



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ – UESC
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - DCB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA – PPGZOO**

ERICA DOS SANTOS ARAUJO

**Estratificação vertical e fauna associada em Ponerinae neotropicais
(Hymenoptera: Formicidae)**

Ilhéus - Bahia

2018

ERICA DOS SANTOS ARAUJO

**Estratificação vertical e fauna associada em Ponerinae neotropicais
(Hymenoptera: Formicidae)**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual de Santa Cruz, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Área de Concentração: Zoologia Aplicada

Orientadora: Dr^a Cléa dos Santos Ferreira Mariano

Co-orientadora: Dr^a Rosa Gabriela Castaño-Menezes

**Ilhéus – Bahia
2018**

Aos meus pais, Armando e Edna,

Ao meu avô Oscar,

Pelo amor e doação,

Dedico.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Santa Cruz, pela infraestrutura para o desenvolvimento da pesquisa.

Ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, pela oportunidade de realizar o curso de mestrado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoa de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudo.

À Dr^a Cléa dos Santos Ferreira Mariano, pela orientação, confiança, paciência amizade, presença constante na execução do trabalho, e pela preocupação com meu desenvolvimento profissional e pessoal.

Ao Dr. Jacques Hubert Charles Delabie pela confiança, apoio e contribuição na minha formação humana e intelectual.

À Dr^a Gabriela Castaño-Meneses, pela co-orientação, apoio e confiança.

A Elton Oliveira Rios, por todo auxílio no trabalho de campo, mesmo nos dias de chuva.

Aos estagiários do Laboratório de Zoologia de Invertebrados pelo auxílio em campo e em laboratório.

Aos amigos Eton Rios, Jemile Viana, Rebeca Quinto, Vinícius Miranda e Priscila Santos pelo convívio e por compartilhar simplicidade.

A Wesley Duarte da Rocha pelo acesso a área de coleta.

A Zé Raimundo, por contribuir com sua grande experiência nas saídas de campo.

Ao Professor Dr. Aníbal Oliveira e Rafaela Silva pelo auxílio na identificação dos ácaros.

Ao Dr. Douglas Zeppelini, pela identificação dos Collembola.

Ao pessoal do Laboratório de Mirmecologia da CEPLAC/CEPEC, pelo acolhimento.

A Elmo Koch, pela paciência, disponibilidade e por todo o tempo dedicado no auxílio das análises estatísticas.

À Maria Dias Sales, por entender minhas angústias, compartilhar suas experiências, pelos bons conselhos, momentos de alegria, preocupação e amizade.

A Deus, que em sua inifita bondade me proporcionou o dom da Vida.

ESTRATIFICAÇÃO E FAUNA ASSOCIADA EM PONERINAE NEOTROPICAIS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

RESUMO

A subfamília Ponerinae constitui um dos grupos de formigas detentoras de características morfológicas e comportamentais de espécies basais. Essas formigas possuem uma grande diversidade em ambientes nativos das regiões tropicais onde se distribuem ao longo dos diferentes estratos de ambientes florestais (dossel, sub-bosque, estrato epigeico, serapilheira e estrato hipogeico) de acordo com suas características ecológicas e disponibilidade de locais de nidificação. Seus ninhos abrigam uma rica diversidade de organismos mirmecófilos que mantêm diferentes tipos de interações, as quais são pouco conhecidas para essas formigas na região neotropical. O objetivo deste estudo foi determinar como a estratificação do ambiente altera a preferência de recursos para nidificação em Ponerinae e avaliar a diversidade da fauna mirmecófila associada aos ninhos dessas formigas. Foi construído um banco de dados com informações de nidificação de algumas espécies de seis gêneros de Ponerinae depositadas na Coleção de Formicidae do Laboratório de Mirmecologia (CPDC) do Centro de Pesquisas do Cacau e outras informações já disponíveis na literatura. Adicionalmente, foram realizadas coletas de ninhos de Ponerinae no período de março a dezembro de 2017 por meio de inspeção em diferentes substratos de nidificação. Para analisar os dados, índices de similaridade foram calculados e análises multivariadas foram conduzidas. Foram comparadas também as relações entre algumas medidas morfométricas das formigas quanto aos gêneros e estratos ambientais estudados. A fauna de invertebrados associados com os ninhos das diferentes espécies de Ponerinae também foi comparada quanto às espécies e estratos. Todos os estratos apresentaram espécies exclusivas de cada um, sendo a composição dos estratos superiores diferentes daquela dos estratos inferiores. Ao nível de gênero, alguns são muito especializados quanto ao substrato utilizado, enquanto *Neoponera* abriga as espécies com menores restrições quanto à escolha do habitat de nidificação. Foi encontrada uma forte correlação entre as variáveis ‘comprimento da cabeça e ‘comprimento total’ quando se segregam os gêneros em função dos estratos onde vivem. Um padrão similar ocorreu com as variáveis ‘diâmetro do olho’ e ‘comprimento da cabeça’. Os ninhos das espécies amostradas seguiram padrão similar àqueles descritos na literatura, localizados em cavidades disponíveis no ambiente e pouco elaborados. Os invertebrados registrados ocorrendo nos ninhos das formigas pertencem aos seguintes táxons: Arthropoda: Acari, Araneae, Coleoptera, Collembola, Diptera, Formicidae, Hemiptera, Opiliones, Pseudoscorpiones, Psocoptera e Mollusca: Gastropoda Pulmonata.

Palavras-chave: Estratificação. Mirmecofilia. Nidificação. Formicidae.

VERTICAL STRATIFICATION AND ASSOCIATED FAUNA IN NEOTROPICAL PONERINAE (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

ABSTRACT

The subfamily Ponerinae is one of the groups of ants that have morphological and behavioral characteristics of basal species. These ants have a great diversity in native environments of tropical regions where they are distributed throughout the different strata of forest environments (canopy, understory, epigeic layer, litter and hypogeal layer) according to their ecological characteristics and availability of nesting sites. Their nests harbor a rich diversity of myrmecophilic organisms that maintains different types of interactions, which remain poorly known for these ants in the Neotropical region. The aim of this study was to determine how the stratification of the environment affects the preference of nesting resources in Ponerinae and to evaluate the diversity of the myrmecophilic fauna associated to their nests. A database was constructed with information of the nests of some species of six genera of Ponerinae deposited in the Formicidae Collection of the Laboratory of Mirmecology (CPDC) of the Center for Cocoa Research and other information already available from the literature. In addition, we collected Ponerinae nests from March to December 2017 by means of inspection on different nesting substrates. To analyze the data, similarity indexes were calculated and multivariate analyzes were conducted. The relationships between some morphometric measurements of the ants according to the genera they belong and to the strata were also compared. The fauna of invertebrates associated with the nests of the different species of Ponerinae was also compared in relation to species and strata. Each stratum presented at least one species unique to it, the composition of the upper strata being different from that of the lower strata. At the genus level, some are very specialized on the substrate used, while *Neoponera* houses species with the lowest restrictions on the choice of nesting habitat. A strong correlation was found between the variables 'head length and 'total length' when segregating the genera according to the strata where they live. A similar pattern occurred with the variables 'eye diameter' and 'head length'. The nests of the species sampled followed a pattern similar to those described in the literature, located in cavities available in the environment and few differentiated. The invertebrates recorded in the ant nests belong to the following taxa: Arthropoda: Acari, Araneae, Coleoptera, Collembola, Diptera, Formicidae, Hemiptera, Opiliones, Pseudoscorpiones, Psocoptera and Mollusca: Gastropoda Pulmonata.

Key words: Stratification. Myrmecophiles. Nesting. Formicidae.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	9
2. OBJETIVO GERAL	11
3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	11
4. REFERÊNCIAS.....	12
ESTRATIFICAÇÃO VERTICAL EM PONERINAE NEOTROPICAIS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE).....	14
1. REVISÃO DE LITERATURA.....	14
1.2 Estratificação em Assembleias de Formigas.....	14
1.3 A Subfamília Ponerinae.....	18
2. METODOLOGIA.....	26
2.1 Categorização dos Estratos e Métodos de Coleta.....	26
2.2 Análises Estatísticas.....	28
3. RESULTADOS.....	29
4. DISCUSSÃO.....	40
5. REFERÊNCIAS.....	47
DIVERSIDADE DA FAUNA ASSOCIADA A NINHOS DE <i>Neoponera</i> spp. E <i>Pachycondyla crassinoda</i> (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EM AGROFLORESTAS DO SUL DA BAHIA.....	55
1. REVISÃO DE LITERATURA.....	55
1.1. Nidificação em Ponerinae.....	55
1.2. Fauna associada a ninhos de Formigas.....	57
1.3. Sistemas Agroflorestais na conservação da mirmecofauna regional.....	62
2. METODOLOGIA.....	65
2.1 Área de Estudo.....	65
2.2 Amostragem dos Ninhos.....	66

2.3 Análises Estatísticas.....	67
3. RESULTADOS.....	67
4. DISCUSSÃO.....	76
5. REFERÊNCIAS.....	80

1. INTRODUÇÃO GERAL

A família Formicidae representa cerca de 30 a 50% da biomassa animal terrestre; é um táxon abundante e dominante, podendo ser encontrado desde o nível do subsolo até o estrato arbóreo (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Distribui-se por todos os meios terrestres de todas as regiões zoogeográficas do mundo, salvo nas regiões polares, e ocupa uma grande diversidade de nichos ecológicos. Entre as formigas, a subfamília Ponerinae abriga espécies que predominam nas florestas nativas das regiões tropicais, principalmente em ambientes florestais e também antropizados (DELABIE et al., 2015).

Nos ambientes florestais, a fauna de formigas está distribuída em três estratos bem definidos: dossel, solo e subsolo. Em cada um desses estratos existe uma assembleia bem diferenciada, e a mirmecofauna que vive em cada microhabitat (arbórea, epígea e hipógea) deve apresentar adaptações às condições ecológicas do ambiente em que vive, como o desenvolvimento de estratégias peculiares de forrageamento, nidificação e obtenção de alimento (ITINO; YAMANE, 1995; BRÜHL; MOHAMED; LINSENMAIR, 1999; ORIVEL; MALHERBE; DEJEAN, 2001; BIHN et al., 2008). Deste modo, em geral, espera-se encontrar uma baixa similaridade entre as comunidades de formigas que ocorrem no solo e na vegetação. No entanto, o dossel das florestas tropicais recebe pouca atenção em estudos de biodiversidade devido à limitação de amostragens (BASSET et al., 2012; DaROCHA et al., 2015), o que limita a compreensão da composição da fauna de formigas e dos mecanismos que atuam em um ambiente verticalmente estratificado.

O dossel e os troncos das árvores são frequentemente ricos em fontes de carboidratos, representado pela abundância e acessibilidade de néctares extraflorais e *honeydew* (DELABIE, 2001; MARQUES et al., 2015), à medida que o solo possui grande quantidade de recursos onde predominam fontes proteicas (DaROCHA et al., 2015). Consequentemente, formigas arborícolas possuem uma dieta baseada principalmente em carboidratos. Esse tipo de dieta aumenta a taxa de sucesso de forrageamento da colônia, pois é o tipo de recurso mais abundante nas árvores e resulta em um esforço de forrageamento bem-sucedido, já que a proporção de operárias que retornam ao ninho com item alimentar é maior, e é também um dos fatores que facilitam a alta dominância ecológica das formigas arborícolas (MACGLINN; PARRA, 2016). Por sua vez, os fatores competitivos são mais discretos no solo (DELABIE et al., 2007),

já que as formigas epigeicas tem tendência a serem territoriais e evitarem contatos agonísticos em fonte alimentares (SILVESTRE et al., 2015).

É evidente que propriedades biológicas dos organismos e os fatores físicos do ambiente determinam padrões distintos de ocorrência das espécies de formigas entre o dossel e o solo dos ambientes tropicais. Contudo, esses fatores ainda não são bem compreendidos e há um conhecimento limitado de como esses interagem. Por isso, numerosos pesquisadores investigam como ocorrem esses processos e têm formulado hipóteses sobre os padrões que estruturam as comunidades (YANOVIK; KASPARI, 2000; DAVIDSON et al., 2003; WEISER et al., 2010; ARMBRUSTER; HUTCHINSON; COTGREAVE, 2002).

A subfamília Ponerinae constitui um dos grupos de formigas que possuem essas características, são detentoras de características morfológicas e comportamentais de espécies basais, com grande diversidade em florestas nativas das regiões tropicais, e respondem rapidamente a alterações ambientais (DELABIE et al., 2015), sendo organismos de grande interesse quanto à ampliação de informações sobre ecologia e diversidade das espécies.

Além disso, dada à variedade de estratégias de nidificação e de habitats ocupados por essas formigas, não é surpresa que diversos outros organismos possam se beneficiar de seus ninhos, por encontrar condições favoráveis à sua sobrevivência, por exemplo, utilizando-os como abrigo, local de reprodução e dispersão (CAMPBELL; CRIST, 2016). Desse modo, investigações sobre a fauna associada a ninhos de Ponerinae devem fomentar maior número de observações originais sobre associações de diversos organismos invertebrados com as formigas.

2. OBJETIVO GERAL

Determinar como a estratificação do ambiente altera a preferência de recursos para nidificação em Ponerinae e avaliar a diversidade da fauna associada a ninhos de *Neoponera* spp e *Pachycondyla crassinoda*.

3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- a) Caracterizar a estratégia de nidificação em Ponerinae da região neotropical de acordo com suas preferências de substrato de nidificação e forrageamento.
- b) Comparar a composição das assembleias de Ponerinae neotropicais de acordo com o estrato ambiental.
- c) Caracterizar a estrutura populacional de espécies de *Neoponera* e *Pachycondyla crassinoda* em uma agrofloresta do sul da Bahia.
- d) Avaliar a composição da fauna de invertebrados associados a ninhos de *Neoponera* spp. e *Pachycondyla crassinoda*

4. REFERÊNCIAS

- ARMBRUSTER, P.; HUTCHINSON, R. A.; COTGREAVE, P. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. **Oikos**, v. 96, n. 2, p. 225–234, 1998.
- BASSET, Y. et al. Arthropod diversity in a tropical forest. **Science**, v. 338, p. 1481–1485, 2012.
- BESTELMEYER, B. T. et al. 2000. Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. p. 122-144. In: **Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity**. AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L.; SCHULTZ, T. (eds), Smithsonian Institution, Washington, USA, 280p.
- BIHN, J. H. et al. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation**, v. 141, n.3, p. 733-743, 2008.
- BRÜHL, C. A.; MOHAMED, V.; LINSENMAYER, K. E. Altitudinal distribution of leaf-litter ants along a transect in primary forests on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 265 – 277, 1999.
- CAMPBELL, K. U.; CRIST, T. O. Species traits and environmental characteristics together regulate ant-associated biodiversity. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 17, p. 6397–6408, 2016.
- DaROCHA, W. D. et al. Fatores que determinam a ocorrência de formigas, em particular poneromorfas, no dossel de florestas tropicais. In: DELABIE, J. H. C.; FEITOSA, R. M.; SERRÃO, J. E.; MARIANO, C. S. F.; MAJER, J. D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 478 p. 2015.
- DAVIDSON, D. W. et al. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science**, v. 300, n. 9, p. 969–973, 2003.
- DELABIE, J. H. C. et al. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 8, p. 2359–2384, 2007.
- DELABIE, J. H. C. et al. **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.
- DELABIE, J.H.C. Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. **Neotropical Entomology**, v. 30, n. 4, p. 501-516, 2001.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. O. **The Ants**. Cambridge: Harvard University Press, 1990.

ITINO, T.; YAMANE, S. The vertical distribution of ants on canopy trees in a Bornean lowland rain forest. **Tropics**, v. 4, n. 2, p. 277–281, 1995.

MARQUES, T. E. D. et al. Interações entre Poneromorfas e fontes de açúcar na vegetação. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R. M.; SERRÃO, J. E.; MARIANO, C. S. F.; MAJER, J. D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.

MCGLYNN, T. P.; PARRA, E. L. Mechanisms of carbohydrate-fuelled ecological dominance in a tropical rainforest canopy-foraging ant. **Ecological Entomology**, v. 41, n. 2, p. 226–230, 2016.

ORIVEL, J.; MALHERBE, M. C.; DEJEAN, A. Relationships Between Pretarsus Morphology and Arboreal Life in Ponerine Ants of the Genus *Pachycondyla* (Formicidae: Ponerinae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 94, n. 3, p. 449–456, 2001.

RABELLO, A. M.; QUEIROZ, A. C. M.; RIBAS, C. R. Poneromorfas como indicadores de impacto pela mineração e de reabilitação após mineração. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R. M.; SERRÃO, J. E.; MARIANO, C. S. F.; MAJER, J. D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.

RIBAS, C. R. et al. Ants as indicators in Brazil: A review with suggestions to improve the use of ants in environmental monitoring programs. **Psyche**, v. 2012, p. 1–23, 2012.

SCHMIDT, F. A.; RIBAS, C. R.; SCHOEREDER, J. H. **How predictable is the response of ant assemblages to natural forest recovery? Implications or their use as bioindicators**. *Ecological Indicators*, v. 24, p. 158–166, 2013.

SILVESTRE, R. et al. Notas sobre interações competitivas envolvendo formigas poneromorfas. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R. M.; SERRÃO, J. E.; MARIANO, C. S. F.; MAJER, J. D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.

UNDERWOOD, E. C.; FISHER, B. L. The role of ants in conservation monitoring: If, when, and how. **Biological Conservation**, v. 132, n. 2, p. 166–182, 2006.

WEISER, M. D. et al. Canopy and litter ant assemblages share similar climate-species density relationships. **Biology Letters**, v. 6, n. 6, p. 769–772, 2010.

YANOVIK, S. P.; KASPARI, M. Community structure and the habitat templet: ants in the tropical forest canopy and litter. **Oikos**, v. 89, p. 259–266, 2000.

Estratificação vertical em Ponerinae neotropicais (Hymenoptera: Formicidae)

1. REVISÃO DE LITERATURA

1.1. Estratificação em Assembleias de Formigas:

Os ecossistemas são caracterizados por um conjunto de fatores bióticos e abióticos. Os fatores bióticos envolvem todos os diferentes organismos vivos que ocupam uma determinada região. Já os abióticos são caracterizados pelo ambiente físico e diferentes fatores químicos, tais como, quantidade de luz solar, umidade, temperatura, disponibilidade de nutrientes, e condições geológicas que incidem sobre uma comunidade biológica (PERONI; HERNÁNDEZ, 2011).

