UNIVERSIDADE FEDERAL DO VALE DO SÃO FRANCISCO CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIENCIAS BIOLÓGICAS

THALLES ROCCHEL BEZERRA MUNIZ

ESTUDO COMPORTAMENTAL DA PREDAÇÃO DE ZYGENTOMA (INSECTA) PELA FORMIGA *Thaumatomyrmex* LMS00 (INSECTA, HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DAS PALEODUNAS DO RIO SÃO FRANCISCO

PETROLINA

2021

THALLES ROCCHEL BEZERRA MUNIZ

ESTUDO COMPORTAMENTAL DA PREDAÇÃO DE ZYGENTOMA (INSECTA) PELA FORMIGA *Thaumatomyrmex* LMS00 (INSECTA, HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DAS PALEODUNAS DO RIO SÃO FRANCISCO

Trabalho apresentado à Universidade Federal do Vale do São Francisco – UNIVASF, campus ciências agrárias, como requisito para obtenção do título de bacharel em ciências biológicas

Orientador: prof. Dr. Benoit Jean Bernard Jahyny

PETROLINA

2021

Muniz, Thalles Rocchel Bezerra

M963e Estudo comportamental da predação de zygentoma (INSECTA) pela formiga *Thaumatomyrmex* LMS00 (INSECTA, HYMENOPTERA, FORMICIDAE) das paleodunas do Rio São Francisco/Thalles Rocchel Bezerra Muniz. – – Petrolina-PE, 2021.

49 f.: il.; 29 cm.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Vale do São Francisco - UNIVASF, Campus Ciências Agrárias, Petrolina-PE, 2021.

Orientadora: Prof. Dr. Benoit Jean Bernard Jahyny.

1. Inseto social. 2. Penicillata - Estudo. 3. Comportamento animal 4. Predação especializada I. Jahyny, Benoit Jean Bernard (Orient.) II. Título. III. Universidade Federal do Vale do São Francisco.

CDD 595.752

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema Integrado de Biblioteca SIBI/UNIVASF
Bibliotecário: Fábio Santiago
CRB5/1785

UNIVERSIDADE FEDERAL DO VALE DO SÃO FRANCISCO

CURSO DE GRADUAÇÃO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

FOLHA DE APROVAÇÃO

THALLES ROCCHEL BEZERRA MUNIZ

ESTUDO COMPORTAMENTAL DA PREDAÇÃO DE ZYGENTOMA (INSECTA) PELA FORMIGA *Thaumatomyrmex* LMS00 (INSECTA, HYMENOPTERA, FORMICIDAE) DAS PALEODUNAS DO RIO SÃO FRANCISCO

Trabalho de conclusão de curso apresentado como requisito parcial para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, pela Universidade Federal do Vale do São Francisco.

Aprovado em: 22 de outubro de 2021.

Banca Examinadora

(Benoit Jean Bernard Jahyny, Doutor- Orientador, UNIVASF)

(Maria Eduarda de Lima Vieira, Mestra- Primeira examinadora, USP)

Veridiana Angeluzzi Jardim (Oct 23, 2021 17:33 ADT)

(Veridiana Angeluzzi Jardim, Mestra- Segunda examinadora, USP)

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....9

2. OBJETIVOS.....12

2.1 Objetivo principal.....12

2.2 Objetivos específicos.....12

3. MATERIAIS E METODOS.....13

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....20

4.1 Quantidade de dados analisados.....20

4.2 Etograma da predação de Zygentoma por *Thaumatomyrmex* LMS00.....20

4.3 Descrição e análise dos fluxogramas de sequências do comportamento de predação de Zygentoma por *Thaumatomyrmex* LMS00.....24

4.3 Taxa de sucesso na predação de Zygentoma por caçadora de *Thaumatomyrmex* LMS00.....33

4.5 Análise do transporte dos Zygentoma pelas *Thaumatomyrmex* LMS00.....34

4.6 Comparações com outras espécies do gênero.....36

5. CONCLUSÃO.....38

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....40

8. ANEXOS.....45

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a minha mãe que me incentivou e apoiou em todos os momentos, inclusive durante as muitas fases difíceis ao longo de toda graduação, uma mulher na qual sempre pude me inspirar e é a verdadeira definição de “Mama África”, como canta Chico César. Agradeço ao meu orientador Benoit Jahyny, que apesar dos perrengues e estresses diários, é uma pessoa incrível, e que ao longo desses cinco anos alguém que sempre ajudou as pessoas a sua volta, alguém a quem pude recorrer muitas vezes quando precisei de apoio. Obrigado pela oportunidade de realizar mais essa etapa da minha vida.

Agradeço a UNIVASF pela oportunidade de cursar Ciências Biológicas, um dos muitos sonhos de infância, realizado com muitos sacrifícios. Foi uma experiência indescritível e agregadora tanto no âmbito profissional quanto no pessoal. No âmbito pessoal o curso me permitiu conhecer muitas pessoas especiais, que compartilharam desse mesmo sonho, me apoiaram, ajudaram e sempre foram meu apoio moral no dia a dia. Sou muito grato por ter vocês e vou levar ao longo da minha vida.

Um agradecimento especial para aqueles que muito me ajudaram na construção do presente trabalho, Gabriel Celante, parceiro de laboratório e de pesquisa com quem pude contar em todas as horas e Estenio Magno, por ter me ajudado durante a coleta e processamento dos dados. Agradeço também à todas minhas amizades, mesmo morando longe da minha família biológica por mais de 15 anos vocês foram minha família com quem pude aprender sobre o mundo e crescer junto com todos. Agradeço pelo companheirismo e por toda paciência que precisaram e vão continuar precisando ter comigo. Não tem explicação o quanto todos a minha volta foram importantes pra mim e espero que continuemos sempre crescendo juntos, cada no caminho que escolheu trilhar, sou muito grato à todos os encontros que a vida me proporcionou.

RESUMO

As formigas (Insecta, Hymenoptera, Formicidae), em relação aos hábitos alimentares, podem ser consideradas generalistas ou predadoras especializadas geralmente com um aparelho bucal adaptado. Entre estas últimas há algumas espécies do gênero neotropical *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Ponerinae, Ponerini) conhecidas por predarem Diplopoda Penicillata (Myriapoda). As *Thaumatomyrmex* têm uma cabeça com lobos frontais largamente espaçados e mandíbulas longas, finas e curvadas com três ou quatro dentes longos e pontudos. Esta morfologia peculiar pode estar relacionada com a predação especializada dos Penicillata. Apenas algumas espécies do gênero foram estudadas e uma nova espécie do grupo *Mutilatus* foi encontrada na ecorregião de Caatinga “Dunas do São Francisco” em Casa Nova, Bahia. Estudos preliminares em campo de sua história natural mostraram que é uma espécie noturna que acumula tricomas de Penicillata e exúvias de larvas de Coleoptera Dermestidae (Insecta) na entrada do ninho, enquanto Zygentoma (Insecta) foram levados dentro do ninho. É a primeira observação deste tipo de presa para o gênero e nas formigas. O objetivo deste trabalho foi descrever e analisar o comportamento de predação e de transporte de Zygentoma por *Thaumatomyrmex* LMS00. Uma única colônia criada no laboratório foi utilizada. Os experimentos com Zygentoma vivos ou anestesiados pelo frio foram realizados no laboratório em uma arena de forrageamento. Os encontros Zygentoma-formigas na arena foram gravados pelo celular e depois analisados pelo software BORIS depois da elaboração do etograma. Registros complementares de volta para o ninho com Zygentoma foram feitos a partir de gravações vídeos da colônia. O fluxograma das sequências completas de forrageio e de predação dos Zygentoma são mais complexos daqueles encontrados em outras espécies de formigas, no entanto, a sequência de predação bem-sucedida não difere. O transporte do Zygentoma é muito específico e semelhante ao transporte de Penicillata. A taxa de sucesso da predação de Zygentoma é muito baixa, 7% das sequências de predação iniciadas com a detecção da presa, muito inferior ao que é conhecido em outras formigas. A morfologia peculiar das mandíbulas e da cabeça de *Thaumatomyrmex* LMS00 em relação a outras espécies do gênero que predam Penicillata, levanta a questão da relação desta morfologia com a predação de Zygentoma.

Palavras-chave: comportamento animal; inseto social; predação especializada; mandíbulas; Penicillata; fluxograma de predação.

ABSTRACT

Ants (Insecta, Hymenoptera, Formicidae), in relation to their foraging habits, can be considered generalists or specialized predators, usually with an adapted mouthpart. Between the latter there are some species of the neotropical genus *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Ponerinae, Ponerini) known as predators of Diplopoda Penicillata (Myriapoda). The *Thaumatomyrmex* have a head with widely spaced frontal lobes and long, thin, curved jaws with three or four long pointed teeth. This peculiar morphology may be related to the specialized predation of Penicillata. Only a few species of the genus were studied and a new species of the Mutilatus group was found in the Caatinga ecoregion “Dunas do São Francisco” in Casa Nova, Bahia. Preliminary field studies of its natural history showed that it refers to a nocturnal species that accumulates Penicillata trichomes and exuvia of Coleoptera Dermestidae (Insecta) larvae at the entrance of the nest, while Zygentoma (Insecta) were taken inside the nest. This is the first observation of this type of prey for the genus and in ants. The aim of this work was to describe and analyse the predation and transport behavior of Zygentoma by *Thaumatomyrmex* LMS00. A single laboratory created colony was used. Experiments with live or cold-anesthetized Zygentoma were performed in the laboratory in a foraging arena. All encounters Zygentoma-ants in the arena were recorded by cell phone and then analysed by the BORIS software after the elaboration of the ethogram. Complementary records related to the nest with Zygentoma were made from videotapes of the colony. The flowchart of the complete foraging and predation sequences of Zygentoma are more complex than those found in other ant species, however, the successful predation sequence does not differ. Zygentoma transport is very specific and similar to Penicillata transport. The success rate of Zygentoma predation is very low, 7% of predation sequences initiated with prey detection, much lower than what is known in other ants. The peculiar morphology of the jaws and head of Thaumatomyrmex LMS00 in relation to other species of the genus that prey on Penicillata raises the question of the relationship of this morphology with the predation of Zygentoma.

Keywords: animal behavior; social insect; specialized predation; mandibles; Penicillata; flow diagram of predation.

1. INTRODUÇÃO

As formigas (Insecta, Hymenoptera, Formicidae) compõem entre 15% e 20% de toda a biomassa animal da Terra, chegando até mais de 25% da biomassa animal para regiões tropicais (SCHULTZ, 2000). Existem mais de 14.000 espécies de formigas viventes e fósseis descritas, distribuídas em 23 subfamílias e 503 gêneros (ANTCAT, 2021). As formigas são insetos sociais que vivem em colônias e formam um dos grupos com maior diversidade do ponto de vista das estruturas sociais e comportamentos ligados a elas (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990). Seus diversos comportamentos e especializações alimentares têm grande impacto nas interações ecossistêmicas e na formação do solo, o que as torna uma fonte de informações sobre mudanças climáticas, fragmentação de habitat ou chegada e impacto de espécies invasoras (LONGINO & COLWELL, 1997).

Um reflexo dessa diversidade pode ser observado nas mandíbulas das formigas que podem apresentar diferenciações para captura de presas ou desempenho de tarefas por meio de modificações nos dentes ou em outras partes do aparelho bucal (GOTWALD, 1969). Modificações mandibulares também estão relacionadas às estratégias de predação, coleta ou até interações sociais variadas desde o transporte dos membros da colônia ao ataque a outras formigas. (HÖLLDOBLER & WILSON, 1990).

Os hábitos alimentares das formigas podem ser considerados generalistas, nas quais, as mandíbulas pouco especializadas, são utilizadas para manipular diversos materiais de origem animal, fúngica ou vegetal; ou predadoras especializadas, geralmente com um aparelho bucal adaptado à captura de um tipo de presa específico (FOWLER et al. 1991). No anexo 1 apresentamos uma atualização das tabelas de Masuko (1986) e Hölldobler & Wilson (1990) que apresentam uma lista das formigas predadoras especializadas conhecidas até então. As formigas podem ter presas específicas como anelídeos (Annelida, Oligochaeta) e vários Arthropoda, como Isopoda (Crustacea), ácaros (Arachnida, Acari), ovos de diversos Arthropoda, Diplopoda e Chilopoda (Myriapoda), Collembola (Hexapoda), Diplura (Hexapoda), Dermaptera (Hexapoda, Insecta), mas também outros insetos sociais como os cupins (Isoptera), bem como outras formigas (anexo 1).

Como mostra o anexo 1 temos relativamente poucas publicações, depois de 1990, de novos casos de predação especializadas nas formigas. Possivelmente porque poucos autores dedicam suas pesquisas à história natural e ao regime alimentar de espécies de formigas. O mesmo se aplica aos estudos do comportamento de predação das formigas, especialmente à sequência de ataque de uma presa animal. Este tipo de estudos foi iniciado no final dos anos 1970 pelo mirmecólogo naturalista Alain Dejean que observou, sozinho ou em colaboração com outros pesquisadores, o comportamento de predação, por exemplo, de várias espécies de *Strumigenys* Smith, 1860 (Myrmicinae, Attini), de *Leptogenys* Roger, 1861 (Ponerinae, Ponerini) ou ainda das espécies *Odontomachus troglodytes* Santschi, 1914 e *Psalidomyrmex procerus* Emery, 1901 (Ponerini) predadora especializada de minhocas (DEJEAN, 1980; 1983; 1985; 1987; 1988; DEJEAN & BASHINGWA (1985); DEJEAN & EVRAERTS 1997; DEJEAN et al. 1999). Dejean estudou as formigas no laboratório, lhes apresentando presas vivas ou anestesiadas, presas de tamanhos diferentes, presas de castas diferentes (operários e soldados de cupins por exemplo). Ou a forrageadora é colocada em situações diferentes, registrando, muitas vezes, sequências comportamentais de predação com variações em função de cada parâmetro (DEJEAN, 1983). A partir da sequência de predação também podemos observar e descrever o comportamento de predação que conta a história evolutiva tanto da formiga quanto da presa (DEJEAN 1983). Porém, Dejean é essencialmente o único pesquisador a ter trabalhado de maneira tão detalhada sobre o comportamento de predação das formigas, no entanto, entre outros autores podemos citar alguns trabalhos, menos completos, de K. Masuko (MASUKO 1984, 1993, 2009).

