

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

**Amália Pereira de Freitas**

**Um passo de cada vez: como a temperatura da trilha afeta o deslocamento de  
operárias forrageiras de *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera,  
Formicidae)**

Juiz de Fora  
2026

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

Freitas, Amália Pereira de.

Um passo de cada vez : como a temperatura da trilha afeta o deslocamento das operárias forrageiras de *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae) / Amália Pereira de Freitas. – 2026.

19 p. : il.

Orientador: Juliane Floriano Lopes Santos

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

1. Formigas cortadeiras. 2. Mudanças climáticas. 3. Forrageamento. 4. Passada. 5. Aquecimento. I. Santos, Juliane Floriano Lopes, orient. II. Título.

**Amália Pereira de Freitas**

**Um passo de cada vez: como a temperatura da trilha afeta o deslocamento das operárias forrageiras de *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae)**

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

**Orientadora:** Profa. Dra. Juliane Floriano Lopes Santos

Juiz de Fora

2026

**Amália Pereira de Freitas**

**Um passo de cada vez: como a temperatura da trilha afeta o deslocamento das operárias forrageiras de *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae)**

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

Aprovada em 22 de janeiro de 2026

**BANCA EXAMINADORA**

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

**Dra. Juliane Floriano Lopes Santos - Orientadora**

**Universidade Federal de Juiz de Fora**

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

**Dr. Nathan Oliveira Barros**

**Universidade Federal de Juiz de Fora**

Documento assinado digitalmente  
 **ANTONIO MARCOS OLIVEIRA TOLEDO**  
Data: 26/01/2026 14:26:06-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

**Dr. Antônio Marcos Oliveira Toledo**

**Universidade Estadual de Pernambuco**

## **AGRADECIMENTOS**

À minha orientadora, Professora Dra. Juliane, pela contínua dedicação ao meu aprimoramento profissional, pela paciência e pela constante motivação ao longo do desenvolvimento deste trabalho.

Aos meus pais, Márcia e Evandro, por me proporcionarem o privilégio de me dedicar integralmente aos estudos, oferecendo apoio em todas as etapas da minha formação.

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

Aos meus queridos amigos Pietra, Bianca, Érick, João Pedro e Renato, que estiveram ao meu lado ao longo da graduação, oferecendo apoio, companheirismo e contribuições fundamentais para minha formação acadêmica e pessoal.

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

Muito obrigada!

*“Eu quisera ver o mundo [...]
Ver a vida em plenitude
e em seu mistério mais alto;
decifrar a linha, a sombra,
a mensagem não ouvida
mas que palpita na Terra.
Eu quisera ter os olhos
que assim penetram o arcano
e o tornam (poder da imagem)*

*um conhecimento humano.”*

*Carlos Drummond de Andrade*

## RESUMO

*Acromyrmex subterraneus* é uma espécie de formiga neotropical cujo comportamento é fortemente influenciado pelas condições ambientais. No contexto das mudanças climáticas, caracterizado por episódios de elevação acentuada da temperatura, esses indivíduos precisam ajustar seu comportamento locomotor ao aquecimento da trilha a fim de manter o suprimento de recursos para a colônia. O aumento da temperatura do substrato pode alterar a biomecânica da locomoção, resultando na redução da duração das fases de apoio e de flutuação da passada, bem como na modificação do padrão de marcha, com a substituição do tripé alternado por marchas em polígono e em polígono com arraste. Neste estudo, quatro colônias foram submetidas a trilhas de vidro sob duas condições, aquecida ( $\sim 40^{\circ}\text{C}$ ) e controle ( $\sim 26^{\circ}\text{C}$ ), com oferta de discos foliares de *Acalypha wilkesiana* em dois tamanhos (pequenos e grandes), em ensaios de 60 minutos. Avaliamos como a variação térmica interfere na dinâmica de deslocamento de operárias de diferentes tamanhos e com carga, no estilo de passada e a duração das fases apoio e flutuante. Os resultados mostraram que o comprimento da passada diminuiu mais acentuadamente em operárias maiores (até 8,83%). As fases de apoio e flutuante reduziram, indicando passadas mais rápidas e de menor amplitude. A marcha tripé não foi observada, apenas as marchas polígono e polígono com arraste, sendo essa última mais presente em trilhas aquecidas. Esses achados sugerem que o aquecimento da trilha afeta a biomecânica locomotora das formigas, evidenciando um mecanismo sofisticado de adaptabilidade às diferentes adversidades climáticas. Compreender esses efeitos é essencial para prever como formigas cortadeiras e outros organismos ectotérmicos responderão às alterações ambientais, dado que o desempenho locomotor e o forrageamento são processos fundamentais para a ecologia e o sucesso das colônias.

**Palavras-chave:** Formigas cortadeiras; aquecimento; passada; forrageamento.

## ABSTRACT

*Acromyrmex subterraneus* is a Neotropical ant species whose behavior is strongly influenced by environmental conditions. In the context of climate change, characterized by episodes of pronounced temperature increases, these individuals must adjust their locomotor behavior to trail warming in order to maintain the colony's resource supply. Increased substrate temperature can alter locomotor biomechanics, leading to a reduction in the duration of the stance and swing phases of the stride, as well as to changes in gait pattern, with the replacement of the alternating tripod gait by polygonal and polygonal-with-drag gaits. In this study, four colonies were subjected to glass trails under two conditions, heated (~40 °C) and control (~26 °C), with the offer of leaf discs of *Acalypha wilkesiana* in two sizes (small and large), in 60-minute trials. We evaluated how thermal variation interferes with the displacement dynamics of workers of different sizes and carrying loads, gait style, and the duration of stance and swing phases. The results showed that stride length decreased more markedly in larger workers (up to 8.83%). Both stance and swing phases were shortened, indicating faster strides with reduced amplitude. The tripod gait was not observed; only polygonal and polygonal-with-drag gaits occurred, the latter being more frequent on heated trails. These findings suggest that trail warming affects ant locomotor biomechanics, revealing a sophisticated mechanism of adaptability to different climatic adversities. Understanding these effects is essential to predict how leaf-cutting ants and other ectothermic organisms will respond to environmental changes, given that locomotor performance and foraging are fundamental processes for colony ecology and success.