Os elementos que estruturam o ambiente físico, tais como: ocorrência e quantidade de epífitas, solo suspenso, lianas, galhos, troncos caídos, madeira viva ou morta na planta ou no chão, quantidade de serapilheira, solo orgânico/mineral, incidência de luz, precipitações, saturação da umidade e abundância relativa de recursos nutricionais aumentam a heterogeneidade do habitat (DaROCHA et al., 2015a). Um ambiente com alta complexidade ambiental dispõe de maior quantidade de recursos (radiação solar, fontes de alimento, locais de nidificação, território e condições climáticas) (RIBAS et al., 2003), e conseqüentemente, a abundância de recursos facilita uma alta riqueza e composição de espécies e um espaço de ocorrência e distribuição mais amplo, além de permitir hipoteticamente o suporte de populações maiores de cada espécie (TILMAN, 1982; LASSAU; HOCHULI, 2004).

Uma vez que um ambiente com grande complexidade estrutural possibilita a coexistência de um grande número de espécies de um mesmo grupo, a evolução de organismos especializados na exploração de determinado tipo de recurso e que possam responder de modo diferenciado às mudanças na comunidade biológica se torna favorecida (GIACOMINI, 2007; GROU et al., 2014). Desse modo haverá maior grau de especialização entre os animais que poderão direcionar seu forrageamento para certas classes de presas. Um exemplo de predador especializado em formigas ocorre no gênero

Thaumatomyrmex Mayr, 1887 que se alimentam de milípedes da ordem Polyxenida (JAHYNY et al., 2008, 2015; RABELING; VERHAAGH; GARCIA, 2012). Por outro lado, as espécies também podem estabelecer padrões similares nas estratégias alimentares e de forrageamento (MORRISIS, 1987), como ocorre nas subfamílias Ponerinae (*Anochetus* Mayr, 1861 e *Odontomachus* Latreille, 1804), Formicinae (*Myrmoterus* Forel, 1985), e Myrmicinae (ex.: *Daceton* Perty, 1833 e *Strumigenys* Smith, 1860) que, por evolução convergente, utilizam o mesmo mecanismo de abertura da mandíbula para predação, ataque e/ou defesa (GRONENBERG, 1996).

A complexidade ambiental é fundamental para a estruturação das assembleias de formigas, podendo determinar a distribuição local das espécies e o uso de recursos, tanto ao nível do solo quanto da vegetação (WEISER et al., 2010; BAUDIER, 2015). Isso é possível, pois um habitat heterogêneo oferece distintos microambientes com variações microclimáticas e processos edáficos próprios, nos quais os indivíduos irão se estabelecer de acordo com suas condições ecológicas, morfológicas e comportamentais, tornando-se mais seletivos quanto à condição ambiental local dos microhabitats (KASPARI; WEISER, 2000; QUEIROZ; RIBAS; FRANCA, 2013).

Os microhabitats podem estar localizados em diferentes estratos (arborícola, epígeo e hipógeo) e, desse modo, as particularidades das espécies de formigas, associadas à estruturação do ambiente, contribuem para que haja uma mirmecofauna específica para cada microhabitat (ITINO; YAMANE, 1995; TOBIN, 1997; BRÜHL; MOHAMED; LINSÉNMAIR, 1999; ORIVEL; MALHERBE; DEJEAN, 2001; BIHN et al., 2008; CAMPOS; LOPES; MAGALHÃES, 2008). A família Formicidae exibe uma grande diversidade de hábitos, dada à grande variação morfológica dentro do grupo, reflexo do tipo de nidificação e hábito alimentar desses organismos (FOWLER, et al., 1991). Essa grande variação também possibilita a coexistência de espécies mediante o uso de diferentes estratégias de ocupação do ambiente (PODGAISKI; OTT; GANADE, 2007).

A estrutura do dossel é determinada pela disposição das árvores, morfologia das espécies de plantas e disponibilidade de luz e nutrientes no solo (SMITH; ANDERSON; FLADELAND, 2008) e as características morfológicas e estruturais da vegetação determinam a distribuição local de formigas arborícolas (DaROCHA et al., 2015a). Neste estrato, as bromélias fornecem refúgio, espaço para reprodução e alimentação de numerosos organismos animais (BROUARD et al., 2011), inclusive são de grande importância para a manutenção da diversidade de formigas (BASSET et al., 2012;

DaROCHA et al., 2015b). Essas epífitas possuem estruturas foliares adaptadas à captação de água, nutrientes e matéria orgânica em um tanque, chamado de fitotelmata (BROUARD et al., 2012). O fitotelma armazena micro e macroinvertebrados e vertebrados aquáticos e terrestres, além da água proveniente da chuva e das partículas disponível no ar (fezes, detritos animais e vegetais) (ARMBRUSTER; HUTCHINSON; COTGREAVE, 2002).

Nas bromélias arborícolas, a base fundamental da rede alimentar é de origem alóctone, no entanto, mesmo que, com baixa biomassa, a produção de algas nessa estrutura é um recurso trófico de alta qualidade por fornecer polissacarídeos, ácidos graxos poliinsaturados e esteroides para grupos tróficos superiores e pode constituir a base de uma rede alimentar que não é baseada em detritos (BROUARD, 2012). Em bromélias, a rede de interações alimentares pode envolver uma média de 11 diferentes taxa, incluindo macroinvertebrados, rotíferos e microorganismos, tais como bactérias e algas. Nesses microhabitats são encontrados organismos de diferentes níveis tróficos, tais como, filtradores, predadores, detritívoros, trituradores, raspadores, além de cianobactérias, bactérias, algas, fungos, flagelados e ciliados (DÉZERALD, et al., 2013).

Em sistemas agroflorestais, a riqueza de bromélias contribui para manter a diversidade de formigas de modo similar ao encontrado em florestas nativas (DaROCHA et al., 2015b). Muitas subfamílias de formigas são representadas, já que essas epífitas fornecem locais para nidificação, recursos alimentares e espaço de forrageamento para os organismos que vivem nesse ambiente, inclusive aqueles de maior tamanho corporal (DaROCHA et al., 2015b).

Na porção epígea, a serapilheira, troncos caídos, árvores mortas, rochas, bromélias caídas e galhos são os elementos criadores de microhabitats, os quais fornecem múltiplos locais para nidificação e ampla variedade de recursos alimentares, contribuindo para a diversidade de formigas (PEREIRA et al., 2007). Espécies de subsolo possuem capacidade de aclimação limitada, mesmo quando submetidas à temperatura crítica máxima (CT_{max}) mais baixas, enquanto espécies epigeicas têm CT_{max} mais elevada, sendo este um fator limitante para uso dos habitats a nível da superfície (BAUDIER, 2015). Desse modo, as diferenças microclimáticas dos microhabitats podem atuar como força de seleção sobre os organismos com tolerâncias térmicas específicas, sobretudo para espécies simpátricas com fisiologias distintas (RIBEIRO; CAMACHO; NAVAS, 2012).

A região hipógea é um ambiente subterrâneo localizado abaixo da superfície (ORTUNÔ; GILGADO; TINAUT, 2014). Embora os padrões de biodiversidade desse habitat ainda permaneçam praticamente desconhecidos (REBOLEIRA et al., 2011), o solo das florestas, e inclusive das áreas onde são mantidos agroecossistemas florestais, possuem grande biomassa e diversidade de organismos que desempenham numerosos papéis ecológicos e são importantes agentes reguladores das demais populações animais (DELABIE et al., 2018). Destacam-se grupos de invertebrados (formigas, cupins e anelídeos) e vertebrados (cecílias, anfisbênias e serpentes) entre os mais frequentes e que exercem mudanças nas características físicas e químicas do solo, como aumento da porosidade, retenção de água, maior circulação do ar e ciclagem de nutrientes, (DELABIE et al., 2018).

Como resultado a um estilo de vida fossorial, as formigas hipogeicas apresentam morfologia corporal adaptada, tal como operárias com tamanho corporal reduzido, olhos menores ou ausentes, apêndices alongados e pouca pigmentação (ORTUNÔ; GILGADO; TINAUT, 2014). Ainda é registrada a presença de pêlos de tração nas mesotíbias de *Cryptopone* e os espinhos na meso e metatíbias em *Centromyrmex*, que facilitam a locomoção em galerias subterrâneas (LATTKE, 2015). Entretanto esses caracteres morfológicos por si só não definem se uma espécie de formiga é estritamente hipogeica. São necessárias também modificações na estrutura social, populacional e nas táticas reprodutivas das formigas (WILSON, 1962) para que as adaptações morfológicas permitam que as formigas sobrevivam na interface epígea/hipógea (NOVAK et al., 2012; ORTUNÔ; GILGADO; TINAUT, 2014).

O dossel e o solo contrastam diferenças importantes quanto às condições ambientais e a fauna de formigas que ocorrem em ambos os estratos. Fatores como qualidade de recursos, complexidade física e microclimas são peculiares para cada espécie e essas características selecionam a ocorrência de formigas com comportamento, tamanho e diversidade diferenciada, que irão se distribuir entre os estratos de acordo com suas próprias exigências (YANOVIK; KASPARI, 2000), afetando os padrões de distribuição e abundância das espécies (PODGAISKI; OTT; GANADE, 2007).

Essas diferenças microambientais refletem no monopólio de recurso alimentar sobre o solo. Enquanto no dossel, geralmente, só há um percurso para se ter acesso à fonte de alimento, no solo o recurso pode ser opcionalmente acessado por uma parte superior (por formigas maiores) ou por baixo, através dos interstícios (por formigas

menores) na serapilheira ou pelas fendas da superfície do solo mineral/orgânico (YANOVIK; KASPARI, 2000). A porção inferior do recurso é monopolizada mais facilmente pelas formigas, o que é justificável pelo fato do microclima ser mais constante, além de haver menor exposição a predadores e parasitoides (McGLYNN; KIRKSEY, 2000).

Diferenças comportamentais e morfológicas entre o dossel e o solo são observadas influenciando a ocorrência das formigas. As formigas arborícolas apresentam maior agressividade e dominância, enquanto no solo a probabilidade de encontros interespecíficos é relativamente menor (YANOVIK; KASPARI, 2000). Diferenças entre o tamanho corporal das espécies de dossel e solo podem estar relacionadas às dificuldades de locomoção nesses estratos. No dossel, a locomoção ocorre quase que linearmente, com moderada presença de obstáculos, o que permite que formigas grandes percorram mais facilmente por esse ambiente (DELABIE et al., 2010; FEITOSA et al, 2012). Já o solo é bidimensional, com grande quantidade de obstáculos (serapilheira e raízes), o que favorece a ocorrência de espécies pequenas que podem se locomover por entre os interstícios (YANOVIK; KASPARI, 2000).

1.2. A Subfamília Ponerinae:

As formigas Ponerinae caracterizam-se por serem caçadoras primitivas e por apresentar um conjunto de características ecológicas e comportamentais consideradas basais dentro de Formicidae (LATTKE, 2015). As plesiomorfias que estão difundidas dentro do grupo são: colônias pouco populosas, redução ou ausência de polimorfismo na casta de operária, fraca diferenciação morfológica entre operárias e gine, e capacidade de recrutamento limitada com a atividade forrageadora essencialmente solitária, hábito predatório generalizado, comunicação química limitada, e estratégias simplificadas de nidificação (DELABIE et al., 2015).

As Ponerinae surgiram na transição entre o Cretáceo superior e inferior e sofreram divergências até o Cenozoico (SCHMIDT, 2013). Da forma como está conhecida hoje, a subfamília Ponerinae abriga 17 gêneros e 341 espécies nos Neotrópicos, sendo que 15 gêneros e 135 espécies já foram descritas para o Brasil (FEITOSA, 2015). É o terceiro grupo mais diverso com o maior número de gêneros e espécies para o mundo e para a região Neotropical, e os gêneros com os maiores números de espécies descritas na subfamília são: *Anochetus* Mayr, 1861, *Hypoconerina*

Santschi, 1938, *Leptogenys* Roger, 1861 e *Odontomachus* Latreille, 1804 (LATTKE, 2015).

As espécies de Ponerinae apresentam diversidade de organização social, bem como nos hábitos de vida, morfologia e comportamentos de forrageamento diferenciados (LATTKE, 2015). Possuem distribuição geográfica pantropical e uma complexa história biogeográfica, com grandes eventos de vicariância ou dispersão (SCHMIDT, 2013). Essas formigas possuem o ferrão bem desenvolvido e funcional e são conhecidas principalmente por serem predadoras, variando desde espécies generalistas á aquelas com hábito predatório especializado para tipos específicos de presa, a citar as espécies africanas, *Plectroctena minor* Emery, 1892 (milípedes constituindo a presa essencial e outros artrópodes como cupins como presa alternativa, SUZZONI; SCHATZ; DEJEAN, 2000; DEJEAN et al., 2002), *Megaponera analis* (Latreille, 1802) (térmitas, FRANK et al., 2017) e *Centromyrmex bequaerti* (Forel, 1913) (térmitas das subfamílias Termitinae e Macrotermitinae, DEJEAN; FÉNÉRON, 1999). O forrageamento em geral é solitário, embora poucos gêneros exibam comportamento de forrageamento em grupo bem caracterizado, tais como as *Simopelta* Mann, 1922, e aquelas especializadas em térmitas como algumas *Neoponera* (pertencentes ao antigo gênero *Termitopone*) (SCHMIDT, 2013; LATTKE, 2015).

Essas formigas Ponerinae ocorrem preferencialmente em florestas e nidificam desde o nível do solo até o estrato arbóreo. As espécies epigeicas forrageiam na superfície do solo ou na vegetação, são de grande porte e possuem olhos bem desenvolvidos. As espécies hipogeicas forrageiam no solo ou em madeira em decomposição, são pequenas e seus olhos são menores ou ausentes e hábitos intermediários estão bastante difundidos dentro do grupo (SCHMIDT, 2013). Não possuem estratégias elaboradas para a construção de ninhos, nidificando basicamente na serapilheira, madeira em decomposição, sob raízes e rochas ou tronco de árvores ou sobre a vegetação e em bromélias no dossel florestal (CASTAÑO-MENESES et al., 2015; DaROCHA et al., 2015b; LATTKE, 2015).

As colônias do gênero *Thaumatomyrmex* possuem as menores populações de todas na subfamília, com menos de cinco operárias (JAHYNY et al., 2008, 2015), enquanto os gêneros *Leptogenys* e *Neoponera* (espécies do antigo gênero *Termitopone*) possuem milhares de indivíduos por colônia (WITTE; MASCHWITZ, 2000). Não há meios elaborados de recrutamento maciço e nem ocorre trofalaxia (FOWLER, et al., 1991; DEJEAN; LACHAUD, 2011).

Um amplo estudo filogenético molecular revelou a monofilia de Ponerinae (SCHMIDT, 2013). Os gêneros que estão dentro dessa subfamília na região Neotropical são listados na tabela 1.

Tabela 1. Lista de gêneros que ocorrem na subfamília Ponerinae para a região Neotropical e para o Brasil.

GÊNEROS	ESPÉCIES	
	Região Neotropical	Brasil
<i>Anochetus</i>	27	10
<i>Centromyrmex</i>	3	3
<i>Cryptopone</i>	4	2
<i>Dinoponera</i>	8	8
<i>Hypoponera</i>	35	17
<i>Leptogenys</i>	75	19
<i>Mayaponera</i>	1	1
<i>Neoponera</i>	54	35
<i>Odontomachus</i>	24	15
<i>Pachycondyla</i>	11	8
<i>Pseudoponera</i>	6	3
<i>Rasopone</i>	11	3
<i>Simopelta</i>	12	4
<i>Platythyrea</i>	8	5
<i>Thaumatomyrmex</i>	13	7

Fonte: DELABIE et al. 2015.

I. *Cryptopone*

As espécies do gênero possuem olhos reduzidos ou ausentes, os escapos antenais são achatados, a mandíbula possui uma fosseta latero-basal e são encontrados pêlos de tração grossos e curtos nas mesotíbias. O pecíolo e o pós-pecíolo são unidos na porção ventral da face anterior do pós-pecíolo e a cutícula não é brilhante (LATTKE, 2015).

São conhecidas 25 espécies descritas para o gênero e a maior diversidade está centrada na Ásia. O conhecimento sobre a biologia e organização social do grupo é escasso, e dados com base na morfologia e em registros de coletas indicam hábito de vida hipogeico. E casos de poliginias são frequentes (MACKAY; MACKAY, 2010; LATTKE, 2015).

II. *Mayaponera*

Este gênero é identificado pelo profundo sulco metanotal e o mesonoto em forma convexa; o propódeo tem sua superfície dorsal estreita com um sulco longitudinal e os espiráculos propodeais são redondos. Essas formigas possuem um comprimento aproximado de cinco milímetros e apenas uma espécie é conhecida, *Mayaponera constricta* (Mayr, 1884) (LATTKE, 2015).

Pode ser encontrada em florestas tropicais de baixa altitude, floresta tropical secundária e de clímax, áreas de transição entre florestas tropicais e pastagens e em plantações de cacau. Os ninhos podem estar localizados em troncos ou ramos sobre o solo e já foi localizado no solo, sob pedras. As colônias são pequenas, com cinco a 29 operárias (MACKAY; MACKAY, 2010).

III. *Neoponera*

As características diagnósticas do gênero são: olhos relativamente grandes e convexos; presença de uma carena pré-ocular; orifício da glândula metapleural com borda em forma de “U” invertido e garras tarsais com um arólio. A presença de um órgão estridulatório pode ser observada entre o terceiro e quarto segmento abdominal e inexistente uma fileira de setas em ambos os lados do ferrão que está localizada no último tergito abdominal e que ocorre em outras poneromorfas (LATTKE, 2015).

Wild (2005) revisou o complexo *Apicalis* a partir de caracteres morfológicos e concluiu que havia três espécies simpátricas nesse complexo: *Neoponera apicalis* (Latreille, 1802); *Neoponera verenae* Forel, 1922; e *Neoponera obscuricornis* (Emery, 1890). Mais tarde, Delabie et al. (2008), a partir da análise de dados morfológicos, ecológicos, de distribuição geográfica e informações citogenéticas identificaram a existência de sete morfoespécies para o complexo *Apicalis*, sendo que, quatro estão relacionadas ao táxon *apicalis*, duas ao táxon *verenae* e uma referindo-se ao táxon *obscuricornis*, embora essas morfoespécies ainda não tenham sido formalmente descritas até o momento.

Assim como para outros táxons de Ponerinae, de modo geral, o gênero *Neoponera* tem uma estratégia oportunista de nidificação, ocupando apenas espaços pré-existent no ambiente, estruturando apenas a abertura de entrada e algumas câmaras no ninho (DELABIE et al., 2008). Os ninhos dessas formigas podem ser encontrados em

galhos ocos, serapilheira suspensa e em epífitas (TSCHINKEL, 2005; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2014).

Uma estratégia peculiar de nidificação ocorre em ninhos arborícolas chamados “jardins de formiga”. Nesse tipo de nidificação, *Neoponera goeldii* Forel, 1912, pode iniciar seu próprio jardim, construindo seus ninhos com sementes de epífitas dentro deles, ou ocupar os espaços nas raízes de epífitas já existentes (CORBARA; DEJEAN, 1996). Muitos ninhos de *Neoponera villosa* (Fabricius, 1804) são encontrados associados à bromélia *Aechmea bracteata* e testes com essa espécie mostraram que as fêmeas aladas sofrem influência ambiental durante a vida larval, a qual é fortalecida na fase de imago e atua sobre a escolha do local de nidificação, fazendo com que essa espécie nidifique predominantemente nessa espécie de bromélia (DEJEAN, 1990).

