

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”**

**Modelagem da dinâmica populacional e interações mutualísticas em
formigas-cortadeiras e fungo simbiote**

João Vitor Mendes Ferraz de Toledo

Trabalho de conclusão de curso apresentado como parte
dos requisitos para obtenção do título de Engenheiro
Agrônomo

**Piracicaba
Ano 2024**

João Vitor Mendes Ferraz de Toledo

**Modelagem da dinâmica populacional e interações mutualísticas em formigas-
cortadeiras e fungo simbiote**

Orientador:
Prof. Dr **WESLEY AUGUSTO CONDE GODOY**

Trabalho de conclusão de curso apresentado como parte
dos requisitos para obtenção do título de Engenheiro
Agrônomo

**Piracicaba
Ano 2024**

AGRADECIMENTOS

Agradeço a minha família, especialmente a meus pais, Ana Maria Ferreira Mendes de Toledo e João José Ferraz de Toledo, pela minha formação, por me incentivar a seguir meus sonhos e pelo amor me proporcionado.

Aos meus tios, Antônio Fernando Ferreira Mendes e Maria Lucia Garcia Mendes pelo amor incondicional e o continuo incentivo.

Ao meu padrinho, Gerson Bocatto, pela grande inspiração acadêmica e pessoal.

Ao meu orientador, Prof Dr. Wesley Augusto Conde Godoy, por toda a confiança, incentivo, aprendizado, paciência e amizade.

Aos meus coorientadores Isabella Bueno e Lucas Santos Canuto, pela amizade, discussões, sugestões e orientações na execução do projeto.

Aos meus amigos do programa de Pós-graduação, Diego Martins Magalhães, Felipe Goulart Gonçalves, Fernando Ribeiro Sujimoto e Gustavo Tsujimoto Moraes Dias, pelo companheirismo, inspiração e orientação no início da minha vida acadêmica.

A Flavia Goto, João Cerignoni e Jonatas Jordão pelo apoio na coleta, criação e manutenção das colônias de formigas.

Aos meus camaradas de laboratório, Anna Mara Maciel, Diego Renne, Gustavo Rubim, Lucas Vieira, Maria de Marco, Rayana Carvalho e Victor Bon pela companhia, motivação e suporte.

A todos os docentes responsáveis pela minha formação no curso de Engenharia Agrônômica, em especial, a equipe docente do departamento de Entomologia e Acarologia.

Ao Grupo de Pesquisa e Extensão em Manejo Integrado de Pragas que permitiu expandir meus conhecimentos na área de entomologia e formação pessoal.

Aos meus amigos que tive o prazer de conhecer durante a graduação, Everton Fermino Coutinho, Felipe Favoretto Martins Salgadinho, Gabriel Corrêa Mateus Duarte, Gustavo de Angelo Luca, Isabella Signoretti de Moraes, Lorraine Binatti Durães, Luiz Felipe Zumpano e Otávio César Martins Ferreira pelas conversas, pelos trabalhos feitos em conjunto e principalmente, por tornarem as aulas mais prazerosas.

A Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pela concessão da bolsa para a execução do projeto (2023/08286-2).

"Grandes coisas
São construídas
Em uma série de
Pequenas coisas
Reunidas".

Vincent Van Gogh

SUMÁRIO

RESUMO	7
ABSTRACT	8
1 INTRODUÇÃO	9
1.1 Objetivos gerais	9
1.2 Objetivos específicos	10
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	11
2.1 Formigas-cortadeiras	11
2.2 Formigas-cortadeiras como pragas agrícolas	12
2.3 Modelagem como ferramenta para compreensão de mecanismos, processos e interações	13
3 MATERIAIS E MÉTODOS	15
3.1 Fundamentação teórica para o modelo matemático	15
3.2 Levantamento e processamento de dados da literatura para <i>Atta</i>	17
3.3 Simulações numéricas com o modelo	19
3.4 Aplicação do modelo e cálculo do ponto de inflexão.....	20
3.5 Comportamento de modelo vs Dados reais	21
3.6 Análise da normalidade de dados de Bueno <i>et al.</i> (2024)	21
4 RESULTADOS	23
4.1 Simulação numérica do modelo de Kang <i>et al.</i> (2011)	23
4.2 Simulações do crescimento populacional e ponto de inflexão em formigas e fungo	27
4.3 Comportamento do modelo <i>versus</i> dados reais e distribuição	28
5. DISCUSSÃO	31
6 CONCLUSÕES	33
ANEXOS	37

RESUMO

Modelagem da dinâmica populacional e interações mutualísticas em formigas-cortadeiras e fungo simbiote

Formigueiros são sistemas biológicos de alta complexidade em razão das interações intra e interespecíficas. Somente após a compreensão dos aspectos ecológicos do sistema, é que pode-se planejar programas eficientes de manejo baseados no MIP. A modelagem matemática e/ou computacional constitui importante ferramenta para a análise e compreensão compartimentalizada do sistema e a elaboração de previsões espaço-temporais geradas por simulações numéricas. Dessa forma, o objetivo do estudo foi de adequar um modelo matemático para formigas do gênero *Atta* utilizando um modelo já elaborado por Kang *et al.*, 2011, para o gênero *Acromyrmex*. Para tanto, se ajustou o código em linguagem R e os resultados foram expressos por simulações gráficas da variação populacional das formigas e do fungo simbiote. Os resultados encontrados mostram que o novo modelo é adequado para simular o crescimento populacional do fungo e das formigas, sobretudo na comparação entre funções curvilíneas. As trajetórias temporais encontradas têm natureza não linear e são semelhantes à descrição gráfica da função logística. O ponto de inflexão das duas curvas diferiu entre as duas espécies, ocorrendo no fungo com cerca de dezesseis semanas e nas formigas em torno de vinte e cinco semanas. A análise pós pontos de inflexão indica comportamento assintótico para o fungo. Já para as formigas não se verificou saturação da curva dentro do período de tempo analisado. Os resultados obtidos foram discutidos no contexto de taxas de variação instantânea para cada organismo, observando-se a análise de concavidade e as regras de derivação. Com base na análise feita e resultados obtidos, a conclusão geral é que a estrutura algébrica do modelo permite simulações comparativas entre *Acromyrmex* e *Atta* no que diz respeito às dinâmicas interativas. Ao comparar com dados reais de Bueno *et al.*, 2024, o modelo não se mostrou capaz de acompanhar os valores reais de *Atta*, com relação ao tipo de função estatística utilizada. O padrão de aumento temporal de peso em *A. sexdens* é, possivelmente, caracterizado por diferentes estratégias de consumo do fungo simbiote se comparado ao desempenho observado em *Acromyrmex*, ainda que haja alguma similaridade comportamental entre os grupos. Há uma provável relação entre o ganho de peso nas formigas e a dinâmica da população no tempo, razão pela qual o estudo realizado carece da realização de simulações numéricas de parâmetros do modelo, com vistas a compreender o papel do ganho de peso sobre a relação temporal simbiótica.

Palavras-chave: Dinâmica de populações, múltiplos fatores, interações interespecíficas, *Atta*, *Acromyrmex*

ABSTRACT

Modeling of population dynamics and mutualist interactions in leaf-cutting ants and symbiotic fungus

Ant colonies are highly complex biological systems due to intra and interspecific interactions. Only after understanding the main ecological aspects of the system can efficient management programs based on IPM be effectively planned. Mathematical and computational modeling is an essential tool for analyzing and compartmentalizing the system, as well as for generating spatial-temporal predictions through numerical simulations. The aim of this study was to apply a mathematical model for ants of the genus *Atta*, using a model previously developed by Kang et al. (2011) for the genus *Acromyrmex*. To this end, a code in R language was developed and adjusted, and the results were presented through graphical simulations of the population variation in both the ants and their symbiotic fungus. The results show that the new model is suitable for simulating the population growth of both the fungus and the ants, especially when comparing curvilinear functions. The temporal trajectories found were nonlinear and resembled the graphical description of the logistic function. The inflection point of the two curves differed between the two species, occurring in the fungus at approximately sixteen weeks and in the ants around twenty-five weeks. Post-inflection point analysis indicates asymptotic behavior for the fungus, whereas no curve saturation was observed for the ants within the analyzed period. The results were discussed in the context of instantaneous variation rates for each organism, considering concavity analysis and the rules of differentiation. Based on the analysis and the results obtained, the general conclusion is that the algebraic structure of the model allows for comparative simulations between *Acromyrmex* and *Atta* with regard to their interactive dynamics. However, when compared with real data from Bueno et al. (2024), the model was unable to match the actual values for *Atta*, particularly in relation to the type of statistical function used. The pattern of temporal weight gain in *A. sexdens* is likely characterized by different strategies for consuming the symbiotic fungus, as compared to the performance observed in *Acromyrmex*. However, there are behavioral similarities between the two groups. There is a probable relationship between weight gain in ants and population dynamics over time, which suggests that the study requires sensitivity analysis through numerical simulations of model parameters to better understand the role of weight gain in the symbiotic temporal relationship.

Keywords: Population dynamics, multiple factors, interspecific interactions, *Atta*, *Acromyrmex*

1 INTRODUÇÃO

Os gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, constituem os principais gêneros de formigas cortadeiras, conhecidas pelo potencial de se tornarem pragas agrícolas e florestais (Lerma *et al.*, 2012). Além da disponibilidade de alimento em vastas áreas de cultivo, práticas frequentes de adubação com compostos nitrogenados levam a um aumento do forrageio desses animais, nutriente que é fundamental para o desenvolvimento do fungo simbiote (Berish, 1986). A dificuldade em controlá-las está relacionada não apenas à organização social presente dentro das colônias, mas também, às interações entre a população de formigas e o fungo simbiote (Della Lucia, 2011).

As principais estratégias de manejo destes insetos consistem de métodos de controle químicos, físicos e culturais (Lerma *et al.*, 2012). O controle químico, principal forma utilizada pela sua praticidade, eficiência e baixo custo, se dá principalmente por formulações de iscas granuladas e nebulizadores, contudo, a baixa seletividade destes produtos acarreta diversos problemas (Boaretto; Forti, 1997). Já o controle físico e cultural, por demandar atuação no sistema de produção e/ou do uso intensivo de mão de obra, torna-se viável apenas em propriedades de pequeno porte e para colônias no estágio inicial de desenvolvimento (Montoya-Correa *et al.*, 2011).

