao aplicar o método proposto por Charbonneau e Dornhaus (2015), optamos por utilizar o valor absoluto do tempo das viagens ao invés da proporção entre tempo ativo e inativo na tarefa, visto que durante o tempo que a operária não está realizando o transporte de folha, não podemos afirmar se ela estava inativa ou prosseguiu com o transporte e incorporação da folha no jardim de fungo.
- **CharbonneauNT** - Neste método, a categorização segue o mesmo procedimento do método Charbonneau, porém as operárias que não realizaram nenhum transporte foram incluídas no banco de dados.

- **Hasegawa** - O método descrito por Hasegawa et al. (2016), realiza a distribuição das operárias em três categorias de performance, sendo: Inativas (10% com menor atividade), Ativas (10% com maior atividade) e Intermediárias (as 80% restantes). No presente estudo, realizamos o ranqueamento das operárias de cada colônia em ordem decrescente do transporte de folhas, e alocamos 10% das operárias com maior frequência de transporte de folha na categoria de Alta atividade. As 90% restantes foram alocadas na categoria Baixa atividade.
- **Pinter-Wollman** - As operárias são categorizadas em Diligentes (20% das operárias mais ativas) e em Indolentes (80% menos ativas), ranqueando-se os indivíduos a partir da frequência de transporte de itens na tarefa de emigração (Pinter-Wollman et al., 2012). Usando o mesmo critério de ranqueamento, consideramos 20% das operárias com maior atividade de transporte de folhas como Alta atividade e o restante foi incluído na categoria de Baixa atividade (80% das operárias menos ativas).
- **RochaHsp** - As operárias são classificadas em hiper especialistas a partir do número total de cadáveres removidos dividido pelo número de operárias marcadas que realizaram a tarefa em cada colônia, fornecendo o valor esperado da atividade se esta fosse distribuída igualmente entre as operárias marcadas. O valor esperado foi multiplicado por 1,5 para obter o valor da linha de base do desempenho, que corresponde a um incremento de 50% do esforço de remoção por indivíduo (Rocha et al., 2014). Aqui, aplicamos a fórmula $\sum(\text{número total de discos transportados/número total de operárias marcadas que transportavam folha}) \times 1,5$ e as operárias cuja frequência de transporte de folhas estava acima do valor da linha de base de desempenho foram consideradas como de Alta Atividade, e aqueles abaixo do valor da linha de base como de Baixa Atividade.
- **RochaSp** - As operárias são classificadas em especialistas a partir do número total de cadáveres removidos dividido pelo número de operárias marcadas de cada colônia, fornecendo o valor esperado da atividade de remoção se esta fosse distribuída igualmente entre as operárias marcadas que realizaram ou não a tarefa. O valor esperado foi multiplicado por 1,5 para obter o valor da linha de base do desempenho, que corresponde a um incremento de 50% do esforço de remoção por indivíduo (Rocha et al., 2014). Aqui, aplicamos a fórmula $\sum(\text{número total de discos transportados/número total de operárias marcadas}) \times 1,5$ e as operárias cuja frequência de transporte de folhas estava acima do valor da linha de base de desempenho foram considerados como de Alta Atividade, e aqueles abaixo do valor da linha de base como de Baixa Atividade.

Análises estatísticas

A fim de verificar como diferentes métodos de categorização das operárias refletem diferentes composições da população das colônias, o número de operárias em cada categoria de performance de acordo com os seis métodos de categorização foi submetido a uma análise de resíduos padronizados em tabela de contingência. Nesta análise, valores de resíduos padronizados que são superiores a 1,96 são considerados como de ocorrência acima do esperado, enquanto valores menores que -1,96 são considerados como de ocorrência abaixo do esperado.

Estes mesmos dados foram submetidos a um modelo linear generalizado misto (GLMM), com distribuição Binomial negativa, incluindo como fatores fixos a categoria de performance (categórica com 2 níveis e o método de categorização (categórica com 6 níveis) e a interação entre os fatores fixos.

Para avaliar como os métodos de categorização influenciam na comparação da eficiência individual de transporte de folhas entre as categorias de performance, foram elaborados GLMMs para cada método, nos quais se considerou o TPI como variável resposta, o comprimento do fêmur como covariável, visto influenciar na velocidade de deslocamento das operárias, a categoria de performance como fator fixo e a interação entre esses fatores. Seguindo o mesmo procedimento, modelou-se o *delay* em função da categoria de performance e o tempo médio das viagens em função dos dias de observação e categoria de performance.

Para estes modelos, a colônia foi considerada como fator randômico. O ajuste dos dados do modelo foi aferido pelos gráficos de probabilidade normal (Q-Q plots). Todas as análises foram realizadas no software R versão 4.3.1 (R Core Team, 2023), utilizando os pacotes “car” (Fox & Weisberg, 2019, “emmeans” (Lenth, 2024), “fitdistrplus” (Delignette-Muller & Dutang, 2015), “lme4” (Bates et al., 2015), “MuMIn” (Bartoń, 2023), “stats” (R Core Team, 2023) e “readr” (Wickham et al., 2024). Para os gráficos foram utilizados “dplyr” (Wickham et al., 2023a), “ggh4x” (van den Brand, 2024), “ggplot2” (Wickham, 2016), “ggpubr” (Kassambara, 2023a), “RColorBrewer” (Neuwirth, 2022), “rstatix” (Kassambara, 2023b), “scales” (Wickham et al., 2023b) e “see” (Lüdecke et al., 2021).

Resultados

Examinando o número de operárias nas categorias de Alta e Baixa atividade de acordo com os métodos analisados, verificou-se uma distribuição não homogênea ($\chi^2_{10} = 54,98$; $p < ,0001$). De acordo com os resíduos padronizados, o número de operárias de Alta atividade está abaixo do esperado para o método Hasegawa e acima do esperado em RochaSp. Com

relação às de Baixa atividade, o número de operárias está acima do esperado para Hasegawa e abaixo do esperado para CharbonneauNT. Para este método, o número de não transportadoras também está acima do esperado (Fig. 1A e B). Nota-se que o método CharbonneauNT inclui mais indivíduos na categoria Não-transportadora em função da análise de cluster hierárquico, que agrupou operárias com tempo de atividade muito baixo no mesmo cluster das que foram completamente inativas na tarefa (Não-transportadoras) (Fig. 1C).