As populações variam de monogínicas (colônias com uma única fêmea fecundada) a colônias com poliginia facultativa (várias fêmeas férteis por colônia). Casos de pleometrose (várias rainhas não aparentadas que se associam para formar uma nova colônia) já foram observados em colônias de *N. villosa*, com duas ou três rainhas, e em laboratório essa associação levou à poliginia primária sem que houvesse comportamento antagônico entre as rainhas de colônias maduras, embora os mecanismos que levem a poliginia primária ainda não são bem compreendidos (TUNZER; HEINZE; HÖLLDOBLER, 1998; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2013). Intercastas já foram encontradas em algumas colônias de *N. verenae* (DÜSSMAN; PEETERS; HÖLLDOBLER, 1996).

Algumas espécies de *Neoponera* são polífagas e oligófagas (EVANS; STEVENSON; RICHARDS, 1999). No entanto, várias espécies deste gênero são especializadas quanto aos seus hábitos alimentares, tal como *Neoponera curvinodis* (Forel, 1899) e *Neoponera laevigata* (Smith, 1858) que realizam ataques predatórios em ninhos de térmitas e *Neoponera marginata* (Roger, 1861) especializada em cupins *Neocapritermes* (MACKAY; MACKAY, 2010).

Insetos predadores, em geral, utilizam as presas de acordo com suas necessidades nutricionais, sendo possível distinguir as presas entre essenciais e alternativas (EVANS; STEVENSON; RICHARDS, 1999). Presas essenciais suprem tanto crescimento e desenvolvimento de imaturos e reprodução de adultos. Já as presas alternativas servem apenas como fonte de energia e nutrientes para manter o predador e são fatores de facilitação do seu desenvolvimento ou sua reprodução. Normalmente são

caçadas quando as mudanças ambientais causam uma redução no número de indivíduos da presa principal (EVANS; STEVENSON; RICHARDS, 1999).

Neste sentido, *N. villosa* tem sua dieta baseada em 80% de lepidópteros e coleópteros e os 20% restantes de detritos e carcaças de vertebrados (FRESNEAU, 1985). Um terço da população da colônia está destinada a explorar recursos alimentares na área de forrageamento, a qual possui rotas de caça de aproximadamente 30 m a partir do ninho, cobrindo um determinado território. As operárias forrageadoras apresentam fidelidade local a uma determinada rota de caça e as áreas de forrageamento podem se sobrepor (FRESNEAU, 1985). Ao longo do tempo pode ocorrer o empobrecimento local de presas, tornando necessária a mudança da localização da colônia (FRANKLIN; FRANKS, 2012). Além disso, Ponerinae arborícolas utilizam nectários extraflorais e exudatos de cochonilhas como recurso nutricional e podem até levar gotas de líquidos entre as mandíbulas (FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2013; MARQUES et al., 2015). Essas fontes de açúcar na vegetação são recursos previsíveis e responsáveis pela manutenção da alta biomassa das formigas nos dosseis das florestas tropicais, portanto, são importantes para formigas carnívoras, conferindo vantagens em relação a outras espécies (MARQUES et al., 2015).

IV. *Pachycondyla*

Desde a publicação de Schmidt e Shattuck (2014), a taxonomia do gênero foi esclarecida. *Pachycondyla* é identificado pela mandíbula triangular, ausência de projeções na margem anterior do clipeo, sutura metanotal estreita e rasa e espiráculo propodeal em forma de fenda, orifício da glândula metapleurial com franja posterior em forma de “U” invertido e garras tarsais simples com um arólio discreto. O estridulito está ausente entre o III e IV tergos abdominais e o último esterno abdominal apresenta uma fileira de setas robustas de cada lado do ferrão (LATTKE, 2015).

São reconhecidas atualmente 11 espécies no gênero, além de seis com posição incerta (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014). Dessas, oito espécies ocorrem no Brasil (LATTKE, 2015). Os ninhos podem ser encontrados sobre o solo, madeira em decomposição, galhos ou troncos caídos e alguns ninhos já foram encontrados sob pedras e na superfície do solo, no subsolo e outras possuem hábito arborícola (MACKAY; MACKAY, 2010). Espécies como *Pachycondyla striata* Smith, 1858 nidificam sob o solo com as câmaras e túneis próximos a superfície. Há pouca

elaboração na estrutura do ninho, com ausência de câmaras destinadas a alocar alimentos e o lixo e as pupas são colocadas em câmaras isoladas (SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2009).

Colônias com gamergates (operárias reprodutoras) ou fêmeas ergatoides (reprodutora com forma de operária) são comuns, e para algumas espécies as operárias são capazes de acasalar e colocar ovos fertilizados (PEETERS, 1991). A dominância reprodutiva ocorre por inibidores químicos liberados pela glândula tibial da gine que sinaliza seu status reprodutivo e também por comportamentos agressivos (MACKAY; MACKAY, 2010; LATTKE et al., 2015).

São predadoras generalistas, algumas se alimentam de restos de matéria vegetal ou animal em decomposição e algumas espécies também são predadoras de cupins, tal como *Pachycondyla harpax* (Fabricius, 1804) (DEJEAN; LACHAUD, 2011). O forrageamento é solitário e ocorre o recrutamento em *tandem running*, quando uma operária ao encontrar uma fonte alimentar retorna ao ninho para recrutar uma companheira de ninho que leva até o recurso ou para um novo sítio de nidificação (FOWLER et al., 1991; SILVA et al., 2015). A orientação química para atrair companheiras de ninho também pode ser utilizada (MACKAY; MACKAY, 2010).

V. *Pseudoponera*

As espécies desse gênero podem ser identificadas pelas seguintes características: olho composto bem desenvolvido; mandíbula com um sulco, nunca com uma fosseta em sua base; mesossoma em vista lateral, com a margem dorsal contínua, com a sutura metanotal rasa; espiráculo propodeal em forma de fenda; ápice da metatíbia com dois esporões, um pectinado e um simples; pecíolo sem uma mancha translúcida em seu processo ventral (LATTKE, 2015).

O gênero possui seis espécies, das quais três ocorrem no Brasil: *Pseudoponera stigma* (Fabricius, 1804), *Pseudoponera succedanea* (Roger, 1863) e *Pseudoponera gilberti* (Kempf, 1960) (MACKAY; MACKAY, 2010; CORREIA et al., 2016). Os ninhos podem estar localizados em troncos, galhos ou ramos em decomposição sobre o solo. Formigueiros já foram encontradas em ninhos apodrecidos de cupis *Nasutitermes* sobre o solo (MACKAY; MACKAY, 2010) e também em árvores (LATTKE, 2015). Ainda há bastante confusão na delimitação entre essas espécies (CORREIA et al., 2016)

e mais estudos são necessários para se confirmar a monofilia desse gênero (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014).

VI. *Rasopone*

Algumas das características que identificam as operárias do gênero são: mandíbulas triangulares bem desenvolvidas com sete a doze dentes com ausência de sulco ou fosseta em sua base; olhos na porção anterior da cabeça; sutura metanotal obsoleta; espiráculo propodeal com abertura em formato oval; inexistência de orifício da glândula metapleurial com franja em forma de “U” invertido; metatíbia com dois esporões apicais; e estridulito ausente entre o terceiro e o quarto segmentos abdominais (LATTKE, 2015).

São conhecidas 11 espécies distribuídas pela América Central e do Sul, sendo que três delas ocorrem no Brasil. São encontradas em florestas tropicais e os ninhos são encontrados no solo e em madeira em decomposição. Forrageiam na serapilheira e também são encontradas em armadilhas subterrâneas. Ainda não há estudos detalhados sobre nenhuma das espécies do gênero e o uso de iscas subterrâneas poderá esclarecer melhor a distribuição do gênero no Brasil (LATTKE, 2015).

2. METODOLOGIA

Foi construído um banco de dados a partir de informações disponíveis sobre alguns gêneros de Ponerinae depositadas na Coleção de Formicidae do Laboratório de Mirmecologia (CPDC) do Centro de Pesquisa do Cacau (CEPEC) com ocorrência para o Brasil, informações oriundas da bibliografia (artigos científicos e livros), da internet (sites específicos), e de J. Delabie (comunicação pessoal). Foram levantados registros de sítios de nidificação, métodos de coleta utilizados para amostragem das formigas e observações sobre o comportamento de forrageamento para as espécies dos seguintes gêneros: *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone*. Espécies com registros de ocorrência para o Brasil e retirados da bibliografia, mas que não tinham espécimes depositados na coleção CPDC, também foram incluídas, quando as informações necessárias às nossas análises eram julgadas relevantes. Foram utilizadas as seguintes palavras-chaves para se encontrar a bibliografia utilizada: Formicidae; Ants nest; Nesting; Ponerinae; Neotropical ants; Canopy ants; Leaf-litter

ants; Cavity-nesting ants; Foraging; *Cryptopone*; *Mayaponera*; *Neoponera*; *Pachycondyla*; *Pseudoponera* e *Rasopone*.

Informações sobre o estrato de nidificação de formigueiros amostrados em campo no sul Bahia no período de março a dezembro de 2017 no município de Una também foram utilizadas. Foi realizada a inspeção em substratos sobre o solo (frutos secos de cacau caídos ou suspensos, troncos de madeira, bromélias caídas e em cavidades nos troncos de árvores vivas ou mortas). Operárias forrageadoras encontradas na vegetação ou no solo foram atraídas com iscas de sardinha e seguidas pelo observador. Todos os indivíduos adultos e imaturos encontrados foram capturados com auxílio de pinça entomológica. Toda a estrutura de nidificação foi documentada (fotografia, croquis), coletada em sacos, identificada e levada para o Laboratório de Zoologia de Invertebrados da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC),

Foi utilizado um total de 40 referências bibliográficas com informações sobre substratos de nidificação e métodos de coleta, compreendendo informações para um total de 62 espécies (Tabela 2). Nem todas essas espécies tiveram informações disponíveis sobre locais de nidificação ou métodos de captura, nesse caso foram excluídas de algumas análises correspondentes. Finalmente, para se verificar se há convergência morfológica entre os gêneros de Ponerinae e os estratos em que ocorrem, foram obtidas medidas (em mm) do comprimento total do corpo de operárias (comprimento total desde a cabeça até o gáster da formiga), comprimento da cabeça e diâmetro do olho das operárias de todas as espécies estudadas a partir de informações disponíveis na literatura (MACKAY; MACKAY, 2010; SILVA; BRANDÃO, 2010) e obtidas com auxílio de esteromicroscópio com uma câmera digital Leica M165C com Sistema AutoMontage.

Tabela 2. Lista das Referências Bibliográficas utilizadas.

ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015	D'ETTORRE et al., 2005
ARRUDA et al., 2015	DIETMANN; PEETERS, 2000
BOSCARDIN et al., 2014	FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2013
BRAGA et al., 2010	FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2014
CASTAÑO-MENESES et al., 2014	FREITAS; DELABIE; LACAU, 2014
CASTAÑO-MENESES et al., 2015	FRESNEAU, 1985
CONCEIÇÃO et al., 2006	HEINZE, 2001
CRISTIANINI et al., 2015	HÖLLDOBLER et al., 1996
DaROCHA et al., 2015a	LEAL; OLIVEIRA, 1995
DaROCHA et al., 2015b	LOPES, 2012

DaROCHA et al., 2016
 DAVIDSON
 DEJEAN et al., 2015
 DEJEAN et al., 2017
 DENIS et al., 2006

MACKAY; MACKAY, 2010
 MARQUES et al., 2015
 MEDEIROS, 1997
 MELO; DELABIE, 2015

2.1. Categorização dos Estratos e Métodos de Coleta

As informações obtidas na literatura consultada e na coleção do CPDC foram de ninhos de Ponerinae amostrados em áreas de floresta nativa e em agroflorestas. Os substratos de nidificação foram categorizados e distribuídos dentro de seis estratos verticais (Figura 1), definidos a seguir: Dossel, Epífitas, Sub-bosque, Epigeico, Serapilheira e Hipógeo.

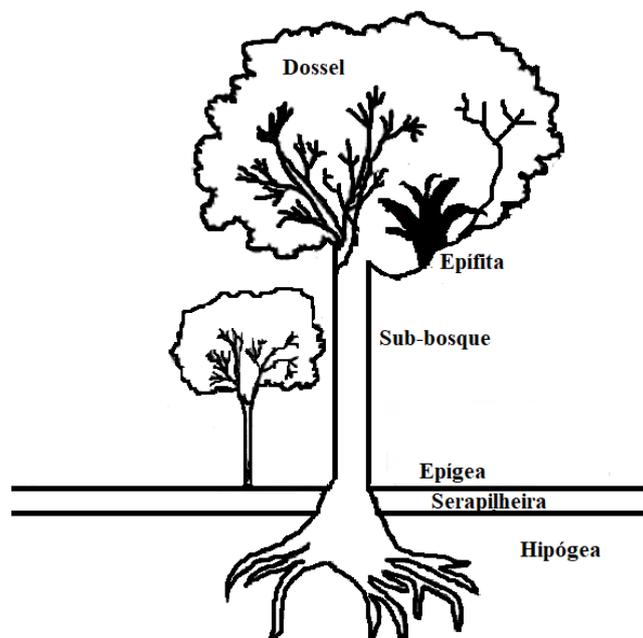


Figura 1. Localização dos diferentes estratos verticais no ambiente. Fonte: arquivo pessoal.

O **dossel** é o estrato superior das florestas tropicais e foram considerados pertencentes a este todos os ninhos localizados em galhos ocos localizados na parte superior das árvores.

As **epífitas** foram consideradas como um estrato diferente do dossel nas análises, pois a matéria orgânica em decomposição que compõem o solo suspenso torna as condições dos microhabitats das bromélias similares às encontradas no solo, o que pode favorecer a nidificação de espécies epigeicas, fazendo com que a fauna desse habitat seja mais similar com a que ocorre na serapilheira. Nesta categoria, foram alocadas todas as espécies que tinham seus ninhos entre o espaço das folhas e no solo

suspensão dessas plantas. São plantas que precisam do suporte de árvores para seu desenvolvimento e abrigam uma fauna bastante rica e diversificada em invertebrados.

O **sub-bosque** é a vegetação arbustiva que cresce abaixo do dossel. Nesse, foram considerados todos os ninhos localizados em cavidades de troncos de árvores vivas ou mortas e na casca das árvores. Em áreas de agroflorestas os ninhos também foram encontrados nos colmos de bambus, nos nós do tronco dos cacauzeiros e frutos de cacau suspensão.

No nível inferior, o estrato **epigeico** é caracterizado por substratos presentes na superfície do solo, incluindo materiais em decomposição de maior calibre. Os ninhos localizados nesse estrato encontram-se dentro de troncos e madeira podre deitada sobre a serapilheira e em frutos secos de cacau e folhas de palmeira sobre o solo.

A **serapilheira** (ou litter, ou camada foliar do solo) é o estrato que é composto por materiais em decomposição (sobretudo restos de vegetais) na superfície, de pequeno calibre. Agrupa os ninhos localizados debaixo de troncos, pedras, folhas e esterco.

O último estrato, o **hipogeico**, é subterrâneo. As câmaras dos ninhos estão localizadas no interior do solo, mesmo que em pouca profundidade. Às vezes os formigueiros ficam associados a redes de galerias subterrâneas por onde circulam as formigas.

Os métodos de coleta encontrados a partir dos dados bibliográficos foram: pitfall, winkler, funil de Berlese-Tüllgre, iscas (no estrato epigeico), fumigação e armadilha subterrânea (no estrato hipogeico) (BESTELMEYER et al., 2000). Dados de comportamento de forrageamento oriundos de observações em campo para algumas espécies foram adicionadas às análises e foram definidos como forrageamento no dossel, no solo ou no sub-bosque, sobre os troncos de árvores vivas.

2.2. Análises Estatísticas

Foi construída uma matriz de presença/ausência com os registros de ocorrência das espécies, classificando-as de acordo com o estrato de nidificação e/ou método de coleta utilizado na amostragem. As análises de estrato de nidificação foram realizadas para 48 das espécies reunidas no banco de dados. Enquanto que para os métodos de amostragem foram utilizadas informações disponíveis para 44 espécies.

Os índices de similaridade de Bray-Curtis e Jaccard foram utilizados para comparar as semelhanças na composição das assembleias de formigas, de acordo com o

tipo de estrato e método de coleta utilizado. Para avaliar se a composição das assembleias de espécies de formigas Ponerinae podem ser caracterizada em função do estrato (se tem diferença entre os diferentes estratos), foi realizado uma Análise Multivariada Permutacional de Variância (PERMANOVA) (ANDERSON, 2001). Nesta análise, a presença/ausência de cada espécie de formiga registrada nas diferentes fontes foi a variável resposta, enquanto a variável preditora foi o tipo de estrato de ocorrência.

A significância estatística foi obtida através de comparações com um modelo nulo (999 permutações da matriz original). Essas diferenças foram ilustradas através de uma ordenação não métrica multidimensional (NMDS) usando o índice de Bray-Curtis, o qual é baseado na frequência de ocorrência das espécies de formigas em cada um dos diferentes estratos ambientais.

Para avaliar se existe convergência morfológica entre grupos de Ponerinae estudados que utilizam os mesmos estratos do ambiente, foram calculadas correlações entre diferentes medidas obtidas do corpo das formigas (comprimento total, comprimento da cabeça e diâmetro do olho), considerando espécie, gênero e estrato do ambiente em que ocorrem. Essas medidas foram utilizadas considerando-se as diferentes características físicas de cada estrato: a porção epígea e a serrapilheira possuem uma abundante quantidade de substratos que favorece a lomoção de formigas menores, enquanto que o estrato arborícola é mais aberto e linear, e permite que as formigas utilizem a orientação visual para se localizar. Além disso, foi testado se existe convergência entre os gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* a partir dessas correlações, segregando as espécies que predominam no solo (epígea, serapilheira, hipógea) e na parte aérea das plantas (dossel, epífita, sub-bosque), uma vez que esses foram os gêneros que apresentaram um maior número de espécies avaliadas. Isso se deu uma vez que *Pachycondyla* apresenta espécies ocorrendo, em sua grande maioria, no solo e que todos os estratos são ocupados por conjuntos diferentes de espécies do gênero *Neoponera*. Todas as análises foram realizadas no software R v. 3.5.0 (R Core Team 2016).

3. RESULTADOS

Foram obtidas informações sobre os substratos utilizados para nidificação de 48 espécies (Tabela 2) e informações de 30 espécies para estratos de forrageamento (Tabela 3). Dentre os estratos do ambiente, o que apresentou um maior número de

registros de ocorrência das espécies foi o epígeo (25 espécies), seguido pelo hipógeo (21), serapilheira (18), sub-bosque (17), epífitas (15) e dossel (12). A maioria das espécies ocorreram em diferentes estratos de nidificação (Tabela 3).