Entre as formigas predadoras especializadas citadas na tabela 1, há algumas espécies do gênero *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Ponerinae, Ponerini) para as quais o comportamento predatório é conhecido, elas predam quase exclusivamente Penicillata (Myriapoda, Diplopoda) (BRANDÃO et al. 1991; JAHYNY 2010; RABELING et al., 2012). O gênero *Thaumatomyrmex* tem 13 espécies descritas (D'ESQUIVEL et al. 2017), agrupadas em três grupos taxonômicos: *Mutilatus*, *Ferox* e *Cochlearis* (KEMPF, 1975). Sua área de ocorrência se estende do Sul do Brasil até o México com algumas espécies presentes em ilhas caribenhas (JAHYNY et al., 2015). A maioria das espécies de *Thaumatomyrmex* não têm gine e, geralmente, as

colônias encontradas contêm menos de quatro fêmeas da casta operária (JAHYNY, 2010). A reprodução das espécies sem gine se dá por operárias fecundadas chamadas *gamergates* (JAHYNY, 2010). As *Thaumatomyrmex* possuem uma morfologia peculiar dentro das formigas com uma cabeça com lobos frontais largamente espaçados e mandíbulas muito longas, finas e curvadas com três ou quatro dentes longos e pontudos que são provavelmente adaptações ao hábito predatório especializado em Penicillata (Arthropoda, Myriapoda, Diplopoda) (JAHYNY, 2010). Os Penicillata quando atacados liberam seus tricomas farpados contra seus agressores, que ao tentarem se limpar terminam completamente imobilizados (EISNER et al., 1996). O comportamento de predação das espécies de *Thaumatomyrmex* estudadas consiste em encontrar, agarrar e picar o Penicillata e transportá-lo até o ninho onde ele será depilado para a alimentação das fêmeas adultas e das larvas (BRANDÃO et al., 1991; JAHYNY, 2010).

O grupo *Mutilatus,* encontrado apenas na América do sul (Argentina, Paraguai, Brasil e Colômbia) (JAHYNY et al., 2015; B. Jahyny com. pess.) é composto por apenas duas espécies descritas: *Thaumatomyrmex mutilatus* Mayr, 1887 e *Thaumatomyrmex contumax* Kempf, 1975, porém várias novas espécies deste grupo esperam serem descritas. Uma delas, temporariamente nomeada *Thaumatomyrmex* LMS00 até ela receber um nome científico oficial com a publicação de sua descrição, foi encontrada nas paleodunas da ecorregião de Caatinga “Dunas do São Francisco” em Casa Nova, Bahia, Brasil. Os estudos preliminares da história natural desta nova espécie mostraram que é mais uma espécie do gênero sem gine. Seu ritmo de atividades fora do ninho é noturno; na entrada dos ninhos tem um acúmulo de tricomas de Penicillata e de exúvias de larvas de Coleoptera Dermestidae (Insecta), no entanto foram Zygentoma (Insecta) e alguns materiais não identificados que foram levados até o ninho pelas forrageadoras (ANDRADE, 2021). É a primeira observação deste tipo de presa para o gênero e nas formigas. Desta forma esse trabalho buscou estudar o comportamento de predação de Zygentoma por *Thaumatomyrmex* LMS00 a partir de observações e experimentos no laboratório, complementando o conhecimento sobre sua história natural, e contribuindo a uma maior compreensão sobre a história evolutiva deste gênero e das formigas em geral.

2. Objetivos

2.1. Objetivo principal

Descrever e analisar o comportamento de predação e de transporte de Zygentoma pela espécie de formigas *Thaumatomyrmex* LMS00 encontrada nas paleodunas da ecorregião de Caatinga “Dunas do São Francisco” em Casa Nova, Bahia.

2.2. Objetivos específicos

- Realizar e filmar encontros entre Zygentoma (vivos e mortos) e forrageadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00 em uma arena de forrageamento e observar seus comportamentos, a partir de uma colônia criada no laboratório.

- Elaborar o etograma e descrever os comportamentos da sequência de predação e de transporte de Zygentoma por forrageadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00.

- Analisar as sequências de predação com a elaboração de planilhas e fluxogramas

- Analisar e registrar como os Zygentoma são transportados, desde a posição de transporte até a deposição no ninho.

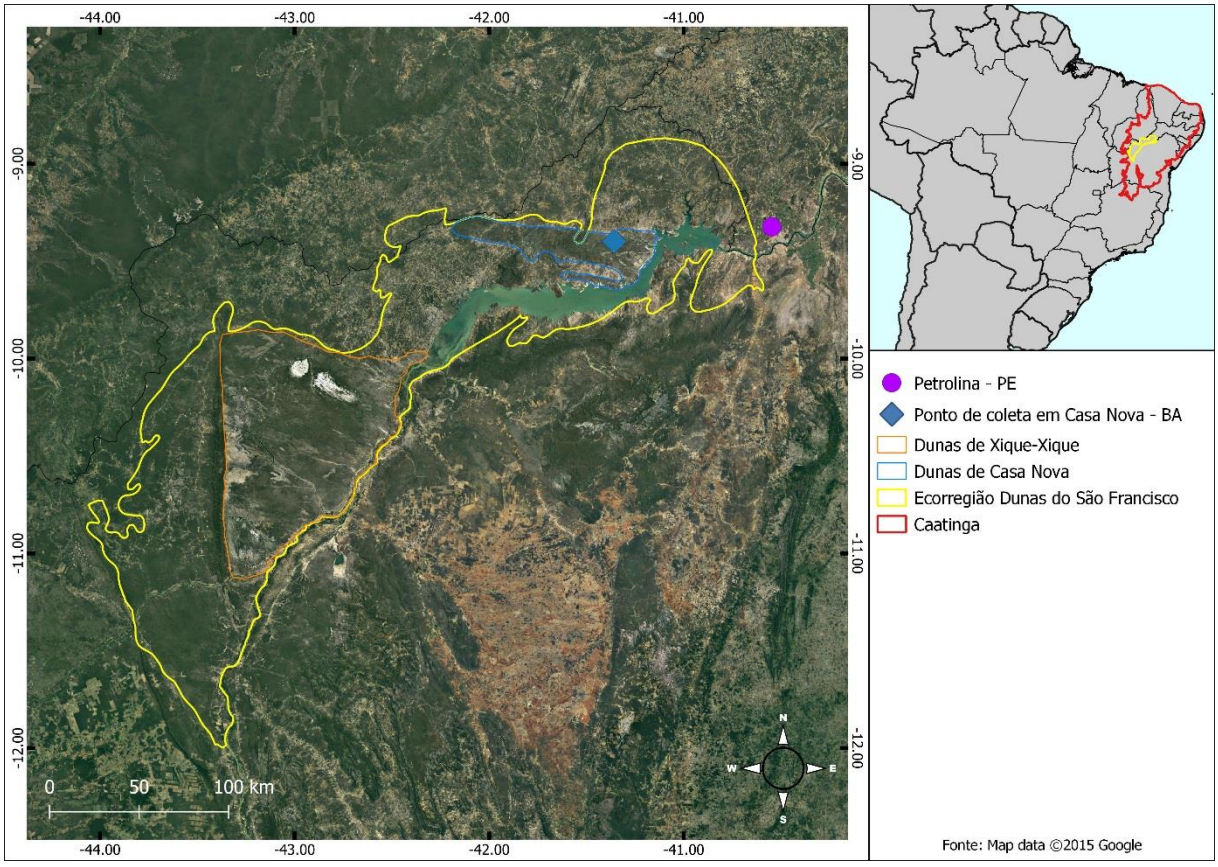
- A partir da filmagem do interior do ninho de uma colônia de *Thaumatomyrmex* LMS00 criada no laboratório, registrar o número máximo de formigas no exterior do ninho e o número de Zygentoma levados para o ninho durante o período de forrageamento para ter uma ideia da capacidade de predação desta espécie.

- Analisar e discutir os resultados obtidos e os comparar com aqueles conhecidos para outras espécies, particularmente espécies do gênero *Thaumatomyrmex*.

3. Material e métodos

• **Coleta da colônia:** na noite dos dias 24 a 25 de junho de 2020 uma expedição de campo foi realizada pelo Laboratório de Mirmecologia do Sertão (LMS), no município de Casa Nova (BA), na região das dunas que pertence à ecorregião de Caatinga "Dunas do São Francisco" (Figura 1). Durante esta expedição, uma forrageadora foi vista andando em cima de um cupinzeiro cartonado no chão. Após alguns minutos de observação, o cupinzeiro foi identificado como sendo o provável local do ninho desta forrageadora e foi, portanto, coletado e colocado dentro de uma sacola plástica. Sendo uma espécie noturna, várias forrageadoras estavam provavelmente fora do ninho, mesmo assim, o cupinzeiro foi coletado devido a equipe não ter condições de voltar no local para coletar o cupinzeiro no período diurno. O cupinzeiro foi levado para o laboratório onde foi aberto à procura da colônia no dia 28 de junho de 2020. Uma colônia foi encontrada e era composta de 12 fêmeas, 5 pupas e 5 larvas, nenhum ovo foi encontrado.

Figura 1- Mapa da ecorregião de Caatinga "Dunas do São Francisco", inserida na Caatinga, com a delimitação dos dois complexos de dunas (Xique-Xique e Casa Nova) e com o ponto da área onde a colônia foi coletada.



Fonte: CELANTE, G. L., 2021. Elaborado em Qgis.org.

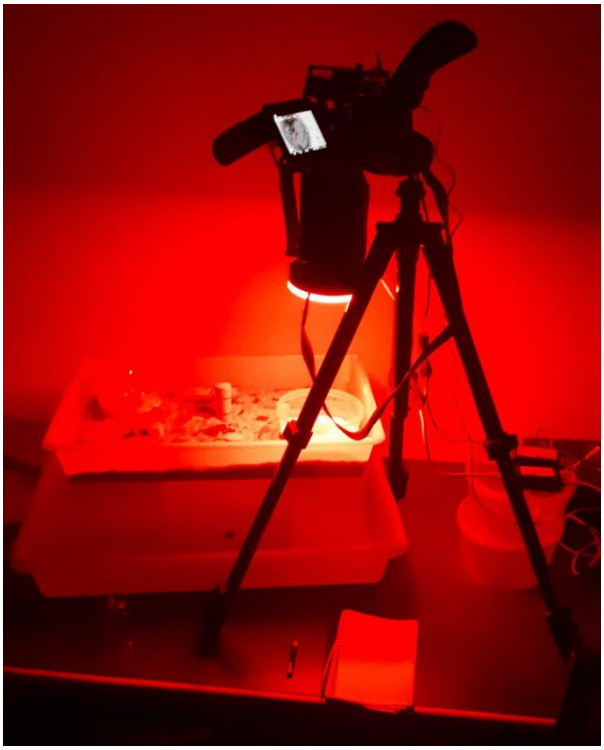
• **Criação da colônia no laboratório:** a colônia coletada foi criada em um ninho artificial que consiste em uma vasilha plástica de 500 ml preenchida até a metade com gesso branco, no centro da vasilha um copo cônico de 10 ml foi preenchido ao terço com gesso misturado com pó de carvão, e este copo foi afundado de modo que o nível do gesso no copo coincida com o nível do gesso na vasilha. Um pedaço de canudo flexível foi colocado no fundo do copo, emergindo pelo gesso da vasilha, de modo que o gesso do copo possa ser umidificado. A parte emergida do canudo é tampada por um algodão. Fluon líquido foi aplicado nas paredes exteriores e interiores do copo para que forme uma camada antiaderente e evite que as formigas subam. A entrada corresponde a um furo com diâmetro ligeiramente superior à altura de uma formiga, o furo é feito no copo ao nível do gesso para que as formigas possam sair e entrar. A vasilha com o ninho foi inserida dentro de uma bandeja maior onde as paredes continham uma camada de Fluon. Areia coberta por uma serrapilheira fina (pequenos pedaços de planta, galhos e folhas etc.) foi colocada no fundo da bandeja de modo a reproduzir uma serrapilheira natural (Figura 2). A colônia foi colocada em um quarto de apartamento no térreo, sem climatização e recebendo a luz natural por uma janela, portanto, submetida ao fotoperíodo natural da região e com condições de temperatura e de umidade menos flutuantes do que no ambiente natural. A água foi fornecida em tubos de ensaio tampados com algodão hidrófilo e o gesso da vasilha e do copo eram umidificados de vez em quando. A vasilha foi deixada destampada o que provoca evaporação. Os Zygentoma e os Penicillata são as presas naturais dessa espécie, mas apenas Zygentoma foram fornecidos *ad libitum*, mais de 100, de todos os tamanhos e certamente de várias espécies ou táxons (não identificados), na área de forrageamento na bandeja. Os Zygentoma foram coletados na serrapilheira presente de baixo de plantas da Caatinga no campus de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Vale do São Francisco, na zona rural de Petrolina, PE. A alimentação dos Zygentoma consistiu em pedaços de papel manteiga espalhados na bandeja, em cima da serrapilheira.

Figura 2- Ninho artificial da colônia de *Thaumatomyrmex* LMS00 criada, posicionado dentro de uma bandeja com o fundo de areia e serrapilheira.

Fonte: CELANTE, G. L., 2021.

• **Gravação em vídeo da colônia:** desde a sua coleta e a sua acomodação no ninho artificial, o ninho contendo a colônia foi filmado em fotoperíodos aleatórios, durante a noite e/ou o dia. O material utilizado para as gravações vídeo é composto de uma câmera Nikon 5600 com lente Nikon AF-S VR Micro-NIKKOR 105mm f/2.8G - lente ED IF, um flash anel de luz Capserver RF-550D macro led com um filtro vermelho (um comprimento de onda que deve corresponder ao escuro para as formigas), um tripé Manfrotto compact action, cartões de memória SD SDXC Extreme Pro 64GB 95MB/s UHS 3 C 10 ou SDXC I, 1, 10, 128GB, 120MB/s, uma fonte para câmera Nikon 5600 modelo EN-EL14-Eh-5a Ep-5a, e uma placa de captura Avermedia c875. Devido ao uso de uma fonte de luz vermelha, os parâmetros de gravação foram em escalas de tons de cinza (figura 3). Foi feito o upload dos vídeos na plataforma Youtube, na conta do Laboratório de Mirmecologia do Sertão.