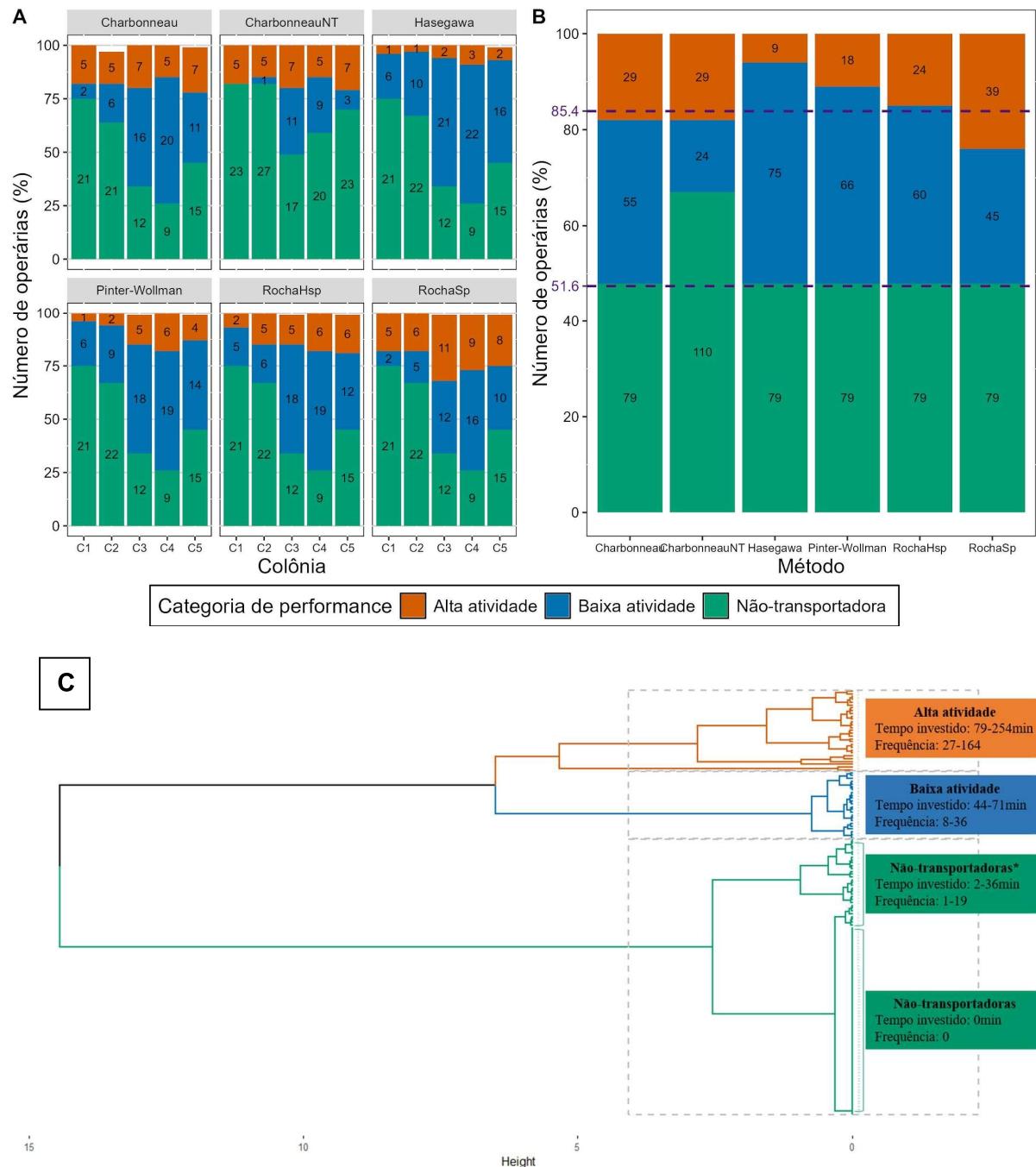


Figura 1 - Proporção de operárias de Alta e Baixa atividade e Não-transportadoras na tarefa de transporte de folhas de acordo com o método utilizado por diferentes autores. Em (A) apresenta-se os dados separados e em (B) os dados agrupados referentes a cinco colônias de *Acromyrmex subterraneus*.

Os valores apresentados no interior das barras indicam o número absoluto de operárias e as linhas pontilhadas (roxo) os valores esperados (em roxo no eixo y). Em (C) apresenta-se o dendrograma resultante da análise de agrupamento hierárquico (distância euclidiana e método de ligação de Ward) de operárias de acordo com o tempo investido no transporte de folhas. O primeiro ramo separou as operárias Não-transportadoras, porém incluiu neste grupo aquelas com tempo atividade muito baixo (Não-transportadoras*). O segundo ramo separou as operárias de Baixa e Alta atividade.

Ao compararmos as médias estimadas, o modelo indicou uma interação significativa entre as variáveis preditivas categoria de performance e método de classificação (GLM: $F_5 = 58,33$; $p < ,0001$; $R^2_{\text{marginal}} = 0,52$; $R^2_{\text{condicional}} = 0,83$), indicando que diferenças entre o número de operárias de cada categoria depende do método utilizado. De fato, de acordo com o método de CharbonneauNT e RochaSp o número de operárias nas duas categorias de performance não apresenta diferença significativa (Tab. 1).

Tabela 1 - Comparação do número de operárias entre as categorias Baixa e Alta atividade para os seis métodos de categorização analisados. Os valores indicam a média marginal estimada e o desvio padrão (MME \pm DP), a diferença estimada entre os níveis de categoria de performance ($\beta \pm$ DP), o valor do teste de comparação múltipla (z) e a probabilidade de significância (p). Valores de p significativos em negrito.