O controle biológico vem se mostrando uma ferramenta eficiente, no entanto, particularmente para formigas, sua implementação ainda se mostra incipiente, demandando mais estudos para consolidar a estratégia. As iscas com microrganismos patogênicos (fungos como *Meharhizium* e *Beauveria*), (Lerma *et al.*, 2012) apresentam boa eficiência em laboratório, porém, para uso em campo carecem de investigações mais detalhadas, sobretudo no que diz respeito à aplicação (Boaretto; Forti, 1997).

Dessa forma, se torna fundamental a expansão do conhecimento científico sobre estes insetos. Para tal, o uso de ferramentas computacionais e modelos matemáticos, tem bom potencial sobretudo no que diz respeito à compreensão da dinâmica do inseto em relação à parametrização dos modelos (Moral & Godoy 2023). Modelos matemáticos podem ser vistos como caricaturas de sistemas e que, portanto, permitem simplificar processos biológicos e assim estudar interações mais profundamente, com gradual inserção de complexidades inerentes do sistema (Saltelli *et al.*, 2020).

1.1 Objetivos gerais

Compreender o formalismo matemático e a estruturação algorítmica computacional de um modelo de crescimento do volume do fungo em conjunto com o crescimento populacional

de operárias, proposto inicialmente para investigar a dinâmica de colônias de formigas do gênero *Acromyrmex* e posteriormente de *Atta*.

1.2 Objetivos específicos

- Conhecer a estrutura matemática e computacional do modelo desenvolvido na pesquisa de Kang *et al.*, (2011) testando algoritmos computacionais para analisar pontos de inflexão das curvas de crescimento do fungo simbiote e das formigas em um software de manipulação algébrica, comparando os gêneros *Acromyrmex* e *Atta*.
- Adaptar e aplicar o modelo acima mencionado aos dados já existentes de desenvolvimento de fungo simbiote, obtidos por Bueno *et al.*, 2024.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

A presente revisão bibliográfica busca fornecer ao leitor um panorama básico do assunto tratado no presente estudo, fornecendo assim os pontos principais para a discussão de resultados no contexto de modelagem de colônias de formigas cortadeiras, enfatizando a relação estrutural para modelar populações de formigas e fungo simbiote. Não foi nosso intuito revisar o assunto na sua maior amplitude e sim no contexto restrito ao tema do presente trabalho.

2.1 Formigas-cortadeiras

Mais de 80% das espécies de eucariotos descritas mundialmente são invertebrados (Brusca; Moore; Shuster, 2018). Destes, 75% são insetos, distribuídos em 30 ordens e as formigas, abelhas e vespas integram a ordem Hymenoptera (Zhang, 2011). Apesar de não ser o grupo taxonômico mais diverso, em comparação com as famílias da ordem Coleoptera, a família Formicidae apresenta alta diversidade e abundância. Estima-se que o número total de formigas no planeta seja de 20×10^{15} . Esse valor corresponde a 12 megatons de carbono, que representa aproximadamente 20% da biomassa humana (Schultheiss *et al.*, 2022).

Por se tratar de um país continental, o Brasil apresenta uma grande variedade e densidade de formigas, reflexo da diversidade e complexidade de biomas (Schultheiss *et al.*, 2022). Esses ambientes, são caracterizados pela seleção de indivíduos especializados, como é o caso das formigas cultivadoras de fungo simbiote (Branstetter *et al.*, 2023). No entanto, somente 27 milhões de anos atrás é que as interações simbióticas se tornaram obrigatórias, devido à expansão de habitats mais secos pela América do Sul, o que acarretou na seleção das formigas-cortadeiras (Schultz *et al.*, 2024).

Exclusivas do novo mundo, as formigas cultivadoras de fungos fazem parte de um grupo monofilético de aproximadamente 230 espécies já descritas (Mehdiabadi; Schultz, 2009). A principal característica dessas espécies é a eussocialidade e a relação simbiótica com cultivares de fungo (Agaricaceae: Leucocoprineae e Pterulaceae: Pterula) (Hervey; Rogerson; Leong, 1977), que servem como alimento as formigas, que por sua vez fornecem proteção, propagação e nutrição ao fungo (Weber, 1972).

Assim como na agricultura humana, a utilização de insumos para nutrição do cultivar é essencial e com as formigas não é diferente. A partir disso, é possível separar as formigas cultivadoras de fungo em dois grupos, aquele que nutre fungo com flores, frutos e corpos de insetos, chamados de gêneros de categoria inferior (Mehdiabadi; Schultz, 2009), e gêneros de

categoria superior, composto pelas formigas-cortadeiras, que alimentam o fungo com substrato vegetal fresco (gênero *Atta* e *Acromyrmex*) (Schultz; Brady, 2008).

As formigas-cortadeiras são organismos chave para o ecossistema neotropical, de tal forma que são denominadas de engenheiras de ecossistema (Folgarait, 1998). Isso significa que diretamente ou indiretamente são responsáveis por disponibilizar recursos para outras espécies através da alteração de estado biótico e abiótico de recursos (Jones; Lawton; Shachak, 1994). As principais formas pelas quais as formigas-cortadeiras atuam positivamente no ambiente são: aumento da concentração de macronutrientes, melhora na estrutura física do solo (Sternberg *et al.*, 2007) e dispersão de sementes (Oliveira *et al.*, 1995).

2.2 Formigas-cortadeiras como pragas agrícolas

Apesar dos serviços ecológicos exercidos por esses insetos, formigas cortadeiras podem se tornar pragas chave de diversas culturas, tanto florestais quanto agrícolas, dependendo da abundância de formigueiros e da homogeneidade vegetal, sobretudo a existência de grandes monocultivos. Em sistemas agrícolas, o uso de fertilizantes e corretores de solo podem levar ao aumento de ataque das formigas-cortadeiras, como é o caso do nitrogênio do e fósforo em folhas (Berish, 1986). Outro fator que pode promover a propagação de formigas para áreas de cultivo é o espaço plano. Sem obstáculos, rainhas conseguem completar o voo nupcial facilmente e fundar novos ninhos (Vasconcelos; Cherrett, 1997).

As principais culturas agrícolas atacadas pelas formigas cortadeiras são: algodão (*Gossypium hirsutum* L.), café (*Coffea arábica* L.), cacau (*Theobroma cacao* L.), citros (*Citrus* spp.), mandioca (*Manihot esculenta*) e milho (*Zea mays* L.) (Lerma *et al.*, 2012). Apesar de não ser uma praga principal da cultura, as perdas de cana de açúcar (*Saccharum* spp.) podem chegar a 3 toneladas/ha em uma densidade de ninhos de 0.5 por hectare (Della Lucia, 2003). Já em espécies florestais os danos podem variar, mas os principais danos ocorrem no período em que as mudas estão recém implantadas (< 6 meses) e o dano pode causar redução de 32% de tamanho, 25% de redução de circunferência e 60% de perda de rendimento da madeira (Della Lucia, 2003). Apesar das formigas não exibirem problemas somente em eucalipto, a exploração cultura por formigas vem ganhando atenção cada vez maior pelo impacto econômico dos danos gerados (Della Lucia, 2003).

Para a prevenção de danos, é necessário o controle nos ninhos, ação difícil de ser realizada. Por se tratarem de insetos eussociais, realizam divisão de tarefas, apresentam

sobreposição de gerações e tem cuidado da prole (Wilson, 1971). Essas características permitem que explorem de forma mais eficiente os recursos do ambiente, principalmente alimento, que é fornecido ao fungo em suas câmaras subterrâneas (Martin; Weber, 1969). O fungo apresenta inúmeras barreiras de defesas químicas, como exsudatos e outros organismos associados que o protegem de infecção e outras doenças (Craven *et al.* 1970). As formigas também apresentam grande número de glândulas com função asséptica, garantindo proteção à colônia e também à sua fonte de alimento (Hölldobler; Wilson, 1990).

Outro fator importante no controle destas formigas é o comportamento envolvido em suas interações. A comunicação química é fundamental a esses animais e esse mecanismo permite uma troca de informação rápida e eficiente na colônia (Marinho *et al.*, 2006). Além da interação entre indivíduos, a experiência individual no forrageio pode ser de extrema importância, através do aprendizado e eventuais respostas comportamentais, os insetos podem rejeitar uma fonte alimentar com substâncias nocivas (Fowler *et al.*, 1991).

As principais estratégias de controle em formigas cortadeiras consistem de controles químico, físico e cultural (Lerma *et al.*, 2012). O controle químico se dá principalmente por formulações de iscas granulares e nebulizadores, contudo, o emprego destes produtos sistematicamente traz problemas devido à baixa seletividade dos produtos (Boaretto; Forti, 1997). Já o controle físico e cultural, por demandar atuação no sistema de produção e/ou do uso intensivo da mão de obra, torna-se viável apenas em propriedades de pequeno porte e colônias no estágio inicial de desenvolvimento (Montoya-Correa *et al.*, 2011). Apesar do controle biológico com iscas com microrganismos patogênicos (fungos como *Meharhizium* e *Beauveria*) (Lerma *et al.*, 2012) apresentar boa eficiência em laboratório, a aplicação em campo não tem trazido resultados plenamente satisfatórios (Boaretto; Forti, 1997).

2.3 Modelagem como ferramenta para compreensão de mecanismos, processos e interações

Para melhor compreensão de sistemas dinâmicos biológicos, o uso de modelos matemáticos tem recebido crescente atenção nos últimos anos. Particularmente no contexto de interface entre teoria e experimentação vem demonstrando grande potencial, já que permite a abstração de sistemas complexos, facilitando a compreensão de mecanismos, processos e interações (Saltelli *et al.*, 2020). Esta ferramenta permite ilustrar como um sistema se comporta mediante sua parametrização, e, se de interesse, predizer o que pode vir, em caso de modelos preditivos (Murray, 2002).