**Keywords:** Leaf-cutting ants; heat; stride; foraging.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Sistema experimental composto pela colônia com jardim de fungo e câmara de lixo conectada à trilha de forrageamento aquecida por banho-maria e arena com discos de *Acalypha wilkesiana*. Perpendicular à trilha, é possível observar a câmera Sony HDR-XR260 utilizada para a filmagem.....6
- Figura 2 – Imagem capturada a partir do software Boris para tomada das medidas morfométricas e parâmetros da locomoção da operária e do tamanho do disco foliar carregado. A borda da trilha em listras preto e branco foi utilizada como escala para calibragem do software e tomada das medidas morfométricas.....7
- Figura 3 – Sobreposição de imagens realizada no software ImageJ-Fiji, nas quais o tarso mediano está em contato com a superfície no início (T1) e, ao final (T2) do passo. A) Passo 1 com o lado direito do corpo; B) Passo 2 com o lado esquerdo do corpo; C) Passo 3 com o lado direito do corpo.....8
- Figura 4 – Imagem sobreposta mostrando (em amarelo) as linhas traçadas para mensurar 1) largura da cabeça, 2) o tamanho da tíbia e 3) o comprimento do passo, utilizando o software ImageJ-Fiji.....8
- Figura 5 – Snapshots para determinação do padrão da marcha de operárias de *A. subterraneus* com carga. A) polígono + arrasto e B) polígono.....9
- Figura 6 – Variação do comprimento do passo das operárias em relação ao comprimento da tíbia, em milímetros, de acordo com os tratamentos controle (azul) e aquecido (vermelho). As retas e faixas sombreadas representam os valores médios e os intervalos de confiança de 95% estimados pelo modelo. Os pontos representam os dados observados.....11

|          |                                                                                                                                                                                                                                                     |    |
|----------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Figura 7 | – Duração da fase de apoio (A) e de balanço (B) durante a locomoção de operárias de <i>A. subterraneus</i> com carga em trilhas controle (26°C) e aquecida (40°C).....                                                                              | 12 |
| Figura 8 | – Frequência média estimada (barras) e observada (pontos) dos tipos de marcha exibidos por operárias de <i>Acromyrmex subterraneus</i> transportando carga durante o deslocamento em trilhas com superfície aquecida e não aquecida (controle)..... | 12 |

## SUMÁRIO

|                                                            |           |
|------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1. INTRODUÇÃO.....</b>                                  | <b>1</b>  |
| <b>2 METODOLOGIA.....</b>                                  | <b>3</b>  |
| 2.1 ESPÉCIE DE ESTUDO.....                                 | 3         |
| 2.2. CRIAÇÃO E MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS EM LABORATÓRIO..... | 4         |
| 2.3 SISTEMA EXPERIMENTAL.....                              | 5         |
| 2.4 DINÂMICA DE DESLOCAMENTO.....                          | 6         |
| 2.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....                             | 9         |
| <b>3. RESULTADOS.....</b>                                  | <b>10</b> |
| <b>4. DISCUSSÃO.....</b>                                   | <b>13</b> |
| <b>5. CONCLUSÃO.....</b>                                   | <b>15</b> |
| <b>6. REFERÊNCIAS.....</b>                                 | <b>16</b> |

## 1. INTRODUÇÃO

Atualmente, uma das pautas científicas de maior destaque está relacionada aos efeitos das mudanças climáticas em múltiplos níveis de organização biológica, desde os indivíduos até o ecossistema. As mudanças climáticas decorrem do aumento da emissão de gases de efeito estufa e têm impacto direto na elevação de temperatura, padrões de precipitação, frequência e intensidade de eventos climáticos extremos (Parr & Bishop, 2022). Tais alterações climáticas impõem condições ambientais distintas daquelas para as quais as espécies estão adaptadas, impactando o funcionamento fisiológico e comportamental dos organismos e, conseqüentemente, a dinâmica dos ecossistemas (Parr & Bishop, 2022).

Para espécies ectotérmicas, cujo controle da temperatura corporal depende diretamente das condições ambientais, espera-se um impacto ainda mais pronunciado, uma vez que sua performance fisiológica e comportamental é fortemente modulada pela amplitude térmica do ambiente (Sinclair et al., 2016), com potenciais conseqüências sobre processos locomotores e de forrageamento. Nesse contexto, diversas pesquisas vêm sendo realizadas no intuito de compreender como o aumento da temperatura afeta diferentes grupos animais, incluindo insetos sociais, como as formigas (Roeder et al., 2021).

Para formigas cortadeiras, a temperatura é um dos fatores abióticos mais importantes para o disparo e interrupção da atividade forrageadora (Calheiros et al., 2019), sendo, portanto, determinante nos padrões de atividade e eficiência da coleta de recursos (Ramirez-Olier, 2022).

O forrageamento em formigas cortadeiras consiste na busca por substratos no ambiente externo à colônia para cultivo do jardim de fungo simbiote, que converte o fragmento foliar em lipídios e carboidratos que são utilizados para alimentar a prole (Rico-Gray e Oliveira, 2007). Graças a essa relação mutualística, formigas cortadeiras podem explorar até 50% das espécies vegetais em florestas neotropicais (Cherrett 1968, 1972). A atividade forrageadora é coordenada por meio de recrutamento em massa, no qual operárias forrageiras se engajam na atividade estimuladas pela concentração do feromônio que é depositado na superfície da trilha. Assim, visto que a sobrevivência e crescimento da colônia estão intrinsecamente relacionados ao sucesso do forrageamento, considera-se que este

processo foi moldado por fortes pressões seletivas, apresentando características adaptativas que garantem o balanço nutricional da colônia e o balanço energético das operárias com redução de custos e riscos (Hassell, 1978). Nesse contexto, alterações térmicas podem comprometer o balanço entre ganhos energéticos e riscos associados ao forrageamento, especialmente em função dos efeitos do aquecimento da superfície do solo — um componente ambiental que aquece mais rapidamente e atinge temperaturas extremas com maior frequência (García-García et al., 2023).

Mesmo que adaptadas ao calor neotropical, as formigas são muito sensíveis a alterações de temperatura, respondendo rapidamente a diferentes gradientes (Angilletta, 2009). Temperaturas que ultrapassam o valor térmico crítico máximo (CT<sub>max</sub>) ou mínimo (CT<sub>min</sub>) causam o mau funcionamento das células e do organismo (Angilletta, 2009), fazendo com que o metabolismo e a performance do indivíduo fiquem praticamente nulos (Hurlbert et al., 2008). Dessa forma, as operárias devem evitar o risco de forragear em altas temperaturas, geralmente adaptando os horários de forrageamento, de modo a evitar temperaturas intensas (Villalta et al., 2020).

Formigas cortadeiras são espécies polimórficas, apresentando operárias com diferentes tamanhos, o que consequentemente promove variações significativas relacionadas à restrições hídricas de acordo com o tamanho corporal, que define a superfície de contato de onde a água é perdida e sua reserva hídrica (Lighton et al., 1994). O forrageamento em altas temperaturas gera o risco de rápida desidratação, falha da homeostase iônica e morte do indivíduo (Lighton et al., 1994). Então, mesmo que as formigas adaptem seu comportamento em busca de tolerância térmica, se a temperatura corporal aumentar excessivamente, os processos locomotores e neurais irão cessar, levando à morte imediata desses organismos (Ribeiro et al., 2012). Com isso, o sucesso ecológico das colônias tem alta relação com fatores externos do ambiente, com faixas específicas de temperatura para a ocorrência da atividade de forrageamento, que cessa fora desses limites (Hölldobler e Wilson, 1990).