Métodos de categorização	Baixa atividade	Alta atividade	$\beta \pm$ DP	z	p
	MME \pm DP	MME \pm DP			
Charbonneau	2,30 \pm 0,25	1,66 \pm 0,28	0,64 \pm 0,19	3,37	0,0007
CharbonneauNT	1,47 \pm 0,29	1,66 \pm 0,28	-0,19 \pm 0,26	-0,73	0,46
Hasegawa	2,61 \pm 0,24	0,49 \pm 0,39	2,12 \pm 0,33	6,36	<,0001
Pinter-Wollman	2,48 \pm 0,24	1,18 \pm 0,31	1,30 \pm 0,26	5,03	<,0001
RochaHsp	2,39 \pm 0,24	1,47 \pm 0,29	0,92 \pm 0,23	3,95	0,0001
RochaSp	2,10 \pm 0,25	1,96 \pm 0,26	0,14 \pm 0,21	0,67	0,50

Para Hasegawa e Pinter-Wollman verificou-se um efeito positivo do comprimento do fêmur no TPI, indicando que a viagem de operárias com pernas mais longas é mais eficiente, independente da categoria de performance. Já para os métodos Charbonneau, RochaSp e RochaHsp, os modelos indicaram uma interação significativa que revela que operárias de Baixa atividade com pernas mais longas têm um incremento mais contundente na eficiência das viagens, que não se observa para as de Alta atividade. Para o método CharbonneauNT não foi registrado efeito significativo das variáveis preditoras (Tab.2, Fig.2).

Tabela 2 - Resultado obtido nos GLMMs realizados para cada método de categorização. Os valores indicam o efeito estimado das variáveis fixas (Comprimento do fêmur e categoria de performance: Baixa e Alta atividade) e da interação ($\beta \pm DP$), o valor da anova (F) e a probabilidade de significância (p). Valores de p significativos em negrito.

Método de categorização	Comprimento do Fêmur			Categoria de Performance			Interação		
	$\beta \pm DP$	F	p	$\beta \pm DP$	F	p	$\beta \pm DP$	F	p
Charbonneau	-11,47 $\pm 24,91$	10,55	0,0004	74,38 $\pm 34,26$	7,36	0,03	-21,98 $\pm 12,13$	3,28	0,07
CharbonneauNT	14,23 $\pm 12,60$	2,14	0,26	35,07 $\pm 41,60$	6,08	0,40	-8,01 $\pm 14,79$	0,29	0,59
Hasegawa	16,90 $\pm 6,55$	10,41	0,01	42,35 $\pm 89,25$	7,29	0,63	-7,62 $\pm 29,78$	0,06	0,80
Pinter-Wollman	17,35 $\pm 6,48$	11,21	0,007	8,70 $\pm 56,02$	12,76	0,88	3,45 $\pm 19,45$	0,03	0,86
RochaHsp	28,60 $\pm 7,14$	12,61	<0,0001	86,51 $\pm 32,50$	20,85	0,008	-23,61 $\pm 11,49$	4,22	0,04
RochaSp	29,50 $\pm 8,54$	11,87	0,0005	80,51 $\pm 32,50$	16,39	0,01	-22,69 $\pm 11,52$	3,88	0,05

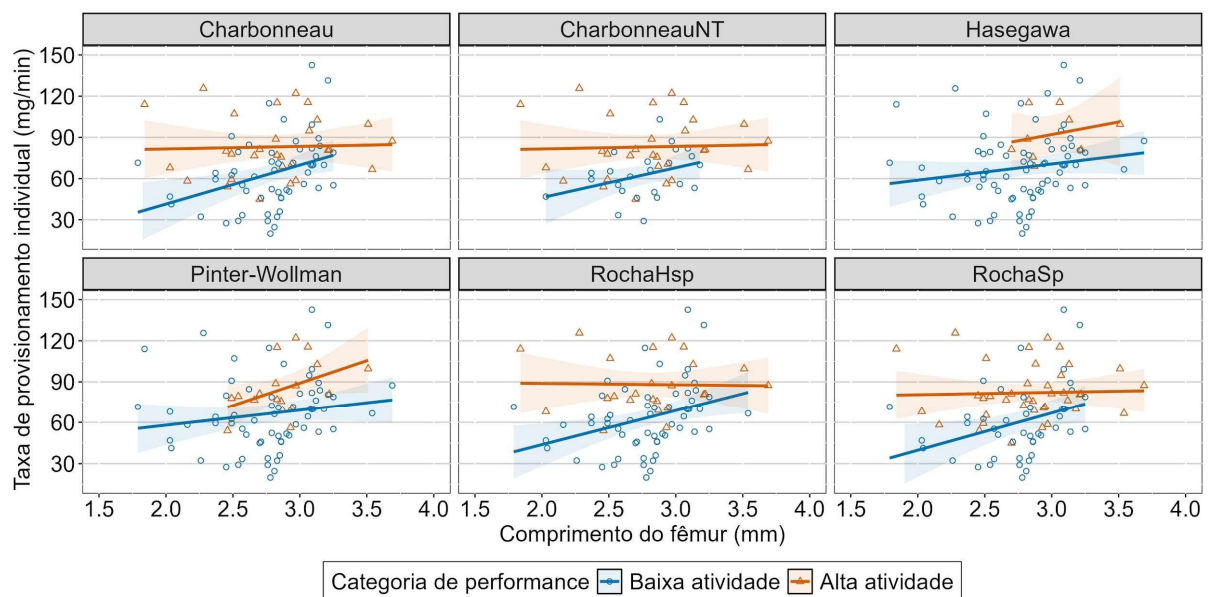


Figura 2. Relação entre a taxa de provisionamento individual e o comprimento do fêmur para as operárias de Baixa e Alta atividade nos métodos de categorização. Símbolos representam os dados brutos de cada operária de acordo com a categoria de performance (Círculo: Baixa atividade; Triângulo: Alta atividade). As linhas de regressão linear representam os dados ajustados, com inclinação e intercepto estimados pelo modelo. As faixas laterais representam o intervalo de confiança.

O *delay* da primeira viagem com transporte de carga foi menor para operárias de Alta Atividade (Tab.3), indicando que estas respondem ao estímulo em um menor intervalo de tempo (Fig 3).

Tabela 3 - Comparação do *delay* (mim) entre operárias das categorias Baixa e Alta atividade nos seis métodos de categorização analisados. Os valores indicam a média marginal estimada e o desvio padrão (MME \pm DP), a diferença estimada entre os níveis de categoria de performance ($\beta \pm$ DP), o valor do teste de comparação múltipla (t), a probabilidade de significância (p - valores de p significativos em negrito), a proporção de variância explicada pelos efeitos fixos (R^2 marginal) e pelos efeitos fixos e aleatórios juntos (R^2 condicional).