Figura 3- Fotografia do método de gravação vídeo da colônia.



Fonte: Arquivo do Laboratório de Mirmecologia do Sertão (2021).

- **Estudo do modo de transporte dos Zygentoma para dentro do ninho e de como eles foram deixados no chão do ninho:** A partir dos vídeos da colônia, as gravações noturnas foram analisados, cada vez que uma forrageadora voltava para o ninho com um Zygentoma foram registrados: a posição de transporte do Zygentoma em relação à formiga, a inserção da mordida na presa, como o Zygentoma foi depositado no chão do ninho, o local de deposição e o comportamento da formiga após depositar a presa.

- **Gravação vídeo do comportamento de predação:** os experimentos foram registrados utilizando as câmeras traseiras do smartphone Xiaomi Redmi note 8 PRO (64 Mp + 8 Mp + 2 Mp + 2 Mp), com o flash ativo, porém coberto com papel para diminuir o calor e a claridade em cima das formigas; o anel de luz de uma lupa de laboratório utilizado para otimizar a qualidade das filmagens era ligado durante as filmagens de forma que iluminasse o ambiente por inteiro; suporte para segurar o smartphone; suporte universal com uma garra de laboratório para segurar o suporte com o celular (figura 4).

Figura 4- Adaptação no suporte para celular para realizar as filmagens de predação.

Fonte: Arquivo do Laboratório de Mirmecologia do Sertão (2021).

• **Experimentos de estudo do comportamento de predação dos Zygentoma:** os experimentos foram realizados durante a noite de acordo com o pico de atividade de forrageamento das espécies como sugerem Bovet & Dejean (1989). Além do mais, observamos que o ritmo de atividade da colônia fora do ninho permaneceu noturno, mesmo sendo criada naquelas condições artificiais que recriam apenas muito parcialmente as condições naturais. Portanto, as forrageadoras saiam do ninho apenas ao anoitecer, geralmente depois das 18h30. Antes da realização dos experimentos, todos os Zygentoma presentes na área de forrageamento foram retirados com pelo menos vinte e quatro horas de antecedência, de maneira que a colônia tenha acesso aos Zygentoma apenas na arena experimental. Em um primeiro momento utilizamos a metodologia seguinte que não funcionou: ao sair do ninho e ao entrar na área de forrageamento uma forrageadora era cercada por um anel de 2,5 cm de diâmetro interno e 3 cm de altura com Fluon nas paredes internas para evitar a fuga da formiga e do Zygentoma (figura 5). Após alguns minutos para deixar a formiga explorar os limites da arena e andar de maneira menos rápida, a gravação vídeo era iniciada e um ou dois Zygentoma eram introduzidos dentro desta arena de predação. No entanto, este sistema não funcionou, nenhuma das formigas atacou ou iniciou uma sequência de predação, possivelmente pelo pequeno espaço para forrageio. Este sistema permitia restringir a área de observação e de focalizar a área filmada para que a formiga possa ser observada a um aumento adequado para ver seus comportamentos. Além do mais, essa metodologia com material fixo

facilitava o trabalho do experimentador. Mas, como ela não funcionou, foi decidido aumentar o tamanho da arena para as formigas terem um espaço maior para poder ter uma área mínima para forragear. Utilizamos uma vasilha plástica de 11cm de diâmetro (500 ml) no fundo da qual colocamos a areia e um pouco de serrapilheira presente na área inicial de forrageamento da colônia (figura 5). A serrapilheira colocada foi feita de material vegetal bastante fino para que os Zygentoma e as formigas não pudessem se esconder por baixo deles (figura 5). As forrageadoras eram inseridas nessa arena após suas saídas dos ninhos no período da noite. Uma vez que a formiga se habituava com o ambiente a gravação era iniciada, com duração de aproximadamente 20 minutos por experimento. O comportamento de predação do Zygentoma por forrageadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00 foi estudado nas duas situações seguintes: (i) encontro fortuito da forrageadora com um Zygentoma vivo/ativo; (ii) encontro fortuito com um Zygentoma inerte porque anestesiado (ou morto) após ter sido colocado alguns minutos no congelador, replicando o procedimento de Dejean para *Strumigenys serrula* (1985). Os Zygentoma vivos ou anestesiados eram introduzidos dentro da arena experimental depois das forrageadoras. Com essa metodologia, o experimentador tinha que seguir as formigas na arena com o celular (movimentando o conjunto celular/suporte/pinça/suporte universal) e focalizar, dando zoom pela câmera do celular ou aproximando o celular da formiga (abaixando a pinça de três dedos no suporte universal), quando a formiga estava observada iniciando uma sequência de predação. A gravação vídeo era encerrada quando a formiga estava transportando o Zygentoma ou depois de 20 minutos caso a formiga não tenha conseguido detectar ou capturar um Zygentoma. Essa metodologia, mais trabalhosa, permitiu a observação do comportamento de predação. O experimento (i) foi realizado durante 24 noites consecutivas, com várias repetições por noite a depender da frequência de saídas para forrageio, totalizando mais ou menos 150 horas de gravação vídeo. No início dos experimentos, a colônia era composta de 11 fêmeas, duas pupas, duas larvas e oito ovos. As fêmeas de *Thaumatomyrmex* são vorazes e as larvas imploram também por alimento. Para incentivar o forrageio atrás de comida, a colônia foi deixada dois dias sem comer e sem Zygentoma dentro do ninho antes dos experimentos. Enquanto durante o experimento (i), elas foram autorizadas a levar para o ninho e comer Zygentoma a cada dois dias de experimento. O

experimento (ii) foi realizado e gravado (após o experimento i), ao longo de quatro noites, o encontro ocorreu entre as forrageadoras e três Zygentoma anestesiados pelo frio, enquanto a colônia estava em um período de jejum de dois dias.

Figura 5- Arenas de utilizadas para filmagens dos comportamentos predatórios. 5-a Arena inicial onde não houve sucesso de predação (2,5 cm de diâmetro); 5-b. Arena onde os experimentos foram conduzidos com sucesso (11 cm de diâmetro)

Fonte: Arquivo do Laboratório de Mirmecologia do Sertão (2021).

- Um etograma foi elaborado a partir dos vídeos para ter a gama dos comportamentos da formiga caçando e do Zygentoma. Os comportamentos foram codificados no software BORIS (Behavioral Observation Research Interactive Software Windows v7.12.2 - FRIARD & GAMBA, 2016). Os vídeos foram passados e analisados no BORIS que forneceu os fluxogramas das sequências de predação.

- A comparação do comportamento de predação de Zygentoma por *Thaumatomyrmex* LMS00 com o que é conhecido nas outras espécies do gênero *Thaumatomyrmex*, bem como em outras espécies de formigas para o qual este tipo de estudo foi realizado, foi feita a partir da revisão de literatura sobre o assunto.

4. Resultados e discussão

4.1. Quantidade de dados analisados

Durante os 24 dias consecutivos de observações e gravações noturnas, sete sequências de predação bem-sucedidas foram registradas, *i.e.* a forrageadora conseguiu neutralizar um Zygentoma vivo e o transportou em direção ao ninho. E de maneira aleatória, durante a triagem das 150 horas de gravação, 127 observações de uma formiga explorando a arena foram analisadas para chegar ao número de 100 detecção de um Zygentoma por uma forrageadora de *Thaumatomyrmex* LMS00, incluindo os sete sucessos de predação. Portanto, em 27 casos, a formiga apesar de caminhar pela arena, não chegou a detectar nenhum Zygentoma até o fim dos 20 minutos de gravação. Trinta-e-seis vídeos de encontros forrageadoras-Zygentoma, totalizando 2h40min, considerados úteis para a observação e análise do comportamento de predação, foram carregados na conta Youtube do Laboratório de Mirmecologia do Sertão e colocados em uma playlist dedicada. Além dos vídeos das três sequências de predação de Zygentoma anestesiados pelo frio (experimento (ii)).

4.2. Etograma da predação de Zygentoma por Thaumatomyrmex LMS00

Dezesseis comportamentos foram identificados na composição da sequência de predação do Zygentoma (vivo ou anestesiado) por uma forrageadora de *Thaumatomyrmex* LMS00. Os comportamentos são tanto da formiga quanto do Zygentoma. Dividimos os comportamentos em dois tipos: “state event” para comportamentos contínuos e “point event” para comportamentos pontuais e eles foram cadastrados em um projeto no software BORIS. Os comportamentos são listados e descritos a seguir, quando não é especificado “do Zygentoma”, o comportamento é da formiga.

Explorar

Quando a formiga caminha pela arena e ao mesmo tempo move a cabeça e as antenas em várias direções, e regularmente marca uma pausa em um local que ela explora mais minuciosamente com as antenas.

Detectar

Marca a detecção de uma possível presa pela formiga. A detecção é representada por vários comportamentos, sempre direcionados a um Zygentoma que está na

arena, imóvel ou caminhando e que pode estar mais ou menos distante da formiga: pode ser a mudança brusca de direção da formiga, o seu caminhar mais rápido, ou a formiga direciona suas antenas para um Zygentoma, como em casos que a formiga está parada ou em uma direção já parecida com a rota seguida pelo Zygentoma. É a partir deste comportamento que o início de cada sequência de predação foi definido e analisado. As formigas foram observadas forrageando em um total de 127 vezes e em 100 casos a formiga teve este comportamento de detecção de um Zygentoma. A distância de detecção não foi registrada, mesmo assim, para uma mesma distância entre a formiga e o Zygentoma, a formiga vai detectá-lo ou não. As vezes a formiga pode passar bem perto de um Zygentoma, ou vice-versa, sem ela ter nenhum comportamento que indique que ela sentiu a sua presença.

Aproximação/orientação (figura 6-a)

O comportamento anterior ao comportamento de aproximação é necessariamente o reconhecimento do Zygentoma como presa. Uma vez detectado, a formiga se aproxima do Zygentoma caminhando na sua direção, por muitas vezes a um ritmo mais lento, buscando sempre se aproximar por trás ou pela lateral do Zygentoma, salvo em casos que a formiga tem um encontro direto e inesperado com a presa. Uma vez do lado do Zygentoma, o comportamento de orientação corresponde ao movimento das antenas e/ou da cabeça em direção ao Zygentoma, por vezes a formiga chega a tocá-lo com as antenas, enquanto a formiga pode também reorientar o seu corpo todo, se colocando em outra posição em relação ao Zygentoma do que quando chegou por perto dele, se preparando para o ataque. Nesta fase, a formiga que tinha as mandíbulas fechadas durante a exploração, pode abrir suas mandíbulas cuja mordida permitirá a captura do Zygentoma, caso este não tenha fugido ou se defendido.

Fuga do Zygentoma

Sentindo a aproximação da formiga, o Zygentoma fugiu dela em direção oposta.

Perseguir

A formigas perseguem o Zygentoma em ritmo acelerado, ela corre atrás dele após uma fuga dele.

Defesa do Zygentoma

Quando a formiga está próxima ao Zygentoma, se aproximando dele, entrando em contato ou tentando mordê-lo, o Zygentoma pode se virar bruscamente e dar um golpe com a parte posterior do abdômen que possui três filamentos caudais.

Fuga

A formiga, para o que estava fazendo e corre bruscamente.

Abrir mandíbulas (figura 6-b)

Geralmente após a fase de aproximação do Zygentoma, a formiga abre as mandíbulas como preparação para morder a presa. Observamos a formiga fugir com mandíbulas ainda abertas ou se aproximar um pouco mais do Zygentoma de maneira cautelosa, também foi observado a formiga simplesmente fechando as mandíbulas e desistindo da predação.

Fechar mandíbulas

Após a formiga abrir suas mandíbulas, podemos ter em seguida, a formiga mordendo o Zygentoma seguido de fuga ou defesa do Zygentoma. Mas há também há a situação na qual a formiga, apesar de ter detectado o Zygentoma e ter se aproximado dele, fecha suas mandíbulas e volta a explorar ou foge. Nestes dois casos, o comportamento de fechar as mandíbulas foi registrado porque ele aconteceu logo antes deles.

Morder

Após a abertura das mandíbulas a formiga pode aplicar um golpe em direção ao Zygentoma fechando rapidamente suas mandíbulas para tentar capturá-lo. A formiga pode ou não conseguir agarrar o corpo do Zygentoma com suas mandíbulas. A depender da distância à qual se encontra o Zygentoma, é possível notar um pequeno salto da formiga em sua direção.