Do ponto de vista biomecânico, a locomoção eficiente é um requisito fundamental para o sucesso do forrageamento. Em formigas, insetos hexápodes, a estabilidade durante a caminhada é geralmente garantida pelo padrão de marcha em tripé alternado (Zollikofer, 1994), no qual as pernas anterior e posterior de um

lado do corpo se movem simultaneamente com a perna mediana do outro lado do corpo (Moll et al., 2013). No entanto, a cinemática da marcha e padrões da passada podem variar em resposta às exigências ambientais, como irregularidades do substrato, transporte de carga e temperatura da superfície de locomoção, exigindo ajustes comportamentais para a manutenção do desempenho locomotor (Hurlbert et al., 2008; Moll et al., 2013). Ter mais pernas no chão promove a estabilidade mecânica em situações adversas, apresentando, por exemplo, as variações de marcha de polígono e de polígono com arraste das pernas posteriores (Moll et al., 2013).

Durante a marcha, cada passada inclui duas fases: a fase de apoio, caracterizada pelo tarso em contato com o solo; e a fase flutuante, na qual o tarso fica levantado, sem tocar o solo (Wahl et al., 2015). Alterações na duração de ambas as fases refletem ajustes na coordenação entre as pernas, especialmente sob condições térmicas desafiadoras. Assim, compreender como o aumento da temperatura da superfície da trilha afeta a cinemática da marcha revela os mecanismos comportamentais necessários para sustentar o forrageamento sob condições de estresse térmico.

Embora diversos estudos tenham investigado limites térmicos críticos e curvas de desempenho em formigas por meio da manipulação da temperatura do ar (Roeder et al., 2021), a abordagem dos efeitos do aquecimento da superfície do solo ainda é escassa. Até o momento, apenas um estudo avaliou a resposta coletiva de operárias forrageadoras ao aquecimento da superfície da trilha (Devegili et al., 2025), destacando uma lacuna no entendimento dos ajustes locomotores individuais associados a esse cenário. Devegili et al. demonstraram que *Dorymyrmex tener*, uma espécie de formigas que vive em solos semi-áridos, apresentou notável tolerância térmica, já que mantiveram a performance alta em substratos muito aquecidos (~50°C) e aumentaram a velocidade, porém diminuíram a coleta cooperativa de alimentos; este registro é notável, pois a maioria das espécies de formigas cessam a atividade de forrageamento em temperaturas extremas.

Dessa forma, o presente estudo investigou o efeito do aumento da temperatura da superfície da trilha de forrageamento sobre o comportamento locomotor de operárias de *Acromyrmex subterraneus*, avaliando o efeito de tratamentos térmicos no padrão locomotor a fim de identificar os mecanismos

compensatórios que garantem a manutenção da eficiência do forrageamento sob condições térmicas elevadas.

## 2. METODOLOGIA

### 2.1 ESPÉCIE DE ESTUDO

*Acromyrmex subterraneus* é uma espécie de formiga cortadeira endêmica da região Neotropical, pertencente à subfamília Myrmicinae, grupo que reúne elevada diversidade de espécies, comportamentos e estratégias ecológicas (Lach et al., 2010). As colônias se formam a partir da rainha que, após o voo nupcial e da cópula com diversos machos, escava o solo e regurgita o fungo simbiote que trouxe consigo da colônia de origem. Tão logo esse processo finaliza, inicia-se a oviposição e a rainha realiza todas as tarefas, incluindo o cultivo do fungo simbiote a partir de fragmentos foliares coletados no ambiente, caracterizando um comportamento semi-claustral, até a emergência das operárias. As colônias, nessa segunda fase de desenvolvimento, denominada fase ergonômica, apresentam operárias polimórficas, as quais exibem refinada divisão de trabalho que garante o funcionamento da colônia. As operárias se distribuem na execução de diversas atividades, incluindo forrageamento, limpeza da colônia, construção de câmaras e túneis no ninho e cuidado com a prole. A variação de tamanho entre as operárias implica na variação de reservas hídricas, tolerância térmica e eficiência locomotora. Operárias maiores tendem a apresentar menor perda hídrica e valores mais elevados de tolerância térmica máxima, além de pernas mais longas que aumentam a distância do corpo em relação ao solo aquecido, reduzindo a absorção de calor (Cerdá & Retana, 2000; Oyen & Dillon, 2018). Esses atributos tornam *A. subterraneus* um modelo adequado para investigar como fatores térmicos influenciam o comportamento locomotor e o forrageamento em insetos sociais.

Além disso, colônias de formigas cortadeiras têm impacto significativo no ecossistema em que estão inseridas, sendo fundamentais na estruturação do ambiente, pois movem toneladas de solo, integram nutrientes e arejam o solo enquanto constroem seus ninhos (Costa et al. 2008). Alterações climáticas são, portanto, preocupantes com relação à atividade desses indivíduos, em especial na ocorrência de temperaturas acima de seu máximo valor térmico crítico (CT<sub>max</sub>). A

redução da atividade de formigas nos ecossistemas pode gerar efeitos que se expandem em diferentes níveis ecológicos (Nascimento et al., 2022).

## 2.2 CRIAÇÃO E MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS EM LABORATÓRIO

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

## 2.3 SISTEMA EXPERIMENTAL

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

Em uma das extremidades da trilha, foi conectada a câmara de fungo da colônia e, na outra extremidade, uma arena de forrageamento (8 cm de altura e 10 cm de comprimento e largura) com aplicação de talco nas paredes da trilha e da arena de forrageamento para evitar que as operárias escalassem. Foram oferecidos 80 discos de folhas de *Acalypha wilkesiana*, sendo 40 discos pequenos (0,5 cm de diâmetro) e 40 discos grandes (1 cm de diâmetro). Uma câmera foi posicionada superior e perpendicularmente à trilha para capturar uma seção central de 5 cm da trilha e registrar a movimentação das operárias.

Cada ensaio experimental teve a duração de 60 minutos, iniciados após o transporte do primeiro disco foliar ou até que todos os discos fossem coletados

pelas operárias. Foram realizados cinco ensaios em cada uma das quatro colônias, com água na temperatura ambiente (26°C), constituindo o tratamento controle, e com água aquecida à 40°C – temperatura em que o forrageamento da espécie tende a reduzir consideravelmente, antes que o CTmax seja atingido (Ramirez-Olier, 2022) – constituindo o tratamento aquecido, totalizando 40 ensaios experimentais (5 ensaios x 4 colônias x 2 condições térmicas).



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

## 2.4 DINÂMICA DE DESLOCAMENTO

Os parâmetros relacionados à dinâmica de deslocamento das operárias foram: o comprimento da passada, a duração das fases flutuante e de apoio, registrando-se três ciclos completos de passos/operária com carga e o padrão de marcha em tripé, polígono ou polígono com arraste das pernas posteriores.