Método de categorização	Baixa atividade	Alta atividade	$\beta \pm$ DP	t	p	R^2	
	MME \pm DP	MME \pm DP				Marg.	Cond.
Charbonneau	14,00 \pm 1,78	11,60 \pm 1,74	2,39 \pm 0,58	-4,14	<,0001	0,30	0,96
CharbonneauNT	12,40 \pm 1,59	10,80 \pm 1,47	1,51 \pm 0,69	-2,20	0,03	0,17	0,94
Hasegawa	13,00 \pm 1,58	10,50 \pm 1,64	2,42 \pm 0,66	-3,68	0,0002	0,19	0,95
Pinter-Wollman	13,00 \pm 1,47	10,70 \pm 1,51	2,26 \pm 0,60	-3,78	0,0001	0,29	0,95
RochaHsp	13,90 \pm 2,12	10,80 \pm 2,06	3,09 \pm 1,08	-2,85	0,004	0,25	0,97
RochaSp	14,6 \pm 1,72	11,50 \pm 1,65	3,09 \pm 0,64	-4,80	<,0001	0,44	0,96

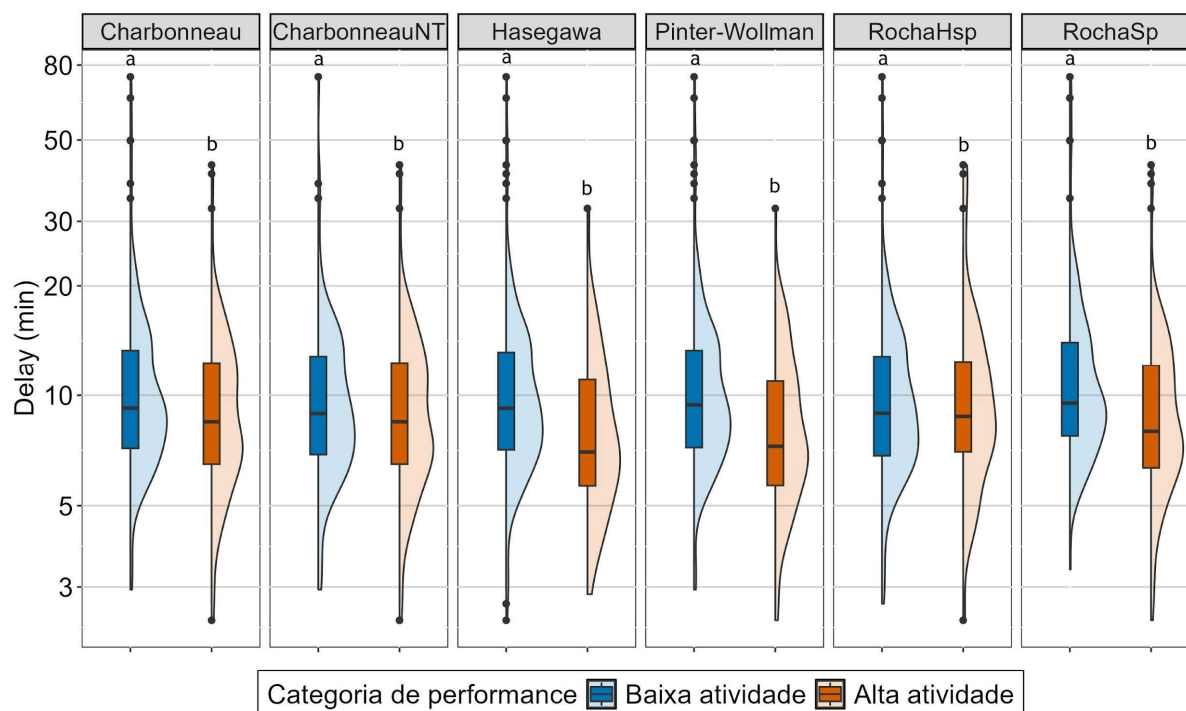


Figura 3 - Delay da primeira viagem com transporte de carga de operárias de Baixa e Alta atividade. Os violinos apresentam a frequência aproximada dos dados e os box-plots apresentam a mediana (linha horizontal), o intervalo interquartil (caixa) e valores máximo e mínimo (linhas verticais). Eixo y em escala de log10. Diferenças significativas (teste de Tukey) entre as categorias de performance são indicadas com asterisco (*).

Para todos os métodos de categorização, o tempo médio de viagens das operárias reduziu ao longo dos cinco dias de observação, embora o tempo médio das viagens de Baixa atividade seja maior que das de Alta atividade. A redução do tempo de viagem ao longo dos dias sugere a ocorrência de aprendizado e aumento da eficiência tanto para indivíduos com alta frequência quanto para os com baixa frequência de viagens (Tab. 4, Fig.4). Assim, observa-se que os diferentes métodos de categorização revelaram o mesmo efeito do nível de performance na aprendizagem.

Tabela 4 - Comparação do tempo médio (min) das viagens de operárias com Baixa e Alta atividade ao longo dos cinco dias de observação nos seis métodos de categorização analisados. Os valores indicam o efeito estimado dos dias de observação e a diferença estimada entre os níveis de categoria de performance ($\beta \pm DP$), o valor do teste de Anova (F), a probabilidade de significância (p) (p - valores de p significativos em negrito), a proporção de variância explicada pelos efeitos fixos (R^2 marginal) e pelos efeitos fixos e aleatórios juntos (R^2 condicional).

Método de categorização	Dias de observação			Categoria de Performance			R^2	
	$\beta \pm DP$	F	p	$\beta \pm DP$	F	p	Marg.	Cond.

Charbonneau	$-0,15 \pm 0,04$	15,56	<,0001	$-0,55 \pm 0,04$	18,16	<,0001	0,27	0,63
CharbonneauN T	$-0,13 \pm 0,04$	8,53	0,0025	$-0,49 \pm 0,14$	11,40	0,0004	0,19	0,68
Hasegawa	$-0,15 \pm 0,04$	16,30	<,0001	$-1,29 \pm 0,23$	31,13	<,0001	0,41	0,73
Pinter-Wollman	$-0,15 \pm 0,04$	16,07	0,0001	$-0,83 \pm 0,14$	32,52	<,0001	0,34	0,71
RochaHsp	$-0,15 \pm 0,04$	17,28	0,0001	$-0,91 \pm 0,13$	44,53	<,0001	0,45	0,71
RochaSp	$-0,15 \pm 0,04$	17,30	<,0001	$-0,73 \pm 0,04$	43,14	<,0001	0,36	0,58