Quando se considera o estrato de forrageamento, foi registrado um maior número de espécies no solo (18), seguido por dossel (14) e sub-bosque (11). Com exceção de *P. harpax*, as outras espécies do gênero foram encontradas apresentando forrageamento exclusivamente no solo (Tabela 4).

Tabela 3. Estrato de nidificação das espécies de Ponerinae dos gêneros *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone* no Brasil, nos diferentes estratos do ambiente.

ESPÉCIE	ESTRATO						REFERÊNCIA
	Dossel	Epífitas	Sub-bosque	Epígea	Serapilheira	Hipógea	
<i>Cryptopone guianensis</i>				X*		X	MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Cryptopone holmgreni</i>					X*	X	MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Cryptopone mirabilis</i>					X*	X	MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Mayaponera constricta</i>		X	X	X	X	X*	Coleção do CPDC
<i>Neoponera antecurvata</i>	X						MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera apicalis</i>	X		X	X		X*	Coleção CPDC; Coleta pessoal; AntWiki; FRESNEAU, 1985; DIETMANN; PEETERS, 2000; WILD, 2005 ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015; DaROCHA et al., 2016;;
<i>Neoponera bucki</i>						X	MACKAY; MACKAY, 2010; AntWiki
<i>Neoponera bugabensis</i>	X	X					MACKAY; MACKAY, 2010; AntWiki
<i>Neoponera carbonária</i>			X			X	MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera carinulata</i>	X*	X*	X	X			MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera cavinodis</i>			X	X			Coleção CPDC; DEJEAN et al., 2017
<i>Neoponera commutata</i>				X	X		AntWiki
<i>Neoponera côncava</i>		X			X		Coleção do CPDC
<i>Neoponera crenata</i>	X	X	X	X			Coleção do CPDC; AntWiki; CASTAÑO-MENESES et al., 2015; SILVA et al., 2015; DEJEAN et al., 2017
<i>Neoponera curvinodis</i>	X	X	X				Coleção do CPDC; Coleta pessoal; AntWiki; MACKAY; MACKAY, 2010; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2013; ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015
<i>Neoponera dismarginata</i>			X				AntWiki; MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera fauveli</i>					X	X	MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera fiebrigi</i>				X			MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera foetida</i>	X	X	X				MACKAY; MACKAY, 2010; DaROCHA et al., 2015a; DaROCHA et al., 2016

Tabela 3. Continuação.

ESPÉCIE	ESTRATO						REFERÊNCIA
	Dossel	Epífitas	Sub-bosque	Epígea	Serapilheira	Hipógea	
<i>Neoponera globularia</i>				X			MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera goeldii</i>	X	X					Coleção do CPDC; AntWiki; ORIVEL; DEJEAN; ERRAD, 1988; DENIS et al., 2006; MACKAY; MACKAY, 2010; ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015
<i>Neoponera inversa</i>		X	X	X			Coleção do CPDC; Coleta pessoal; HEINZE, 2001; D'ETTORRE et al., 2005; MACKAY; MACKAY, 2010; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2013; CASTAÑO-MENESES et al., 2014; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2014; ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015; DaROCHA et al., 2015a; DaROCHA et al., 2016
<i>Neoponera laevigata</i>				X	X		MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera marginata</i>			X			X	Coleção do CPDC; LEAL; OLIVEIRA, 1995; HÖLLDOBLER et al., 1996; MACKAY; MACKAY, 2010; ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015
<i>Neoponera moesta</i>	X	X					MACKAY; MACKAY, 2010; DaROCHA et al., 2015a; DaROCHA et al., 2015b
<i>Neoponera oberthueri</i>				X			MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera obscuricornis</i>				X			WILD, 2005; MACKAY; MACKAY, 2010; SILVESTRE et al., 2015;
<i>Neoponera rugosula</i>			X				MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera schultzi</i>		X			X		MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera striatinodis</i>			X				MACKAY; MACKAY, 2010; ARRUDA et al., 2015; DEJEAN et al., 2017
<i>Neoponera unidentata</i>	X	X	X	X			Coleção do CPDC; AntWiki; MACKAY; MACKAY, 2010; ARRUDA et al., 2015; SILVA et al., 2015; DaROCHA et al., 2016; DEJEAN et al., 2017

Tabela 3. Continuação.

ESPÉCIES	ESTRATO						REFERÊNCIA
	Dossel	Epífitas	Sub-bosque	Epígea	Serapilheira	Hipógea	
<i>Neoponera venusta</i>		X		X	X	X*	Coleção do CPDC; PEREIRA et al., 2007; DaROCHA et al., 2015a; DaROCHA et al., 2016
<i>Neoponera verenae</i>			X	X	X	X	Coleção CPDC; AntWiki; WILD, 2005; MACKAY; MACKAY, 2010; LOPES, 2012
<i>Neoponera villosa</i>	X	X	X	X		X*	AntWiki; KELLNER et al., 2007; MACKAY; MACKAY, 2010; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2013; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2014; ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015; ARRUDA et al., 2015; CASTAÑO-MENESES et al., 2015; DaROCHA et al., 2015a; DaROCHA et al., 2015b; SILVA et al., 2015; DaROCHA et al., 2016;
<i>Pachycondyla crassinoda</i>				X		X	Coleta pessoal ; MACKAY; MACKAY, 2010;
<i>Pachycondyla harpax</i>	X	X			X	X*	Coleção do CPDC; AntWiki; ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015; DaROCHA et al., 2015b; DaROCHA et al., 2016; MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Pachycondyla impressa</i>					X	X*	AntWik; MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Pachycondyla lattkei</i>					X		MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Pachycondyla lenis</i>				X			MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Pachycondyla purpurascens</i>						X	AntWiki
<i>Pachycondyla striata</i>				X	X	X*	MEDEIROS, 1997; SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2009; MACKAY; MACKAY, 2010; RODRIQUES et al., 2011
<i>Pseudoponera gilberti</i>		X		X	X		MACKAY; MACKAY, 2010; DaROCHA et al., 2015a; DaROCHA et al., 2016;
<i>Pseudoponera stigma</i>				X	X	X	MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Pseudoponera succedanea</i>				X			MACKAY; MACKAY, 2010

Tabela 3. Continuação.

ESPÉCIE	ESTRATO						REFERÊNCIA
	Dossel	Epífitas	Sub-bosque	Epígea	Serapilheira	Hipógea	
<i>Rasopone arhuaca</i>			X	X	X	X	Coleção do CPDC; MACKAY; MACKAY, 2010;
<i>Rasopone becculata</i>				X			MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Rasopone ferruginea</i>					X	X	MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Rasopone minuta</i>					X	X*	MACKAY; MACKAY, 2010

[*Ocorrência da espécie no estrato é duvidosa, devido a conhecimento prévio e biologia da espécie de formiga]

Tabela 4. Estrato de forrageamento das espécies de Ponerinae dos gêneros *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone* no Brasil, nos diferentes estratos do ambiente.

ESPÉCIE	ESTRATO FORRAGEAMENTO			REFERÊNCIA
	DOSSSEL	SUB-BOSQUE	SOLO	
<i>Mayaponera constricta</i>	X			Coleção CPDC; PERES et al., 2017
<i>Neoponera antecurvata</i>	X	X		AntWiki; MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera apicalis</i>			X	AntWiki; Observação pessoal; CRISTIANINI et al., 2015; SILVESTRE et al., 2015
<i>Neoponera bugabensis</i>	X	X		AntWiki; MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera carinulata</i>	X			AntWiki; MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera cavinodis</i>	X	X		Coleção CPDC; MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera commutata</i>			X	AntWiki
<i>Neoponera côncava</i>	X			PERES et al., 2017
<i>Neoponera cooki</i>	X			MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera crenata</i>	X		X	Coleção CPDC
<i>Neoponera curvinodis</i>	X		X	AntWiki; Coleção CPDC; Observação pessoal
<i>Neoponera dismarginata</i>		X		AntWiki
<i>Neoponera foetida</i>	X		X	FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2014; DaROCHA et al., 2016

Tabela 4. Continuação.

ESPÉCIE	ESTRATO FORRAGEAMENTO			REFERÊNCIA
	DOSSEL	SUB-BOSQUE	SOLO	
<i>Neoponera globularia</i>	X	X		AntWiki; Coleção CPDC
<i>Neoponera inversa</i>	X	X		Coleta pessoal; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2014
<i>Neoponera laevigata</i>		X	X	PERES et al., 2017
<i>Neoponera marginata</i>			X	AntWiki
<i>Neoponera moesta</i>	X			MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera obscuricornis</i>			X	SILVESTRE et al., 2015
<i>Neoponera unidentata</i>		X	X	AntWiki; Coleção CPDC; MARQUES et al., 2015; DaROCHA et al., 2016
<i>Neoponera venusta</i>		X		DaROCHA et al., 2016
<i>Neoponera verena</i>		X	X	Coleção CPDC; AntWiki; Observação pessoal; MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Neoponera villosa</i>	X	X	X	AntWiki; Coleção CPDC; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2014; MARQUES et al., 2015; SILVESTRE et al., 2015
<i>Pachycondyla crassinoda</i>			X	AntWiki; Observação pessoal; MACKAY; MACKAY, 2010
<i>Pachycondyla harpax</i>	X		X	AntWiki; MACKAY; MACKAY, 2010; PEREIRA et al., 2014; DaROCHA et al., 2016; PERES et al., 2017
<i>Pachycondyla impressa</i>			X	AntWiki
<i>Pachycondyla purpurascens</i>			X	AntWiki
<i>Pachycondyla striata</i>			X	CRISTIANINI et al., 2015

O estrato epígeo foi o que apresentou maior riqueza de espécies (25) que nidificam nesse ambiente, seguida pelo estrato hipógeo (17). Epífitas e sub-bosque abrigam o mesmo número de espécies (16) e a serapilheira (12) foi o estrato que apresentou o menor número de espécies nidificando, seguido pelo dossel (10) (Figura 2).

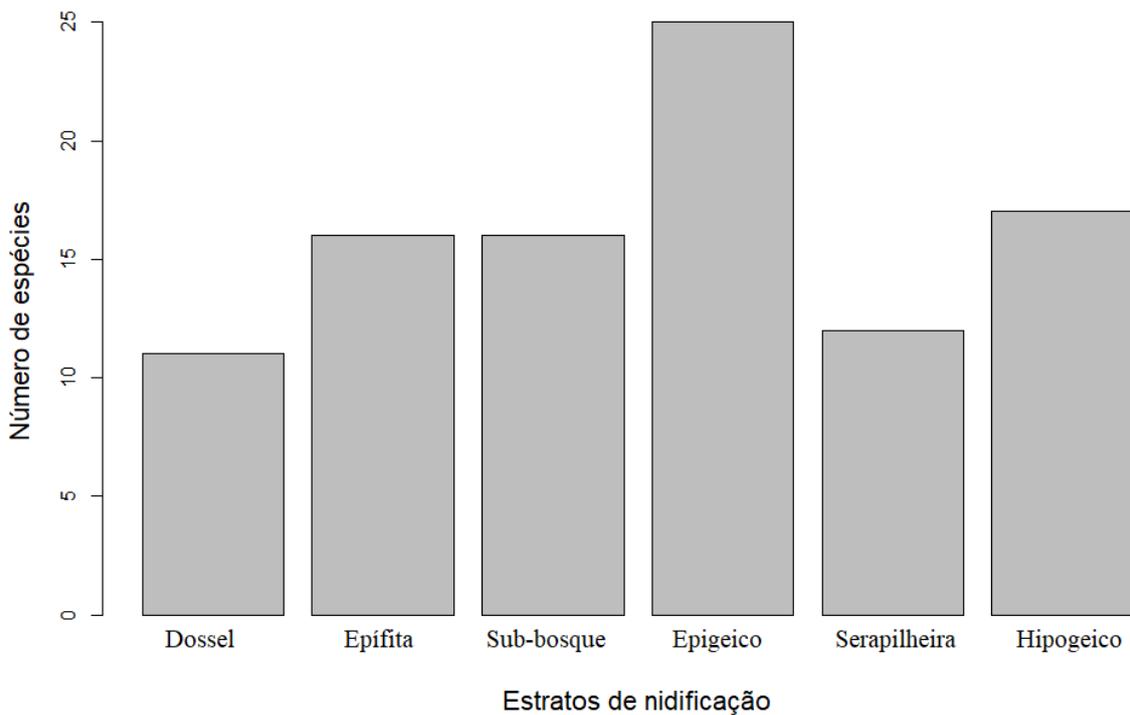


Figura 2. Diversidade de formigas dos gêneros *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone* no Brasil, em relação aos diferentes estratos utilizados para nidificação.

Todos os estratos apresentaram pelo menos uma espécie de formiga com ocorrência exclusiva. Entre eles, o número de espécies exclusivas foi menor nos estratos superiores (dossel, epífita e sub-bosque) e maior nos inferiores (epigeico e serapilheira). O estrato epigeico apresentou mais que o dobro (oito) do número de espécies exclusivas registradas para os estratos dossel e epífitas (Figura 3).

Quanto à similaridade entre a composição da fauna de formigas em relação aos estratos, observou-se que há maior semelhança entre as assembleias de formigas dos estratos superiores (epífitas e dossel com 50%), e do outro lado, entre as dos estratos inferiores (epígeo e hipógeo com 27%). O sub-bosque agrupou-se com os estratos superiores (com 28%) e, por sua vez, a serapilheira com os inferiores (sendo 16% para epígeo e 26% para hipógeo) (Figura 4).

Com relação aos métodos de coleta utilizados, pitfall e winkler foram os que conseguiram amostrar um maior número de espécies, enquanto a armadilha subterrânea amostrou uma fauna de formigas bem mais restrita a esse estrato (Figura 5). As observações de forrageamento no solo foram as que apresentaram um maior número de espécies.

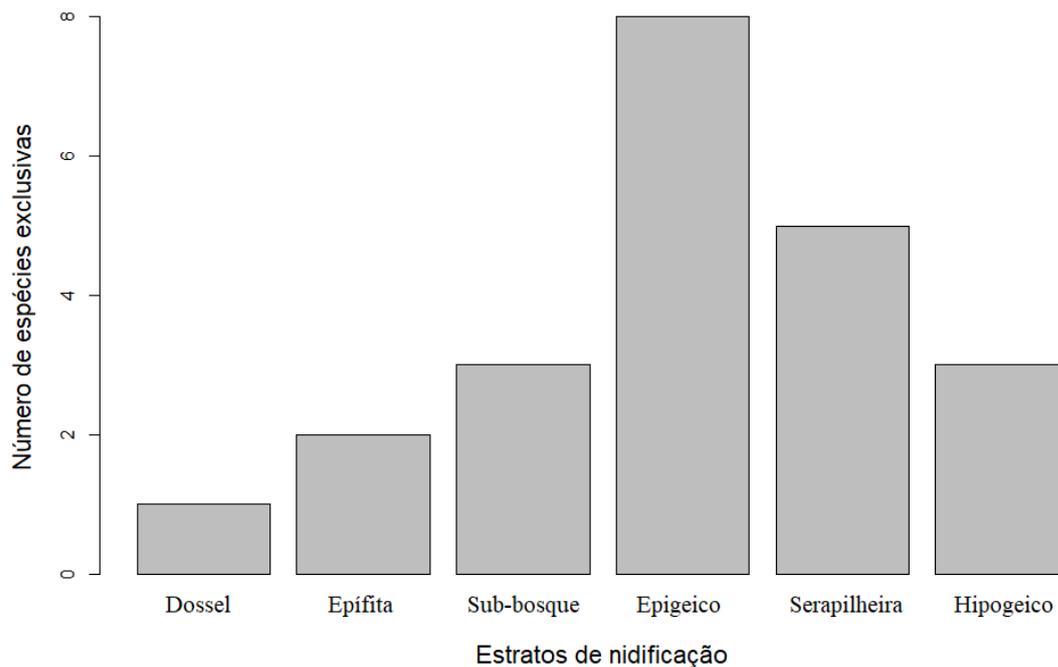


Figura 3. Número de espécies exclusivas de formigas dos gêneros *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone*, no Brasil, em relação aos diferentes estratos utilizados para nidificação.

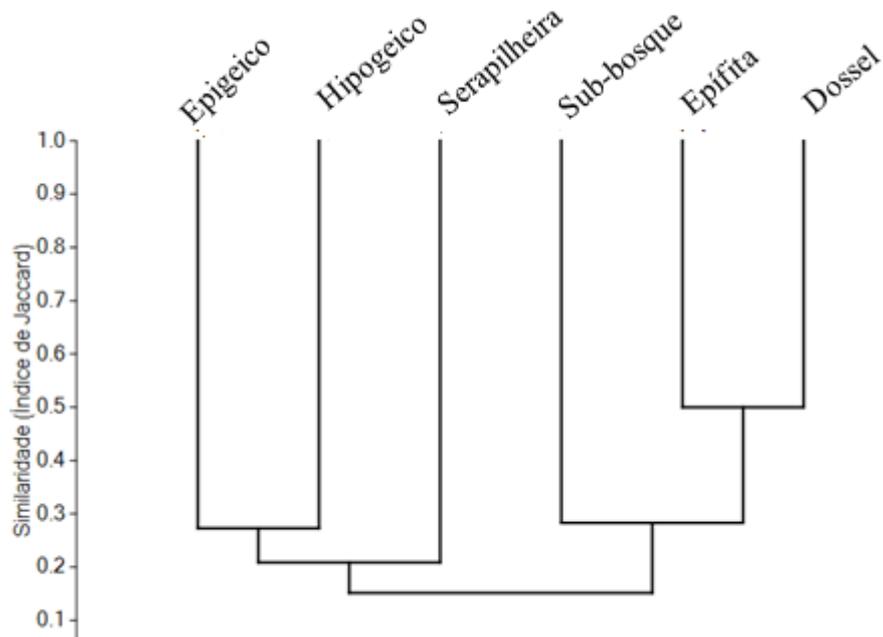


Figura 4. Dendrograma de similaridade comparando as assembleias de formigas dos gêneros *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone*, no Brasil, em função dos estratos ambientais.