Segurar com as mandíbulas (figura 6-c)

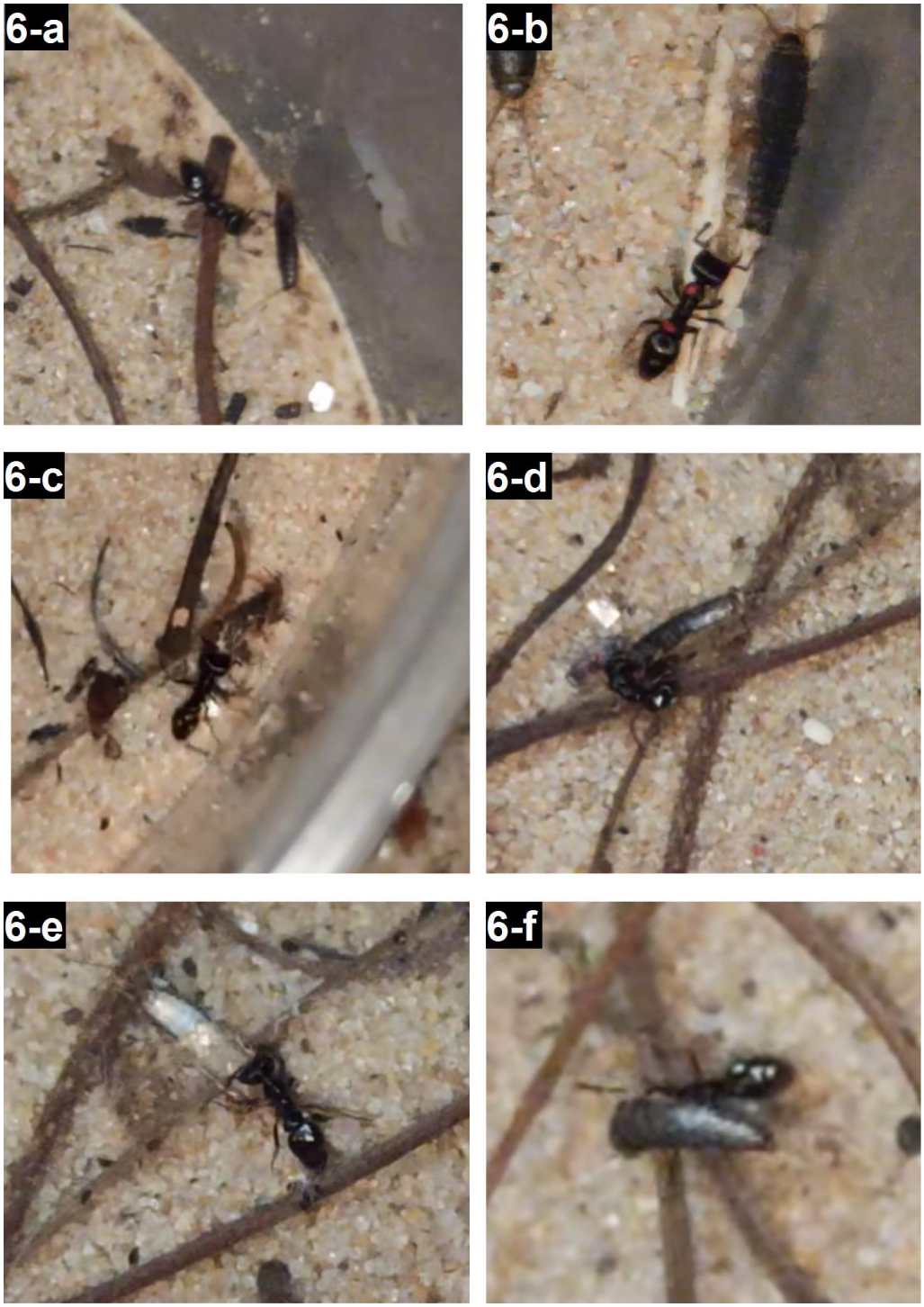
Uma vez que a formiga mordeu o Zygentoma, ela mantém firme a mordida e o segura para ele não escapar até o veneno fazer seu efeito caso ela tenha conseguido ferroar o Zygentoma.

Ferroar (figura 6-d)

A formiga curva seu abdômen com o ferrão exposto pica o Zygentoma, geralmente na parte ventral do abdômen ou do tórax, inoculando o seu veneno para paralisar o Zygentoma. Cada ferroada foi contabilizada individualmente, várias delas podendo

ser necessárias em um mesmo ataque, até que a presa pare de lutar e fique paralisada.

Figura 6- Imagens da alguns comportamentos da sequência de predação de Zygentoma por caçadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00. **6-a** aproximação/orientação, direcionamento das antenas da formiga para o Zygentoma; **6-b** abertura das mandíbulas como preparação ao ataque; **6-c** Zygentoma preso entre as mandíbulas, logo após o ataque; **6-d** ferroada no Zygentoma; **6-e** finalização da manipulação da presa para o transporte; **6-f** transporte do Zygentoma.



Fonte: O autor

Manipulação da presa (figura 6-e)

Uma vez o Zygentoma neutralizado e inerte, a formiga usa suas mandíbulas, suas pernas anteriores e suas antenas para manipular o Zygentoma e colocá-lo na posição na qual ele será pego pelas mandíbulas para ser transportado. Geralmente o Zygentoma é colocado em posição dorsal, a formiga se posiciona de frente para o Zygentoma (cabeça e cabeça), deixando apenas sua cabeça ultrapassar a cabeça do Zygentoma e o morde atrás da cabeça ou do pronoto, mantém firme e o agarra com as mandíbulas, levantando o Zygentoma o jogando para cima do seu corpo antes de caminhar em direção ao ninho.

Transporte da presa (figura 6-f)

O Zygentoma é transportado sempre por cima da formiga, com o corpo entre as antenas da formiga que o mantém firme nas suas mandíbulas. Há algumas variações na posição do Zygentoma.

Ficar imóvel

A formiga pode ficar parada durante o forrageamento, geralmente próximo de um objeto da serrapilheira.

Autolimpeza

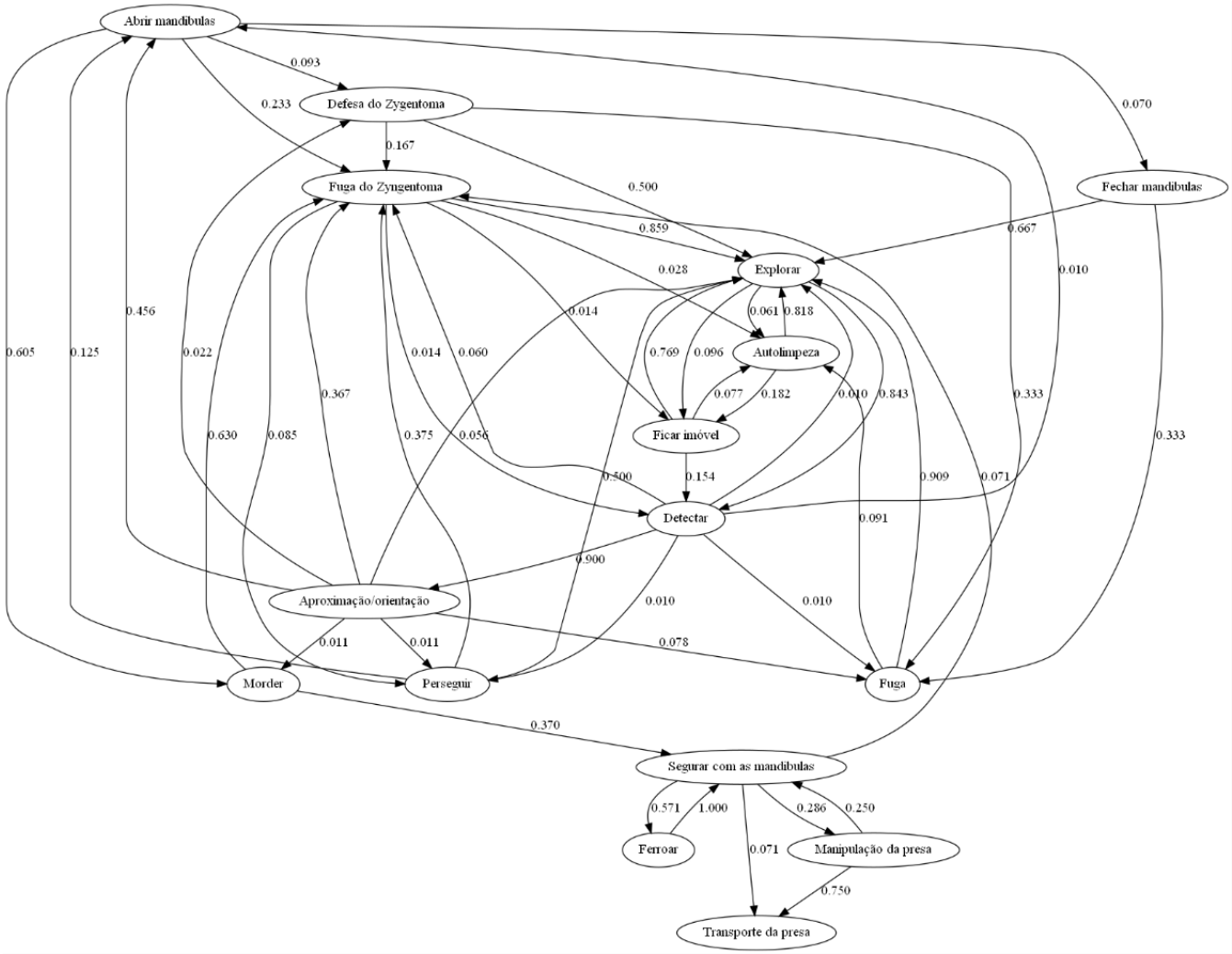
A formiga limpa parte do seu corpo com suas pernas e suas peças bucais.

4.3. Descrição e análise dos fluxogramas de sequências do comportamento de predação de Zygentoma por *Thaumatomyrmex* LMS00

Quatro fluxogramas representando as sequências de forrageio com comportamento de predação de Zygentoma por forrageadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00 foram elaborados diretamente pelo software BORIS a partir da análise dos vídeos e do registro dos dados no programa (figuras 7 – 10). Os fluxogramas mais gerais das figuras 7 e 8, são mais complexos daqueles obtidos nos estudos de Dejean, com espécies de *Strumigenys*, *Odontomachus* ou *Psalidomyrmex* (DEJEAN, 1985; DEJEAN & BASHINGWA, 1985; DEJEAN et al., 1999). Um comportamento pode levar a vários outros, enquanto tem também vários retornos a um comportamento anterior (figuras 7 e 8), o que acontece poucas vezes nos estudos de Dejean, mesmo com um número similar de comportamentos (DEJEAN, 1985; DEJEAN & BASHINGWA, 1965).

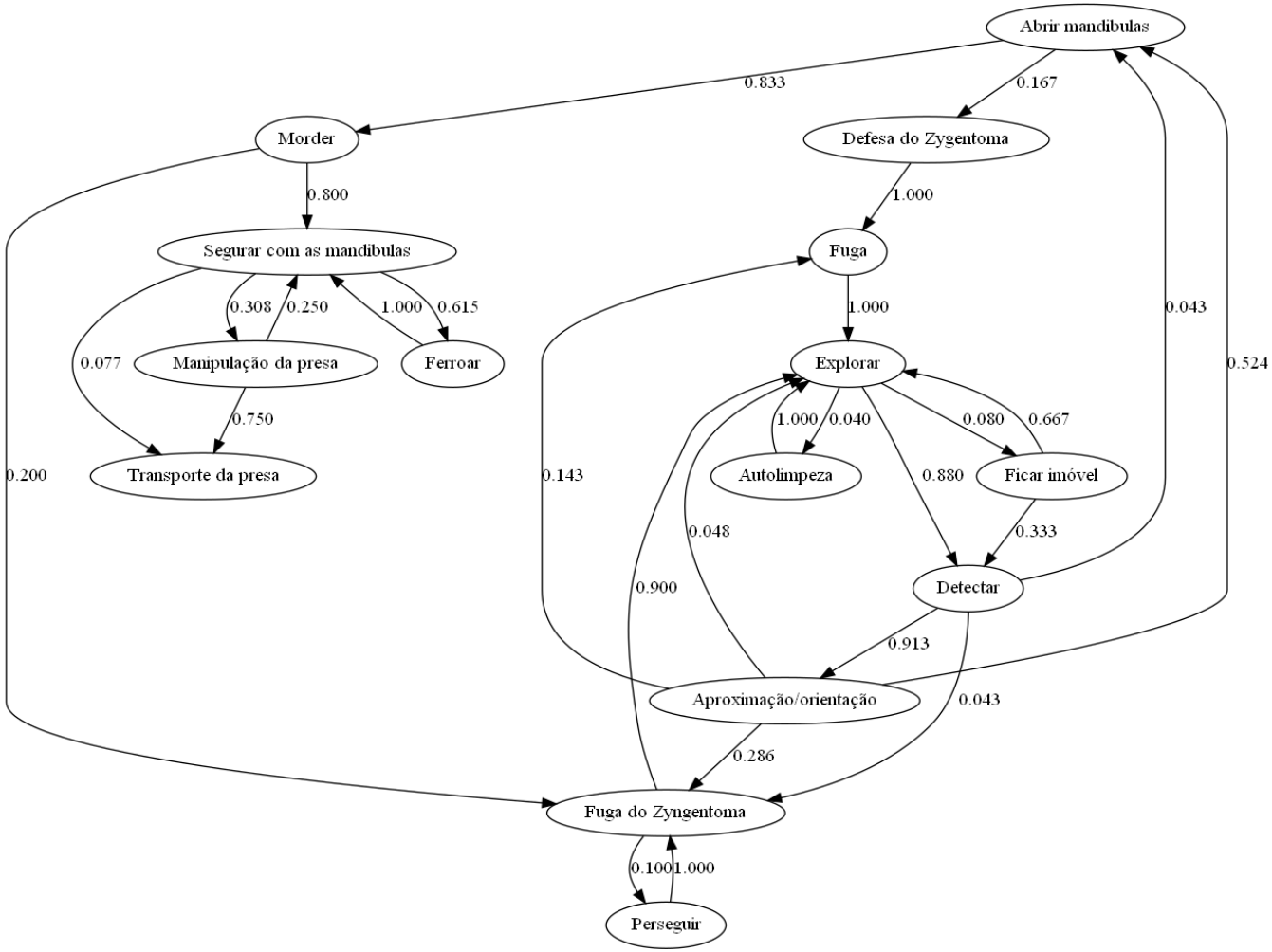
A partir dos dados registrados na análise dos vídeos, o programa BORIS geriu também uma tabela informando a quantidade de cada comportamento e a duração média dos comportamentos categorizados como "*state event*" (tabela 1). Cento e vinte e sete comportamentos exploratórios foram analisados, com duração média da exploração de 49,3 segundos, antes de ser interrompida por outro comportamento como a detecção de uma presa (Zygentoma) que foi o mais frequente (84,3% - figura 7). Isso mostra que as formigas saíram do ninho principalmente para forragear, ainda que não seja a sua única atividade ao sair do ninho. Isso é confirmado pelo comportamento de aproximação/orientação do Zygentoma, que representa 90% dos comportamentos realizados depois da detecção (figura 7).

Figura 7- Fluxograma compilando 100 sequências de forrageio com comportamento de predação de Zygentoma por forrageadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00. O sentido das setas indica a passagem de um comportamento para outro, enquanto os números indicam a relação (porcentagem) de passagem de um comportamento para outros.



Fonte: O autor. Elaborado no software BORIS.