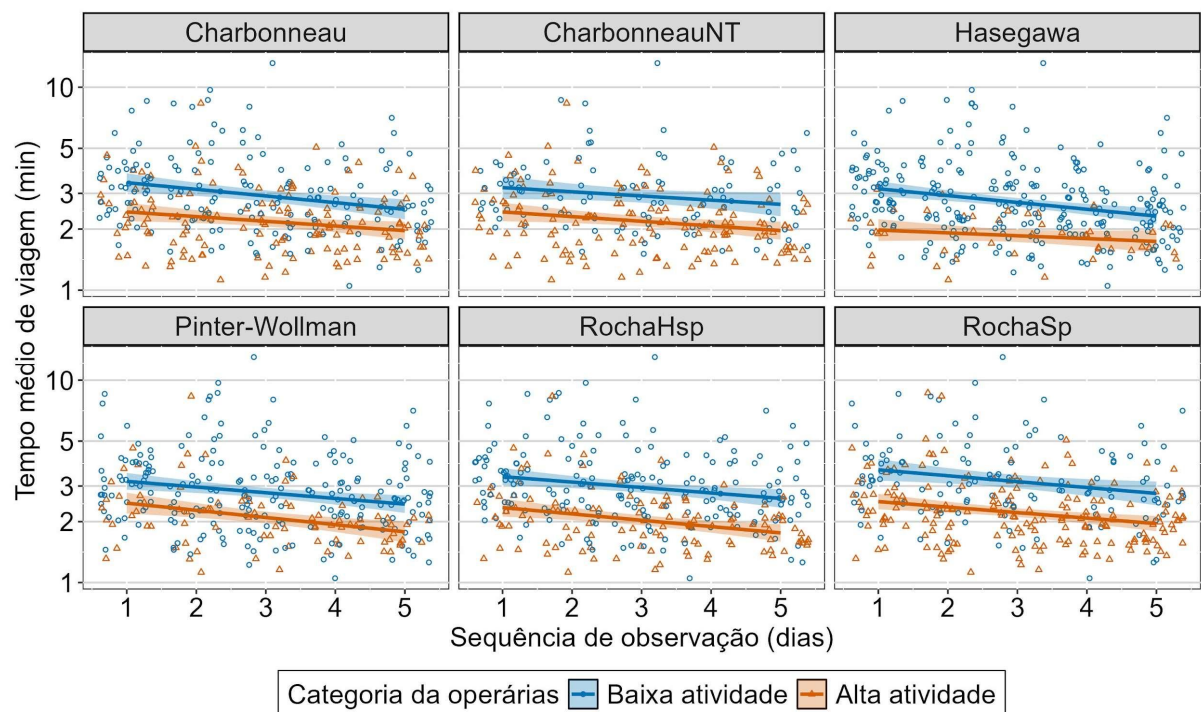


Figura 4 -Tempo médio das viagens ao longo dos cinco dias de observação de operárias de Baixa e Alta atividade de acordo com os métodos de categorização. Símbolos representam os dados brutos de cada operária de acordo com a categoria de performance (Círculo: Baixa atividade; Triângulo: Alta atividade). As linhas de regressão linear representam os dados ajustados, com inclinação e intercepto estimados pelo modelo. As faixas laterais representam o intervalo de confiança. Eixo y em escala de log10.

Discussão

Os diferentes métodos de categorização de performance promoveram diferentes resultados ao avaliar a composição da colônia e a eficiência, mas não afetam as diferenças entre prontidão para resposta ao estímulo de forrageamento e o processo de aprendizagem das operárias de Alta e Baixa atividade. Destaca-se que a inclusão das operárias Não-

transportadoras para o cálculo da *baseline* e a utilização de tempo de atividade como variáveis mensuradas foram responsáveis pelas divergências mais conspícuas entre os resultados obtidos com os diferentes métodos. Assim, argumenta-se (i) que a escolha do método de categorização pode enviesar as interpretações a respeito de como operárias com distintos níveis de performance contribuem para a realização da tarefa; (ii) sobre a necessidade de uma avaliação crítica para escolha do método de categorização a fim de assegurar a validade e a comparabilidade dos dados de acordo com o objetivo do estudo.

Os diferentes métodos de categorização determinaram a variação da composição das colônias quanto ao número de operárias de Baixa e Alta atividade. As diferenças verificadas nos métodos CharbonneauNT e RochaSp estão relacionadas com a inclusão de operárias que não realizam a tarefa no cálculo da *baseline*. Nestes métodos, todas as operárias marcadas são consideradas como potenciais forrageadoras, o que reduz o valor da *baseline* e, conseqüentemente, leva ao aumento do número de indivíduos na categoria de Alta atividade.

Outro impacto da inclusão de operárias Não-transportadoras no cálculo da *baseline* é observado no método CharbonneauNT, pois visto utilizar o tempo em atividade ao invés da frequência, o método agrupou operárias cujo tempo investido na tarefa é muito baixo no mesmo cluster das Não-transportadoras. No entanto, estas operárias realizaram transportes ($n = 1$ a 15), havendo uma sobreposição dos valores de intervalos referentes às três categorias de performance. Isso acontece porque baixos valores de tempo investido não refletem apenas a atividade, mas também a velocidade de realização da tarefa. Em outras palavras, uma operária pode apresentar baixo valor de tempo investido, mas ter realizado a tarefa várias vezes em curto tempo.

No método de CharbonneauNT, operárias de Baixa atividade que foram agrupadas na categoria Não-transportadoras estão ausentes nos bancos de dados ($n = 31$), o que diminui a amplitude de variação das de Baixa atividade e impacta o resultado das análises, justificando as variáveis preditivas comprimento do fêmur e categoria de performance não explicarem a variação da eficiência (TPI).

Já os métodos Hasegawa e Pinter-Wollman utilizam o ranqueamento das operárias a partir da frequência absoluta (Pinter-Wollman et al. 2012; Hasegawa et al., 2016) e portanto, consideram o esforço individual das operárias, o que resultou em poucos indivíduos de Alta atividade. Diferentemente, os métodos RochaHsp e RochaSp consideram a distribuição diferencial da carga de trabalho entre os membros da colônia (Rocha et al., 2014), o que aumentou o número de Alta atividade devido ao valor de *baseline* mais baixo.