Em intervalos regulares de 5 minutos, foram selecionadas cinco operárias que retornavam com carga à colônia e, para cada uma delas, foi realizado um

*snapshot*, possibilitando a tomada de duas medidas morfométricas de cada indivíduo: largura da cabeça, definida pela distância entre os espinhos occipitais, e comprimento das duas tíbias medianas (Figura 4). As medidas morfométricas foram realizadas utilizando o software Image J-Fiji (Schneider et al., 2012). Ainda para os mesmos indivíduos, registrou-se qual tamanho de disco havia sido selecionado e estava sendo transportado. No total, foram individualmente analisadas 1528 operárias.

Destas mesmas operárias, foi determinado o comprimento da passada, que corresponde à distância entre a localização do tarso mediano no início (T1) e no final (T2) de um passo (Clifton et al., 2020). Para obtenção dessa medida, foi realizado o rastreamento de cada operária, a fim de identificar o quadro da filmagem com melhor visualização do ponto de apoio do tarso mediano. Cada quadro foi então salvo como imagem utilizando o software Boris (Friard & Gamba, 2016) (Figura 2), totalizando seis imagens para cada indivíduo. Posteriormente, foi feita a inversão de cores em cinza e vermelho de cada par de imagens (T1 e T2) correspondente à perna mediana de cada lado do corpo da operária no programa Image J-Fiji (Schneider et al., 2012). No mesmo programa, o par de imagens sequenciais do mesmo lado do corpo da operária foi sobreposto, e mensurada a distância percorrida pelo passo (Figura 3).



Figura 2 – Imagem capturada a partir do software Boris para tomada das medidas morfométricas e parâmetros da locomoção da operária e do tamanho do disco foliar carregado. A borda da trilha em listras preto e branco foi utilizada como escala para calibragem do software e tomada das medidas morfométricas.

A partir dos quadros de imagem já selecionados, foi calculada a duração da fase de apoio, a partir da diferença entre o momento correspondente ao T2 de

passos consecutivos com diferentes lados do corpo (Figura 3). A fase de apoio refere-se ao período de tempo em que o tarso da perna mediana está em contato com a superfície, sustentando o peso do corpo e proporcionando propulsão para o movimento (Wahl et al., 2015). Já a duração da fase flutuante foi calculada a partir da diferença entre os instantes T2 e T1 do mesmo passo, de cada lado do corpo. A fase flutuante corresponde ao intervalo de tempo em que o tarso da perna mediana está suspenso no ar, sem contato com a superfície. Nesta fase, a perna é levantada e movida para frente para preparar o próximo passo, reposicionando-se para o início da próxima fase de contato (Wahl et al., 2015).

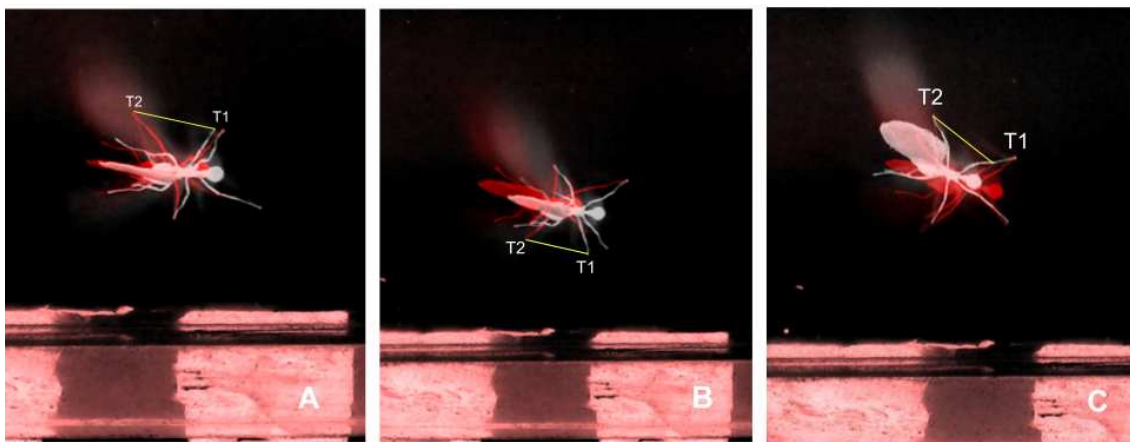


Figura 3 – Sobreposição de imagens realizada no software ImageJ-Fiji, nas quais o tarso mediano está em contato com a superfície no início (T1) e, ao final (T2) do passo. A) Passo 1 com o lado direito do corpo; B) Passo 2 com o lado esquerdo do corpo; C) Passo 3 com o lado direito do corpo.

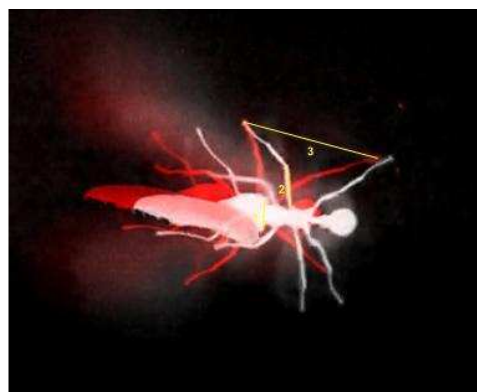


Figura 4 – Imagem sobreposta mostrando (em amarelo) as linhas traçadas para mensurar 1) largura da cabeça, 2) o tamanho da tíbia e 3) o comprimento do passo, utilizando o software ImageJ-Fiji.

O tipo de marcha foi registrado também pela análise dos *snapshots*, durante a fase de apoio, sendo categorizadas em tripé alternado, polígono (em que mais de 3 tarsos tocam o chão), e polígono com arraste da perna posterior, em que as duas pernas posteriores estão em contato com o chão e são arrastadas (Moll et al., 2013) (Figura 5).

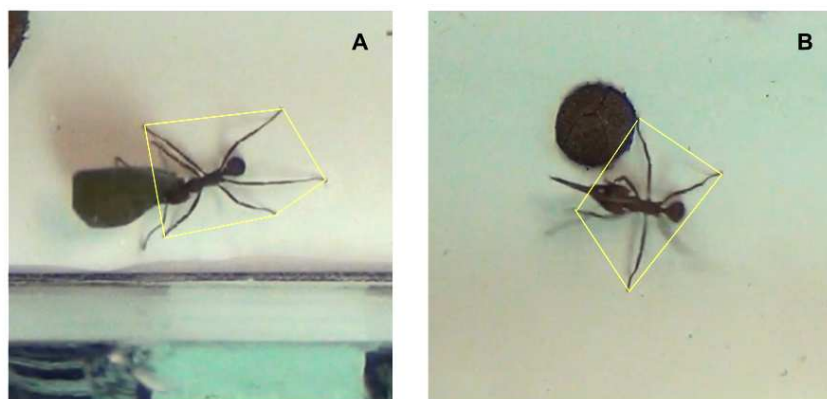


Figura 5 - Snapshots para determinação do padrão da marcha de operárias de *A. subterraneus* com carga. A) polígono + arrasto e B) polígono.