Figura 8- Fluxograma compilando oito sequências de forrageio com comportamento de predação de Zygentoma por forrageadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00: sete forrageios cujo final resultou na captura e no transporte de um Zygentoma, e um forrageio cujo final resultou na fuga do Zygentoma apesar deste ter sido capturado pela formiga em um primeiro momento. O sentido das setas indica a passagem de um comportamento para outro, enquanto os números indicam a relação (porcentagem) de passagem de um comportamento para outros.



Fonte: O autor. Elaborado no software BORIS.

A aproximação/orientação tem duração média de 4,16 segundos (tabela 1), sendo semelhante ao obtido por Dejean (1985) com *Strumigenys emarginata* Mayr, 1901 para o comportamento equivalente ele observou na maioria dos casos 1 a 10 segundos de duração. No caso de presas com tamanhos maiores ou iguais à formiga, pode haver alterações neste comportamento de aproximação com "cautela" ou "hesitação" da formiga e menor frequência dos ataques, como em *Strumigenys serrula* Santschi, 1910 (DEJEAN, 1985).

A fase de aproximação/orientação se caracteriza também por uma preparação do ataque à presa, como é também o caso nas *Strumigenys* e *Odontomachus* por exemplo (DEJEAN 1985; DEJEAN & BASHINGWA, 1985). As forrageadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00 se preparam se posicionando melhor em relação ao corpo do Zygentoma e abre suas mandíbulas lentamente, como se fosse para não afugentar o Zygentoma. No entanto, apenas 27 das 100 detecções de Zygentoma foram seguidas do ataque na presa (comportamento "morder") (tabela 1 – figura 7), e em apenas oito casos a formigas conseguiu fechar suas mandíbulas em uma parte do corpo do Zygentoma (tabela 1 – figuras 7 e 8). Sendo que em uma destas, o Zygentoma conseguiu fugir (figura 8). Portanto, a taxa de sucesso de predação e transporte do Zygentoma neste estudo é de apenas 7% considerando a detecção como ponto de partida da sequência de predação. No total, os Zygentoma fugiram em 72 casos (tabela 1), principalmente nas fases "aproximação/orientação" e "morder" (figuras 7 e 8). Em poucos casos a formiga perseguiu o Zygentoma e em nenhum deles ela conseguiu alcançá-lo (figuras 7 e 8). Podemos também destacar um comportamento considerado de defesa ativa do Zygentoma que, quando a formiga está próxima dele, vai dar uma volta brusca e a golpea com a parte terminal do seu abdômen que tem três longos filamentos caudais. Provocando a desistência da formiga, que volta a explorar a arena, ou a fuga da formiga, quando não é o próprio Zygentoma que fugiu (figura 8). A fuga da formiga pode acontecer em outros casos, sem necessariamente entender a razão (figura 8).

Com poucos segundos de mandíbulas abertas a *Thaumatomyrmex* LMS00 ataca rapidamente o Zygentoma dando um pequeno salto e fechando suas mandíbulas com a presa entre elas. Somente após a garantia de estar com a presa segura, ela então ferroa para inocular seu veneno (figura 7). Durante esse momento o Zygentoma tenta fugir, por muitas vezes se debatendo e arrastando a formiga,

então ela repete a ferroada até que o Zygentoma pare de se debater gradualmente, esta fase dura em média 29,9 segundos (tabela 1). Os Zygentoma atacados têm geralmente pelo menos o tamanho da formiga e, portanto, o veneno pode demorar a fazer efeito.

Uma vez o Zygentoma inerte, há uma fase de manipulação da presa, com movimentos das antenas e das pernas anteriores, para o seu transporte (figura 7). Com uma duração média é de 30,5 segundos (tabela 1), esta fase parece essencial para o transporte adequado do Zygentoma, especialmente pelo seu tamanho em relação àquele da formiga. Neste experimento, a formiga colocou sempre o Zygentoma em posição dorsal, enquanto dá a volta na presa, após ficar na sua frente, a formiga segura o Zygentoma com as mandíbulas logo após a sua cabeça ou após o seu pronotum.

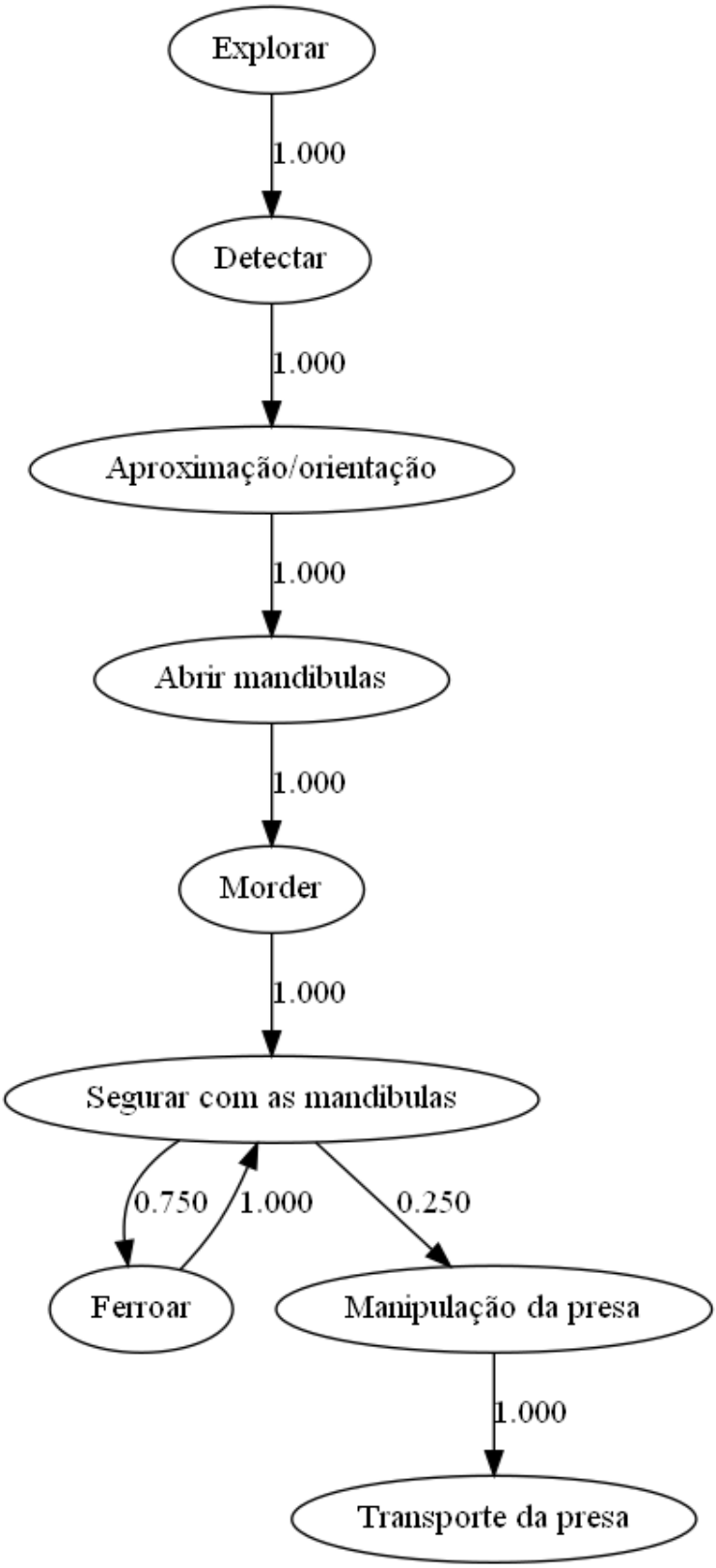
Em alguns momentos da exploração ou da sequência de predação, a formiga pode ainda ficar imóvel ou fazer autolimpeza (figura 7). A imobilidade da formiga não pôde ser associada a um tipo de caça de espreita.

Tabela 1- Contabilização das ocorrências dos comportamentos, automaticamente gerada pelo software BORIS. Em cinza claro são os “state event” (comportamentos contínuos) e em branco são os “point event” (comportamentos pontuais), sem duração, anotados “NA”.

Comportamentos	Total de ocorrências	Duração média (s)	Desvio padrão da duração
Explorar	127	49,3	49,7
Detectar	100	NA	NA
Aproximação/orientação	90	4,16	4,2
Abrir mandíbulas	43	NA	NA
Fuga do Zygentoma	72	NA	NA
Perseguir	8	7,8	3,4
Defesa do Zygentoma	6	NA	NA
Morder	27	NA	NA
Segurar com as mandíbulas	28	29,9	63,3
Ferroar	16	NA	NA
Manipulação da presa	7	30,5	43,1
Transporte da presa	7	151.9	176,1
Fechar mandíbulas	3	NA	NA
Ficar imóvel	16	57.49	90
Autolimpeza	11	18.4	15,3
Fuga	11	4.4	2,2

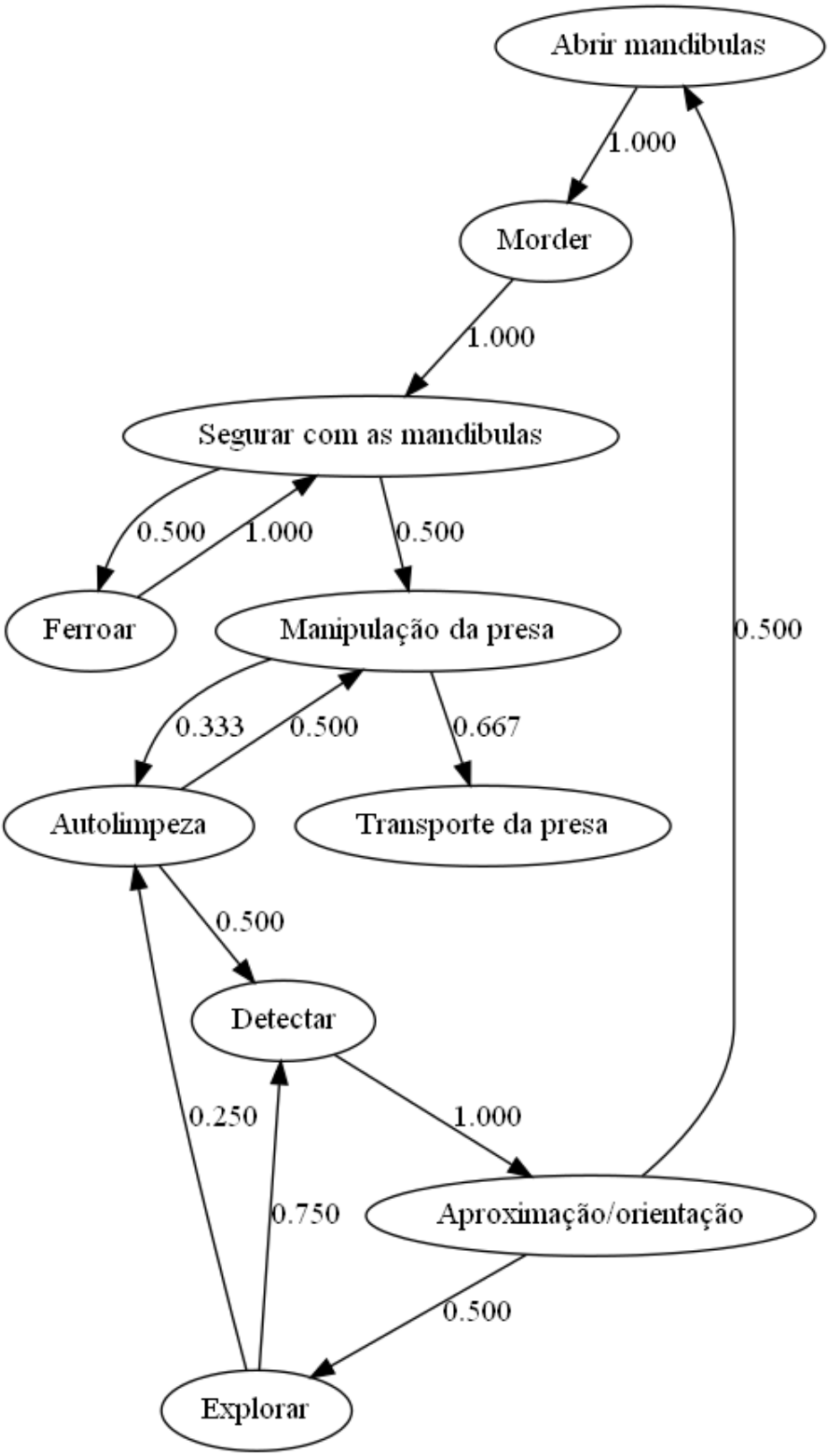
Fonte: O autor. Elaborado no software BORIS.

Figura 9- Fluxograma compilando as sete sequências bem-sucedidas do comportamento de predação de Zygentoma por forrageadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00, da detecção do Zygentoma até o seu transporte. O sentido das setas indica a passagem de um comportamento para outro, enquanto os números indicam a relação (porcentagem) de passagem de um comportamento para outros.



Fonte: O autor. Elaborado no software BORIS.

Figura 10- Fluxograma compilando as três sequências de forrageio com comportamento de predação de Zygentoma por forrageadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00, os Zygentoma tendo sido anestesiados por refrigeração. O sentido das setas indica a passagem de um comportamento para outro, enquanto os números indicam a relação (porcentagem) de passagem de um comportamento para outros.



Fonte: O autor. Elaborado no software BORIS.

O fluxograma da figura 9 compila, unicamente, as sete sequências bem-sucedidas do comportamento de predação de Zygentoma vivo (ativo ou imóvel) por forrageadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00, da detecção do Zygentoma até o seu transporte. A sequência predatória observada é de forma geral semelhante à outras sequências menos detalhadas já descritas para formigas do gênero (BRANDÃO, 1991; JAHYNY, 2010; RABELING et al., 2012), assim como a Ponerinae *Odontomachus troglodites* (DEJEAN & BASHNGWA, 1985).