A modelagem da interação entre as formigas e o fungo, pode, à princípio, inspirar-se em pressupostos de um modelo baseado inicialmente na relação “presa-predador”, (Hassell, 1978). Um tipo de modelo que inclui dois componentes principais, como as populações crescem e como interagem. Dessa forma, pode-se obter duas respostas ao consumo de recursos, a resposta funcional, que é definida pela relação da densidade da presa e o consumo do predador e a resposta numérica, definida pela conversão da população de presa em predadores pelo consumo (Evans *et al.*, 2013). Particularmente no caso do presente estudo, o fungo faria o papel de presa e as formigas de predador.

Entretanto, para a aplicabilidade dessa abordagem em formigas cortadeiras e interações com o fungo simbiote, algumas modificações algébricas são necessárias, como proposto por Holland e DeAngelis, 2010 e Kang *et al.*, 2011, levando assim a um modelo mutualístico. Neste caso, o consumo de uma espécie pela outra pode levar a um crescimento equilibrado para ambas, dependendo da força da interação, mais particularmente do grau de consumo de “presa” pela espécie que dela se alimenta (Holland; DeAngelis, 2010).

Dessa forma, o estudo com modelagem populacional permite a visualização conjunta da variação da população do fungo e do desenvolvimento da colônia de formigas, possibilitando compreender como ocorre a dinâmica interativa dos organismos.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Fundamentação teórica para o modelo matemático

O modelo desenvolvido por Kang *et al.* (2011) consistiu de equações diferenciais propostas para investigar a dinâmica populacional de formigas e fungo simbionte. As equações podem ser respectivamente escritas como:

$$\frac{dA}{dt} = (r_a F - d_a A)A \quad e$$

$$\frac{dF}{dt} = \left(\frac{r_f p^2 q (1-q) A^2}{b + p^2 q (1-q) A^2} - d_f F - r_a c A \right) F,$$

Onde, $A(t)$ é a biomassa total de formigas, incluindo trabalhadoras, larvas, pupas e ovos no tempo t , pA ($0 < p < 1$) é a biomassa de trabalhadoras e $(1-p)A$ é a biomassa das formigas restantes. Já $F(t)$ representa o total de biomassa do fungo no tempo t . As suposições ecológicas de Kang *et al.* (2011) na interação entre trabalhadoras e fungo nos estágios iniciais da colônia foram:

A1: Cada trabalhadora tem uma razão fixa da energia gasta dentro e fora da colônia, que é $q/(1-q)$. Essa suposição é equivalente a situação em que trabalhadoras com uma população de qpA ($0 < q < 1$) coletam folhas, e o restante $(1-q)pA$ determina o cuidado com jardim de fungos, rainha e larvas.

A2: A população de formigas aumenta conforme a rainha, larvas e formigas adultas se alimentam do fungo. Dessa forma, assumiu-se que a resposta funcional das formigas segue o padrão Holling tipo I. Dessa forma, a biomassa de fungo F é multiplicada pelo número constante r_a . Além disso, assume-se também que as formigas são dependentes da densidade de mortes devido ao consumo de energia através do forrageio de folhas, cuidados das larvas, jardim de fungos e os outros estágios do ciclo de vida que modificam o crescimento da população através da limitação da densidade populacional. (Holland; DeAngelis, 2010). Portanto, a dinâmica da população de formigas pode ser formalmente descrita pela equação (1) como:

$$\frac{dA}{dt} = (r_a F - d_a A)A \quad (1).$$

Dessa forma, r_a é o parâmetro que estima a frequência de crescimento máximo das formigas e d_a é a frequência de morte das formigas.

A3: O mutualismo das formigas-cortadeiras é único porque as trabalhadoras realizam atividades específicas para manter o fungo. A população do fungo aumenta somente se:

houver qpA trabalhadoras trazendo folhas e processando para o jardim de fungos; houver $(1-q)pA$ trabalhadoras cuidando do fungo e se existirem fungos F saudáveis nos jardins. Dessa forma, o crescimento do fungo é um produto de duas atividades realizadas pelas trabalhadoras que pode ser representado pelo seguinte diagrama:

$$\begin{aligned} & q p A = \text{Energia das trabalhadoras coletando e processando folhas} \\ & + (1 - q)pA = \text{Energia de novas trabalhadoras cuidando do fungo} \\ & + F \rightarrow F + \text{fungos novos} \end{aligned}$$

Aplicando o conceito de resposta cinética funcional (REAL, 1977), podemos assumir que a resposta numérica do fungo em relação as formigas é uma função Holling tipo III, escrita como:

$$\frac{p^2 q (1 - q) A^2}{b + p^2 q (1 - q) A^2}$$

Onde, b é a constante da saturação média. A população do fungo diminui conforme ocorre o consumo das formigas e sua mortalidade natural. Assume-se que o fungo sofre de mortalidade dependente da densidade devido a sua própria limitação (Holland; DeAngelis, 2010). Assim, a dinâmica da população do fungo pode ser formalmente descrita pela equação (2) como:

$$\frac{dF}{dt} = \left(\frac{r_f p^2 q (1 - q) A^2}{b + p^2 q (1 - q) A^2} - d_f F - r_a c A \right) F \quad (2).$$

A fim de simplificar as equações utilizadas, se optou por fazer o uso da divisão de trabalho (α) diretamente. Assim, inserindo a equação 3 na equação 2, chega-se à equação 4.

$$\alpha = p^2 q (1 - q) \quad (3),$$

$$\frac{dF}{dt} = \left(\frac{r_f \alpha A^2}{b + \alpha A^2} - d_f F - r_a c A \right) F \quad (4),$$

onde, r_f é a taxa de crescimento do fungo; c é a taxa de conversão de fungo em formigas e d_f é a taxa de mortalidade do fungo. A tabela 1 apresenta a lista de parâmetros biológicos.

Dessa forma, tanto a equação 1, de crescimento populacional de formigas, quanto a equação 4, de crescimento populacional do fungo, ambas em gramas de biomassa, foram simuladas pela construção de um código (ver anexo A) em linguagem R. Os pacotes

utilizados foram deSolve, responsável por resolver numericamente as equações e o ggplot2 para gerar os gráficos de crescimento populacional.

3.2 Levantamento e processamento de dados da literatura para *Atta*

Para a utilização dos valores dos parâmetros do modelo de Kang *et al.* (2011) aplicado ao contexto de *Atta*, foi realizada a pesquisa em bases de dados de acesso aberto (Google acadêmico e Web of Science). A tabela 1 sintetiza os parâmetros e as suas respectivas fontes na qual a informação foi encontrada. As fontes que tiveram seus dados utilizados estão com * e a forma na qual foram utilizados é explicada a seguir.

Tabela 1 – Lista dos parâmetros para *Atta* com seu respectivo significado biológico, fonte de origem e valor

Parâmetros	Significado biológico	Origem do dado	Valor
r_a	Taxa de crescimento máximo de formigas	Camargo <i>et al.</i> (2008)*	0.219
r_f	Taxa de crescimento máximo do fungo	Bueno <i>et al.</i> (2024)*	0.368
c	Taxa de conversão entre fungos e formigas	Kang <i>et al.</i> (2011)	0.0045
d_a	Taxa de mortalidade de formigas	Lacerda <i>et al.</i> (2009)*	0.1585
d_f	Taxa de mortalidade do fungo	Kang <i>et al.</i> (2011)	0.2
p	Proporção de formigas que são trabalhadoras	Wilson. (1983)*	0.4
q	Proporção de trabalhadoras que cuidam do fungo	Wilson. (1983)*	0.6
b	Constante de saturação média	Kang <i>et al.</i> (2011)	0.002
a	Divisão de trabalho	Wilson. (1983)*	0.24
A	Biomassa inicial de formigas	Bueno <i>et al.</i> (2024)*	0.05
F	Biomassa inicial do fungo	Bueno <i>et al.</i> (2024)*	0.3

Para a determinação da taxa de crescimento máximo de formigas (r_a) foram utilizados dados da variação do número de operárias pequenas e médias obtidos por Camargo *et al.* (2008). Os tamanhos, pequeno e médio, foram escolhidos porque melhor representam a população de formigas que seriam encontradas em uma colônia real, com o mesmo tempo de vida que a simulada pelo modelo. A taxa foi mensurada através da média entre as variações.

Uma das etapas do estudo foi verificar a pertinência do uso de dados de Bueno *et al.* (2024) no modelo. Para tanto, foi preciso converter os dados de volume de fungo e número de formigas para gramas de fungo e gramas de formigas. Para tanto, se utilizou a equação desenvolvida no próprio estudo de Bueno *et al.* (2024) para transformar o volume de fungo, de cm^3 , para massa, em gramas úmidas. Dessa forma, com a diferença de gramas do fungo entre as semanas, foi possível obter a taxa de crescimento máximo do fungo (r_f). Já para converter os dados de número de formigas em gramas, 10 indivíduos foram separados, com tamanho cefálico entre 1,4 a 2,2 mm, de 10 colônias diferentes e pesados. Para pesagem, foi utilizada a média de indivíduos separados e identificado o valor respectivo de uma formiga. Assim, indivíduos, foram escolhidos aleatoriamente do jardim de fungos para a medição do tamanho cefálico com régua milimetrada, respeitando sempre a faixa de valores cefálicos já mencionada. Partindo de valores semanais de biomassa inicial de formigas (A) e biomassa inicial do fungo (F), foi escolhida a semana sete, por ser a primeira semana que apresentava os dois conjuntos de dados simultaneamente.

A taxa de mortalidade de formigas (d_a) foi obtida através da média das variações das mortalidades em experimentos realizados por Lacerda *et al.* (2009). Foram utilizados somente os tratamentos de colônias alimentadas apenas com folhas, sem a presença do lixo da colônia.

A divisão de trabalho (α), foi estimada com base na tabela de tamanho mandibular de formigas de Wilson (1983). A estimativa da proporção de formigas que trabalham diretamente no fungo (q) e que não trabalham (p), se deu pela escolha de colônias com indivíduos de tamanho cefálico entre 0.6 à 1.8 mm. A faixa entre 0.6 á 1 mm representa formigas que trabalham diretamente com o fungo, conhecidas como jardineiras, (q) e a faixa 1.2 até 1.8 representa as que não trabalham no fungo, denominadas generalistas, (p). A fim de se permitir variação natural nos dados, foi realizada a média da frequência de operárias por tamanho cefálico entre as repetições e o cálculo da divisão de trabalho (α) foi feito utilizando a formula apresentada no item 3.1.