## 2.5 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

A fim de avaliar o efeito da temperatura da superfície da trilha no comprimento do passo (variável contínua) de operárias com carga, foi utilizado um modelo linear misto (LMM) ajustado pelo pacote lme4, no qual o comprimento da tibia, o tratamento térmico (controle vs. aquecido), a interação entre esses fatores, o lado do corpo e o tamanho do disco foliar foram incluídos como efeitos fixos.

Para analisar a duração das fases de apoio e flutuante, foram ajustados modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) com distribuição Gama e função de ligação log, também via pacote lme4. Nesses modelos, o tratamento térmico e o tamanho do disco foliar foram incluídos como efeitos fixos. Valores negativos ou não plausíveis foram previamente filtrados.

Para a análise da frequência dos tipos de marcha (variável resposta do tipo contagem), foi ajustado um GLMM utilizando a distribuição Conway–Maxwell–Poisson (CMP) com função de ligação *log*, utilizando o pacote glmmTMB. O uso de tal distribuição se deve ao diagnóstico de subdispersão significativa nos dados, condição não adequadamente modelada por distribuições

de Poisson ou binomial negativa. O modelo incluiu o tipo de marcha, o tratamento térmico e a interação entre esses fatores como efeitos fixos.

Para todos os modelos, a estrutura hierárquica dos dados foi incorporada por meio de efeitos aleatórios de repetição aninhada dentro de colônia e a significância dos parâmetros foi avaliada pela comparação das estimativas marginais ajustadas (emmeans) entre tratamentos térmicos e, quando presente, também pelos tamanhos de disco ou gradiente do comprimento da tíbia. Quando da utilização de modelos com ligação log, os coeficientes foram exponenciados antes do cálculo das diferenças percentuais relativas entre os tratamentos térmicos.

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

### **3. RESULTADOS**

O aquecimento da superfície da trilha afetou o comprimento da passada de operárias forrageiras com carga, embora o tamanho do disco não tenha efeito significativo ( $t = 1,59$ ;  $p = 0,11$ ). Uma interação significativa entre o tratamento térmico e o comprimento da tíbia ( $p = 0,0002$ ) indicou que, na trilha aquecida, a redução do comprimento da passada foi registrada apenas para operárias maiores. Para indivíduos pequenos, com tíbia curta ( $\sim 0,13$  mm), o comprimento médio da passada foi de 0,42 mm na trilha controle, sendo 1,52% maior na trilha aquecida. Em contraste, para operárias com tíbias longas ( $\sim 0,19$  mm), o comprimento médio da passada foi 0,55 mm na trilha controle, reduzindo 8,83% sob aquecimento. Tais resultados indicam que operárias maiores são mais sensíveis aos aumentos de temperatura da superfície em termos de desempenho locomotor (Figura 6).

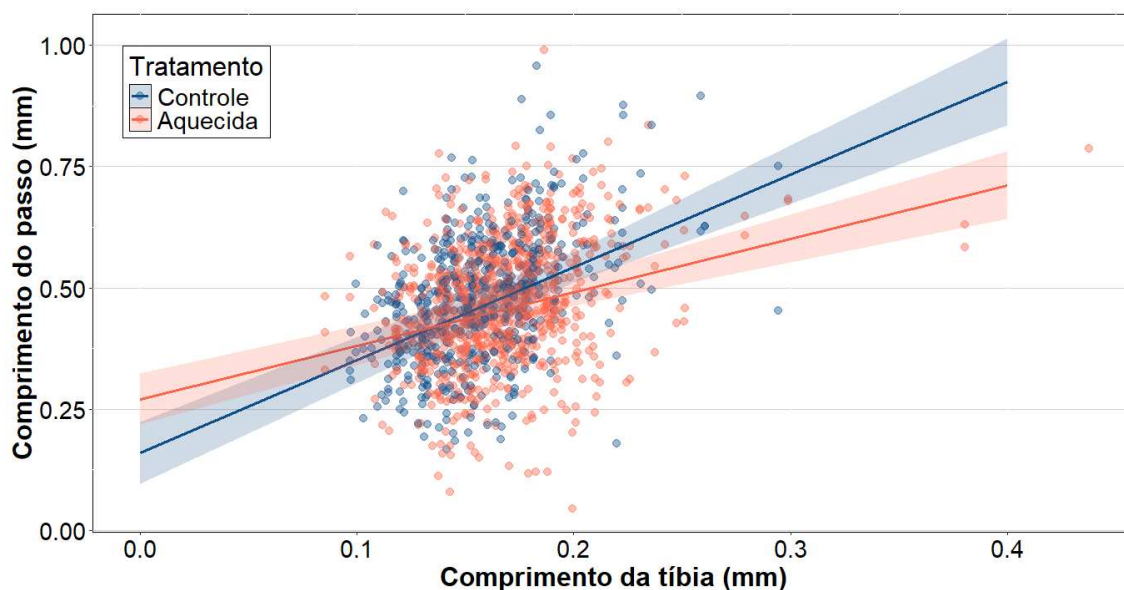


Figura 6 – Variação do comprimento do passo das operárias em relação ao comprimento da tíbia, em milímetros, de acordo com os tratamentos controle (azul) e aquecido (vermelho). As retas e faixas sombreadas representam os valores médios e os intervalos de confiança de 95% estimados pelo modelo. Os pontos representam os dados observados.

Verificou-se um aumento significativo da duração da fase de apoio em função do transporte de discos grandes ( $t = 8,92$ ;  $p < 0,0001$ ). Em trilhas controle, a duração média da fase de apoio foi 0,19 e 0,26 s para o transporte de discos pequenos e grandes, respectivamente, enquanto em trilhas aquecidas esses valores reduziram 57% ( $t = -21,05$ ;  $p < 0,0001$ ) para ambos os tamanhos de disco (Figura 7A).

Para a fase flutuante, foi observada uma interação significativa entre o tratamento térmico e o tamanho do disco transportado ( $t = -27,01$ ;  $p < 0,0001$ ). No transporte de discos pequenos, a duração média da fase flutuante foi de 0,09 s na trilha controle, havendo redução de apenas 41% na trilha aquecida. Por outro lado, no transporte de discos grandes, a duração média da fase flutuante foi de 0,11 s, com uma redução de 48% na trilha aquecida (Figura 7B). As análises relativas à duração das fases de apoio e flutuante indicam passadas mais rápidas em altas temperaturas.