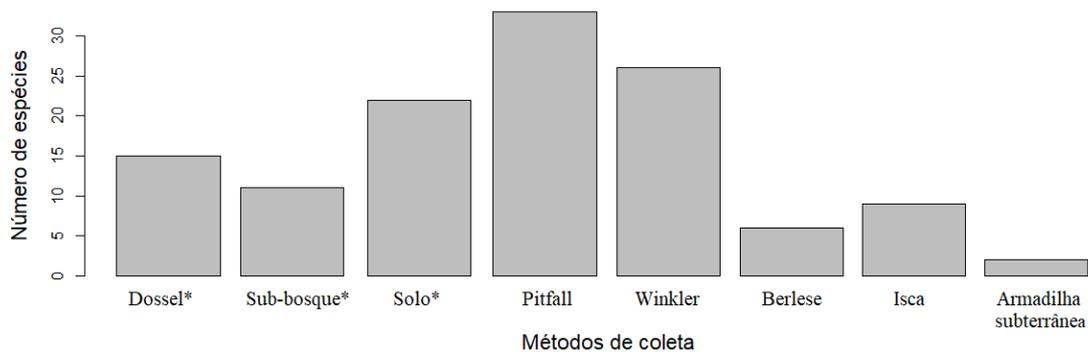


Figura 5. Número de espécies de formigas dos gêneros *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone*, no Brasil, de acordo com os diferentes métodos de coleta. *Indica os dados de observações de forrageamento.

Quanto à similaridade entre os métodos de coleta, pitfall e winkler foram os que apresentaram uma maior similaridade de espécies coletadas (55%), e a fauna que utiliza o solo como espaço de forrageamento é também similar àquela que é amostrada nesses dois métodos (41% para pitfall e 33% para winkler). As observações de comportamento de forrageamento entre tronco e dossel apresentaram uma semelhança de 37%, e a armadilha subterrânea e o método de Berlese apresentaram uma amostragem da composição da fauna de formigas bastante distinta quando comparado com os outros métodos (Figura 6).

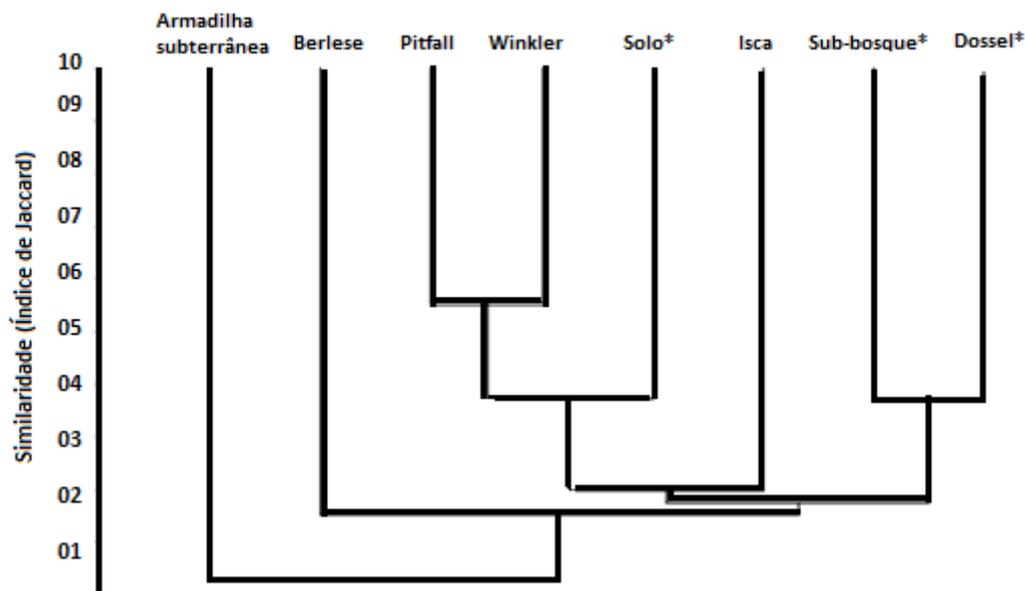


Figura 6. Dendrograma de similaridade de captura das espécies dos gêneros *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone*, no Brasil, entre os diferentes métodos de coleta. *Indica dados de observações de forrageamento.

Quando se compara as frequências de ocorrências das formigas entre os métodos utilizados, pitfall e winkler foram os métodos que apresentaram maior similaridade (58%). O mesmo ocorreu para as observações de forrageamento no dossel e sub-bosque, com 45% de semelhança (Figura 7).

A composição da assembleia de formigas variou significativamente de acordo com os diferentes tipos de estratos ambientais amostrados ($F_{5,59} = 1,7651$; $p < 0,001$). Na análise de NMDS, observa-se segregação por agrupamento das espécies que ocorrem mais frequentemente no nível superior da vegetação (dossel, epífitas e sub-bosque) em relação aos estratos inferiores (epígeo, serapilheira e hipógeo). Por sua vez, *Neoponera* possui espécies nidificando em todos os estratos ambientais, predominando um maior número de espécies ocorrendo no dossel e no sub-bosque. No estrato epígeo, o gênero *Pseudoponera* apresentou maior associação com esse ambiente, ocorrendo também na serapilheira. Os gêneros *Pachycondyla*, *Cryptopone* e *Rasopone* foram associados tanto com a serapilheira quanto ao estrato hipógeo (Figura 8).

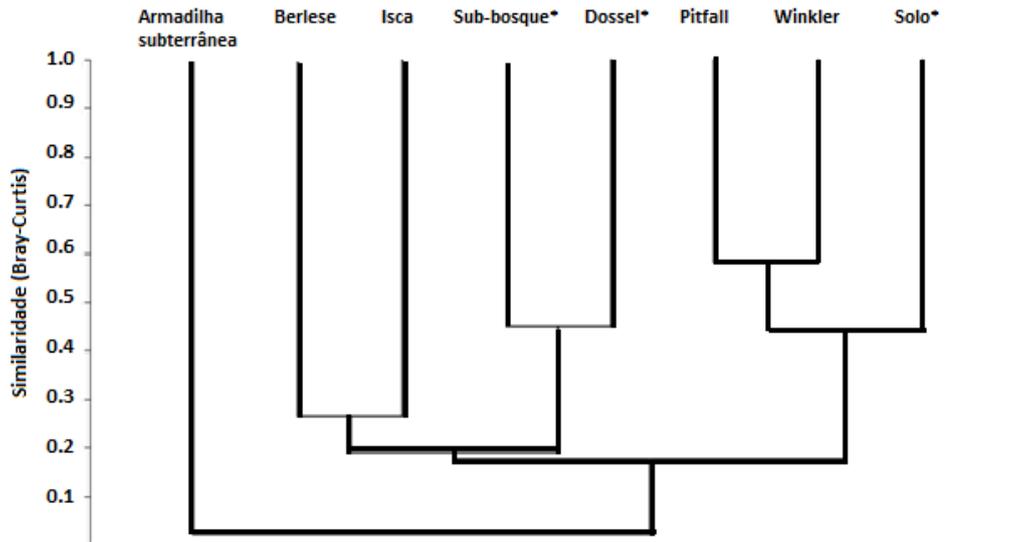


Figura 7. Comparação entre os diferentes métodos de coleta, considerando as frequências de ocorrência de espécies dos gêneros *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone*, no Brasil (índice de similaridade de Bray-Curtis). *Indica dados de observações de forrageamento.

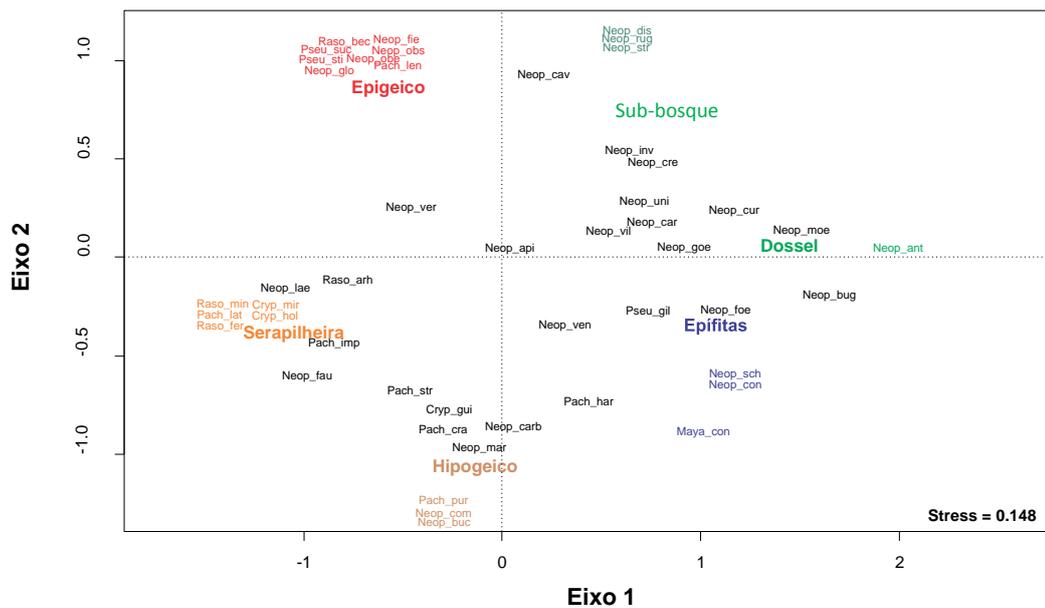


Figura 8. Ordenação não-métrica multidimensional (NMDS) dos ninhos e formigas Ponerinae dos gêneros *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone* no Brasil, de acordo com os diferentes estratos.

Quando se considera todas as espécies estudadas, encontramos uma forte relação entre as medidas de comprimento da cabeça (CC) e comprimento total das formigas (CT) ($r^2 = 0,86$; Figura 9). Entretanto, quando se avalia separadamente por gênero, todas as correlações apresentam valores menores (Tabela 4). A correlação entre diâmetro do olho (DO) e CC foi de 62% ($r^2 = 0,62$; Figura 10) quando se considera todas as espécies.

Ao se considerar o gênero, a relação apresenta menores valores para *Neoponera* e *Rasopone*, e um maior valor para o gênero *Pachycondyla* ($r^2 = 0,73$) (Tabela 5). Ao se avaliar por estrato, as correlações entre CT x CC foram fortes para todas as categorias, com exceção do estrato arborícola que apresentou correlações moderadas para as diferentes medidas (Tabela 5). As correlações entre as variáveis DO e CC em geral foram moderadas para os diferentes estratos, apresentando relações fortes entre as variáveis nos estratos que incluíam espécies de serapilheira (Tabela 5).

Tabela 5. Valores das relações entre as medidas do tamanho do corpo, da cabeça e do olho das formigas Ponerinae dos gêneros *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone* no Brasil, considerando todas as espécies, por gênero e por estratos do ambiente em que ocorrem.

Grupo/táxon/estrato avaliado	n spp.	Medidas	r²
Todas espécies	60	CCx CT	0,859
Todas espécies (menos <i>Cryptopone</i>)	58	DO x CC	0,628
<i>Neoponera</i>	39	CC x CT	0,843
<i>Neoponera</i>	39	DO x CC	0,548
<i>Pachycondyla</i>	10	CC x CT	0,715
<i>Pachycondyla</i>	10	DO x CC	0,731
<i>Pseudoponera</i>	3	CC x CT	0,675
<i>Pseudoponera</i>	3	DO x CC	0,675
<i>Rasopone</i>	4	CC x CT	0,35
<i>Rasopone</i>	4	DO x CC	0,612
Arborícola (<i>Neoponera</i>)	14	CC x CT	0,735
Arborícola (<i>Neoponera</i>)	14	DO x CC	0,573
Solo (<i>Neoponera</i>, <i>Pachycondyla</i>, <i>Rasopone</i>)	11	CC x CT	0,96
Solo (<i>Neoponera</i>, <i>Pachycondyla</i>, <i>Rasopone</i>)	11	DO x CC	0,662
Serapilheira (<i>Pachycondyla</i>, <i>Rasopone</i>)	3	CC x CT	0,983
Serapilheira (<i>Pachycondyla</i>, <i>Rasopone</i>)	3	DO x CC	0,981
Subsolo (<i>Cryptopone</i>, <i>Neoponera</i>, <i>Pachycondyla</i>)	4	CC x CT	0,987
Arboricola+Solo (<i>Mayaponera</i>, <i>Neoponera</i>, <i>Pachycondyla</i>)	9	CC x CT	0,914
Arboricola+Solo (<i>Mayaponera</i>, <i>Neoponera</i>, <i>Pachycondyla</i>)	9	DO x CC	0,713
Arborícola+Serapilheira (<i>Neoponera</i>)	4	CC x CT	0,997
Arborícola+Serapilheira (<i>Neoponera</i>)	4	DO x CC	0,701
Serapilheira+Solo (<i>Neoponera</i>, <i>Pachycondyla</i>)	3	CC x CT	0,975
Serapilheira+Solo (<i>Neoponera</i>, <i>Pachycondyla</i>)	3	DO x CC	0,908
Serapilheira+SubSolo (<i>Neoponera</i>, <i>Rasopone</i>)	3	CC x CT	0,949
Serapilheira+SubSolo (<i>Neoponera</i>, <i>Rasopone</i>)	3	DO x CC	0,999
Todos estratos (<i>Neoponera</i>, <i>Pseudoponera</i>, <i>Rasopone</i>)	4	CC x CT	0,923
Todos estratos (<i>Neoponera</i>, <i>Pseudoponera</i>, <i>Rasopone</i>)	4	DO x CC	0,971

[C = Comprimento da cabeça; CT = Comprimento total; DO = Diâmetro do olho]. r^2 = valor de correlação entre as medidas. Foi realizada a medida de um indivíduo de cada espécie.

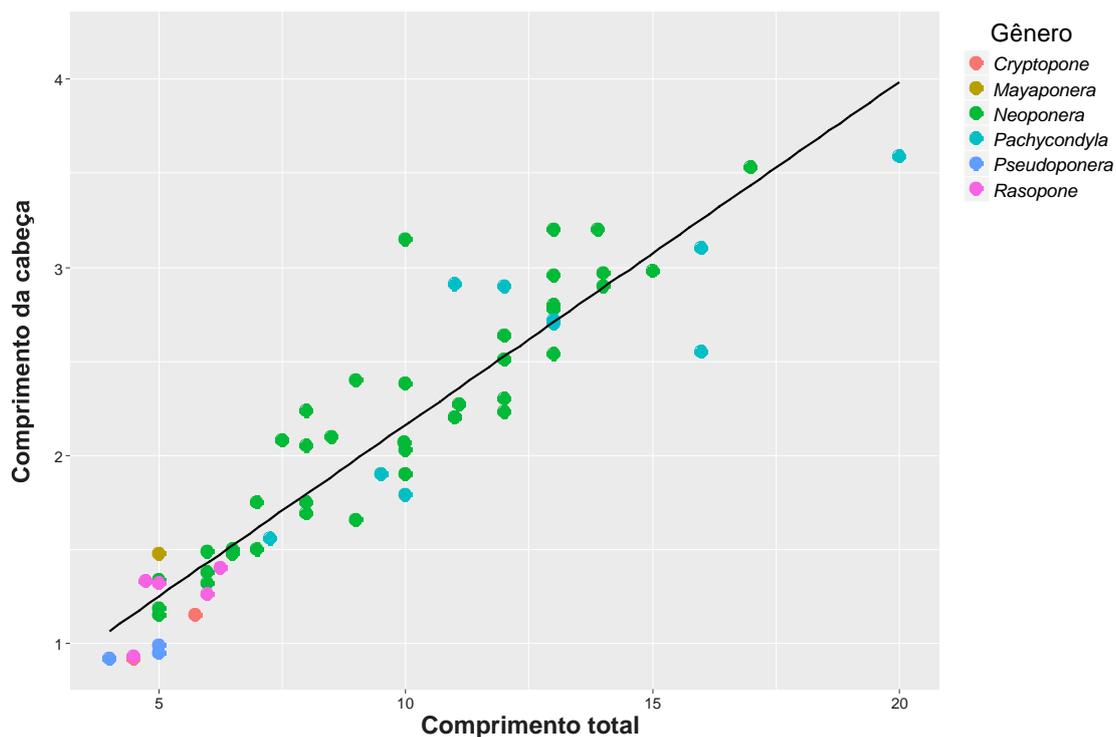


Figura 9. Relação entre o comprimento da cabeça e comprimento total das diferentes espécies de Ponerinae estudadas. Cores diferentes indicam os diferentes gêneros: *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone*, que ocorrem no Brasil.

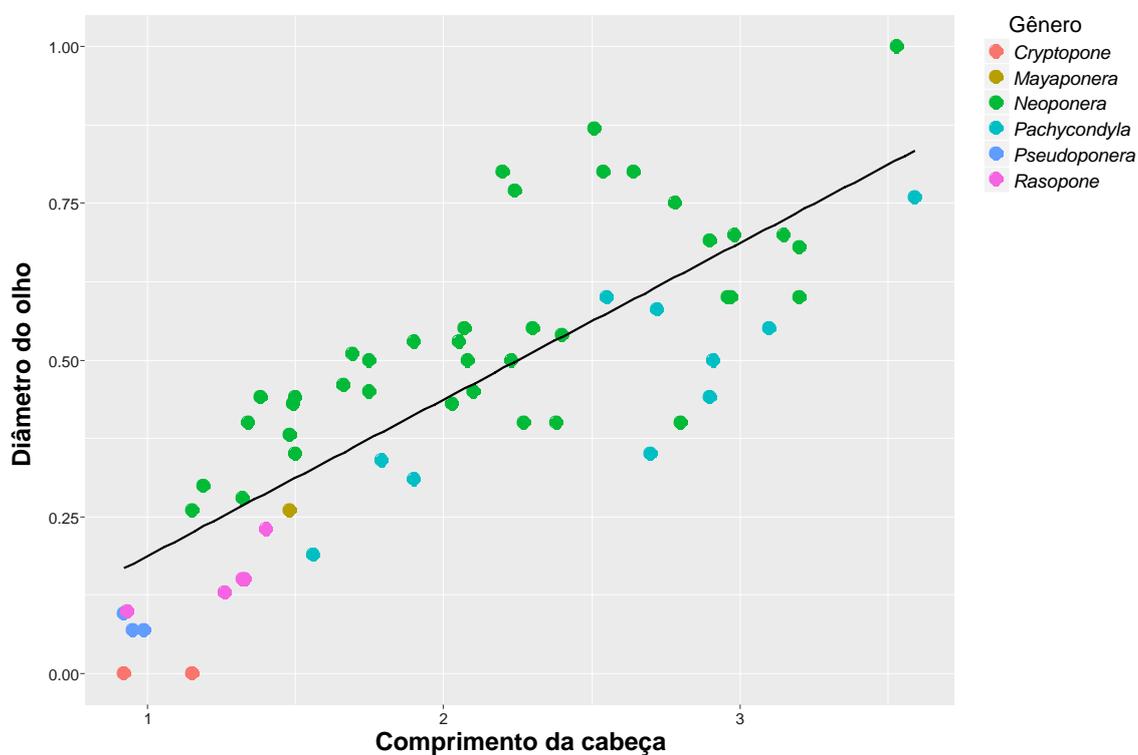


Figura 10. Relação entre diâmetro do olho e comprimento da cabeça das diferentes espécies de Ponerinae estudadas. Cores diferentes indicam os diferentes gêneros: *Cryptopone*, *Mayaponera*, *Neoponera*, *Pachycondyla*, *Pseudoponera* e *Rasopone*, de ocorrência no Brasil.