3.3 Simulações numéricas com o modelo

Para averiguar o comportamento do modelo de Kang *et al.* (2011), se utilizou de simulações numéricas por meio de manipulação algébrica computacional. Nesse sentido, sete cenários distintos foram criados, descritos como: padrão, em que não se teve variáveis alteradas, cenário com divisão de trabalho máxima (α), mortalidade máxima de formigas (d_a), mortalidade máxima do fungo (d_f), taxa de conversão entre fungo e formiga (c) elevada, crescimento máximo do fungo (r_f) e crescimento máximo de formigas (r_a). Os valores e seus limites foram determinados no próprio trabalho de Kang *et al.* (2011) e as simulações executadas no RStudio. Os cenários denominados “máximo” refere-se aos que atingiram o limite comportado pelo modelo, já aquele com “elevado” ainda não.

A tabela 2 ilustra as variáveis e seus respectivos parâmetros para cada simulação, os valores em negrito e com asterisco são aqueles alterados em relação a simulação padrão. A Tabela 3 ilustra a faixa de valores existentes de cada variável no modelo.

Tabela 2 – Lista das simulações e os valores adotados para cada parâmetro em cada simulação

Parâmetros	Simulação Padrão	Divisão de trabalho máxima	Mortalidade máxima de formigas	Mortalidade máxima de fungo	Taxa de conversão fungo e Formiga elevada	Crescimento máximo do fungo	Crescimento máximo de formiga
r_a	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.3*
r_f	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	1*	0.7
c	0.0045	0.0045	0.0045	0.0045	0.5*	0.0045	0.0045
d_a	0.1	0.1	1*	0.1	0.1	0.1	0.1
d_f	0.2	0.2	0.2	0.7*	0.2	0.2	0.2
b	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002
a	0.2	0.25*	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
A	0.05	0.05	0.05	0.05	5*	0.05	0.05
F	0.3	0.3	0.3	0.3	10*	0.3	0.3

Tabela 3– Lista dos parâmetros e a respectiva faixa de valores limites existentes no modelo

Parâmetros	Faixa de valores para cada parâmetro
r_a	$0.05 < X < 0.3$
r_f	$0.01 < X < 1.0$
c	$0.001 < X < 10$
d_a	$0.001 < X < 1$
d_f	$0.001 < X < 1$
b	$0.001 < X < 10$
a	$0 < X < 0.25$
A	$0.001 < X < 0.1$
F	$0.001 < X < 1$

3.4 Aplicação do modelo e cálculo do ponto de inflexão

A aplicação do modelo ocorreu através da utilização dos dados coletados da literatura, do desenvolvimento das colônias do gênero *Atta* (Bueno *et al.*, 2024) combinados o modelo adaptado de Holland e DeAngelis, 2010 por Kang *et al.*, 2011. Os resultados foram obtidos com a construção de algoritmos computacionais em linguagem R, a princípio reproduzindo os resultados de Kang *et al* (2011) e seguidamente utilizando os dados coletados na literatura. Os valores utilizados para *Atta* estão na tabela 1.

O ponto de inflexão de ambas as curvas populacionais, de formigas e do fungo simbiote, foi estimado para que se obtivesse o valor da constante de meia saturação, ou seja, para caracterizar o instante em que o crescimento populacional inverte sua aceleração, deixando o padrão de crescimento exponencial para assumir um crescimento assintótico suavizado. O ponto de inflexão foi calculado através da obtenção da segunda derivada das equações, marcando o exato ponto tangenciado na curva para alterar sua concavidade. A relação do ponto de inflexão com a derivada vem da necessidade de estimar a variação do crescimento em algum ponto específico da curva (derivada), já que trata-se de trajetória não-linear, portanto, sujeita a diferentes derivadas à medida que a curva se desenvolve no tempo. No caso, o ponto de interesse neste estudo é o exato instante em que o crescimento deixa de

ser expressivo para perder força através de movimentação assintótica. A derivada é na verdade obtida a partir de um pequeno intervalo infinitesimal, dado por uma reta tangente na curva desejada, capaz de expressar a mínima variação possível para que o ponto de inflexão possa ser calculado. De certa forma, o ponto de inflexão poderia ser visto como a velocidade instantânea calculada em algum ponto específico da curva. Os cálculos da segunda derivada foram feitos empregando o pacote `numDeriv`, utilizando RStudio (ver anexo B).

3.5 Comportamento de modelo vs Dados reais

As equações dinâmicas também receberam valores de parâmetros a partir de estimativas obtidas com os dados utilizados, apresentados na tabela 4, oriundos de Bueno *et al.* (2024). O valor da semana nove foi utilizado como valor inicial nas simulações do programa e as demais semanas, treze e dezessete, serviram para as comparações.

Tabela 4. Relação de semana e peso em gramas de biomassa de formiga e fungo

	Semana 9	Semana 13	Semana 17
Peso de formiga (g)	3.64	2.67	5.25
Peso de fungo (g)	4.907	6.1218	10.566

3.6 Análise da normalidade de dados de Bueno *et al.* (2024)

Os dados que serviram para uso no modelo foram também analisados estatisticamente. Inicialmente foi aplicado o teste de Shapiro-Wilk para analisar a propensão dos dados à distribuição normal. Dada a ausência de normalidade dos dados, funções não lineares descritas por modelos aditivos generalizados (GAM) foram utilizadas para que se conhecesse a natureza da função matemática capaz de capturar a essência não linear dos dados.

4 RESULTADOS

4.1 Simulação numérica do modelo de Kang *et al.* (2011)

As simulações numéricas geradas por manipulação algébrica são apresentadas nas figuras 1-7 e através delas é possível avaliar aspectos importantes do comportamento dinâmico do modelo. No cenário com maior divisão de trabalho (c), o fungo apresenta um crescimento caracterizado por curvas assintóticas (Fig. 2). As formigas apresentam também um aumento similar ao do fungo, porém no espaço paramétrico analisado não exibem a assíntota visível para o fungo (Fig. 2).

Em ambos os tratamentos com alta taxa de mortalidade, seja no cenário de alta mortalidade de formigas (d_a) ou alta mortalidade de fungo (d_f), houve efeito negativo no desenvolvimento de ambas as populações (Fig. 3). No caso de alta mortalidade do fungo (d_f), as populações mal chegaram a 1g de biomassa (Fig. 4). Esse resultado difere da simulação com alta mortalidade de formigas (d_a), cenário em que o fungo conseguiu se desenvolver relativamente bem, atingindo 1,5g na semana 50 (Figs. 3 e 4).

No cenário com alta conversão de fungo em formiga (c) foi necessário simular partindo dos aumentos do tamanho das populações iniciais, caso o contrário, as populações atingiriam 0. As populações de formiga e fungo iniciaram a trajetória decrescendo a biomassa, mas com aumento subsequente para o fungo (Fig. 5) por volta do dia 15, com repercussão sobre a população de formiga (Fig. 5).

No cenário com alto crescimento do fungo (r_f) e das formigas (r_a), a biomassa de ambos exibiu crescimento sigmoide similar à curva logística, contudo a população de fungo sempre situada em patamar acima da população de formiga (Fig. 6). Já para o crescimento máximo de formigas as trajetórias iniciam-se como descritas na figura 6, porém, após 12 semanas uma inversão no posicionamento das curvas pode ser observada, indicando um crescimento superior para formigas em relação ao fungo (Fig. 7).

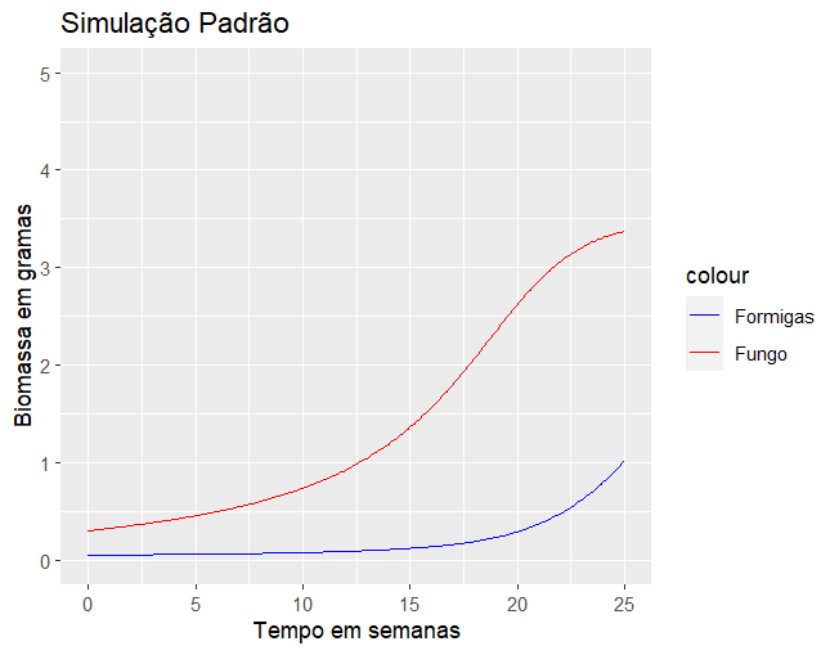


Figura 1. Comportamento dinâmico das equações em um cenário inicial. A linha vermelha representa a biomassa em gramas do fungo simbiote, já a linha azul representa a biomassa de formigas.