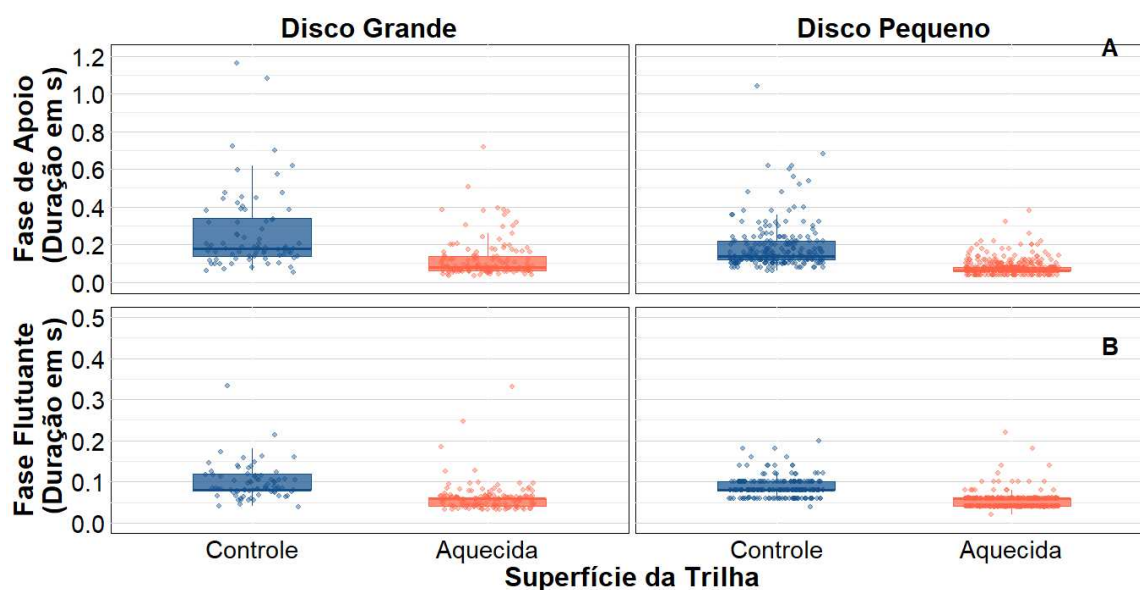


Figura 7 – Duração da fase de apoio (A) e flutuante (B) durante a locomoção de operárias de *A. subterraneus* com carga em trilhas controle (~26°C) e aquecida (~40°C).

Com relação ao padrão de marcha, não foi observada nenhuma ocorrência do padrão tripé alternado, apenas os de polígono e de polígono com arrasto das pernas posteriores. O modelo indicou uma interação negativa entre o padrão de marcha e o aquecimento da superfície da trilha ( $\beta = -0.81 \pm 0.13$  SE,  $p < 0.001$ ), verificando-se uma redução de ~55% da frequência do padrão polígono com arrasto na trilha aquecida (Figura 8).

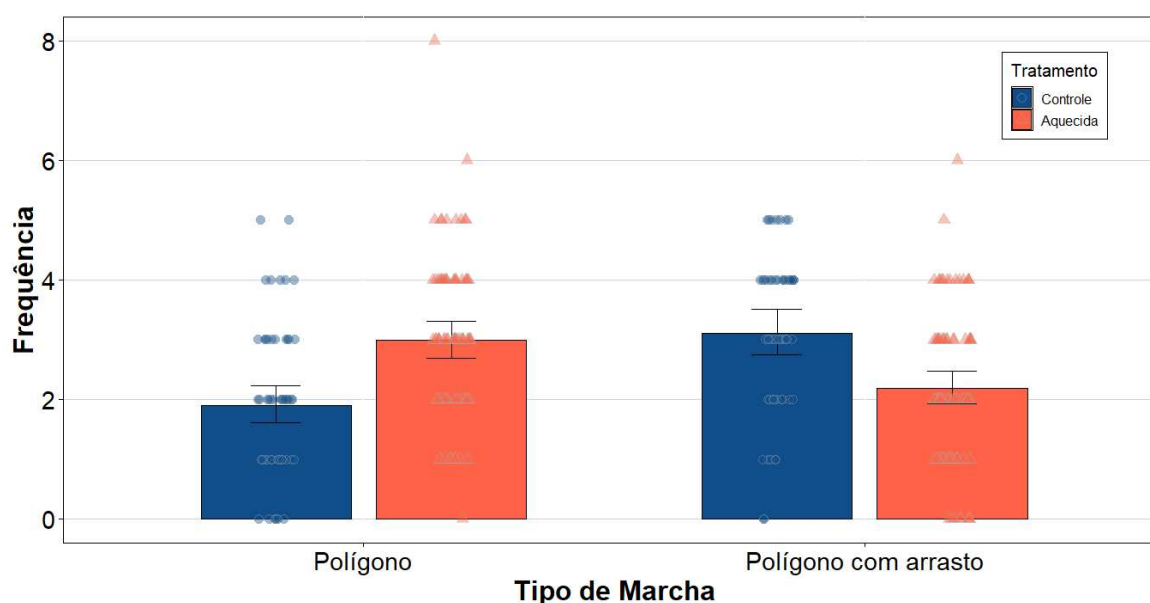


Figura 8 – Frequência média estimada (barras) e observada (pontos) dos tipos de marcha exibidos por operárias de *Acromyrmex subterraneus* transportando carga durante o deslocamento em trilhas com superfície aquecida e não aquecida (controle).

#### 4. DISCUSSÃO

Os resultados obtidos no presente estudo demonstraram que o aquecimento da superfície da trilha interferiu na dinâmica de deslocamento de operárias de *A. subterraneus* durante o transporte de cargas foliares. Em trilhas aquecidas, observou-se redução do comprimento da passada e da duração da fase de flutuante para operárias com pernas mais longas, enquanto a duração da fase de apoio reduziu para operárias de todos os tamanhos, indicando passadas mais curtas e mais rápidas, especialmente para operárias grandes. Tanto nas trilhas controle quanto nas aquecidas, foram registrados apenas os padrões de marcha em polígono e em polígono com arraste das pernas posteriores, havendo menor frequência do arraste das pernas posteriores na trilha aquecida. Em conjunto, esses resultados indicam que o aumento da temperatura do substrato induz ajustes finos na biomecânica da locomoção, permitindo a continuidade do deslocamento e do transporte de recursos mesmo sob condições térmicas potencialmente estressantes.

A redução do comprimento da passada, associada ao aumento da velocidade de deslocamento (Espindula & Freitas, 2025), indica que ciclos locomotores mais rápidos permitem um incremento na velocidade. Dessa forma, foi possível um ajuste temporal da locomoção, no qual as operárias aumentaram a frequência dos passos sem ampliar o comprimento da passada. Tal estratégia pode representar uma resposta funcional ao aquecimento da superfície da trilha, uma vez que ajustes na dinâmica da locomoção influenciam diretamente o tempo de contato do corpo com a superfície aquecida (Hulbert et al., 2008) e, conseqüentemente, a transferência de calor por condução (Christian & Morton, 1992). Dessa forma, colônias de formigas cortadeiras podem reduzir a exposição térmica durante o deslocamento (Wahl et al., 2015), garantindo a manutenção da atividade de forrageamento dentro de faixas ambientais potencialmente limitantes.