Outro ponto de interesse no estudo da performance individual de operárias é verificar se a contribuição de operárias com maior atividade ou especialistas é de fato maior, ou seja, verificar se estes indivíduos são mais eficientes. No presente estudo, a eficiência individual (TPI) variou em função do tempo de deslocamento, visto que a carga foliar transportada por todas as operárias era padronizada (Toledo et al., 2024). Assim, a relação verificada entre o comprimento do fêmur e eficiência se justifica operárias com pernas mais longas permitem passadas mais longas e, portanto, são mais rápidas (Taylor et al., 1980; Sommer & Wehner, 2012). Outra forma de aumentar a eficiência é realizando mais viagens de transporte, o que é esperado para as operárias com maior atividade. Os métodos cujos resultados validaram essas premissas são Charbonneau, RochaHsp e RochaSp, visto a interação significativa entre comprimento do fêmur e categoria de performance. Observa-se que altos valores de TPI nas operárias de Baixa atividade estão relacionados ao comprimento do fêmur, que permitiu um deslocamento mais rápido. Enquanto que para as de Alta atividade, estão relacionados ao maior número de viagens.

No entanto, de acordo com os métodos CharbonneauNT, Hasegawa e Pinter-Wollman, a eficiência individual é similar entre operárias das duas categorias de performance, sugerindo que a categorização pode ter superestimado ou subestimado a contribuição das operárias nas diferentes categorias para a realização do trabalho. Assim, o aumento da eficiência está relacionado apenas com o comprimento das pernas e conseqüentemente com o tempo de deslocamento das operárias, exceto para CharbonneauNT. A eficiência similar entre categorias de performance pode levar a conclusões de que operárias com alta atividade ou especializadas não são mais eficientes (Dornhaus, 2008; McGregor et al., 2024).

Comumente designado como *delay*, o tempo de resposta ao estímulo é um fator de alta relevância e frequentemente avaliado para compreender os mecanismos de divisão de trabalho e alocação de tarefas. Ainda, o *delay* é uma medida utilizada para mensurar o traço comportamental “ousadia” (Chapman et al., 2011), característica esperada por variar em função do limiar de resposta das operárias (Modlmeier et al., 2012). Portanto, espera-se que operárias de Alta atividade apresentem menor *delay*, ou seja, respondam mais rapidamente ao estímulo (Robinson, 1987; Bonabeau & Théraulaz, 1999; Toledo et al., 2024), o que foi observado para todos os métodos.

O último ponto analisado se refere à capacidade de aprendizado, que resulta da repetição de uma mesma atividade (Ravary et al., 2007; Langridge et al., 2008). Assim, espera-se que operárias com maior atividade tenham mais “oportunidade” para aprender, o que irá refletir na redução de tempo na realização de uma tarefa. De fato, esta premissa é verificada

em todos os métodos, visto que o tempo médio de viagem reduz ao longo dos dias de observação.

Claramente, diferentes métodos podem estar superestimando o potencial das operárias de Baixa atividade ou subestimando as de Alta atividade, o que pode enviesar a interpretação dos resultados e conseqüentemente da compreensão dos mecanismos que delineiam a divisão de trabalho e alocação de tarefas. Por exemplo, estudos que investigam o efeito da mudança do ambiente social, ou seja, da composição da colônia, na alocação de tarefas, simulam o aumento do estímulo para realização da tarefa, removendo operárias de alta atividade (Pinter-Wollman et al., 2012; Ishii & Hasgeawa, 2013; Charbonneau et al., 2017; Richardson et al., 2021; McGregor et al., 2024), para as quais presume-se um baixo limiar de resposta (Beshers & Fewell 2001; Leitner et al., 2019b). Nesse contexto, tem-se um incremento na frequência de realização das tarefas pelas operárias de baixa atividade, com alto limiar de resposta, pois o estímulo relacionado a estas tarefas atinge altos níveis (Ishii & Hasgeawa, 2013; Leitner et al., 2019b; Leitner & Dornhaus, 2019). Para estes estudos é imperativo que o método de categorização garanta a remoção de todos os indivíduos com alta atividade, sendo recomendado o uso de *baselines* baixas, visto que sua permanência pode inibir o engajamento de operárias com alto limiar de resposta (baixa atividade), comprometendo testes do mecanismo do limiar de resposta, para o qual as demonstrações empíricas ainda permanecem imprecisas, embora seja o mais amplamente aceito como explicação da divisão de trabalho em formigas.

Por outro lado, métodos com *baselines* altas podem ser mais adequados em estudos de especialização. Nestes casos, sugere-se o cálculo de uma *baseline* para cada tarefa e a categorização em especialista quando a operária apresenta alta atividade em uma tarefa e baixa para a outra. Dessa forma, mantém-se a premissa de que indivíduos especialistas são aqueles com atividade proporcionalmente maior em uma das tarefas (Dornhaus, 2008; Pinter-Wollman et al., 2012) e, ao mesmo tempo, evita-se categorizar indivíduos com baixa atividade como especialistas e os de alta atividade em ambas tarefas, como generalistas. Exemplificando: operárias com performance de 80% em uma tarefa são consideradas especialistas, independente se esta porcentagem representa uma frequência de 2 ou 200 vezes nesta tarefa. Da mesma forma, 50% de atuação em cada tarefa pode representar 1 ou 100 em ambas tarefas. Na primeira situação, temos operárias com baixa e alta atividade denominadas como especialistas e na segunda situação como generalistas, e em ambos os casos, é evidente que a contribuição de trabalho das operárias é desigual.

Em suma, a escolha do método de categorização deve ser crítica e alinhada ao objetivo do estudo para garantir a validade e comparabilidade dos dados, evitando vieses que podem superestimar ou subestimar a contribuição das operárias em diferentes categorias de atividade.