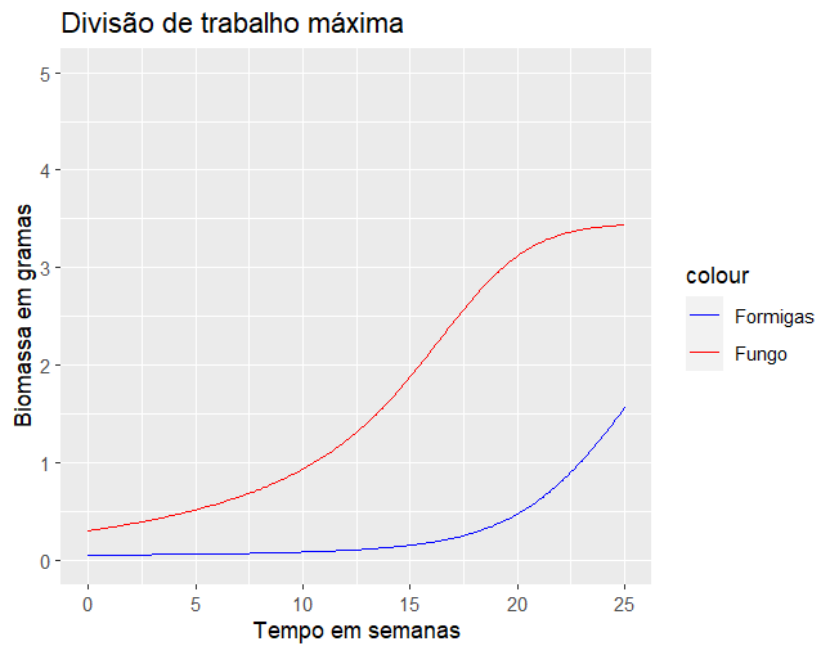


Figura 2. Comportamento dinâmico das equações com a máxima divisão de trabalho (α). A linha vermelha representa a biomassa em gramas do fungo simbiote, já a linha azul representa a biomassa de formigas.

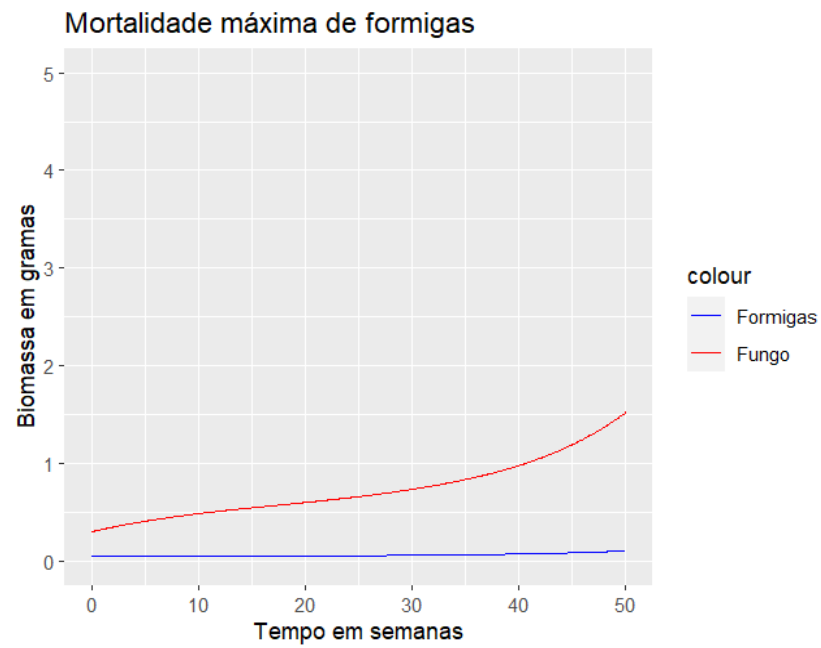


Figura 3. Comportamento dinâmico das equações com a taxa máxima de morte de formigas (d_a). A linha vermelha representa a biomassa em gramas do fungo simbiote, já a linha azul representa a biomassa de formigas.

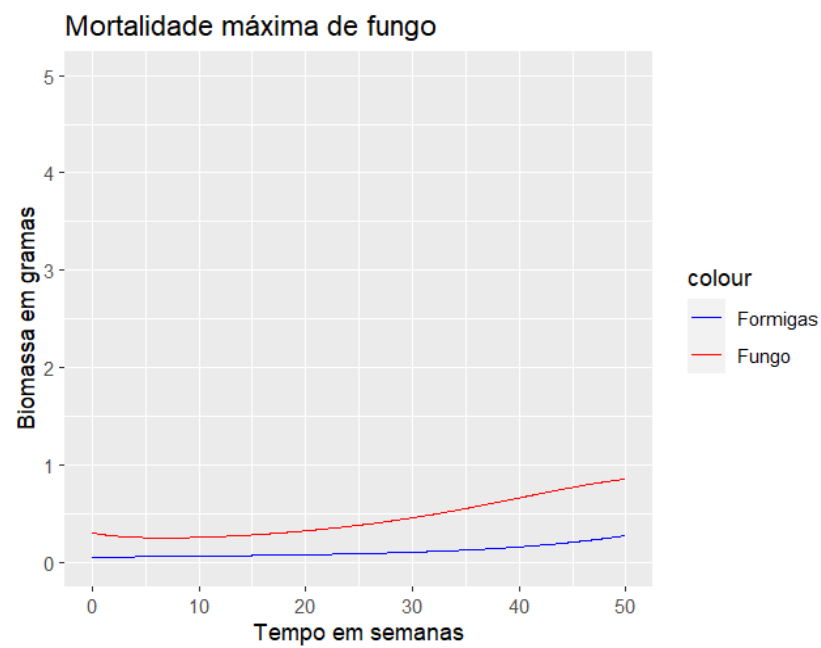


Figura 4. Comportamento dinâmico das equações com a taxa máxima de morte do fungo (d_f). A linha vermelha representa a biomassa em gramas do fungo simbiote, já a linha azul representa a biomassa de formigas.

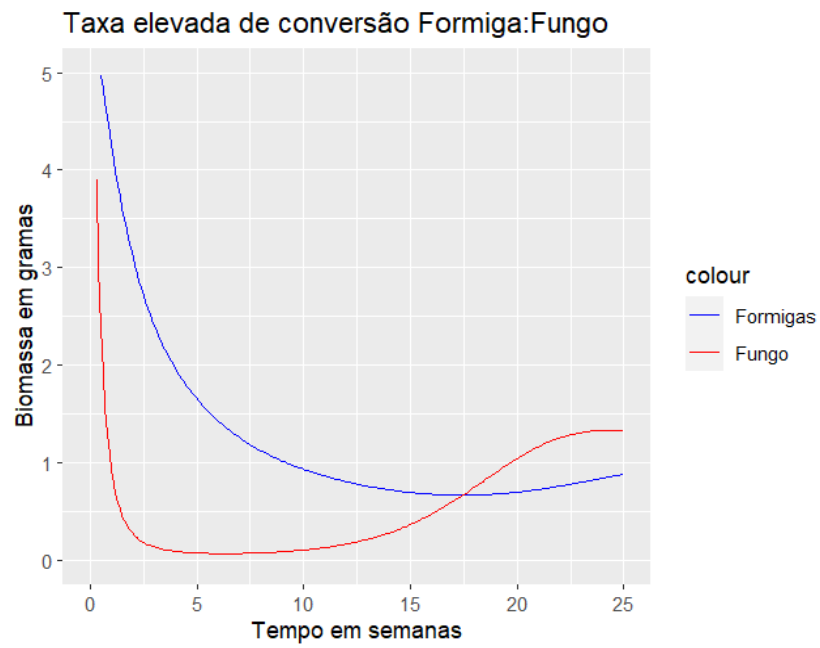


Figura 5. Comportamento dinâmico das equações com uma taxa elevada de conversão entre fungo e formiga (c). A linha vermelha representa a biomassa em gramas do fungo simbiote, já a linha azul representa a biomassa de formigas.

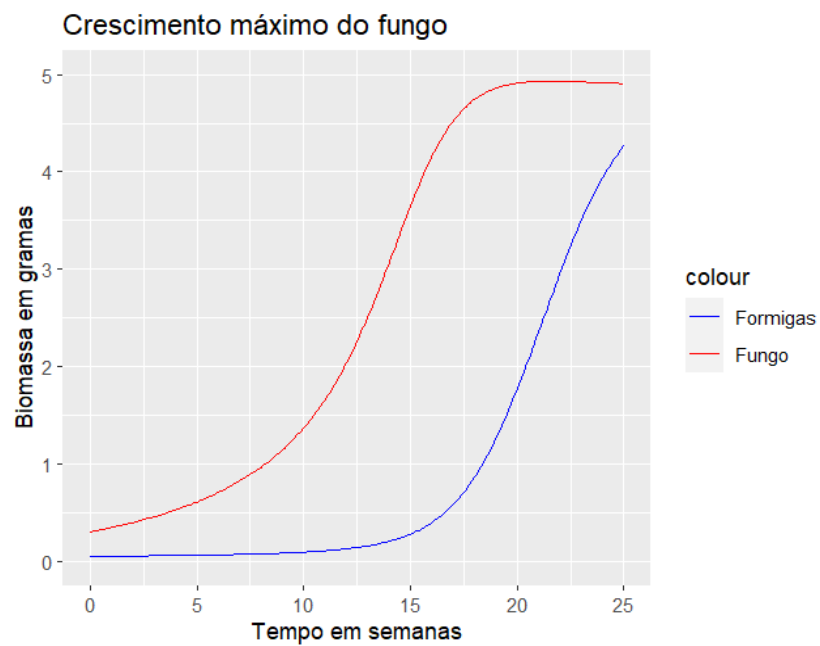


Figura 6. Comportamento dinâmico das equações com uma taxa de crescimento máximo do fungo (r_f). A linha vermelha representa a biomassa em gramas do fungo simbiote, já a linha azul representa a biomassa de formigas.

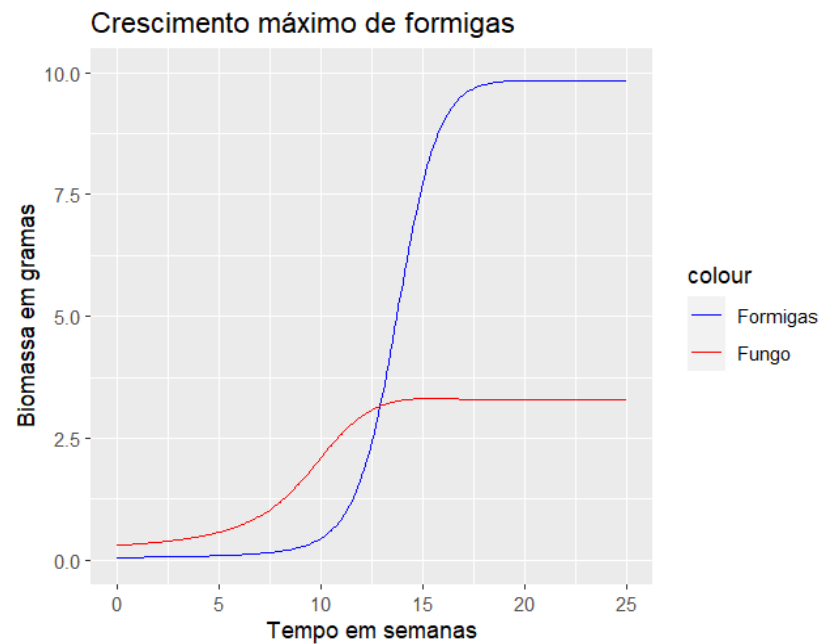


Figura 7. Comportamento dinâmico das equações com uma taxa elevada de crescimento de formigas(r_a). A linha vermelha representa a biomassa em gramas do fungo simbionte, já a linha azul representa a biomassa de formigas.