Em formigas, as pernas medianas possuem papel central no controle da velocidade e comprimento da passada, haja vista serem as com maior amplitude (Wahl et al., 2015). Assim, modificações nesse componente locomotor podem resultar em aumentos expressivos de velocidade, reduzindo os custos térmicos associados ao deslocamento. Diferentemente de espécies termófilas desérticas, como *Cataglyphis fortis*, que aumentam o comprimento da passada a fim de manter a atividade locomotora em superfícies com temperaturas extremamente elevadas

(Wahl et al., 2015), operárias de *A. subterraneus* exibiram a redução no valor desse parâmetro, o que indica o uso de uma estratégia distinta frente ao aquecimento da superfície da trilha e sugere que a redução do comprimento da passada também está relacionada à redução da perda hídrica e absorção de calor pelo indivíduo, pois diminui o contato com o substrato aquecido, absorvendo menos calor (Cerdá e Retana, 2000).

Os padrões de marcha observados neste estudo indicam que o aquecimento da trilha modulou a frequência relativa das marchas com mais de três pernas. A marcha alternada em tripé não foi registrada em operárias carregando carga, independentemente do tratamento térmico. A marcha alternada em tripé é amplamente descrita como um padrão locomotor estável em insetos hexápodes, sendo adotada por diversas espécies em diferentes velocidades de deslocamento, incluindo formigas (Zollikofer & Full, 2018), em modelos de robôs hexápodes inspirados em insetos (Ramdya et al., 2017) e em cenários em que não há alterações como peso, substrato irregular e até mesmo temperatura (Ting et al., 1995). A ausência desse padrão de marcha no presente estudo pode estar relacionada às características físicas do substrato utilizado, uma vez que trilhas de vidro apresentam menor atrito, exigindo maior área de contato para a manutenção da estabilidade, ou também com o peso da carga, haja vista que o tamanho da carga influenciou o comprimento da passada.

Em termos biomecânicos, o centro da gravidade, ou seja, o ponto matematicamente definido ao redor do corpo em que a massa corporal está igualmente distribuída em todas as direções, responde às forças externas (Hall et al., 2016). Uma mudança na localização desse ponto, gerada por conta de alterações de peso ou até mesmo atrito com a superfície, pode demandar uma adaptação postural compensatória (Hall et al., 2016). Para que o equilíbrio corporal seja mantido, uma possibilidade é o aumento da área de contato e do atrito com a superfície de contato e reduzir o centro de gravidade, deixando o peso mais próximo do solo (Hall et al., 2016), o que explica o uso de marcha alternada em polígono em ambas condições térmicas.

A menor frequência da marcha alternada em polígono com arraste das pernas posteriores nas trilhas aquecidas sugere uma reorganização da estratégia de estabilidade locomotora em resposta ao aumento da temperatura do substrato. O arraste das pernas posteriores aumenta a área de contato com a superfície,

favorecendo a estabilidade, mas prolonga o tempo de contato com o substrato aquecido. Assim, a redução da frequência desse padrão de marcha reflete um balanço entre estabilidade mecânica e minimização da exposição térmica. A diminuição concomitante das fases de apoio e flutuante reforça essa interpretação, indicando que operárias sob aquecimento mantêm o movimento e reduzem o tempo de contato com a superfície aquecida.

Considerando os dados dos padrões de marcha utilizados e o efeito do tamanho da carga, sugere-se que a estabilidade locomotora em trilhas aquecidas foi parcialmente compensada pela redução do peso transportado. A diminuição do tamanho da carga desloca o centro de gravidade do sistema corpo–carga, reduzindo a demanda por ajustes posturais compensatórios, permitindo a manutenção da estabilidade mesmo com menor área de contato com o substrato. Nas trilhas controle, a maior frequência da marcha alternada em polígono com arraste esteve associada ao transporte de cargas maiores, indicando que o aumento da área de contato constitui uma estratégia eficaz para sustentar o equilíbrio locomotor em condições de menor estresse térmico e maior exigência mecânica.

Os resultados deste estudo evidenciam que operárias de *A. subterraneus* com carga respondem ao aquecimento da superfície da trilha por meio de ajustes coordenados na dinâmica da passada, na duração das fases locomotoras e na utilização de diferentes padrões de marcha. Tais ajustes permitem conciliar a manutenção da estabilidade biomecânica com a redução da exposição térmica, evidenciando elevada plasticidade locomotora frente a variações no microambiente térmico. No contexto atual de mudanças climáticas, compreender esses mecanismos adaptativos para com as alterações térmicas em formigas cortadeiras é essencial para um prognóstico de como esses organismos irão responder ecologicamente às previstas alterações climáticas.

## **5. CONCLUSÃO**

Os dados obtidos neste estudo demonstram que operárias forrageiras de *A. subterraneus* transportando carga apresentam elevada plasticidade comportamental, permitindo a manutenção do desempenho locomotor e da atividade de forrageamento mesmo sob estresse térmico. O aquecimento da superfície da trilha promoveu alterações significativas na biomecânica da

locomoção, caracterizadas pela redução da duração das fases de apoio e flutuante, pela diminuição do comprimento da passada e pela adoção preferencial de padrões de marcha em polígono e polígono com arraste.

A ausência da marcha em tripé, inclusive nas trilhas controle, reforça uma provável influência das características do substrato na escolha do padrão de marcha, destacando a importância do atrito e da estabilidade na modulação do comportamento locomotor. Em trilhas aquecidas, a menor frequência da marcha em polígono com arraste das pernas posteriores sugere uma estratégia adaptativa que equilibra a necessidade de estabilidade com a redução da exposição térmica, mantendo o corpo mais afastado do substrato aquecido.

Dessa forma, este estudo contribui para a compreensão dos mecanismos biomecânicos e comportamentais que permitem a adaptação de formigas cortadeiras a ambientes termicamente desafiadores. Diante do atual cenário de aquecimento global, tais evidências são fundamentais para prever respostas ecológicas de organismos ectotérmicos frente às mudanças climáticas, além de fornecer subsídios relevantes para áreas aplicadas, como a robótica bioinspirada, que utiliza a análise das estratégias locomotoras de animais hexápodes sob condições adversas para aplicação em sistemas não naturais.

## 6. REFERÊNCIAS

ANGILLETTA, M. J. J.; ROTH, T. C.; WILSON, R. S.; NIEHAUS, A. C.; RIBEIRO, P. L. The fast and the fractalious: speed and tortuosity trade off in running ants. *Functional Ecology*, v. 22, p. 78–83, 2008.

BATES, D.; MÄCHLER, M.; BOLKER, B.; WALKER, S. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, v. 67, n. 1, p. 1–48, 2015.