Enquanto o fluxograma da figura 10 compila, unicamente, as três sequências de forrageio com comportamento de predação de Zygentoma anestesiados por refrigeração. A presença do comportamento de autolimpeza da formiga no caso de sequências de predação de Zygentoma anestesiado por refrigeração, deixa a pensar que há diferença com a sequência de predação de Zygentoma vivos, mas se fizermos abstração deste comportamento, cuja importância não é analisável a partir destes dados, as sequências são as mesmas, incluindo o ato de ferroar um Zygentoma, mesmo este estando anestesiado pelo frio (figura 9 e 10 – tabela 2). Podemos fazer o paralelo especialmente com as sequências de predação de um Zygentoma vivo, mas imóvel (figura 9 e 10 – tabela 2). Assim como em *Strumigenys serrula* e *Odontomachus troglodytes* notamos uma maior antenação por parte da *Thaumatomyrmex* ao encontrar uma presa anestesiada (DEJEAN, 1983; DEJEAN & BASHINGWA, 1985). Por vezes ela se aproximava do Zygentoma e depois voltava a explorar (figura 9). Apesar de uma antenação mais duradoura, ela não foi capaz de detectar a presa que já está morta ou inerte visando poupar energia com uma abordagem menos agressiva.

Entretanto, as caçadoras de *Odontomachus troglodytes*, *Strumigenys emarginata* e *Strumigenys serrula* de colônias alimentadas normalmente, quando encontram uma presa anestesiada por CO_2, não apresentam comportamento de ferroada, ao contrário das caçadoras de *Strumigenys serrula* cuja colônia ficou esfomeada (DEJEAN, 1985, 1987; DEJEAN & BASHINGWA, 1985). A colônia de *Thaumatomyrmex* LMS00 foi deixada sem presa vários dias para tentar criar um incentivo à caça que não estava acontecendo. Pelo estudo de Dejean (1987) com uma espécie de *Strumigenys*, isso pode ter influenciado o comportamento das caçadoras e o experimento deverá ser reconduzido com uma colônia alimentada normalmente para poder descartar este viés.

Em um dos vídeos de gravação noturna da colônia no laboratório, uma forrageadora voltou para o ninho com a metade do corpo de um Zygentoma (cabeça, tórax e metade do abdômen) o que pode indicar um possível comportamento de necrofagia que valida a realização de experimentos com Zygentoma mortos.

Tabela 2- Análise do comportamento predatório para diferentes situações de sucesso.

Comportamentos	Zygentoma anestesiado por refrigeração	Zygentoma vivo e imóvel	Zygentoma vivo e ativo
Detectar	+	+	+
Aproximação/orientação	+	+	+
Abrir mandíbulas	+	+	+
Morder	+	+	+
segurar com as mandíbulas	+	+	+
Ferroar	+	+	+
Manipulação da presa	+	+	+
Transporte da presa	+	+	+
Autolimpeza	+	-	-
Número de observações	(3 de 3)	(4 de 7)	(3 de 7)

Fonte: O autor.

4.4. Taxa de sucesso na predação de Zygentoma por caçadora de *Thaumatomyrmex* LMS00

Para a colônia criada no laboratório, em 42 noites de gravação da colônia, 48 voltas ao ninho com um Zygentoma foram observadas. No máximo, três Zygentoma foram levados para o ninho em uma noite. Geralmente a colônia consegue pegar apenas um Zygentoma por noite apesar de ter até nove das 12 formigas da colônia fora do ninho. Não foi incomum noites onde não houve nenhum Zygentoma trazido ao ninho, mas na noite seguinte houve pelo menos um ou mais sucessos, podendo haver algum fator de determinação em obtenção de alimento como a fome. Para o experimento de predação de Zygentoma vivos, a taxa de sucesso foi de 7%, contando a partir da sua detecção. Isso corrobora os dados obtidos *in situ*: dois ninhos de *Thaumatomyrmex* LMS00 foram observados nas paleodunas de Casa Nova, um duas noites e o outro apenas uma, as saídas e as voltas para o ninho foram registradas (ANDRADE, 2021). Apenas 2 a 3% das saídas do ninho foi de forrageadoras com um Zygentoma e nenhuma outra presa foi levada para o ninho, mas as forrageadoras tinham uma coisa não identificada nas mandíbulas em 7 a 18% das voltas, sem certeza de que eram alimentos (ANDRADE, 2021). As 20

forrageadoras de um dos ninhos levaram apenas três Zygentoma para o ninho por noite (ANDRADE, 2021). Mesmo que todas as formigas não saiam para forragear à procura de alimento, este número é muito baixo. No entanto, mesmo com um número baixo de presas levadas para o ninho, a colônia criada no laboratório se desenvolveu bem e teve um aumento do número de membros compondo a colônia. O tamanho dos Zygentoma levados para o ninho, geralmente do tamanho da formiga, parece poder satisfazer as necessidades dessas microcolônias.

Quando comparada com outros estudos de predação temos um número de sucessos muito baixo, apenas 7% das intenções de predação resultaram em captura e transporte da presa para o ninho, enquanto as espécies *Strumigenys emarginata, Strumigenys serrula, Odontomachus troglodites* e *Psalidomyrmex procerus* obtiveram taxa de sucesso entre 90% e 99,9% de suas tentativas de predação (DEJEAN, 1983; DEJEAN 1985; DEJEAN & BASHINGWA, 1985; DEJEAN et al., 1999). No laboratório, *Thaumatomyrmex* LMS00 predou também Penicillata e não parece ter as mesmas dificuldades para fazer isso do que com os Zygentoma. Quando quase 50 Penicillata foram colocados por inadvertência na área de forrageamento da colônia, em poucos tempos todos foram encontrados no ninho.

4.5. Análise do transporte dos Zygentoma pelas *Thaumatomyrmex* LMS00

As caçadoras da colônia criada em laboratório de *Thaumatomyrmex* LMS00 levaram para o ninho na maior parte das observações Zygentoma de tamanho igual ou um pouco maior ao tamanho delas (tabela 3), sendo que na área de forrageamento havia Zygentoma de todos os tamanhos. Durante a sequência de predação do Zygentoma, uma vez que ele foi paralisado, há uma preparação ao seu transporte (figura 6 – 9), portanto trata-se de uma fase importante e necessária. Se o Zygentoma pudesse ser transportado de qualquer forma, a formiga não teria este comportamento de orientação do corpo do Zygentoma para o seu transporte. Em decorrência deste comportamento, há uma preferência da formiga para o transporte do Zygentoma em uma certa posição. Para o seu transporte, as caçadoras de *Thaumatomyrmex* LMS00 agarram o Zygentoma preferencialmente na sua face ventral com a mordida atrás de sua cabeça ou do pronoto, a cabeça da formiga e do Zygentoma estando em direções opostas, o Zygentoma fica levantado por cima da cabeça da formiga e o seu corpo fica geralmente deitado em cima da formiga, a parte ventral encostando no dorso da formiga (às vezes mais ereto, em frente à

formiga) (tabela 3). Há uma relação evidente entre a posição da mordida e a posição do Zygentoma levantado. Da mesma forma, há uma relação evidente entre a posição de transporte e a posição de depósito do Zygentoma no chão do ninho. Um Zygentoma transportado deitado em cima da formiga, a parte ventral encostando no dorso da formiga, quando ela vai deixá-lo, ela vai fazer passar o Zygentoma por cima da sua cabeça, pela frente, o contrário do que ela fez quando ela o manipulou para o seu transporte, e ele vai, portanto, ficar em posição ventral no chão.

Tabela 3- Quantidade de observações (em porcentagem) para cada parâmetro registrado para as 48 voltas para o ninho com um Zygentoma nas gravações vídeos da colônia criada no laboratório.

Caraterística analisada	Número de observações (%)			
Local da pega das mandíbulas no Zygentoma	85% mordida na face ventral, após a cabeça / pronotum	11% mordida na face dorsal, após a cabeça / pronotum	2% mordida na lateral	2% mordida na parte posterior (abdômen)
Posição do Zygentoma durante o transporte	85% deitado em cima da formiga, a parte ventral encostando no dorso da formiga (às vezes mais ereto, em frente à formiga)	11% deitado (as vezes mais ereto) em cima da formiga, de barriga para cima	4 % de lado, posição lateral	
Posição de deposição do Zygentoma dentro do ninho	79% em posição dorsal	17% em posição lateral	4% em posição ventral	
Tamanho do Zygentoma em relação a formiga	17% tamanho bem superior	39,5% tamanho um pouco superior	39,5% tamanho igual	4 % tamanho inferior
Local de deposição da presa dentro do ninho	44% entre as outras formigas	21% próximo aos imaturos	19% logo após a entrada do ninho	14% no meio do ninho
Comportamento da forrageadora logo após a deposição do Zygentoma	77% fez autolimpeza	17% foi se alimentar	6% saiu novamente	-

Fonte: O autor.

Exatamente os mesmos comportamentos de tratamento da presa e de transporte são observados em espécies de *Thaumatomyrmex* que predam Penicillata (JAHYNY, 2010). Os Penicillata têm também uma forma alongada, por sua vez tubular, e os Penicillata caçados são geralmente do mesmo tamanho ou de um tamanho um pouco inferior àquela da formiga (JAHYNY, 2010). Este tipo de transporte se encontra também em uma nova espécie do gênero *Platythyrea* das paleodunas do complexo de Xique-Xique (figura 1), quando ela transporta adultos de Embioptera (Insecta) cujo corpo é também alongado (comunicação pessoal JAHYNY, 2021). Esta espécie tem como as *Thaumatomyrmex* os lobos frontais

muito espaçados, deixando o Embioptera passar entre as antenas. Em um estudo do modo de transporte, algumas formigas carregam uma presa pesada a arrastando (SUDD, 1965). Enquanto todas as espécies de “formigas de correção” (“*army ants*” *sensu* FRANKS, 1985) carregam as presas por baixo do seu corpo (FRANKS, 1985) e parece ser também o caso para as espécies do gênero *Leptogenys* Roger, 1861 quando carregam seus próprios imaturos ou presas. As operárias destas espécies, ou pelo menos uma das castas de operárias polimórficas de “formigas de correção”, têm as pernas desproporcionadamente compridas (FRANKS, 1985). A forma das presas pode limitar a eficiência de carregamento e a velocidade de transporte, além de haver outras limitações pelas interações entre a presa e o substrato, o que pode impulsionaram a evolução de uma casta de transporte específica em algumas espécies de formigas (POWELL & FRANKS, 2005). No caso das *Thaumatomyrmex*, com a sua morfologia e a forma de suas presas, o modo de transporte “por cima da formiga” é possivelmente a forma mais eficiente para transportar presas de tamanho grande, como o caso dos Zygentoma ou com tricomas que podem atrapalhar o transporte, como nos Penicillata.

Em relação ao local de deposição do Zygentoma dentro do ninho, ele foi geralmente deixado perto das formigas e uma vez que a caçadora depositou o Zygentoma, ela geralmente fez logo uma autolimpeza (tabela 3). É um comportamento comum das formigas que voltam para o ninho, provavelmente para limpar seu corpo de eventuais patógenos.

4.6. Comparações com outras espécies do gênero

Esta espécie ainda não descrita de *Thaumatomyrmex*, assim como as demais espécies do gênero tem seu comportamento predatório baseados em: encontrar, ferroar, transportar e devorar sua presa (BRANDÃO, 1991; JAHYNY, 2010; RABELING et al., 2012), sendo uma formiga especializada na predação de Zygentoma. Em *Thaumatomyrmex* LMS00 o comportamento de manipulação da presa para o transporte, que conta com rápidos movimentos das pernas dianteiras e antenas, semelhante à depilação de Penicillata já descrito para o gênero assim como a inserção da mordida para agarrar e transportar a presa, de forma que a formiga joga o Zygentoma por cima de suas costas (JAHYNY, 2010).

O transporte da presa nas *Thaumatomyrmex* é um comportamento bem delicado e evidenciado na morfologia do gênero, como o espaçamento dos lobos

frontais (figuras 11 e 12) para que a presa seja acomodada por cima da cabeça entre as antenas (JAHYNY, 2010). A forma de transporte é a mesma tanto para Penicillata quanto para Zygentoma.

A principal diferença na predação entre *Thaumatomyrmex* LMS00 e as demais espécies do gênero, para as quais parte da biologia é conhecida, é a predação do Zygentoma, que é uma presa maior que os Penicillata, e tem o corpo comprido enrijecido pelas escamas e com formato achatado, enquanto os Penicillata têm um corpo muito mole e cilíndrico. Observando as diferenças entre as mandíbulas das espécies de *Thaumatomyrmex*, especialmente do grupo *Mutilatus*, *Thaumatomyrmex* LMS00 tem mandíbulas com apenas três dentes (quatro em *Thaumatomyrmex mutilatus* e *Thaumatomyrmex contumax*) com os dentes dois e três mais curtos do que nas outras espécies, dando a impressão de uma mandíbula mais robusta (figuras 11 e 12 - CELANTE et al. 2019).

Figura 11- Fotografias da cabeça em vista frontal de espécies do gênero *Thaumatomyrmex.* **11-a**. holótipo de *Thaumatomyrmex mutilatus*. **11-b**. holótipo de Thaumatomyrmex *contumax*. **11-c**. *Thaumatomyrmex* LMS00.

Fonte: Arquivo do laboratório de Mirmecologia do Sertão (2020).

Figura 12- Fotografias com vista detalhada das mandíbulas. **12-a** *Thaumatomyrmex* c*ontumax*; **12-b** *Thaumatomyrmex* LMS00.

Fonte: Arquivo do laboratório de Mirmecologia do Sertão (2020).

Conclusão

Este estudo detalhando o comportamento de predação de uma espécie de formigas, retoma os trabalhos efetuados pelo mirmecólogo e naturalista francês Alain Dejean a partir do final dos anos 1970. Apesar de ser importante para entender melhor a biologia e a morfologia de uma espécie de formigas, curiosamente, não é um tipo de estudo comum para as formigas e encontramos apenas artigos cujo A. Dejean era um dos autores.

O fluxograma das sequências completas de predação obtidos parece mais complexo e mais difícil de entender do que aqueles nos estudos realizados por A. Dejean em outras espécies de formigas. Isso pode se dar por uma análise diferente ou mais minuciosa dos comportamentos envolvidos. No entanto, se formos considerar apenas as sequências de predação que levaram ao ataque bem-sucedido do Zygentoma, encontramos fluxogramas muito mais simples e semelhantes àqueles nos estudos de A. Dejean sobre outras espécies de formigas, só que *Thaumatomyrmex* LMS00 teve apenas 7% de sucesso de predação de Zygentoma.