Ao se avaliar a relação entre as medidas para os gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla*, considerando a ocorrência nos estratos arbóricola e de solo, pode-se verificar que a correlação entre CT x CC é mais forte para as espécies de solo do gênero *Neoponera* ($r^2 = 0,892$) e mais fraca para o gênero *Pachycondyla* ($r^2 = 0,68$). Quando se considera a relação entre DO x CC, o contrário acontece, a relação forte para as espécies de *Pachycondyla* ($r^2 = 0,81$), menor para as *Neoponera* do solo ($r^2 = 0,71$) e mais fraca para as espécies arbóricolas ($r^2 = 0,55$) (Tabela 6 e Figura 11).

Tabela 6. Valores das relações entre as medidas do tamanho do corpo, da cabeça e do olho das formigas dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla*, de ocorrência no Brasil, 2018.

Grupo/táxon/estrato avaliado	n spp.	Medidas	r²
<i>Neoponera e Pachycondyla</i>	44	CC x CT	0,808
<i>Neoponera e Pachycondyla</i>	44	DO x CC	0,551
<i>Neoponera – Arborícola</i>	20	CC x CT	0,794
<i>Neoponera – Arborícola</i>	20	DO x CC	0,556
<i>Neoponera – Solo</i>	17	CC x CT	0,892
<i>Neoponera – Solo</i>	17	DO x CC	0,713
<i>Pachycondyla – Solo</i>	7	CC x CT	0,687
<i>Pachycondyla – Solo</i>	7	DO x CC	0,812

[Para essas análises consideramos o estrato em que a espécie foi predominantemente encontrada, ou apresenta maior afinidade (arbóricola ou solo)].

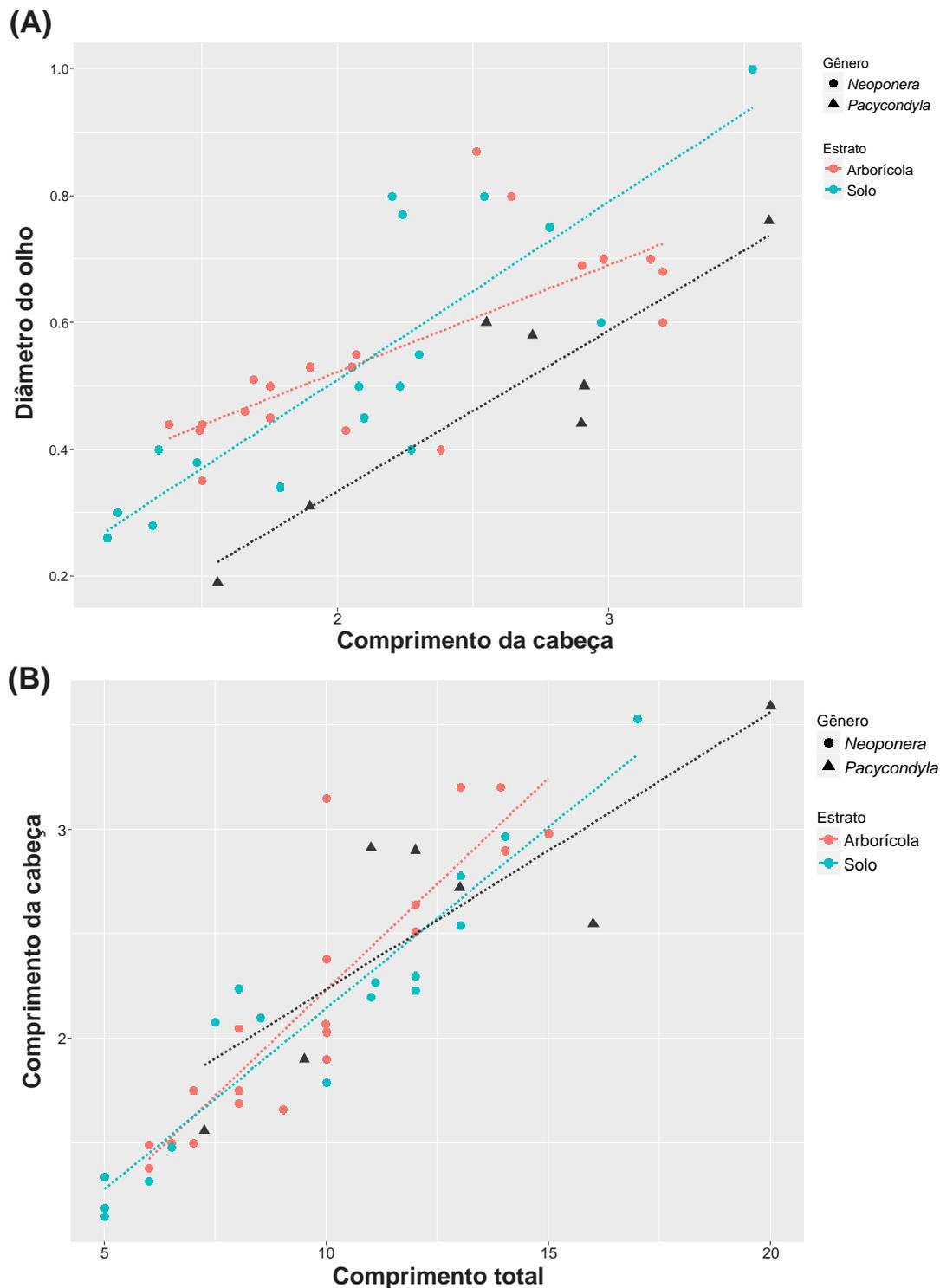


Figura 11. Relação entre (A) diâmetro do olho e comprimento da cabeça e (B) comprimento da cabeça e comprimento total das espécies de Ponerinaedos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla*, de ocorrência no Brasil, 2018. Pontos representam espécies de *Neoponera* (azul = solo, vermelho = vegetação) e triângulos espécies de *Pachycondyla* (ocorrência somente no solo).

4. DISCUSSÃO

O menor número de espécies encontradas nidificando nos estratos superiores (dossel, epífitas e sub-bosque) pode estar relacionado com os desafios impostos pelo estilo de vida arborícola: maior intensidade solar, maiores extremos de umidade e de estresse hídrico e oferta diferenciada na quantidade de nutrientes (NADKARNI, 1994), além das espécies serem capazes de viver em um ambiente verticalmente estratificado. Além disso, os dosséis florestais são sub-amostrados e acredita-se que haja uma fauna de invertebrados exclusiva a esse estrato (NAKAMURA et al., 2017).

Os gêneros *Cryptopone*, *Pseudoponera* e *Rasopone* que nidificam na serapilheira ou subsolo possuem tamanho corporal menor quando comparados às formigas arborícolas e do estrato epígeo como as espécies dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla*, que são maiores, e isso pode influenciar a escolha do estrato de nidificação. Em geral, Ponerinae arborícolas possuem o tamanho corporal maior, quando comparado com aquelas que vivem nos estratos inferiores (DaROCHA et al., 2015a) e o aumento no tamanho médio do corpo dos indivíduos a partir do solo em direção ao dossel também já foi observado para outros grupos de artrópodes (STORK; BLACKBURN, 1993; GRIMBACHER; STORK, 2007). A alta riqueza de bromélias nos dosséis das florestas tropicais (DaROCHA et al., 2015b) fornece um importante microhabitat que oferece recursos para nidificação de formigas de grande tamanho corporal, facilitando o estabelecimento de ninhos de diversas espécies de Ponerinae (FEITOSA et al., 2012; DaROCHA et al., 2015b), além de ser um bom território de caça devido à água que muitas dessas plantas retêm. Essa relação entre morfologia e estrato habitado pelas formigas permite maior tolerância térmica e resistência à desidratação nos microambientes (DaROCHA et al., 2015a).

Um maior tamanho corporal implica em um olho maior, assim, as pistas visuais têm um papel importante na localização de presas e outros recursos alimentares (FOWLER et al., 1991), ou ainda, as formigas podem utilizar geomagnetismo para retornar ao ninho (YANOVIK; FREDERICK, 2014). E caso caiam do dossel, são capazes de realizar auto-rotação para desacelerar a queda, tal como ocorre em certas *Neoponera* (YANOVIK; MUNK; DUDLEY, 2011). Formigas maiores nidificando no estrato arbóreo enquanto seus congêneres de solo são menores também são observadas em outros grupos de formigas (DELABIE et al., 2010; FEITOSA et al., 2012). Algumas hipóteses têm sido utilizadas para explicar a evolução do tamanho corporal como meio

para o estabelecimento em um ambiente diferente do epígeo, e além dos aspectos fisiológicos e microclimáticos já citados, outros fatores podem ter induzido uma pressão seletiva para o desenvolvimento de tal característica: o aumento na eficiência de caça; controle de recursos em um habitat onde as interações competitivas são mais propensas de ocorrer; redução de predação especializada ou de parastismo; e embora necessite de investigações mais aprofundadas, um caso de mimetismo batesiano poderia ocorrer (DELABIE et al., 2010).

Uma característica importante para o aparecimento do estilo de vida arborícola em Ponerinae é a retenção de caracteres ancestrais na morfologia do pré-tarso e do arólio (relacionado à função de adesão no substrato), os quais são perdidos ou pouco desenvolvidos em formigas epigeicas. As espécies que possuem nidificação arborícola (*N. carinulata*, *N. cavinodis*, *N. crenata*, *N. goeldii* e *N. inversa*) e aquelas que frequentemente nidificam no solo, mas podem nidificar em árvores ou forrageiam na vegetação (*N. apicalis*, *N. rostrata* e *N. verenae*) possuem o arólio e a adesão ao substrato bastante desenvolvidos e o mesmo tipo de morfologia da garra (em forma de chifre). Já as espécies que nidificam preferencialmente em substratos no solo possuem o arólio pobremente desenvolvido com pouca função adesiva (*M. constricta* e *P. harpax*), ou a função adesiva está ausente (*N. metanotalis*, *P. crassinoda* e *P. stigma*), e nestas espécies a morfologia da garra (lisa) também é a mesma (ORIVEL; MALHERBE; DEJEAN, 2001).

O custo da perda de operárias (biomassa) é relativamente alto para colônias de população pequena, com ausência de uma casta de defesa (soldados), e operárias de vida longa (como é o caso das formigas Ponerinae), funcionando como pressão seletiva para a evolução de adaptações morfológicas, fisiológicas e estratégias comportamentais para superar as restrições específicas desse ambiente visando uma colonização bem-sucedida desse habitat (YANOVIK; MUNK; DUDLEY, 2011). Uma das estratégias comportamentais que facilita a vida arborícola é a natação. Bem desenvolvido em formigas neotropicais de florestas alagadas, é bastante útil quando estas têm que nadar sobre a superfície da água ao caírem das árvores, diminuindo a taxa de mortalidade ao serem predadas por outros organismos (YANOVIK; FREDERICK, 2014). Particularmente, *N. villosa*, *N. foetida*, e *N. apicalis* são detentoras de forte desempenho natatório, conseguindo sair rapidamente da superfície da água com baixo risco de afogamento ou predação por peixes (YANOVIK; FREDERICK, 2014), isso deve ser especialmente útil ao facilitar a caça dentro de bromélias onde há numerosas presas

potenciais como larvas de Odonata e de Diptera, mas onde há também risco de afogamento. O comportamento de natação bem desenvolvido nessas formigas pode estar relacionado com o grande tamanho corporal, como observado para outras espécies neotropicais de tamanho relativamente grande, tal como *Odontomachus bauri* Emery, 1892 (Ponerinae) e *Gigantiops destructor* (Fabricius, 1804) (Formicinae), em comparação a uma fraca habilidade em Ponerinae menores, como é o caso de *P. harpax* (YANOVIK; FREDERICK, 2014).

Maior riqueza de espécies no estrato epígeo do que nos demais estratos também foi observado em outros estudos (PAOLETTI et al., 1991; BRÜHL; MOHAMED; LIENMAIR, 1999; VASCONCELOS; VILHENA, 2005; NEVES et al., 2013; SCHMIDT; RIBAS; SCHOEREDER, 2013), e isso pode ser devido ao fato de que grande parte das formigas da região tropical utilizarem a superfície do solo como local de nidificação e forrageamento (FOWLER et al., 1991). Esse estrato possui alta abundância e diversidade de invertebrados que realizam diversos processos físicos, químicos e ecológicos (LAVELLE et al., 2006). Diversos fatores micro-ambientais são preditores da riqueza de formigas nesse estrato, tais como, como inundações sazonais (SOARES et al., 2013), quantidade e diversidade de morfotipos foliares na serapilheira (SILVA et al., 2011), gradientes latitudinais (SILVA; BRANDÃO, 2014), e a especialização a diferentes faixas de temperatura (CERDÁ; RETANA; MANZANEDA, 1998) determinam os padrões de atividade das espécies e reduz a probabilidade de competição (RAMOS et al., 2018).

O acúmulo de matéria orgânica nesse habitat formado pela presença de troncos, galhos, pedras, folhas e outros substratos compõe a serapilheira, o principal local de nidificação e forrageamento de muitas Ponerinae (FRESNEAU, 1985; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2013; CASTAÑO-MENESE et al., 2015). Devido à maior disponibilidade de espaço em um plano horizontal contínuo, há maior coexistência de diversos grupos de formigas e menor interação entre diferentes táxons. Em contrapartida, a serapilheira pode ser colonizada por várias espécies de tamanhos diferentes, uma vez que táxons de tamanhos diferentes co-existem mais facilmente do que táxons de dimensões próximas (MAJER; DELABIE; SMITH, 1994), tornando-se um sítio multi-colonizado. Desse modo, a utilização do espaço levará em conta o tamanho das operárias, disponibilidade de alimento e proteção, influenciando os padrões de diversidade e riqueza das espécies (FERREIRA; SILVA, 2001).

As espécies hipogeicas encontradas apresentaram composição da assembleia de formigas similar aquelas dos estratos epígeo e da serapilheira, indicando que pode haver sobreposição quanto às áreas de forrageamento e nidificação de muitas espécies entre os estratos (SILVA; SILVESTRE, 2004), embora haja uma clara preferência por um estrato de nidificação. Quando se analisou a quantidade de espécies exclusivas que nidificam nesse estrato pode-se observar que pertencem apenas ao gênero *Cryptopone* e *Rasopone*. Embora se conheça pouco sobre os hábitos das espécies desses gêneros, características como tamanho corporal reduzido, olhos reduzidos ou ausentes, escapos achatados, cerdas de tração na mesotíbia, despigmentação (SCHMIDT; SHATTUCK, 2014), pernas curtas e redução ou ausência de espinhos, encontradas em *Cryptopone*, indicam a evolução de adaptações morfológicas e fisiológicas ao estilo de vida hipogeico como resposta a dois fatores principais: escassez ou ausência de estímulos visuais e restrição espacial em um sistema de poros (WONG; GUÉNARD, 2017).

Amostragens em coletas com armadilhas subterrâneas indicam o hábito preferencialmente hipógeo de *Rasopone*, embora ninhos em madeira podre também já foram encontrados (LATTKE, 2015). A mesma morfologia criptobiótica de Ponerinae hipogeicas também está difundida em outras subfamílias de formigas, ancestrais e derivadas, que possuem espécies com hábito críptico (a citar: Amblyoponinae Forel, 1893; Dolichoderinae Forel, 1878; Ecitoninae Forel, 1893; Ectatomminae Emery, 1895; Formicinae Latreille, 1809; Heteroponerinae Bolton, 2003; Myrmicinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835; Proceratiinae Emery, 1895) (DELABIE; FOWLER, 1995; DELABIE et al., 2015; SUGUITURU et al., 2015).

A comunidade hipógea possui composição distinta daquela que vive na superfície do solo e no dossel (Figura 3). Acredita-se que a diversidade e abundância da fauna de formigas subterrâneas são sub-representadas e o conhecimento taxonômico sobre essas espécies ainda pode aumentar significativamente (SILVA; SILVESTRE, 2004). Não há nenhum método padrão ou protocolo para amostragem eficiente da fauna subterrânea (AGOSTI et al., 2000), limitando o conhecimento sobre a comunidade de formigas hipogeicas, e isso pode justificar o baixo número de espécies encontradas relacionadas estritamente a esse estrato.

Muitas espécies foram registradas nidificando e forrageando em mais de um estrato (Tabela 1 e 2), mas apresentaram preferência por um determinado estrato para nidificação (LONGINO; NADKARNI, 1990; VASCONCELOS; VILHENA, 2005). O agrupamento entre as espécies que nidificam nos estratos superiores (dossel, epífitas e

sub-bosque), inferiores (epigeico, serapilheira) e no hipogeico (Figura 7) indica especialização de habitat em relação a sítios de nidificação, com uma composição de espécies própria de cada estrato, embora a diferenciação dentro de cada estrato (superior e inferior) ainda não esteja muito clara. Nos ambientes florestais a comunidade de formigas parece estar relacionada com somente um estrato: arbóreo, epígeo ou hipógeo. Isso faz da estratificação vertical um dos padrões que influenciam a distribuição da assembleia de formigas (BRÜHL; MOHAMED; LIENMAIR, 1999; VASCONCELOS; VILHENA, 2005; WILKIE; MERTL; TRANIELLO, 2007; NEVES et al., 2013).

Além disso, enquanto algumas espécies ocorrem em um único estrato, como no dossel e no subsolo, outras são hábeis a nidificar em mais de um estrato, geralmente naquele (s) mais próximo (s), como registrado, por exemplo, entre o dossel e o sub-bosque, ou entre a serapilheira e o subsolo. Existe ainda uma variação mais ampla: grupos de formigas que podem nidificar desde o estrato epigeico até o arborícola (dossel), mas os fatores que induzem a escolha do local de nidificação nesses grupos ainda não são bem definidos. Ao nível de gênero, a especialização de habitat de nidificação fica mais evidente. *Neoponera* abriga as espécies com menores restrições na escolha do habitat de nidificação, ocorrendo em todos os estratos estudados, enquanto outros gêneros mostraram maior especificidade quanto a um estrato em que as espécies geralmente ocorrem. A forte correlação encontrada entre as medidas das formigas epígeas dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* indica uma possível convergência morfológica entre espécies que vivem nesse estrato. Por sua vez, para as características estudadas, há uma divergência entre as *Neoponera* arborícolas e as *Neoponera* que vivem predominantemente no chão.