4.2 Simulações do crescimento populacional e ponto de inflexão em formigas e fungo

O resultado encontrado mostra que o novo modelo é adequado para simular o crescimento populacional de ambos os organismos, sobretudo na comparação entre funções curvilíneas. As trajetórias temporais encontradas têm natureza não linear e são semelhantes à descrição gráfica da função logística.

Na simulação com dados de Kang *et al.* (2011), as formigas apresentaram um crescimento sigmoide assintótico, enquanto que o fungo, manteve-se crescendo, porém, não atingiu a saturação dentro do intervalo analisado. Os pontos de inflexão das curvas diferiam em nove semanas, assim, o ponto do fungo ocorreu na semana dezoito e o ponto de saturação das formigas ocorreu na semana vinte e sete (Fig. 8).

Para os dados de *Atta* obtidos neste estudo, figura 9, ambas as espécies apresentaram crescimento sigmoide assintótico. A população do fungo manteve-se a maior parte do tempo com valores mais elevados que as formigas. Porém, a partir de cerca de 23 semanas os tamanhos populacionais inverteram-se, tendo a população de formigas o maior tamanho (Fig. 9). O ponto de inflexão das duas curvas diferiu temporalmente entre as duas espécies, ocorrendo no fungo com cerca de quinze semanas e nas formigas em torno de vinte e uma semanas. A análise pós pontos de inflexão indica comportamento assintótico para o fungo ligeira tendência à assíntota para formigas (Fig. 9).

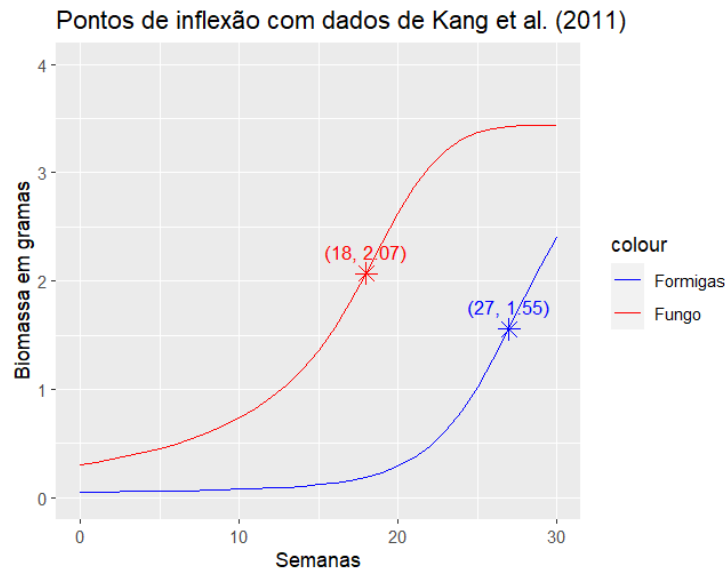


Figura 8. Comportamento dinâmico das equações com dados de Kang *et al.*, (2011). A linha vermelha representa a biomassa em gramas do fungo simbiote, já a linha azul representa a biomassa de formigas. A região demarcada com asterisco em cada uma das curvas é o ponto de inflexão, momento em que a curva altera sua concavidade. O primeiro valor entre parênteses representa as semanas e o segundo biomassa em gramas.

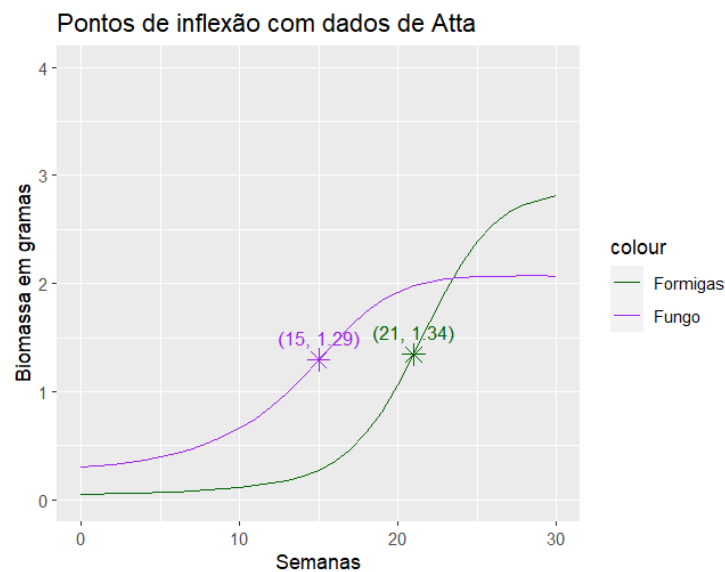


Figura 9. Gráfico do comportamento das equações com dados de Atta. A linha roxa representa a biomassa em gramas do fungo simbiote, já a linha verde representa a biomassa de formigas. A região demarcada em cada uma das retas é o ponto de inflexão, momento que a curva altera sua concavidade, o primeiro valor representa o eixo x e o segundo o eixo y.

4.3 Comportamento do modelo *versus* dados reais e distribuição

O ajuste dos dados de Bueno et al. 2024 ao modelo não foi coerente (Fig. 10), já que tanto os dados do fungo como das formigas exibiram trajetória linear crescente, com pontos discordantes das curvas do modelo. O teste de Shapiro-Wilk foi empregado para avaliar se os dados tinham resíduos normalmente distribuídos, com resultados indicando ausência de

normalidade, razão pela qual os modelos aditivos e generalizados (MAG) foram utilizados para o ajuste aos dados resultando na relação expressa na figura 11. A figura 11 é uma descrição da relação entre peso e tempo dada pelos modelos MAD. A relação entre as variáveis é significativa ($P < 0.05$) e indica visível aumento de peso médio a partir da 15ª semana, com gradual declínio na tendência de aumento de peso a partir da 19ª semana.

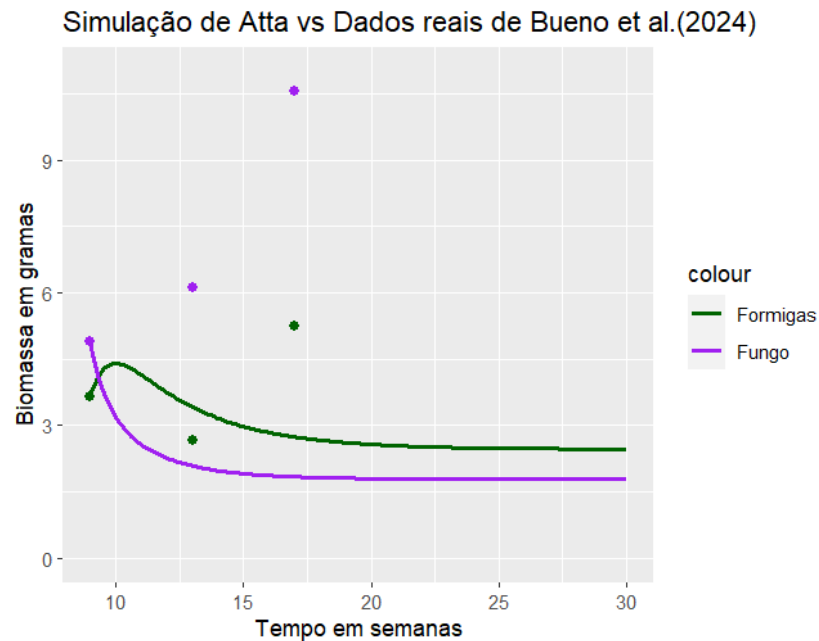


Figura 10. Curva do crescimento populacional de formigas (verde) e do fungo (roxo) em biomassa em gramas. Os pontos representam respectivamente as gramas de biomassa nas semanas 9,13 e 17.

Apesar da semelhança morfológica e comportamental entre os gêneros de formigas-cortadeiras, *Atta* e *Acromyrmex*, o modelo desenvolvido por Kang *et al.*, (2011) não se mostrou capaz de acompanhar os valores reais de Bueno *et al.*, (2024), sobretudo no que diz respeito à tendência aos valores teóricos gerados na simulação em face aos dados obtidos.

Ao investigar a relação entre peso de *Atta* e tempo usando as funções originais de Kang *et al.*, (2011) notou-se que as funções são inadequadas para explicar a relação entre as variáveis.

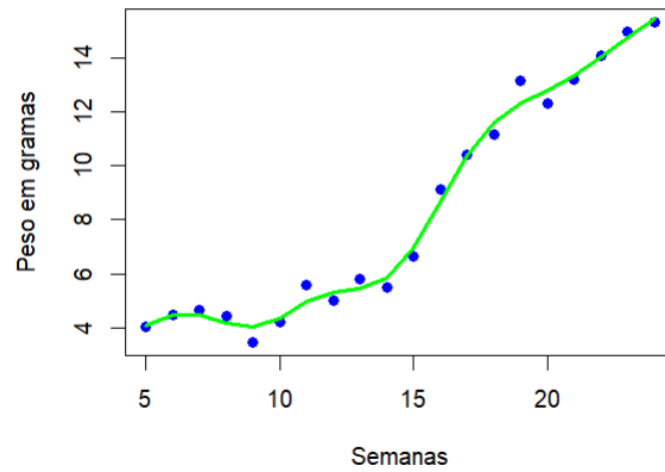


Figura 11: Função de GAM ajustada ao peso com pontos azuis indicando o peso médio semanal e a curva verde representando a linha de tendência da função aditiva.