É a primeira formiga observada a caçar Zygentoma vivos (ANDRADE 2021). Apesar da falta de estudo sobre a história natural e regime alimentar da maioria das espécies de formigas, este tipo de presa não deve ser comum nas formigas. Os Zygentoma são muito rápidos, potencialmente com uma cutícula de escamas escorregadia, podem se defender e detectar um predador a mais de um centímetro de distância. Apesar da taxa de predação de Zygentoma por *Thaumatomyrmex* LMS00 ser baixa, isso não parece impedir o bom desenvolvimento das colônias que são até mais populosas do que nas outras espécies de *Thaumatomyrmex* que se alimentam de Penicillata (JAYNY, 2010; ANDRADE, 2021). A predação de Zygentoma é certamente uma apomorfia no gênero e provavelmente um autapomorfia de *Thaumatomyrmex* LMS00.

Thaumatomyrmex LMS00 das paleodunas de Casa Nova preda também Penicillata no laboratório e há tricomas de Penicillata na entrada dos ninhos (ANDRADE, 2021). É difícil predar Zygentoma e *Thaumatomyrmex* LMS00 preda mais facilmente Penicillata, porém, nenhum foi observado levado para os ninhos

durante as duas noites de observações. A hipótese que levantamos para a ampliação do regime alimentar dessa espécie de *Thaumatomyrmex* com a predação dos Zygentoma, é a baixa ocorrência de Penicillata na serrapilheira das paleodunas de Casa Nova. Para confirmar esta hipótese é necessária uma análise detalhada da serrapilheira das dunas de Casa Nova (complexo de dunas de Casa Nova – figura 1), assim como nas dunas de Pilão Arcado (Bahia – complexo de dunas de Xique-Xique – figura 1), onde foram encontradas forrageadoras de *Thaumatomyrmex contumax*, com finalidade de avaliar e quantificar as potenciais presas disponíveis em cada habitat natural. O regime alimentar de *Thaumatomyrmex contumax* deverá ser também estudado.

Thaumatomyrmex contumax e *Thaumatomyrmex* LMS00 são próximas morfologicamente, se diferenciando principalmente pela forma das mandíbulas e da cabeça (CELANTE et al. em prep.). Isto levanta a questão da relação que existe entre a morfologia peculiar de *Thaumatomyrmex* LMS00 e a predação de Zygentoma. Para responder a esta pergunta, o estudo detalhado das mandíbulas e da morfologia interna da cabeça (inserção dos músculos etc.) por microtomografia 3D junto ao estudo detalhado do comportamento de predação de várias espécies de *Thaumatomyrmex*, é necessário.

Enquanto o modo específico de transporte do Zygentoma ou do Penicillata pelas espécies de *Thaumatomyrmex*, e modo específico equivalente de transporte de Embioptera por *Platythyrea* sp., poderiam indicar um modo eficiente de transporte de material com a forma destas presas.

Este estudo iniciou a segunda fase de exploração da história natural e da biologia de uma nova espécie de formiga que está sendo descrita, e já abriu para outras perguntas interessantes.

5. Referências bibliográficas

ADRANDE R. V. D. **HISTÓRIA NATURAL DE UMA NOVA ESPÉCIE DE FORMIGAS DO GÊNERO *Thaumatomyrmex* MAYR, 1887 (INSECTA, HYMENOPTERA, FORMICIDAE, PONERINAE, PONERINI) DAS DUNAS INTERIORES DO MÉDIO RIO SÃO FRANCISCO, CASA NOVA, BAHIA, BRASIL.** Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Vale do São Francisco, Campus Ciências Agrárias, Petrolina-PE, 2021.

AntCat. Disponível em: <http://www.antcat.org>. Acesso em: 10 de outubro de 2021.

BRANDAO, C. R. F.; DINIZ, J. L. M.; TOMOTAKE, M. E. *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey, a novel predatory behaviour in ants and the first case of sympatry in the genus. **Insectes Sociaux**, Basel, v. 38, p. 335-344, 1991.

BARROW, L.; Parr, C. L. & Kohen, J. L. Biogeography and diversity of ants in Purnululu (Bungle Bungle) National Park and Conservation Reserve, Western Australia. **Australian Journal of Zoology** 54:123- 136, 2006.

BOVET, P. DEJEAN A. et GRANJON, M. TRAJETS D'APPROVISIONNEMENT A PARTIR D'UN NID CENTRAL CHEZ LA FOURMI *Serrastruma lujae* (FORMICIDAE : MYRMICINAE). **Insectes Sociaux**, v. 36, nº 1, pp. 51-61. 1989.

Celante G. L. et al. A NEW SPECIES OF THE GENUS THAUMATOMYRMEX MAYR, 1887 (PONERINAE, PONERINI) ASSOCIATED WITH THE LATE QUATERNARY INLAND DUNE SYSTEM OF THE MIDDLE SAO FRANCISCO RIVER, NORTHEASTERN BRAZIL. in: Simpósio de Mirmecologia, XXIV. 2019, Belo Horizonte. **Apresentação Oral**. Belo Horizonte: Universidade Federal de Minas Gerais, 2019. p. 339-339.

CUNHA, T. J. F et al. Uso e ocupação dos solos na margem esquerda do rio São Francisco, município de Casa Nova-BA. **EMBRAPA**, semiárido. Petrolina –PE, 2011.

DEL TORO, Israel; SILVA, Rogério R.; ELLISON, Aaron M. Predicted impacts of climatic change on ant functional diversity and distributions in eastern North American forests. **Diversity and Distributions**, v. 21, n. 7, p. 781-791, 2015.

DEJEAN, A. A behavioural study of predation by *Serrastruma serrula* Santschi (Formicidae, Myrmicinae). **Social Insects in the Tropics. Proc. First Int. Symp.(P. Jaisson, Ed), Presses de l Université Paris XIII**, Paris. 1983. p. 75-81.

DEJEAN, A. Determination of the hunting strategy in the genus *Smithistruma* (Formicinae-Myrmicinae) by the kind of prey. **Behavioural processes**, v. 16, n. 1-2, p. 111-125, 1988.

DEJEAN, A. Effect of starvation on the predatory behavior of *Serrastruma serrula* workers (Formicidae, Myrmicinae). **Sociobiology**, v. 13, n. 2, p. 119-132, 1987.

DEJEAN, A. Etude éco-éthologique de la prédation chez les fourmis du genre *Smithistruma* (Formicidae, Myrmicinae, Dacetini) III. La capture des proies chez *S. Emarginata*. **Insectes sociaux**, v. 32, n. 3, p. 241-256, 1985.

DEJEAN, A. et al. Prey Capture Behavior of *Psalidomyrmex procerus* (Formicidae: Ponerinae), a Specialist Predator of Earthworms (Annelida). **Sociobiology**, v. 34, n. 3, p. 545-554, 1999.

DEJEAN, A. & BASHINGWA, E. P. La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae-Ponerinae). **Insectes sociaux**, v. 32, n. 1, p. 23-42, 1985.

D'ESQUIVEL, M. et al. *Thaumatomyrmex fraxini* sp. nov.(Hymenoptera: Formcidae), a New Ant Species from the Brazilian Atlantic Forest. **Sociobiology**, v. 64(2): 159-165, 2017.

DUBOIS, Alain. Systématique et écologie: le point de vue d'un systématicien. **Biosystema, Société française de Systématique, Paris**, n. 6, p. 71-106, 1991.

EISNER, Thomas; EISNER, Maria; DEYRUP, Mark. Millipede defense: use of detachable bristles to entangle ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 93, n. 20, p. 10848-10851, 1996.

FRANKS, N.R. 1985. Teams in social insects: groups retrieval of prey by army ants (*Eciton burchelli*, Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 18: 425-426.

FRIARD, Olivier; GAMBA, Marco. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 11, p. 1325-1330, 2016.

GOTWALD, W. H. Jr. **Comparative morphological studies of the ants, with particular reference to the mouthparts.** Agricultural Experimental Station Memoir. Cornell University, Ithaca, 1969.

HÖLLDOBLER, Bert et al. **The ants**. Harvard University Press, 1990.

HÖLLDOBLER, B. & WILSON, E. O. **The Superorganism: the Beauty, Elegance and Strangeness of Insects Societies.** New York: W.W. Norton and Company. 576 p, 2009.

ITO, F. et al. Colony composition, queen behavior, specialized predation on millipedes, and exocrine glands in the ponerine ant *Myopias conicara* Xu, 1998 (Hymenoptera: Formicidae). **Entomological Science**, v. 23, n. 2, p. 142-151, 2020.

ITO, F. Colony composition and specialized predation on millipedes in the enigmatic ponerine ant genus *Probolomyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). **Insects Sociaux**, 45, 79-83, 1998.

ITO F. Specialized Predation on Arthropod Eggs in a Myrmicine Ant, *Calyptomyrmex* sp.(Hymenoptera: Formicidae), in the Oriental Tropics. Tropics, v. 10, n. 3, p. 405-407, 2001.

ITO, F.; HOSOKAWA, R. Biological notes of *Probolomyrmex okinawaensis* Terayama & Ogata collected in Yonagunijima Island, and five species of *Probolomyrmex* collected in Japan and Southeast Asia. **Asian Myrmecology**, v. 12, p. e012003, 2020.

JACOMINE, Paulo Klinger Tito et al. Levantamento exploratório-reconhecimento de solos da margem esquerda do Rio São Francisco Estado da Bahia. **Embrapa Solos-Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento (INFOTECA-E)**, 1976.

JAHYNY, B.; DELABIE, J. H. C.; FRESNEAU, D. Mini-sociétés sans reine chez le genre néotropical *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Formicidae: Ponerinae). **Actes des Colloques Insectes Sociaux**, v. 15, p. 33-37, 2002.

JAHYNY, B. et al. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887, cryptique et prédateur spécialiste de Diplopoda Penicillata. **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá**, p. 329-346, 2007.

JAHYNY, Benoit. **Histoire naturelle du genre de fourmis néotropical *Thaumatomyrmex* Mayr 1887 (Artropoda, Insecta, Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae, Thaumatomyrmecini)**. 2010. Tese de Doutorado. Paris 13.

JAHYNY, B. et al. Estudos biogeográficos sobre o gênero *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Ponerinae, Ponerini). **DELABIE, JHC; FEITOSA, RM; SERRÃO, JE**, p. 327-343, 2015.

KEMPF, W. W. A revision of the Neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae). **Studia Entomologica**, v. 18, n. 1-4, p. 95-126, 1975.

LARABEE, F. J.; SMITH, A. A.; SUAREZ, A. V. Snap-jaw morphology is specialized for high-speed power amplification in the Dracula ant, *Mystrium camillae*. **Royal Society open science**, v. 5, n. 12, p. 181447, 2018.

LONGINO, J. T.; COLWELL, R. K. Biodiversity assessment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. **Ecological applications**, v. 7, n. 4, p. 1263-1277, 1997.

LOPES, D. T. et al. Diversidade de formigas epigéicas (Hymenoptera, Formicidae) em três ambientes no Parque Estadual Mata dos Godoy, Londrina, Paraná. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 100, n. 1, p. 84-90, 2010. accesso em 31 Oct. 2020.

MASUKO, K. Larval hemolymph feeding: a nondestructive parental cannibalism in the primitive ant *Amblyopone silvestrii* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 19, n. 4, p. 249-255, 1986.

MASUKO, K. Predation on non-spider arthropod eggs and colony bionomics of the ant *Proceratium itoi* (Hymenoptera: Formicidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 112, n. 4, p. 372-378, 2019.

MASUKO, K. Specialized predation on oribatid mites by two species of the ant genus *Myrmecina* (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, v. 101, n. 3-4, p. 159-173, 1994.

MASUKO, K. Studies on the predatory biology of Oriental dacetine ants (Hymenoptera: Formicidae) II. Novel prey specialization in *Pyramica benten*. **Journal of Natural History**, v. 43, n. 13-14, p. 825-841, 2009.

POWELL, Scott; CLARK, Ellie. Combat between large derived societies: a subterranean army ant established as a predator of mature leaf-cutting ant colonies. **Insectes Sociaux**, v. 51, n. 4, p. 342-351, 2004.

POWELL, S. & BAKER, B. 2008. Os grandes predadores dos neotrópicos: comportamento, dieta e impacto das formigas de correição (Ecitoninae). pp. 18-37. In: Vilela, E.F., Santos, I. A., Serrão, J.E.; Shoereder, J.H.; Lino-Neto, J. & Campos, L.A.O. (eds.). **Insetos sociais da biologia à aplicação**. Viçosa, Universidade Federal de Viçosa. 442p.

POWELL, S., AND N. R. FRANKS. 2005. Caste evolution and ecology: a special worker for novel prey. Proceedings: **Biological Sciences**. 272: 2173-2180.

RABELING, Christian; VERHAAGH, Manfred; GARCIA, Marcos VB. Observations on the specialized predatory behavior of the pitchfork-mandibled ponerine ant *Thaumatomyrmex paludis* (Hymenoptera: Formicidae). **Breviora**, v. 533, n. 1, p. 1-8, 2012.

REZNIKOVA, Z. I.; PANTELEEVA, S. N. Interaction of the Ant *Myrmica rubra*. as a Predator with Springtails (Collembola) as a Mass Prey. In: **Doklady Biological Sciences**. New York: Consultants Bureau, c1965-1992., 2001. p. 475-477.

SCHMIDT, C. Morphological and functional diversity of ant mandibles. **Tree of life web page https://tolweb. org/treehouses**, 2004. Accesso em 30/10/2020: ttp://tolweb.org/treehouses/?treehouse_id=2482.

SCHULTZ, T. R. In search of ant ancestors. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 26, p. 14028-14029, 2000.

SCHULTZ, T. R.; MCGLYNN, T. P. **The interactions of Ants with other organisms. Di dalam: Agosti D, Majer JD, Alonso LE**. Schultz TR, editor. Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity. Washington: Smithsonian Institution Press, 2000.