5. REFERÊNCIAS

- AGOSTI, D. et al. (eds). **Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Smithsonian Institution, Washington, DC, p 280, 2000.
- ANDERSON, M. J. A new method for non parametric multivariate analysis of variance. **Austral ecology**, v. 26, n. 2001, p. 32–46, 2001.
- ANTONIALLI-JUNIOR, W.F. et al. Biologia da nidificação e arquitetura de ninhos de formigas poneromorfas do Brasil. *In*: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.
- ARMBRUSTER, P.; HUTCHINSON, R.; COTGREAVE, P. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. **Oikos**, v. 96, p. 225-234, 2002.
- ARRUDA, F. V et al. Size and condition of bamboo as structural factors behind the vertical stratification of the bamboo-nesting ant community. **Insectes Sociaux**, v. 63, p. 99–107, 2015.
- BASSET, Y. et al. Arthropod diversity in a tropical forest. **Science**, v. 1481, p. 1481–1485, 2012.
- BAUDIÉ, K. M. et al. Microhabitat and body size effects on heat tolerance: Implications for responses to climate change (army ants: Formicidae, Ecitoninae). **Journal of Animal Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1322–1330, 2015.
- BESTELMEYER, B. T. et al. Field techniques for the study of ground-living ants: an overview, description, and evaluation. p. 122-144. *In*: **Ants: Standart Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity**. AGOSTI, D.; MAJER, J. D.; ALONSO, L.; SCHULTZ, T. (eds), Smithsonian Institution, Washington, USA, 280p, 2000.
- BIHN, J. H. et al. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation**, v. 141, n.3, p. 733-743, 2008.
- BOSCARDIN, J. et al. Efeito do fogo sobre a riqueza de formigas (Hymenoptera: Formicidae) associadas à *Pinus elliottii* engelm. no Sul do Brasil. **Ciência Florestal, Santa Maria**, v. 24, n. 4, p. 1027–1036, 2014.
- BRAGA, D. L. et al. Avaliação rápida da diversidade de formigas em sistemas de uso do solo no sul da Bahia. **Neotropical Entomology**, v. 39, n. 4, p. 464–469, 2010.
- BROUARD, O. et al. Are algae relevant to the detritus-based food web in tank-bromeliads? **PLoS ONE**, v. 6, n. 5, p. 1–10, 2011.
- BROUARD, O. et al. Understorey environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems. **Freshwater Biology**, v. 57, n. 4, p. 815–823, 2012.

- BRÜHL, C. A.; MOHAMED, V.; LINSÉNMAIR, K. E. Altitudinal distribution of leaf-litter ants along a transect in primary forests on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. **Journal of Tropical Ecology**, v. 15, p. 265 – 277, 1999.
- CAMPOS, R. I.; LOPES, C. T.; MAGALHÃES, W. C. S. Estratificação vertical de formigas em cerrado strictu sensu no Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, Goiás, Brasil. **Iheringia, Série Zoológica**, v. 98, n. 3, p. 311-316, 2008.
- CASTAÑO-MENESES, G. et al. Springtails (Collembola) from nests of Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae) ants in Brazilian cacao plantations. **Florida Entomologist**, v. 97, n. 4, p. 1862–1864, 2014.
- CASTAÑO-MENESES, G. et al. The ant community and their accompanying arthropods in cacao dry pods: an unexplored diverse habitat. **Dugesiana**, v. 22, n. 1, p. 29–35, 2015.
- CERDÁ, X.; RETANA, J.; MANZANEDA, A. The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. **Oecologia**, v. 117, n. 3, p. 404–412, 1998.
- CHRISTIANINI, A. V. Dispersão de sementes por poneromorfas. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.
- CONCEIÇÃO, E. S. DA et al. Assembléias de Formicidae da serapilheira como bioindicadores da conservação de remanescentes de Mata Atlântica no extremo sul do Estado da Bahia. **Sitientibus Série Ciências Biológicas**, v. 6, n. 4, p. 296–305, 2006.
- CORBARA, B.; DEJEAN, A. Arboreal nest building and ant-garden initiation by a Ponerine ant. **Naturwissenschaften**, v. 83, p. 227-230, 1996.
- CORREIA, J. P. S. O. et al. Cytogenetic analysis of *Pseudoponera stigma* and *Pseudoponera gilberti* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae): a taxonomic approach. **Florida Entomologist**, v. 99, n. 4, p. 718–721, 2016.
- D'ETTORRE, P. et al. Number of queens in founding associations of the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. **Insectes Sociaux**, v. 52, n. 4, p. 327–332, 2005.
- DaROCHA, W. D. et al. Epiphytic bromeliads as key components for maintenance of ant diversity and ant-bromeliad interactions in agroforestry system canopies. **Forest Ecology and Management**, v. 372, p. 128–136, 2016.
- DaROCHA, W. D. et al. How does bromeliad distribution structure the arboreal ant assemblage (Hymenoptera: Formicidae) on a single tree in a Brazilian Atlantic forest agroecosystem?. **Myrmecological News**, v. 21, p. 83–92, 2015a.
- DaROCHA, W.D. et al. Fatores que determinam a ocorrência de formigas, em particular poneromorfas, no dossel de florestas tropicais. In: DELABIE, J.H.C.;

- FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015b.
- DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R. Liquid-feeding performances of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications. **Oecologia**, v. 139, p. 255–266, 2004.
- DEJEAN, A. et al. Bat aggregation mediates the functional structure of ant assemblages. **Comptes Rendus Biologies**, v. 338, p. 688–695, 2015.
- DEJEAN, A. et al. Hollow internodes permit a Neotropical understory plant to shelter multiple mutualistic ant species, obtaining protection and nutrient provisioning (myrmecotrophy). **The American Naturalist**, v. 190, n. 5, p. 124–131, 2017.
- DEJEAN, A. et al. Territorial aggressiveness and predation: two possible origins of snapping in the ant *Plectroctena minor*. **Comptes Rendus Biologies**, v. 325, p. 819–825, 2002.
- DEJEAN, A. Influence de l'environnement pré-imaginal et précoce dans le choix du site de nidification de *Pachycondyla villosa* (Fabr.) (Formicidae, Ponerinae). **Behavioural Processes**, v. 21, p. 107–125, 1990.
- DEJEAN, A.; FÉNÉRON, R. Predatory behaviour in the ponerine ant, *Centromyrmex bequaerti*: a case of termitolesty. **Behavioural Processes**, v. 47, n. 2, p. 125–133, 1999.
- DEJEAN, A.; LACHAUD, J. P. The hunting behavior of the African ponerine ant *Pachycondyla pachyderma*. **Behavioural Processes**, v. 86, n. 2, p. 169–173, 2011.
- DELABIE, J. H. C. et al. *Gnamptogenys concinna* (F. Smith, 1858): nouvelles données sur sa distribution et commentaires sur ce cas de gigantisme dans le genre *Gnamptogenys* (Hymenoptera, Formicidae, Ectatomminae). **Bulletin de la Société Entomologique de France**, v. 115, n. 3, p. 269–277, 2010.
- DELABIE, J. H. C. et al. Problemas apontados por estudos morfológicos, ecológicos e citogenéticos no gênero *Pachycondyla* na região neotropical: o caso do complexo *apicalis*. In: VILELA, E.F.; SANTOS, I.A.; SCHOEREDER, J.H.; SERRÃO, J.E.; CAMPOS, L.A.; & LINO-NETO, J. (Org). **Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação**. Editora UFV, Viçosa, p. 196–222, 2008.
- DELABIE, J. H. C.; FOWLER, H. G. Soil and litter cryptic ant assemblages of Bahian cocoa plantations. **Pedobiologia**, v. 39, p. 423–433, 1995.
- DELABIE, J.H.C. et al. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus – BA, Brasil, 477 pp. 2015.
- DELABIE, J.H.C. et al. Fauna fossória e da serapilheira associada ao cultivo do cacau no Sudeste da Bahia. In: J.O. SOUZA Jr., **Cacau: Cultivo, Pesquisa e Inovação**, Editus, Ilhéus –BA, Brasil, (no prelo) 2018.

DENIS, D. et al. First Record of Polydomy in a Monogynous Ponerine Ant: A Means to Allow Emigration Between *Pachycondyla goeldii* Nests. **Journal of Insect Behavior**, v. 19, n. 3, p. 279–291, 2006.

DÉZERALD, O. et al. Food-Web Structure in Relation to Environmental Gradients and Predator-Prey Ratios in Tank-Bromeliad Ecosystems. **PLoS ONE**, v. 8, n. 8, p. 1–8, 2013.

DIETEMANN, V.; PEETERS, C. Queen influence on the shift from trophic to reproductive eggs laid by workers of the ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. **Insectes Sociaux**, v. 47, n. 3, p. 223–228, 2000.

DÜSSMANN, O.; PEETERS, C.; HÖLLDOBLER, B. Morphology and reproductive behaviour of intercastes in the ponerine ant *Pachycondyla obscuricornis*. **Insectes Sociaux**, v. 43, p. 421–425, 1996.

EVANS, E. W.; STEVENSON, A. T.; RICHARDS, D. R. Essential versus alternative foods in insect predators: benefits of a mixed diet. **Oecologia**, v. 121, p. 107–112, 1999.

FEITOSA, R. M. et al. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). **Annales de la Societe Entomologique de France**, v. 48, n. 3–4, p. 253–259, 2012.

FEITOSA, R. M. Lista das formigas poneromorfas do Brasil. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.

FERNANDES, I. O.; OLIVEIRA, M. L.; DELABIE, J. H. C. Description of two new species in the Neotropical *Pachycondyla foetida* complex (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) and taxonomic notes on the genus. **Myrmecological News**, v. 19, p. 133–163, 2014.

FERNANDES, I. O.; OLIVEIRA, M. L.; DELABIE, J. H. C. Notes on the biology of Brazilian ant populations of the *Pachycondyla foetida* species complex (Formicidae: Ponerinae). **Sociobiology**, v. 60, n. 4, p. 380–386, 2013.

FERREIRA, R. L.; SILVA, M. S. Biodiversity under rocks: The role of microhabitats in structuring invertebrate communities in Brazilian outcrops. **Biodiversity and Conservation**, v. 10, n. 7, p. 1171–1183, 2001.

FOWLER, H. G. et al. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZZI, A. R. & PARRA, J.R.P. (Orgs). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. Capítulo 5. São Paulo, Manole, 1991.

FRANK, E. T. et al. Saving the injured: Rescue behavior in the termite-hunting ant *Megaponera analis*. **Science Advances**, v. 3, n. 4, p. 1–9, 2017.

FRANKLIN, E. L.; FRANKS, N. R. Individual and social learning in tandem-running recruitment by ants. **Animal Behaviour**, v. 84, n. 2, p. 361–368, 2012.

FREITAS, J.; DELABIE; LACAU, S. Composition and Diversity of Ant Species into Leaf Litter of Two Fragments of a Semi- Deciduous Seasonal Forest in the Atlantic Forest Biome in Barra do Choça, Bahia, Brazil. **Sociobiology**, v. 61, n. 1, p. 9–20, 2014.

FRESNEAU, D. Individual foraging and path fidelity in a ponerine ant. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 32, n. 2, p. 109-116, 1985.

GIACOMINI, H. C. Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica. **Oecologia Brasiliensis**, v. 11, n. 4, p. 521–543, 2007.

GRIMBACHER, P. S.; STORK, N. E. Vertical stratification of feeding guilds and body size in beetle assemblages from an Australian tropical rainforest. **Austral Ecology**, v. 32, p. 77–85, 2007.

GROC, S. et al. Leaf-litter ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in a pristine Guianese rain-forest: Stable functional structure versus high species turnover. **Myrmecological News**, v. 19, p. 43–51, 2014.

GRONENBERG, W. The trap-jaw mechanism in the dacetine ants *Daceton armigerum* and *Strumigenys* sp. **The Journal of experimental biology**, v. 199, p. 2021–2033, 1996.

HEINZE, J. et al. Reproductive skew and queen relatedness in an ant with primary polygyny. **Insectes Sociaux**, v. 48, p. 149–153, 2001.

HOLLOBLER, B. et al. Communication in the migratory termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata* (Formicidae, Ponerinae). **Journal of Comparative Physiology**, v. 178, p. 47–53, 1996.

ITINO, T.; YAMANE, S. The vertical distribution of ants on canopy trees in a Bornean lowland rain forest. **Tropics**, v. 4, n. 2, p. 277–281, 1995.

JAHYNY, B. et al. Estudos biogeográficos sobre o gênero *Thaumatomyrmex* Mayr, 1887 (Ponerinae, Ponerini). In: DELABIE, J. H. C.; FEITOSA, R. M.; SERRÃO, J. E.; MARIANO, C. S. F.; MAJER, J. D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 478 p. 2015.

JAHYNY, B. et al. Le genre *Thaumatomyrmex* Mayr 1887, cryptique et prédateur spécialiste de Diplopoda Penicillata. In: JIMENEZ, E., FERNANDEZ, F., ARIAS T. M.; LOZANO-ZAMBRANO, F. H. (Org.). **Sistemática, Biogeografía y Conservación de las Hormigas Cazadoras de Colombia**. Bogota: Instituto de Investigacion de Recursos Biologicos Alexander Von Humboldt, p. 329-346, 2008.

KASPARI, M.; WEISER, M. D. Ant activity along moisture gradients in a Neotropical forest. **Biotropica**, v. 32, n. 4, p. 703–711, 2000.

LASSAU, S. A.; HOCHULI, D. F. Effects of habitat complexity on ant assemblages. **Ecography**, v. 27, n. 2, p. 157–164, 2004.

- LATTKE, J. Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ponerinae do Brasil. *In*: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.
- LAVELLE, P. et al. Soil invertebrates and ecosystem services. **European Journal of Soil Biology**, v. 42, p. 3–15, 2006.
- LEAL, I. R.; OLIVEIRA, P. S. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 37, p. 373–383, 1995.
- LONGINO, J. T.; NADKARNI, N. M. A Comparison of Ground and Canopy Leaf Litter Ants (Hymenoptera: Formicidae) in a Neotropical Montane Forest. **Psyche: A Journal of Entomology**, v. 97, p. 81–93, 1990.
- LOPES, J. M. D. S. **Contribuição de cacauais na manutenção das associações entre organismos mirmecófilos e duas espécies de *Pachycondyla* no Sul da Bahia, Brasil**. Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, 2012.
- MACKAY, W. P.; MACKAY, E. E. **The systematics and biology of the New World ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)**. The Edwin Mellen Press, Lewiston, New York, 2010.
- MAJER, J. D.; DELABIE, J. H. C. Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. **Biotropica**, v. 23, n. 1, p. 73–83, 1994.
- MARQUES, T. E. D. et al. Interações entre Poneromorfas e fontes de açúcar na vegetação. *In*: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R. M.; SERRÃO, J. E.; MARIANO, C. S. F.; MAJER, J. D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.
- MCGLYNN, T. P; KIRKSEY, E. S. The effects of food presentation and microhabitat upon resource monopoly in a ground-foraging ant (Hymenoptera: Formicidae) community. **Revista de Biologia Tropical**, San José, v. 48, n. 2-3, p. 629-642, 2000.
- MEDEIROS, F. N. S. Ecologia comportamental da formiga *Pachycondyla striata* Fr. Smith (Formicidae: Ponerinae) em uma floresta do sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Campinas, 1997.
- MELO, T. S.; DELABIE J. H. C. Ecologia de poneromorfas em ambientes urbanos. *In*: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R. M.; SERRÃO, J. E.; MARIANO, C. S. F.; MAJER, J. D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.
- MORRIS, D. W. Ecological scale and habitat use. **Ecology**, v. 68, n. 2, p. 362-369, 1987.
- NADKARNI, N. M. Diversity of Species and Interactions in the Upper Tree Canopy of Forest Ecosystems'. **American Zoologist**, v. 34, n. 1, p. 70–78, 1994.

NAKAMURA, A. et al. Forests and Their Canopies: Achievements and Horizons in Canopy Science. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 32, n. 6, p. 438–451, 2017.

NEVES, F. S. et al. Ants of Three Adjacent Habitats of a Transition Region Between the Cerrado and Caatinga Biomes: The Effects of Heterogeneity and Variation in Canopy Cover. **Neotropical Entomology**, v. 42, n. 3, p. 258–268, 2013.

NOVAK, T. et al. Duality of terrestrial subterranean fauna. **International Journal of Speleology**, v. 41, n. 2, p. 181–188, 2012.

ORIVEL, J.; DEJEAN, A.; ERRARD. Active role of two Ponerine ants in the elaboration of ant gardens. **Biotropica**, v. 30, n. 3, p. 487–491, 1998.

ORIVEL, J.; MALHERBE, M. C.; DEJEAN, A. Relationships Between Pretarsus Morphology and Arboreal Life in Ponerine Ants of the Genus *Pachycondyla* (Formicidae: Ponerinae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 94, n. 3, p. 449–456, 2001.

ORTUÑO, V. M.; GILGADO, J. D.; TINAUT, A. Subterranean ants: The case of *Aphaenogaster cardenai* (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 212, p. 1–7, 2014.

PAOLETTI, M. G. et al. Diversity of soil fauna in the canopy and forest floor of a Venezuelan cloud forest. **Journal of Tropical Ecology**, v. 7, n. 3, p. 373–383, 1991.

PEETERS, C. The occurrence of sexual reproduction among ant workers. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 44, p. 141–152, 1991.

PEREIRA, M. P. S. et al. Effects of litter heterogeneity on twig-nesting ants in native forest and eucalyptus plantations. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 3, p. 161–164, 2007.

PEREIRA, M. P. S. et al. Influência da heterogeneidade da serapilheira sobre as formigas que nidificam em galhos mortos em floresta nativa e plantio de eucalipto. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 2, n. 3, p. 161–164, 2007.

PERES, M. C. L. et al. Are Leaf-Litter Ants (Formicidae) Distributed Differentiated between Inner Zones of Natural Treefall Gaps?. **International Journal of Research Studies in Biosciences**, v. 5, n. 7, p. 60–68, 2017.

PERONI, N.; HERNÁNDEZ, M. I. M. **Ecologia de Populações e Comunidades**. Florianópolis, 125 p., 2011.

PODGAISKI, L. R.; OTT, R.; GANADE, G. Ocupação de microhabitats artificiais por invertebrados de solo em um fragmento florestal no sul do Brasil. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 2, n. 2, p. 71–79, 2007.

QUEIROZ, A. C. M.; RIBAS, C. R.; FRANÇA, F. M. Microhabitat characteristics that regulate ant richness patterns: the importance of leaf litter for epigeic ants. **Sociobiology**, v. 60, n. 4, p. 367–373, 2013.

R Development Core Team. 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available: <http://www.r-project.org>.

RABELING, C.; VERHAAGH, M.; GARCIA, M.V.B. Observations on the specialized predatory behavior of the pitchfork-mandibled ponerine ant *Thaumatomyrmex paludis* (Hymenoptera: Formicidae). **Breviora**, v. 533, p. 1-8, 2012.

RAMOS, C. S. et al. Environmental drivers of ant species richness and composition across the Argentine Pampas grassland. **Austral Ecology**, 2018.

REBOLEIRA, A. S. P. S. et al. The subterranean fauna of a biodiversity hotspot region - Portugal: an overview and its conservation. **International Journal of Speleology**, v. 40, n. 1, p. 23–27, 2011.