5. DISCUSSÃO

O presente estudo teve a finalidade de analisar como as equações desenvolvidas por Kang *et al.*, (2011) para formigas do gênero *Acromyrmex* se comportavam, a princípio usando os próprios dados dos autores e subsequentemente buscando confrontar os resultados do modelo com os dados de *Atta* e fungo simbionte, obtidos em experimento laboratorial. As curvas geradas por meio de manipulação algébrica em linguagem R foram compatíveis com a dinâmica de crescimento populacional esperada para fungos simbiontes de formigas cortadeiras, particularmente *Leucoagaricus gongylophorus* (Möller) Singer (Agaricales: Agaricaceae) (Souza *et al.* 2011) e também para *Acromyrmex* (Adams *et al.* 2021).

O presente estudo investigou pontos de inflexão, simulações numéricas para análise de comportamento dinâmico de equações frente aos parâmetros do modelo matemático e comparou o comportamento do modelo frente a dados reais de experimentos desenvolvidos por Bueno *et al.*, (2024). As simulações numéricas permitiram que se estudasse a influência de cada variável sobre o comportamento dinâmico do modelo, e dessa forma, como isso afeta o modelo e sua relação com a realidade.

A análise e interpretação do ponto de inflexão, também conhecido como constante de meia saturação, pode ser importante ferramenta analítica para investigar tanto o potencial de crescimento do fungo como dos formigueiros, na perspectiva do manejo integrado de pragas (Fitri *et al.* 2021). O ponto de inflexão representa o exato momento que a taxa de crescimento da equação tem seu sinal invertido, reduzindo sua velocidade de crescimento e eventualmente atingindo um limite (Fronhofer *et al.* 2023). A estimativa do ponto de inflexão poderia ser uma aproximação de valores críticos para técnicas de manejo para formigas-cortadeiras e outras pragas. A partir do terceiro mês de formação da colônia, as formigas do gênero *Atta* começam a expandir e aprofundar novas panelas. Seguindo este raciocínio este período estaria próximo aos pontos de inflexão encontrados neste estudo, em *Atta* com 15 semanas e *Acromyrmex* com 18 semanas.

Ao se comparar os 2 pontos de inflexão, é perceptível que a meia saturação com dados de *Atta* ocorreu 3 semanas antes que com dados de *Acromyrmex*. Uma possível razão para esse resultado é a diferença nos valores dos parâmetros, ou seja, a taxa máxima de crescimento do fungo. Para *Atta* o valor é metade do que foi encontrado para *Acromyrmex*.

Utilizando o cenário com o crescimento máximo do fungo (r_f), foi possível visualizar uma limitação do modelo. Em condições naturais, em que o fungo atinge um limite de crescimento, as formigas do gênero *Atta* podem expandir o ninho, aumentando o número

de painéis, permitindo também o aumento do volume de fungo (Jacoby, 1943). Nesse sentido, o modelo não foi formulado com estrutura que permita a expansão do formigueiro para novas painéis, limitando o desenvolvimento do fungo e consequentemente das formigas. A razão principal da limitação é exatamente o grupo taxonômico, já que o modelo foi proposto para o gênero *Acromyrmex*, na qual as espécies não realizam a expansão do número de painéis, o que corrobora a estrutura fixa do modelo original (Weber, 1972).

No cenário com mortalidade máxima de formigas (d_a), o modelo realça a importância do entendimento das interações mutualísticas. Em um cenário com maior mortalidade de formigas, a colônia pode se manter viável, mas fragilizada, condição observável em campo. A queda na produtividade da colônia pode ser devido à baixa atividade de cortadeiras. No cenário com mortalidade do fungo (d_f), o sucesso é menor ainda, corroborando assim os princípios do MIP e o uso de métodos diversos para o controle (Boaretto; Forti, 1997).

A baixa taxa de crescimento do fungo pode ter sido um dos fatores causadores de discrepância entre o modelo e os dados reais, isso porque na semana 13 o dado simulado de formigas é superior ao dado encontrado, mesmo com o fungo em decréscimo. O padrão de aumento temporal de peso em *A. sexdens* é, possivelmente, caracterizado por diferentes estratégias de consumo do fungo simbiote se comparado ao desempenho observado em *Acromyrmex*, ainda que haja alguma similaridade comportamental entre os grupos.

6 CONCLUSÕES

Apesar da semelhança morfológica e comportamental entre os gêneros de formigas-cortadeiras, *Atta* e *Acromyrmex*, o modelo desenvolvido por Kang *et al.*, (2011) não se mostrou capaz de modelar a dinâmica a partir dos valores reais de *Atta*. A inserção de uma função não linear do tipo MAG nas equações diferenciais, como testada no presente estudo, poderia viabilizar o uso dos dados de Bueno *et al.* (2024) no modelo de Kang *et al.* (2011).

A comparação das curvas e pontos de inflexão através do modelo sugere que diferentes estratégias de consumo do fungo simbiote podem explicar as diferenças no padrão curvilíneo de cada gênero de formiga.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, R. M. M. *et al.* Hairs distinguish caste and sexes: identifying the early onto genetic building blocks of a fungus-farming superorganism (hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 31, p. 201-216, 2021. DOI: https://doi.org/10.25849/myrmecol.news_031:201.
- BERISH, C. W. Leaf-cutting Ants (*Atta cephalotes*) Select Nitrogen-rich Forage. **The American Midland Naturalist**, v. 115, n. 2, p. 268-276, 1986. DOI: <https://doi.org/10.2307/2425863>.
- BOARETTO, M. A. C.; FORTI, L. C. Perspectivas no controle de formigas cortadeiras. **Série Técnica IPEF**, v. 11, n. 30, p. 31-46, 1997. ISSN: 0100-8137.
- BRANSTETTER, M. G. *et al.* Dry habitats were crucibles of domestication in the evolution of agriculture in ants. **The Royal Society**, p. 1-10, 2023. DOI: <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2017.0095>.
- BRUSCA, R. C.; MOORE, W.; SHUSTER, S. M. **Invertebrados**. 3. Ed. Guanabara Koogan, 2018. 1032 p. ISBN: 978-8527731997.
- BUENO, I.; SUJIMOTO, F. R.; MORAL, R. A.; GODOY, W. A. C. Growth Dynamics of Symbiotic Fungus and How it is Affected By Proportion of Minor Workers (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). **Journal of Insects Behavior**, v. 37, p. 82-95, 2024. DOI <https://doi.org/10.1007/s10905-024-09851-0>.
- CAMARGO, R. S. *et al.* Growth of populations and fungus gardens of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera, Formicidae) response to foraged substrates. **Sociobiology**, v. 52, n. 3, p. 633-643, 2008.
- CRAVEN, E. S.; DIX, M. W.; MICHAELIS, G. E. Attini fungus gardens contain yeasts. **Science**, v.169, p.184-186, 1970. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.169.3941.184>.
- DELLA LUCIA. Hormigas de importancia econômica en la región Neotropical. In: HARDERS, F. G. **Introducción a las hormigas de la región Neotropical**. Bogotá, Colombia, 2003. cap. 24, p. 337-350. ISBN: 958-8151-23-6.
- DELLA LUCIA, Terezinha M. C. *et al.* **As Formigas Cortadeiras**. Viçosa, Mg: Folha de Viçosa, 2011. ISBN: 9788572694308.
- EVANS, M. R. *et al.* Do simple models lead to generality in ecology ?. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 10, p. 578-583, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.022>.
- FITRI, I. R. *et al.* Optimal Pest Control Strategies with Cost-effectiveness Analysis. **The Scientific World Journal**, 2021. DOI: <https://doi.org/10.1155/2021/6630193>.
- FOLGARAIT, P. J. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity and Conservation**, v. 7, p. 1221-1244, 1998. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1008891901953>.
- FOWLER, H. G. *et al.* Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZU, A. R.; PARRA, J. R. P. **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. 1991. p.131-223. ISBN: 85-204.00004-3.
- FRONHOFER, E. A. *et al.* The shape of density dependence and the relationship between population growth, intraspecific competition and equilibrium population density. **Oikos**, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1111/oik.09824>.

HASSELL, M. P. **The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems**. Princeton University Press, 1978. v. 13. DOI: <https://doi.org/10.2307/j.ctvx5wb2n>.

HERVEY, A.; ROGERSON, C. T.; LEONG, I. Studies on Fungi Cultivated by Ants. **Brittonia**, v. 29, n. 2, p. 226-236, 1977. DOI <https://doi.org/10.2307/2805856>.

HOLLAND, J. N.; DEANGELIS, D. A consumer-resource approach to the density-dependent population dynamics of mutualism. **The Ecological Society of America**, v. 91, n. 5, p. 1286-1295, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1890/09-1163.1>.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. The ants. **Cambridge: Harvard University**, 1990. 732p. ISBN: 978-0674040755

JACOBY, M. Observações e experiências sobre *Atta sexdens rubropilosa* Forel visando facilitar seu combate. **Boletim do Ministério da Agricultura**, 1943. 32 (5): 1-54.

JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M. Organisms as ecosystem engineers. **Nordic Society Oikos**, v. 69, n. 3, p. 373-386, 1994. DOI: 10.2307/3545850.

KANG, Y. *et al.* Mathematical modeling on obligate mutualism: Interactions between leaf-cutter ants and their fungus garden. **Journal of Theoretical Biology**, v. 289, p. 116-127. 2011. DOI: doi:10.1016/j.jtbi.2011.08.027.

LACERDA, F. G. *et al.* Mortality of *Atta sexdens rubropilosa* (Hymenoptera: Formicidae) workers in contact with colony waste from different plant sources. **Cambridge University Press**, v. 100, n. 1, p. 99-103, 2009. DOI: 10.1017/S000748530900683X.

LERMA, J. M. *et al.* Leaf-cutting ants revisited: Towards rational management and control. **International Journal of Pest Management**, v. 58, n. 3, p. 225-247, 2012. DOI: 10.1080/09670874.2012.663946.

MARINHO, C. G. S. *et al.* Fatores que dificultam o controle das formigas cortadeiras. **Revista Bahia Agricola**, v. 7, n. 2, p. 18-21, 2006.