Referências

- Bartoń, K. *_MuMIn: Multi-Model Inference_*. R package version 1.47.5, 2023. <<https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>>.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, v. 67, n. 1, p. 1 – 48, 2015. doi: <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beshers, S. N., Fewell, J. H. Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology*, v. 46, n. 1, p. 413-440, 2001. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.46.1.413>
- Bonabeau, E., Théraulaz, G. Role and variability of response thresholds in the regulation of division of labor in insect societies. In: Detrain C, Deneubourg JL, Pasteels JM (eds) *Information processing in social insects*. Birkhäuser, Basel, Switzerland, pp 141–163, 1999. doi.: https://doi.org/10.1007/978-3-0348-8739-7_8
- 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. <https://doi.org/10.1007/s10905-019-09729-6>
- Chapman, B. B., Thain, H., Coughlin, J., Hughes, W. O. Behavioural syndromes at multiple scales in *Myrmica* ants. *Animal Behavior*, v. 82, n. 2, p. 391–397, 2011. doi: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.05.019>
- Charbonneau, D., Dornhaus, A. 2011. Workers ‘specialized’ on inactivity: behavioral consistency of inactive workers and their role in task allocation. *Behavioral ecology and sociobiology*, v. 69, p. 1459-1472, 2011. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1958-1>
- Charbonneau, D., Poff, C., Nguyen, H., Shin, M. C., Kierstead, K., Dornhaus, A. Who are the “lazy” ants? The function of inactivity in social insects and a possible role of constraint: inactive ants are corpulent and may be young and/or selfish. *Integrative and comparative biology*, v. 57, n. 3, p. 649-667, 2017a. doi.: <https://doi.org/10.1093/icb/icx029>
- Charbonneau, D., Sasaki, T., Dornhaus, A. Who needs ‘lazy’ workers? Inactive workers act as a ‘reserve’ labor force replacing active workers, but inactive workers are not replaced when they are removed. *PloS one*, v. 12, n. 9, p. e0184074, 2017b. doi.: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184074>
- Chen, J., Zhou, Y., Lei, Y., Shi, Q., Qi, G., He, Y., Lyu, L. Role of the foraging gene in worker behavioral transition in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Pest Management Science*. v. 78, n. 7, p. 2964–2975, 2022. doi.: <https://doi.org/10.1002/ps.6921>

- Constantino, P. B., Valentinuzzi, V. S., Helene, A. F. Division of labor in work shifts by leaf-cutting ants. *Scientific Reports*, v. 11, n. 8737, 2021. doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88005-0>
- Crall, J. D., Gravish, N., Mountcastle, A. M., Kocher, S. D., Oppenheimer, R. L., Pierce, N. E., Combes, A. S. Spatial fidelity of workers predicts collective response to disturbance in a social insect. *Nature Communications*, v. 9, n. 1201, 2018. doi.: <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03561-w>
- Delignette-Muller, M. L., Dutang, C. *fitdistrplus: An R Package for Fitting Distributions*. *Journal of Statistical Software*, v. 64, n. 4, p. 1-34, 2015. doi.: <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i04>
- Dornhaus, A. Specialization does not predict individual efficiency in an ant. *PLoS biology*, v. 6, n. 11, p. e285, 2008. doi.: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060285>
- Enzmann, B. L., Nonacs, P. Age-related division of labor occurs in ants at the earliest stages of colony initiation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 75, n. 35, p. 75-35, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-021-02974-w>
- Fox, J., Weisberg, S. *An R Companion to Applied Regression*, Third edition. Sage, Thousand Oaks CA. 2019. <<https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>>
- Gordon, D. M., Dektar, K. N., Pinter-Wollman, N. Harvester ant colony variation in foraging activity and response to humidity. *PLoS ONE*, v. 8, n. 5, p. e63363, 2013. doi.: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063363>
- Gordon, D. M. Movement, encounter rate, and collective behavior in ant colonies. *Annals of the Entomological Society of America*, v. 114, n. 5, p. 541–546, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1093/aesa/saaa036>
- Hasegawa, E., Ishii, Y., Tada, K., Kobayashi, K., Yoshimura, J. Lazy workers are necessary for long-term sustainability in insect societies. *Scientific reports*, v. 6, n. 1, p. 20846, 2016 doi.: <https://doi.org/10.1038/srep20846>
- Ishii, Y., Hasegawa, E. The mechanism underlying the regulation of work-related behaviors in the monomorphic ant, *Myrmica kotokui*. *Journal of Ethology*, v. 31, p. 61–69, 2013. <https://doi.org/10.1007/s10164-012-0349-6>
- Kassambara, A. *ggpubr: 'ggplot2' Based Publication Ready Plots*. R package version 0.6.0, 2023a. <<https://CRAN.R-project.org/package=ggpubr>>.
- Kassambara, A. *rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests*. R package version 0.7.2, 2023b. <<https://CRAN.R-project.org/package=rstatix>>.
- Kohlmeier, P., Feldmeyer, B., Foitzik, S. Vitellogenin-like A-associated shifts in social cue responsiveness regulate behavioral task specialization in an ant. *Plos biology*, v. 16, n. 6, p. e2005747, 2018. doi.: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2005747>
- Kwapich, C. L., Tschinkel, W. R. Demography, demand, death, and the seasonal allocation of labor in the Florida harvester ant (*Pogonomyrmex badius*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. v. 67, p. 2011–2027, 2013. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-013-1611-9>
- Langridge, E. A., Sendova-Franks, A. B., Franks, N. R. How experienced individuals contribute to an improvement in collective performance in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 62, p. 447–456, 2008. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0472-5>