BROOKS, M. E. et al. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, v. 9, n. 2, p. 378–400, 2017.

CALHEIROS, A. C.; RONQUE, M. U. V.; SOARES JR., H.; OLIVEIRA, P. S. Foraging ecology of the leaf-cutter ant, *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera: Formicidae), in a Neotropical cerrado savanna. *Environmental Entomology*, v. 48, n. 6, p. 1434–1441, 2019. DOI: 10.1093/ee/nvz120.

CERDÁ, X.; RETANA, J. Alternative strategies by thermophilic ants to cope with extreme heat: individual versus colony level traits. *Oikos*, v. 89, n. 1, p. 155–163, 2000. DOI: 10.1034/j.1600-0706.2000.890117.x.

CHERRETT, J. M. The foraging behaviour of *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera: Formicidae). I: Foraging pattern and plant species attacked in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology*, v. 37, p. 387–403, 1968.

CHERRETT, J. M. Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* L. (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal of Animal Ecology*, v. 41, p. 647–660, 1972.

CLIFTON, G. T.; HOLWAY, D.; GRAVISH, N. Uneven substrates constrain walking speed in ants through modulation of stride frequency more than stride length. *Royal Society Open Science*, v. 7, 192068, 2020.

COSTA, A. N.; VASCONCELOS, H. L.; VIEIRA-NETO, E. H. M.; BRUNA, E. M. Do herbivores exert top-down effects in Neotropical savannas? Estimates of biomass consumption by leaf-cutter ants (*Atta* spp.) in a Brazilian Cerrado site. *Journal of Vegetation Science*, v. 19, p. 849–854, 2008.

CHRISTIAN, K. A.; MORTON, S. R. Extreme thermophilia in a central Australian ant, *Melophorus bagoti*. *Physiological Zoology*, v. 65, p. 885–905, 1992.

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.

DEVÉGILI, A. M. et al. Ground warming boosts cooperative transport in a temperate ant species. *Proceedings of the Royal Society B*, v. 292, n. 2052, p. 20251344, 2025. DOI: 10.1098/rspb.2025.1344.

FRIARD, O.; GAMBA, M. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution*, v. 7, p. 1325–1330, 2016.

GARCÍA-GARCÍA, A. et al. Soil heat extremes can outpace air temperature extremes. *Nature Climate Change*, v. 13, p. 1237–1241, 2023. DOI: 10.1038/s41558-023-01812-3.

HALL, S. J. *Biomecânica básica*. 7. ed. Porto Alegre: AMGH, 2016.

HASSELL, M. P.; SOUTHWOOD, T. R. E. Foraging strategies of insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 9, p. 75–98, 1978. DOI: 10.1146/annurev.es.09.110178.000451.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. The ants. Cambridge: Harvard University Press, 1990.

HURLBERT, A. H.; BALLANTYNE, F.; POWELL, S. Shaking a leg and hot to trot: the effects of body size and temperature on running speed in ants. *Ecological Entomology*, v. 33, n. 1, p. 144–154, 2008.

LENTH, R. V. emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means. R package version 1.10, 2024.

LIGHTON, J. R. B.; QUINLAN, M. C.; FEENER JR., D. H. Is bigger better? Water balance in the polymorphic desert harvester ant *Messor pergandei*. *Physiological Entomology*, v. 19, n. 4, p. 325–334, 1994. DOI: 10.1111/j.1365-3032.1994.tb01059.x.

LÜDECKE, D. ggeffects: tidy data frames of marginal effects from regression models. *Journal of Open Source Software*, v. 3, n. 26, p. 772, 2018.

MOLL, K.; ROCES, F.; FEDERLE, W. How load-carrying ants avoid falling over: mechanical stability during foraging in *Atta vollenweideri* grass-cutting ants. *PLoS ONE*, v. 8, n. 1, e52816, 2013. DOI: 10.1371/journal.pone.0052816.

NASCIMENTO, G.; CÂMARA, T.; ARNAN, X. Critical thermal limits in ants and their implications under climate change. *Biological Reviews*, v. 97, n. 4, p. 1287–1305, 2022.

OYEN, K. J.; DILLON, M. E. Critical thermal limits of bumblebees (*Bombus impatiens*) are marked by stereotypical behaviors and are unchanged by acclimation, age or feeding status. *Journal of Experimental Biology*, v. 221, n. 8, jeb165589, 2018. DOI: 10.1242/jeb.165589.

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

RAMDYA, P.; THANDIACKAL, R.; CHERNEY, R. et al. Climbing favours the tripod gait over alternative faster insect gaits. *Nature Communications*, v. 8, art. 14494, 2017. DOI: 10.1038/ncomms14494.

RAMIREZ-OLIER, J. P. et al. Walking and foraging activity of *Acromyrmex subterraneus molestans* (Hymenoptera: Formicidae) at different temperatures. *Physiological Entomology*, v. 47, n. 3, p. 162–169, 2022. DOI: 10.1111/phen.12384.

- RIBEIRO, P. L.; CAMACHO, A.; NAVAS, C. A. Considerations for assessing maximum critical temperatures in small ectothermic animals: insights from leaf-cutting ants. *PLoS ONE*, v. 7, n. 2, e32083, 2012. DOI: 10.1371/journal.pone.0032083.
- RICO-GRAY, V.; OLIVEIRA, P. S. The ecology and evolution of ant-plant interactions. Chicago: University of Chicago Press, 2007.
- RISSING, S. W. Replete caste production and allometry of workers in the honey ant *Myrmecocystus mexicanus* Wesmael (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, v. 57, p. 347–350, 1984.
- ROEDER KA, ROEDER DV, BUJAN J. Ant thermal tolerance: a review of methods, hypotheses, and sources of variation. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 114, 459–469, 2021. DOI: 10.1093/aesa/saab018.
- SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, v. 9, n. 7, p. 671–675, 2012.
- SINCLAIR, B. J.; WILLIAMS, C. M.; TERBLANCHE, J. S. Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters*, v. 19, n. 11, p. 1372–1385, 2016.
- TING, L. H.; BLICKHAN, R.; FULL, R. J. Dynamic and static stability in hexapedal runners. *Journal of Experimental Biology*, v. 197, p. 251–269, 1994.
- VILLALTA, I. et al. Does social thermal regulation constrain individual thermal tolerance in an ant species? *Journal of Animal Ecology*, v. 89, n. 9, p. 2063–2076, 2020. DOI: 10.1111/1365-2656.13268.
- WAHL, V.; PFEFFER, S. E.; WITTLINGER, M. Walking and running in the desert ant *Cataglyphis fortis*. *Journal of Comparative Physiology A*, v. 201, p. 645–656, 2015.
- WICKHAM, H. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer, 2016.
- ZOLLIKOFER, C. P. E. Stepping patterns in ants. I. Influence of speed and curvature. *Journal of Experimental Biology*, v. 192, p. 119–127, 1994.