MARTIN, M. M.; WEBER, N. A. The cellulose utilizing capability of the fungus cultured by the Attini *Atta colombica* tonsipes. **Annals of the Entomological Society of America**, v.62, n.6, p.1386-1387, 1969. DOI: <https://doi.org/10.1093/aesa/62.6.1386>.

MEHDIABADI, N. J.; SCHULTZ, T. R. Natural history and phylogeny of the fungus-farming ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini). **Myrmecological News**, v. 13, p. 37-55, 2009. ISSN:1997-3500.

MONTOYA-CORREA, M. *et al.* ¿Cómo responde la hormiga cortadora de hojas *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Myrmicinae) a la remoción mecánica de sus nidos?. **Boletín del Museo Entomología de la Universidad del Valle**, v. 8, n. 2, p. 1-8, 2011. Disponível em: <https://hdl.handle.net/10893/755>. Acesso em: 4 nov. 2024.

MORAL, R. A.; GODOY, W. A. C. **Modelling insect populations in agricultural landscapes**, 2023. ISBN: 978-3-031-43097-8.

MURRAY, J. D. **Mathematical Biology I: An introduction**. 3. ed. Springer, 2002. v. 17. ISBN: 0387952233.

OLIVEIRA, P. S. *et al.* Seed Cleaning by *Mycocepurus goeldii* Ants (Attini) Facilitates Germination in *Hymenaea courbaril* (Caesalpiniaceae). **Biotropica**, v. 27, n. 4, p. 518-522, 1995. DOI: 10.2307/2388966.

REAL, L. A. The Kinetics of Functional Response. **The American Naturalist**, v. 111, n. 978, 1977. DOI: <https://doi.org/10.1086/283161>.

SALTELLI, A. *et al.* Five ways to ensure that models serve society: a manifesto. **Nature**, v. 582, p. 282-284, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1038%2Fd41586-020-01812-9>.

SCHULTHEISS, P. *et al.* The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. **PNAS**, v. 119, n. 40, p. 1-9, 2022. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.2201550119>.

SCHULTZ, T. R.; BRADY, S. G. Major evolutionary transitions in ant agriculture. **PNAS**, v. 105, p. 5435-5440, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0711024105>.

SCHULTZ, T. R. *et al.* The coevolution of fungus-ant agriculture. **Science**, v. 386, p. 105-110, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.adn7179>.

SOUZA, M. D. *et al.* Análise de agrupamento e regressão não-linear aplicados ao crescimento in vitro de *Leucoagaricus gongylophorus* (Singer) Möller em meios de cultura acrescido com diferentes extratos vegetais. **Biotemas**, v. 24, n. 4, p. 85-93, 2011. DOI: <https://doi.org/10.5007/2175-7925.2011v24n4p85>.

STERNBERG, L. S. L. *et al.* Plants use macronutrients accumulated in leaf-cutting ant nests. **Proceedings of the Royal Society B**, p. 315-321, 2007. DOI: 10.1098/rspb.2006.3746.

VASCONCELOS, H. L.; CHERRETT, J. M. Leaf-Cutting Ants and Early Forest Regeneration in Central Amazonia: Effects of Herbivory on Tree Seedling Establishment. **Journal of Tropical Ecology**, v. 13, n. 3, p. 357-370, 1997. DOI: <https://doi.org/10.2307/2425863>.

WEBER, N. A. A Symbiosis: Gardening Ants, the Attines. **Science**, v. 92, 1972. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.178.4063.856>.

WILSON, E. O. Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). **IV. Colony ontogeny of *A. cephalotes***, 1983. DOI <https://doi.org/10.1007/BF00366656>.

WILSON, E. O. **The Insect Societies**. Harvard University Press, 1971. ISBN: 9780674454903.

ZHANG, Z. **Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness**. 3148. ed. Auckland: Zootaxa, 2011. 23 p. ISBN: 1175-5334.

ANEXOS

ANEXO A – Códigos utilizados no modelo matemático

#Dinâmica predador-presa em tempo contínuo

```
library(deSolve)
library(ggplot2)
```

Definição das equações diferenciais

```
equacoes <- function(t, y, params) {
  A <- y[1]
  f <- y[2]
  ra <- params$ra
  rf <- params$rf
  rc <- params$rc
  da <- params$da
  df <- params$df
  b <- params$b
  a <- params$a
  dAdt <- ((ra * f) - (da*A))*A
  dfdt <- (((rf*a*(A^2))/(b+a*(A^2)))-(df*f)-(rc*A))*f
  return(list(c(dAdt, dfdt)))
}
```

Função para simular a dinâmica predador-presa

```
simular_dinamica <- function(params, cond_iniciais, tempo)
{
  solucao <- ode(y = cond_iniciais, times = tempo, func = equacoes, parms = params, method = "rk4")
  return(solucao)
}
```

Parâmetros

```
params <- list(
  ra = 0.219,
  rf = 0.368,
  rc = 0.0045,
  da = 0.1585,
  df = 0.2,
  a = 0.24,
  b = 0.002)
```

Condições iniciais

```
cond_iniciais <- c(A = 0.05, f = 0.3)
```

Intervalo de tempo

```
tempo <- seq(0, 30, by = 0.1)
```

Simulação

```
resultado <- simular_dinamica(params, cond_iniciais, tempo)
```

Gráfico

```
df_resultado <- as.data.frame(resultado)
df_resultado$tempo <- tempo
ggplot(df_resultado, aes(x = tempo)) +
  geom_line(aes(y = A, color = "Formigas")) +
  geom_line(aes(y = f, color = "Fungo")) +
  labs(x = "Tempo em semanas", y = "Biomassa em gramas", title = "Simulação com dados de Atta ") +
  scale_color_manual(values = c("Formigas" = "darkgreen", "Fungo" = "purple")) +
  ylim(0,4)
```

ANEXO B – Códigos utilizados no modelo matemático

Dinâmica formiga-simbionte em tempo contínuo

```
library(deSolve)
library(ggplot2)
```

Definição das equações diferenciais

```
equacoes <- function(t, y, params) {
  A <- y[1]
  F <- y[2]
  ra <- params$ra
  rf <- params$rf
  da <- params$da
  df <- params$df
  c <- params$c
  p <- params$p
  q <- params$q
  b <- params$b
  a <- params$a
  rc <- params$rc

  dAdt <- ((ra * F) - (da*A))*A
  dfdt <- (((rf*a*(A^2))/(b+a*(A^2)))-(df*F)-(rc*A))*F

  return(list(c(dAdt, dfdt)))}
```

Função para simular a dinâmica formiga-simbionte

```
simular_dinamica <- function(params, cond_iniciais, tempo) {
  solucao <- ode(y = cond_iniciais, times = tempo, func = equacoes, parms = params, maxsteps = 10000)
  return(solucao)
}
```

Parâmetros

```
params <- list(
  ra = 0.1,
  rf = 0.7,
  rc = 0.0045,
  da = 0.1,
  df = 0.2,
  a = 0.2,
  b = 0.002
```

```
)
```

Condições iniciais

```
cond_iniciais <- c(A = 0.05, F = 0.3) # A: biomassa das formigas na 6a semana; F: biomassa do fungo na 6a semana
```

Intervalo de tempo

```
tempo <- seq(0, 30, by = 1)
```

Simulação

```
resultado <- simular_dinamica(params, cond_iniciais, tempo)
```

Convertendo para dataframe

```
df_resultado <- as.data.frame(resultado)
```

Função para calcular a segunda derivada numericamente

```
calc_segunda_derivada <- function(time, data) {
  derivada <- numeric(length(time))
  for (i in 2:(length(time) - 1)) {
```



```

    derivada[i] <- (data[i + 1] - 2 * data[i] + data[i - 1]) / ((time[i + 1] - time[i])^2)
  }
  derivada
}

```

Definindo uma magnitude mínima mais baixa para considerar um ponto de inflexão
 magnitude_minima <- 0.001 # Valor reduzido para permitir a detecção de mudanças mais sutis

Filtrando pontos de inflexão com base na magnitude mínima
 filtrar_inflexao <- function(segunda_derivada, tempo, data) {
 inflexoes <- which(abs(diff(sign(segunda_derivada))) == 2)
 if (length(inflexoes) == 0) {
 return(data.frame(time = numeric(0), value = numeric(0)))
 }
 inflexoes <- inflexoes[abs(segunda_derivada[inflexoes]) > magnitude_minima]
 return(data.frame(time = tempo[inflexoes], value = data[inflexoes]))
}

Cálculo da segunda derivada para formigas e fungos
 segunda_derivada_A <- calc_segunda_derivada(df_resultado\$time, df_resultado\$A)
 segunda_derivada_F <- calc_segunda_derivada(df_resultado\$time, df_resultado\$F)

Filtragem dos pontos de inflexão com base na magnitude mínima ajustada
 coord_inflexao_A <- filtrar_inflexao(segunda_derivada_A, df_resultado\$time, df_resultado\$A)
 coord_inflexao_F <- filtrar_inflexao(segunda_derivada_F, df_resultado\$time, df_resultado\$F)

Gráfico da simulação com os pontos de inflexão filtrados
 ggplot(df_resultado, aes(x = time)) +
 geom_line(aes(y = A, color = "Formigas")) +
 geom_line(aes(y = F, color = "Fungo")) +
 geom_point(data = coord_inflexao_A, aes(x = time, y = value), color = "blue", size = 3.5, shape = 8) +
 geom_point(data = coord_inflexao_F, aes(x = time, y = value), color = "red", size = 3.5, shape = 8) +
 geom_text(data = coord_inflexao_A, aes(x = time, y = value, label = paste0("(", round(time, 2), ", ", round(value, 2), ")")),
 vjust = -1, hjust = 0.5, color = "blue", size = 3.5) +
 geom_text(data = coord_inflexao_F, aes(x = time, y = value, label = paste0("(", round(time, 2), ", ", round(value, 2), ")")),
 vjust = -1, hjust = 0.5, color = "red", size = 3.5) +
 labs(x = "Semanas", y = "Biomassa em gramas", title = "Pontos de inflexão com dados de Kang et al. (2011)")
 +
 scale_color_manual(values = c("Formigas" = "blue", "Fungo" = "red")) +
 ylim(0,4)
 theme_minimal()