- Leitner, N., Charbonneau, D., Gronenberg, W., Dornhaus, A. Peripheral sensory organs vary among ant workers but variation does not predict division of labor. *Behavioural processes*, v. 158, p. 137-143, 2019b. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.10.016>
- Leitner, N., Dornhaus, A. Dynamic task allocation: how and why do social insect workers take on new tasks?. *Animal behaviour*, v. 158, p. 47-63, 2019a. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.09.021>
- Leitner, N., Lynch, C., Dornhaus, A. Ants in isolation: obstacles to testing worker responses to task stimuli outside of the colony context. *Insectes Sociaux*, v.. 66, p. 343–354, 2019b. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00040-019-00692-1>
- Lenth, R. *_emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means_*. R package version 1.10.0, 2024. <<https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>>.
- Li, Z., Wang, Q., Knebel, D., Veit, D., Ulrich, Y. Division of labour underlies efficient colony defence in a clonal ant. *bioRxiv*, 2024. doi: <https://doi.org/10.1101/2024.02.16.580644>
- Lüdecke, D., Patil, I., Ben-Shachar, M. S., Wiernik, B. M., Waggoner, P., Makowski, D. see: An R package for visualizing statistical models. *Journal of Open Source Software*, v. 6, n. 64, p. 3393, 2021. doi.: <https://doi.org/10.21105/joss.03393>
- McGregor, S., Uslu, F. E., Sakar, M. S., Keller, L. Targeted worker removal reveals a lack of flexibility in brood transport specialisation with no compensatory gain in efficiency. *Scientific Reports*, v. 14, n. 485, 2024. doi.: <https://doi.org/10.1038/s41598-024-55244-w>
- Modlmeier, A. P., Liebmann, J. E., Foitzik, S. Diverse societies are more productive: a lesson from ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 279, n. 1736, p. 2142-2150, 2012. doi.: <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2376>
- Morandin, C., Hietala, A., Helanterä, H. Vitellogenin and vitellogenin-like gene expression patterns in relation to caste and task in the ant *Formica fusca*. *Insectes Sociaux*, v. 66, p. 519–531, 2019. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00040-019-00725-9>
- Neuwirth, E. *_RColorBrewer: ColorBrewer Palettes_*. R package version 1.1-3, 2022. <<https://CRAN.R-project.org/package=RColorBrewer>>.
- 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. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-012-1396-2>
- Ravary, F., Lecoutey, E., Kaminski, G., Châline, N., Jaisson, P. Individual experience alone can generate lasting division of labor in ants. *Current Biology*, v. 17, n. 15, p. 1308 – 1312, 2007. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.047>
- R Core Team. *_R: A Language and Environment for Statistical Computing_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2023. <<https://www.R-project.org/>>.
- Richardson, T. O., Coti, A., Stroeymeyt, N., Keller L. Leadership – not followership – determines performance in ant teams. *Communications Biology*, v. 4, n. 535, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1038/s42003-021-02048-7>
- Richardson, T. O., Stroeymeyt, N., Crespi, A., Keller L. Two simple movement mechanisms for spatial division of labour in social insects. *Communications Biology*, v. 13, n. 6985, 2022. doi.: <https://doi.org/10.1038/s41467-022-34706-7>

- Robinson, E. J., Richardson, T. O., Sendova-Franks, A. B., Feinerman, O., Franks, N. R. Radio tagging reveals the roles of corpulence, experience and social information in ant decision making. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 63, p. 627–636, 2009. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-008-0696-z>
- Robinson, G. E. Modulation of alarm pheromone perception in the honey bee: evidence for division of labor based on hormonally regulated response thresholds. *Journal of Comparative Physiology A*, v. 160, p. 613–619, 1987. doi.: <https://doi.org/10.1007/BF00611934>
- Rocha, F. H., Lachaud, J. P., Valle-Mora, J., Pérez-Lachaud, G. Fine individual specialization and elitism among workers of the ant *Ectatomma tuberculatum* for a highly specific task: intruder removal. *Ethology*, v. 120, n. 12, p. 1185–1198, 2014. doi.: <https://doi.org/10.1111/eth.12291>
- Santos, C. M., Camargo, R. S., Caldato, N., Ramos, V. M., Forti, L. C., Lopes, J. F. S. Specialist and hyperspecialist workers of leaf-cutting ants during nest digging. *International Journal of Agriculture Innovations and Research*, v. 6, n. 6, p. 318-324, 2018.
- Ślipiński, P., Trigos-Peral, G., Maák, I., Wojciechowska, I., Witek, M. The influence of age and development temperature on the temperature-related foraging risk of *Formica cinerea* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 75, n. 107, 2021. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03029-w>
- Sommer, S., Wehner, R. Leg allometry in ants: extreme long-leggedness in thermophilic species. *Arthropod structure & development*, v. 41, n. 1, p. 71-77, 2012. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.asd.2011.08.002>
- Sumana, A., Sona, C. Key relocation leaders in an Indian queenless ant. *Behavioural processes*, v. 97, p. 84-89, 2013. doi.: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2013.03.006>
- Tanaka, Y., Hojo, M. K., Shimoji, H. Individual experience influences reconstruction of division of labour under colony disturbance in a queenless ant species. *Frontiers in Zoology*, v. 19, n. 20, 2022. doi.: <https://doi.org/10.1186/s12983-022-00466-9>
- Taylor, C. R., Heglund, N. C., McMahon, T. A., Looney, T. R. Energetic cost of generating muscular force during running: a comparison of large and small animals. *Journal of Experimental Biology*, v. 86, n. 1, p. 9–18, 1980 doi.: <https://doi.org/10.1242/jeb.86.1.9>
- Toledo, A. M. O., Zimerer, A., Lopes, J. F. Performance and efficiency in leaf transport: unveiling the task allocation puzzle in *Acromyrmex subterraneus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 78, n. 38, p. 2-12, 2024. doi.: <https://doi.org/10.1007/s00265-024-03454-7>
- Topoff, H. Polymorphism in army ants related to division of labor and colony cyclic behavior. *The American Naturalist*, v. 105, n. 946, p. 529-548, 1971. doi.: <https://doi.org/10.1086/282743>
- Traniello, J. F. A., Jayasuriya, A. K. A biologia da formiga primitiva *Aneuretus simoni* (Emery) (Formicidae: Aneuretinae) II. O etograma social e a divisão do trabalho. *Insectes Sociaux*, v. 32, p. 375–388, 1985. doi.: <https://doi.org/10.1007/BF02224015>
- Traniello, J. F. A. Caste in a primitive ant: Absence of age polyethism in *Amblyopone*. *Science*. v. 202, p. 770-772, 1978. doi.: <https://doi.org/10.1126/science.202.4369.770>

Ulrich, Y., Kawakatsu, M., Tokita, C. K., Saragosti, J., Chandra, V., Tarnita, C. E., Kronauer, D. J. C. Emergent behavioral organization in heterogeneous groups of a social insect. bioRxiv, n. 963207, 2020. doi: <https://doi.org/10.1101/2020.03.05.963207>

Van den Brand, T. `_ggh4x`: Hacks for 'ggplot2'. R package version 0.2.8, 2024. <<https://CRAN.R-project.org/package=ggh4x>>.

Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., Vaughan, D. `_dplyr`: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.1.4. 2023a. <<https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>>.

Wickham, H., Hester, J., Bryan, J. `_readr`: Read Rectangular Text Data. R package version 2.1.5, 2024. <<https://CRAN.R-project.org/package=readr>>.

Wickham, H., Pedersen, T., Seidel, D. `_scales`: Scale Functions for Visualization. R package version 1.3.0, 2023b. <<https://CRAN.R-project.org/package=scales>>

Wickham, H. `ggplot2`: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. 2016.