TURCHIN, P.; ODENDAAL, F. J.; RAUSHER, M. D. Quantifying insect movement in the field. **Environmental Entomology**, v. 20, n. 4, p. 955-963, 1991.

VAZQUEZ, M.; DASH, S. T.; MACKAY, W. P. Description of the Gyne of the Ant *Thaumatomyrmex ferox* Mann, 1922 (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Americana**, v. 116, n. 3, p. 25-28, 2010.

WILSON, E. O.; HÖLLDOBLER, B. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 38, p. 13367-13371, 2005.

ANEXOS

Anexo 1

Lista atualizada das espécies de formigas cuja predação é especializada em um tipo restrito de animal Atualização dos predadores especializados entre as formigas. ***** Apud. presentes na tabela 15-1 de Hölldobler & Wilson (1990).

Espécie	Distribuição	Presa	Fonte
Subfamilia Amblyoponinae			
Mystrium camillae Emery, 1889	Região Indo-australiana	Grandes centopeias (chilopoda)	Larabee, Smith & Suarez (2018)
Onychomyrmex spp	Austrália	Centopéias (Chilopoda)	Hölldobler, B., Engel, H., Taylor, R. W. (1982)*
Prionopelta amabilis Borgmeier, 1949	México e América Central	*Campodeidae;* Centopeias (*Geophilidae*) e alguns artrópodes (não prioritários)	Hölldobler & Wilson (1986a)*
Stigmatomma pallipes (Haldeman, 1844)	América do Norte	Centopeias (*Geophilidae*) e larvas de besouros	Haskins (1928), Wheeler (1936c), Traniello (1982)*
Stigmatomma pluto (Gotwald & Lévieux, 1972)	Oeste africano	Centopeias (*Geophilidae*)	Gotwald & Levieux (1972)*
Stigmatomma silvestrii Wheeler, 1928	Leste asiático	Hemolinfas larvais (canibalismo) e centopeias (sazonais)	Masuko (1986)
Xymmer muticus (Santschi, 1914)	Oeste Africano	Centopeias (*Geophilidae*)	Gotwald & Levieux (1972)*
Subfamília Apomyrminae			
Apomyrma stygia Brown et al., 1971	Oeste africano	Centopeias (Chilopoda, *Geophilidae*)	Lévieux (1983b)*
Subfamília Ponerinae			
Belonopelta deletrix Mann, 1922	México e América Central	Campodeidae e Japygidae (Diplira; e centopeias jovens ou muito pequenas (Chilopoda)	Wilson (1955b)*
Centromyrmex feae (Emery, 1889)	Ásia Tropical	Cupins (Isoptera)	Wheeler (1936c)*
Centromyrmex sellaris Mayr, *1896*	África Tropical	Cupins (Isoptera)	Lévieux (1983b)*
Hypoponera coeca (Santschi, 1914)	Sul e Centro da África	Collembola	Lévieux (1983b)*
Leptogenys spp.	Ásia tropical	Cupins (Isoptera)	Wroughton (1892), Wheeler (1936c), Maschwitz & Muhlenberg (1975)*
Leptogenys elongata (Buckley, 1866)	Sul dos EUA	Oniscidae (Isopoda)	Wheeler (1904a)*

Leptogenys conradti Forel, 1913	África tropical	Oniscidae (Isopoda)	Lévieux (1883b)*
Leptogenys neutralis Forel, 1907	Oeste Australiano	Rainhas de outras formigas, especialmente de *Crematogaster* Lund, 1831	Wheeler (1933b)*
Leptogenys schwabi Forel, 1913	Sul da África	Cupins (Isoptera)	Arnold (1915-26)*
Leptogenys triloba Emery, 1901	Nova Guiné	Oniscidae	Wilson (1959c)*
Megaponera analis (Latreille, 1802)	África tropical	Cupins (Isoptera)	Wheeler (1936c), Longhurst et al. 0978)*
Myopias delta Willey & Brown, 1983	Nova Guiné	Formigas (Myrmicinae)	Willey & Brown (1983)*
Myopias conicara Xu, 1998	Sul Asiático	Diplopoda	Ito et al. (2020)
Myopias julivora Willey & Brown, 1983	Nova Guiné	Diplopoda	Willey & Brown (1983)*
Ophthalmopone ilgii Forel, 1894	África tropical	Cupins (Isoptera)	Wheeler (1936c)*
Ophthalmopone berthoudi Forel, 1890	Sul da África, África Central	Cupins (Isoptera)	Peeter & Crewe (1987c)*
Neoponera laevigata (Smith, 1858)	Américas Central e do sul	Cupins (Isoptera)	Wheeler (1936c)*
Neoponera marginata (Roger, 1861)	Américas Central e do sul	Cupins (Isoptera)	Wheeler (1936c)*
Neoponera commutata (Roger, 1860)	Américas Central e do sul	Cupins (Isoptera)	Wheeler (1936c)*
Paltothyreus tarsatus (Fabricius, 1798)	África Tropical	Cupins (Isoptera)	Hölldobler (1984b)*
Platythyrea arnoldi Forel, 1913	Sul da África	Besouros (Coleoptera)	Arnold (1915-26)*
Platythyrea conradti Emery, 1899	Africa Tropical	Larvas de Lepidoptera (Noctuidae)	Lévieux (1976d)*
Plectroctena lygaria Bolton et al., 1979	África Tropical	Ovos de Diplopoda	Lévieux (1982, 1983b)*
Plectroctena subterranea Arnold, 1915	África Tropical	Diploploda	Lévieux (1982, 1983b)*
Psalidomyrmex procerus Emery, 1901	África Tropical	Minhocas (Annelida, Oligochaeta)	Lévieux (1982)*
Thaumatomyrmex spp.	Américas central e do Sul	Penicillata (Diplopoda)	Dinitz & Brandao (1989)* Brandão et al. (1991); Rabeling et al. (2012); JAHYNY (2010)
Thaumatomyrmex LMS00	Brasil	Zygentoma (Insecta), Penicillata	ANDRADE, 2021
Subfamilia Dorylinae			
Acanthostichus sp.	Brasil	Cupins (Isoptera)	Brown (1975)*
Aenictus spp	Trópicos do velho mundo e zonas temperadas	Outras formigas	Hölldobler & Wilson (1990)*

Cerapachys spp.	Cosmopolita	Imaturos de formigas, especialmente *Pheidole* Westwood, 1839	Wheeler (1918c), Wilson (1958b, 1959c), Hölldobler (1982b)*
Cylindromyrmex striatus, Mayr, 1870	América do sul e Galápagos	Cupins (Isoptera)	Overal & Bandeira (1985)*
Neivamyrmex compressinodis Borgmeier, 1953	Américas Central e do Sul	Outras formigas, especialmente *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863)	Le Breton et al. (2007)
Neivamyrmex spp. Borgmeier, 1940	Trópicos do novo mundo	Outras formigas	Hölldobler & Wilson (1990)*
Nomamyrmex esenbeckii (Westwood, 1842)	Américas Central e do Sul	Outras formigas, especialmente *Atta* spp.	Powell & Clarck (2004)
Syscia humicola (Ogata, 1983)			
Zasphinctus steinheili (Forel, 1900)	Austrália	Formigas	Brown (1975)*
Subfamilia Ectatomminae			
Gnamptogenys horni (Santschi, 1929)	Américas Central e Do Sul	Outras formigas e alguns outros Arthropoda	E. O Wilson (observações não publicadas)*
Gnamptogenys regularis Mayr, 1870	Haiti	Diplopoda	Wheeler & Mann (1914)*
Gnamptogenys sp.	América Central	Besouros (Coleoptera)	Brown & Wilson (dados não publicados)*
Subfamilia Leptanillinae			
Leptanilla japonica Baroni Urbani, 1977	Trópicos do novo mundo	Centopeias (Chilopoda)	K. Masuko (1986)
Subfamilia Myrmicinae			
Anillomyrma decamera (Emery, 1901)	Ásia Tropical	Rouba fungos de *Odontotermes* (Isopoda)	Wheeler (1936c)*
Calyptomyrmex sp.	Indonésia	Ovos de artrópodes	Ito (2001)
Eurhopalothrix biroi (Szabó, 1910)	Nova Guiné	Arthropoda de corpo mole	Wilson (1956)*
Eurhopalothrix heliscata Wilson & Brown, 1985	Singapura, Malásia	Cupins (Isoptera) preferencialmente, mas também outros Arthropoda de corpo mole	Wilson & Brown (1984)*
Liomyrmex gestroi (Emery, 1887)	Ásia Tropical	"*tief-ants*" em ninhos de *Macrotermes*	Wheeler (1936c)*
Myrmecina graminicola (Latreille, 1802)	Asia e Europa	Ácaros Oribatida (Acari, Sarcoptiformes)	Masuko (1994)
Myrmecina flava Terayama, 1985	Sudeste asiático	Ácaros Oribatida (Acari, Sarcoptiformes)	Masuko (1994)
Myrmica rubra (Linnaeus, 1758)	Cosmopolita no hemisfério norte	Collembolas	Reznikova & Panteleeva (2001)
Pheidole titanis Wheeler, 1903	Sudoeste dos EUA e México	Cupins (Isoptera)	Creighton & Gregg (1955)*

Strumigenys canina (Brown & Boisvert, 1979)	Japão	Collembola	Masuko (1984)*
Strumigenys hexamera (Brown, 1958)	Japão	Diplura, centopeias (Chilopoda), Entomobryomorfos e Sminthuridae	Masuko (1984)*
Strumigenys serrula Santschi, 1910	África Tropical	Collembola	Dejean (1980a,b)*
Strumigenys rostrata Emery, 1895	Leste dos EUA	Collembola e *Sminthuridae*	Wilson (1953a)*
Strumigenys, missouriensis Smith, 1931	Leste dos EUA	Entomobryomorfos e *Sminthuridae*	Wilson (1953a)*
Strumigenys brevisetosa Smith, 1935	Leste dos EUA	Entomobryomorfos e *Sminthuridae*	Wilson (1953a)*
Strumigenys clypeata Roger, 1863	Leste dos EUA	Entomobryomorfos e *Sminthuridae*	Wilson (1953a)*
Strumigenys dietrichi Smith, 1931	Leste dos EUA	Entomobryomorfos e *Sminthuridae*	Wilson (1953a)*
Strumigenys talpa Weber, 1934	Leste dos EUA	Entomobryomorfos e *Sminthuridae*	Wilson (1953a)*
Strumigenys pergandei Emery, 1895	Leste dos EUA	Collembola	Wesson (1936)*
Strumigenys truncatidens (Brown, 1950)	África Tropical	Entomobryomorfos e Collembolos	Dejean (1985a,b)*
Strumigenys louisianae Roger, 1863	Do Sudeste dos EUA à Argentina	Entomobryomorfos e *Sminthuridae*	Wilson (1950, 1953a)*
Strumigenys membranifera Emery, 1869	Cosmopolita tropical	Collembolas, *Sminthuridae* e artrópodes de copo mole	Wilson (1953a)*
Strumigenys lewisi Camerom, 1886	Japão	Collembolos e pequenos artrópodes de corpo mole	Masuko (1984)*
Strumigenys solifontis Brown, 1949	Japão	Collembolos e pequenos artrópodes de corpo mole	Masuko (1984)*
Strumigenys rufobrunea Santschi, 1914	África tropical	Collembolos	Dejean (1982, 1985a)*
Solenopsis fugax (Latreille, 1798)	Europa	Imaturos de outras formigas	Forel (1869, 1874), Wheeler (1936c), Hölldobler (1973a)*
Tetramorium uelense (Santschi, 1935)	África	Cupins, especialmente *Microtermes* (Isopoda)	Bolton (1976); Longhurst et al. (1979a)*
Subfamilia Formicinae			
Myrmoteras barbouri Creighton, 1930	Singapura	Collembolas	Moffet (1986c)*
Oecophylla longinoda (Latreille, 1802)	África	Formigas "*Driver-ants"*	Gotwald (1972)
Subfamilia Proceratiinae			
Discothyrea testacea Roger, 1863	América Central	Ovos de artrópodes	Brown (1979)*

Discothyrea poweri Discothyrea poweri	Sul Africano	Ovos de artrópodes	Brown (1979)*
Discothyrea oculata Emery, 1901	África Tropical	Ovos de artrópodes	Lévieux (1983b)*
Discothyrea bidens Clark, 1928	Austrália	Ovos de aranha	Brown (1979)*
Discothyrea sauteri Forel, 1912	Sudeste e ilhas do leste asiatico	Ovos de Arthropoda	Brown (1957); Masuko (1986)
Probolomyrmex dammermani Wheeler, 1928	Sul da Ásia	Penicillata (Diplopoda)	Ito (1998); Ito & Hosokawa (2020)
Probolomyrmex itoi Eguchi et al., 2006	Sumatra	Penicillata (Diplopoda)	Ito & Hosokawa (2020)
Probolomyrmex longiscapus Xu & Zeng, 2000	Vietnam	Penicillata (Diplopoda)	Ito & Hosokawa (2020)
Probolomyrmex longinodus Terayama & Ogata, 1988	Japão	Penicillata (Diplopoda)	Ito & Hosokawa (2020)
Probolomyrmex okinawensis Terayama & Ogata, 1988	Java	Penicillata (Diplopoda)	Ito & Hosokawa (2020)
Probolomyrmex vieti Eguchi et al., 2006	Java	Penicillata (Diplopoda)	Ito & Hosokawa (2020)
Probolomyrmex watanabei Tanaka, 1974	Sumatra	Penicillata (Diplopoda)	Ito & Hosokawa (2020)
Proceratium avium Brown, 1974	Ilhas Mauricio	Ovos de artrópodes	Brown (1974a)*
Proceratium itoi (Forel, 1918)	Leste Asiático	Ovos de artrópodes	Masuko (1986); Masuko (2019)
Proceratium japonicum Santschi, 1937	Ilhas do leste asiático	Ovos de artrópodes	Masuko (1986)
Proceratium watasei (Wheeler, 1906)	Extremo Leste Asiático	Ovos de artrópodes	Masuko (1986)

Fonte: O autor e modificado de MASUKO (1986) e HÖLLDOBLER & WILSON (1990).