RIBAS, C. R. et al. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. **Austral Ecology**, v. 28, n. 3, p. 305–314, 2003.

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, 2012.

RODRIGUES, M. S. et al. Multiple queens in founding colonies of the Neotropical ant *Pachycondyla striata* Smith (Formicidae: Ponerinae). **Neotropical Entomology**, v. 40, n. 3, p. 293–299, 2011.

SANTOS, R. J. et al. An assessment of leaf-litter and epigaeic ants (Hymenoptera: Formicidae) living in different landscapes of the Atlantic Forest Biome in the State of Bahia, Brazil. **Journal of Insect Biodiversity**. v. 5, n. 19, p. 1-19, 2017.

SCHMIDT, C. A.; SHATTUCK, S. O. The higher classification of the ant subfamily Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae), with a review of ponerine ecology and behavior. **Zootaxa**, v. 3817, n.1, p. 001-242, 2014.

SCHMIDT, C. Molecular phylogenetics of ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). **Zootaxa**, v. 3647, p. 201–250, 2013.

SCHMIDT, F. A.; RIBAS, C. R.; SCHOEREDER, J. H. How predictable is the response of ant assemblages to natural forest recovery? Implications or their use as bioindicators. **Ecological Indicators**, v. 24, p. 158–166, 2013.

SILVA, P. S. D. et al. Do leaf-litter attributes affect the richness of leaf-litter ants? **Neotropical Entomology**, v. 40, n. 5, p. 542–547, 2011.

SILVA, R. R.; BRANDÃO, C. R. F. Ecosystem-wide morphological structure of leaf-litter ant communities along a tropical latitudinal gradient. **PLoS ONE**, v. 9, n. 3, 2014.

SILVA, R. R.; BRANDÃO, C. R. F. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. **Ecological Monographs**, v. 80, n. 1, p. 107–124, 2010.

SILVA, R. R.; SILVESTRE, R. Riqueza da fauna de formigas (Hymenoptera: Formicidae) que habita as camadas superficiais do solo em Seara, Santa Catarina. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 44, n. 1, p. 1–11, 2004.

SILVA, R.R. et al. Grupos tróficos e guildas em formigas poneromorfas. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.

SILVA-MELO, A.; GIANNOTTI, E. Nest architecture of *Pachycondyla striata* Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 57, n. 1, p. 17–22, 2009.

SILVESTRE, R. et al. Notas sobre interações competitivas envolvendo formigas poneromorfas. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R. M.; SERRÃO, J. E.; MARIANO, C. S. F.; MAJER, J. D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.

SMITH, M. L.; ANDERSON, J.; FLADELAND, M. Forest canopy structural properties. In: HOOVER C. M. (ed). **Field measurements for forest carbon monitoring**. Springer Science, New York 179–96, 2008.

SOARES, S. DE A. et al. Temporal variation in the composition of ant assemblages (Hymenoptera, Formicidae) on trees in the Pantanal floodplain, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 57, n. 1, p. 84–90, 2013.

STORK, N. E.; BLACKBURN, T. M. Abundance, body-size and biomass of arthropods in tropical forest. **Oikos**, v. 67, n. 3, p. 483–489, 1993.

SUGUITURU, S. S.; MORINI, M. S. C.; FEITOSA, R. M.; SILVA, R. R. **Formigas do Alto Tietê**. (Ed). Bauru, São Paulo: Canal 6, 458 pp., 2015.

SUZZONI, J. P.; SCHATZ, B.; DEJEAN, A. Essential and alternative prey in a ponerine ant: Variations according to the colony life cycle. **Comptes Rendus de l'Academie des Sciences - Serie III – Sciences de La vie**, v. 323, n. 11, p. 1003–1008, 2000.

TILMAN, D. Resource competition and community structure. **Limnology and Oceanography**, v. 28, n. 5, p. 1043–1045, 1982.

TOBIN, J. E. Competition and coexistence of ants in a small patch of rainforest canopy in Peruvian Amazonia. **Journal New York Entomological Society**, v. 105, p. 105–112, 1997.

TRUNZER, B.; HEINZE, J.; HÖLLDOBLER, B. Cooperative colony founding and experimental primary polygyny in the ponerine ant *Pachycondyla villosa*. **Insectes Sociaux**, v. 45, p. 267-276, 1998.

TSCHINKEL, W. R. The nest architecture of the ant, *Camponotus socius*. **Journal of Insect Science**, v. 5, n. 9, 2005.

VASCONCELOS, H. L.; VILHENA, J. M. S. Species turnover and vertical partitioning of ant assemblages in the Brazilian Amazon: A comparison of forests and savannas. **Biotropica**, v. 38, n. 1, p. 100–106, 2006.

WEISER, M. D. et al. Canopy and litter ant assemblages share similar climate-species density relationships. **Biology Letters**, v. 6, n. 6, p. 769–772, 2010.

WILD, A. Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, v. 834, p. 1–25, 2005.

WILKIE, K. T. R.; MERTL, A. L.; TRANIELLO, J. F. A. Biodiversity below ground: Probing the subterranean ant fauna of Amazonia. **Naturwissenschaften**, v. 94, n. 9, p. 725–731, 2007.

WILSON, E. O. The Trinidad cave ant *Erebomyrma* (= *Carebara*) *urichi* (Wheeler), with a comment on cavernicolous ants in general. **Psyche**, v. 69, n. 2, p. 62–72, 1962.

WONG, M. K. L.; GUÉNARD, B. Subterranean ants: Summary and perspectives on field sampling methods, with notes on diversity and ecology (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v. 25, p. 1–16, 2017.

YANOVIK, S. P.; FREDERICK, D. N. Water surface locomotion in tropical canopy ants. **Journal of Experimental Biology**, v. 217, n. 12, p. 2163–2170, 2014.

YANOVIK, S. P.; KASPARI, M. Community structure and the habitat template: ants in the tropical forest canopy and litter. **Oikos**, v. 89, p. 259–266, 2000.

YANOVIK, S. P.; MUNK, Y.; DUDLEY, R. Evolution and ecology of directed aerial descent in arboreal ants. **Integrative and Comparative Biology**, v. 51, n. 6, p. 944–956, 2011.

Diversidade da fauna associada a ninhos de *Neoponera* spp. e *Pachycondyla crassinoda* (Hymenoptera: Formicidae) em agroflorestas do Sul da Bahia.

1. REVISÃO DE LITERATURA

1.1 Nidificação em Ponerinae:

As formigas possuem diversas estratégias reprodutivas, mas o método mais comum envolve a fecundação de uma fêmea fértil que será a grande responsável por estabelecer uma nova colônia. Fatores como disponibilidade de locais para nidificação e distribuição espacial do ambiente irão influenciar no sucesso da fundação de uma nova colônia (BROWN; BONHOEFFER, 2003). As fêmeas reprodutoras podem ou não se associar (haplometrose e pleometrose, respectivamente), e naqueles grupos onde há construção do ninho, as operárias também são responsáveis pela ampliação do ninho e manutenção das várias câmaras ligadas entre si e com o exterior por meio de galerias. Pode ocorrer ainda a separação de adultos e imaturos dentro do ninho, bem como câmaras destinadas apenas ao depósito de lixo, além da presença de várias entradas (CAMARGO et al., 2013; ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015).

A grande diversidade de táxons em formigas permite que estas sejam capazes de colonizar uma enorme variedade de ambientes.

O formigueiro é uma estrutura que mantém as condições ideais para a sobrevivência da colônia e sua arquitetura é construída de acordo com as necessidades de cada espécie, conferindo estabilidade adequada de temperatura e umidade. Permite a organização social e interações entre os indivíduos, com vários orifícios de entrada para facilitar o acesso ao interior do ninho, além de ser um local para refúgio. Os ninhos são construídos levando-se em conta uma localização estratégica que favoreça a sobrevivência da colônia e uma maior oferta de recursos alimentares (ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015).

Apesar do alto grau de sofisticação existente na construção dos ninhos entre as formigas, há grupos que não possuem estratégias elaboradas para a construção das estruturas para manutenção e desenvolvimento das colônias, ocupando espaços pré-existent no ambiente, como em galhos, troncos, em cavidades de folhas de palmeira, no chão ou em epífitas, modificando apenas o orifício de abertura e a estruturação de algumas câmaras (DELABIE et al., 1997, 2008; FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE, 2013, 2014). Os ninhos pouco elaborados possuem um número reduzido de câmaras, com fraca organização estrutural e possui maior facilidade para acondicionar os imaturos e o alimento. Ninhos com essas características são típicos de Ponerine (ANTONIALLI-JUNIOR, et al., 2015).

Alguns ninhos são construídos acima do solo em cavidades de árvores, troncos ou espaços entre a vegetação são chamados de arborícolas. Um modelo de ninho arborícola mais derivado é o construído por de *Neoponera goeldii* Forel, 1912. Denominado “jardim de formiga”, esse ninho é formado a partir de matéria orgânica e é criado na forquilha de galhos onde as formigas depositam sementes de epífitas que irão germinar no substrato; as ramificações das raízes da planta irão reforçar a estrutura do ninho, que é rico em nutrientes e aumenta a absorção de nitrogênio das epífitas (CORBARA; DEJEAN, 1996). Diversas outras espécies de *Neoponera* com hábito arbóreo são conhecidas por nidificar no dossel florestal em cavidades presentes nos troncos, galhos ou em epífitas, tal como *Neoponera apicalis* (Latreille, 1802), *Neoponera villosa* (Fabricius, 1804), *Neoponera carinulata* (Roger, 1861), *Neoponera crenata* (Roger, 1861), *Neoponera curvinodis* (Forel, 1899), *Neoponera inversa* (Smith, 1858) e *Neoponera moesta* (Mayr, 1870) (MACKAY; MACKAY, 2010).

Por sua vez, uma grande maioria de espécies tem seus ninhos localizados em troncos e galhos ocos na superfície do chão ou na vegetação de sub-bosque, por exemplo, *N. inversa*, *Neoponera unidentata* (Mayr, 1862), *Neoponera verenae* (Forel, 1922) (KOLMER; HEINZE, 2000; WILD, 2002; GOBIN et al., 2003), *N. apicalis* e *Neoponera obscuricornis* (Emery, 1890) (DELABIE et al., 2008). Devido à baixa longevidade dos ninhos, por estarem sujeitos a maior taxa de decomposição e rápida alteração das condições de umidade e luminosidade, por exemplo, as colônias emigram aleatoriamente e oportunamente para outros sítios de nidificação. Durante o deslocamento, a rainha fica rodeada por, no mínimo, metade das operárias para minimizar os riscos à casta reprodutora e os imaturos são carregados de acordo ao custo

energético de cada fase, sendo as pupas as primeiras a serem transportadas, seguidas das larvas e, por último, os ovos (DELABIE et al., 2008).

Ninhos subterrâneos também são descritos. *Pachycondyla striata* Smith, 1858 constroi seus ninhos em locais sombreados próximo de árvores, pois os espaços disponíveis abaixo das raízes ajudam na termorregulação do ninho. As câmaras e túneis são superficiais e com várias entradas e saídas, podendo chegar até um total de 20 (ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015), e já foi relatado a ocorrência de uma câmara de imaturos revestida por asas de cupins, o que está relacionado com o controle de umidade e temperatura (SILVA-MELO; GIANNOTTI, 2010). Ninhos de *Pachycondyla crassinoda* (Latreille, 1802) são ainda mais rasos e os imaturos são depositados diretamente sobre o solo das câmaras (MACKAY; MACKAY, 2010).

Ninhos de *Dinoponera lucida* Emery, 1901 são pouco profundos e podem ser encontrados entre 16 e 65 cm abaixo da superfície do solo. As operárias forrageadoras ficam próximas a entrada do ninho, cerca de 20 cm, enquanto que a gamergate e os imaturos ficam mais afastados em câmaras mais profundas (PEIXOTO; CAMPIOLO; DELABIE, 2010). O número de orifício que será utilizado para entrada e saída da colônia é variável de acordo com as espécies.

1.2 Fauna associada a ninhos de Formigas:

O termo mirmecofilia refere-se a organismos que mantêm algum tipo de associação ou dependem das formigas em alguma fase de seu ciclo de vida. Essas associações vão desde plantas e hemípteros que atraem formigas para defesa por meio de nectários extraflorais e *honeydew*, respectivamente, a organismos que vivem dentro dos ninhos de formigas como inquilinos (KRONAUER; PIERCE, 2011; MARQUES et al., 2015). Diversos grupos de organismos encontrados dentro dos formigueiros ou sobre o corpo das formigas são conhecidos e os casos mais comumente descritos na literatura incluem ácaros, coleópteros, aranhas, moluscos e colêmbolas, sendo que ácaros e besouro estafilinídeos são os mais abundantes (LAPEVA-GJONOVA, 2013).

Os ácaros são os mais abundantes organismos mirmecófilos (LOPES et al., 2015). Acredita-se que há um grande grau de especificidade nestas relações já que muitas das espécies de ácaros se associam exclusivamente a uma única espécie de formiga hospedeira (CAMPBELL; KLOMPEN; CRIST, 2013). A ordem Mesostigmata é a que apresenta um maior grau de especificidade, enquanto que a ordem Astigmatina é

pouco específica, e essa baixa especificidade está relacionada com a pouca interação entre formigas de espécies diferentes e com o poder limitado de dispersão dos ácaros (CAMPBELL; KLOMPEN; CRIST, 2013).

Registros em âmbar do Báltico realçam que as relações ecológicas e história evolutiva entre ácaros Mesostigmata e formigas remontam a cerca de 50 milhões de anos, desde o Eoceno, e permanecem até os dias atuais com representantes vivos de gêneros de ácaros que são tipicamente mirmecófilos, em especial associados aos gêneros *Iridomyrmex* Mayr, 1962 e *Polyrhachis* (SHAW; SEEMAN, 2009; DUNLOP et al., 2014). Ácaros Prostigmata da família Microdispidae também mantêm associações com formigas. O gênero *Unguidispus* ocorre na região Paleártica, é composto por espécies fungívoras e encontrado principalmente no solo e em material vegetal em decomposição e todas as espécies conhecidas desse mantêm associações foréticas (estratégia de dispersão) com formigas dos gêneros *Formica* Linnaeus, 1758 e *Lasius* Fabricius, 1804 e com Coleoptera (HAJIGANBAR; HOSSEININAVEH, 2014; KAUSTOV, 2014).

As interações entre ácaros e formigas podem variar desde tolerância nos ninhos, associações benéficas mais específicas até relações parasíticas. Ácaros que atuam como parasitoides de formigas são conhecidos, como é o caso de *Macrodinychus multispinosus* (Acari: Mesostigmata) que se desenvolve como ectoparasitoide em larvas de *Paratrechina longicornis* (Latreille, 1802), por exemplo. No seu estágio larval, esses ácaros se anexam à parte inferior do terceiro par de coxas da pupa hospedeira e sugam todos os tecidos, a qual é reduzida a um exoesqueleto fino e translúcido (LACHAUD; KLOMPEN; PÈREZ-LACHAUD, 2016) e diversas outras espécies de ácaros *Macrodinychus* que são ectoparasitas de formigas *Leptogenys distinguenda* (Emery, 1887) foram atualmente descritas (BRÜCKNER et al., 2017).

A grande maioria das espécies de ácaros utiliza os apêndices locomotores e a superfície dorsal das formigas para se fixar e estabelecer uma interação conhecida como associações foréticas, o que facilita a locomoção desses organismos que possuem baixa mobilidade (CAMPBELL; KLOMPEN; CRIST, 2013). Há uma correlação positiva entre a diversidade de ácaros foréticos à medida que aumenta o tamanho corporal, a densidade populacional e abundância da espécie hospedeira. Portanto, a riqueza de formigas torna-se, muitas vezes, preditora da riqueza de ácaros (CAMPBELL; CRIST, 2016; SILVA et al., 2018; SILVA; KHAUSTOV; OLIVEIRA, 2018).

Organismos simbioses também desenvolveram a capacidade de se deslocar com as formigas quando estas se locomovem continuamente, como é o caso das legionárias do gênero *Leptogenys* Roger, 1861 e a fauna simbiote é bastante diversificada, considerando que essas formigas não possuem uma fase estacionária fixa. Os diferentes táxons que migram com as formigas possuem diferentes estratégias para seguir seus hospedeiros: seguindo a trilha [Araneae, Staphylinidae e Diptera (forídeos)]; por forese facultativa quando carregados indiretamente pelas formigas, embora também possam se deslocar independentemente pela coluna de migração (*Zygentoma* e *Collembola*); forese obrigatória, quando sempre estão anexados a pupas e larvas (Isopoda, Acari e Coleoptera da família Ptiliidae); ou quando são diretamente carregados pelas operárias, como é o caso de alguns gastrópodes pulmonados (Mollusca) (WITTE et al., 2008).

Outro grupo animal que possui grande número de associações descritas com as formigas são os Coleoptera. São conhecidas 121 espécies de besouros que já foram encontradas em ninhos de formigas, e destas, 71 são comprovadamente mirmecófilas. A família Staphylinidae possui o maior número de espécies que coabitam em ninhos de formigas e exibem os mais diversos graus de associação, existindo desde as que realizam visitas ocasionais, a espécies que dependem permanentemente dos ninhos dessas formigas. Neste último caso, modificações morfológicas são observadas, tais como antenas modificadas, tricomas glandulares sobre o corpo, redução do aparelho bucal, forma e coloração específica (LAPEVA-GJONOVA, 2013).

De modo geral, os besouros estafilínídeos apresentam especificidade a uma única espécie hospedeira, embora casos contrários também possam ocorrer como *Maschwitzia ulrichi* (Coleoptera: Staphylinidae) que é associada a *L. distinguenda* e *Leptogenys mutabilis* Smith, 1861, devido possivelmente à estreita relação filogenética entre essas espécies de formigas (MARUYAMA; BEEREN; HASHIM, 2010). Isso sugere que casos como esse ocorram em outros grupos de formigas próximas filogeneticamente, no entanto, maiores investigações ainda se fazem necessárias. É possível que tenha ocorrido evolução convergente das estruturas da cabeça de besouros estafilínídeos mirmecófilos associados à *Leptogenys borneensis* Wheeler, 1919, já que as mesmas estruturas são observadas nos estafilínídeos que parasitam ninhos de correição da subfamília Dorylinae (MARUYAMA; BEEREN; WITTE, 2010).

Embora poucos estudos enfoquem na diversidade de colêmbolos (*Collembola*) associados a formigas, esses são organismos frequentes nos ninhos de Ponerinae e

podem chegar a altas densidades nos formigueiros. Maiores estudos que investiguem as relações desses animais com as formigas poderão descrever associações mais específicas entre esses dois grupos (CASTAÑO-MENESES et al., 2015b). Os primeiros registros de colêmbolos dentro de formigueiros mostraram que as espécies *Cyphoderus similis*, *Proisotoma minima*, *Pseudosinella* sp. e *Sphaeridia serrata* vivem associados a Ponerinae (CASTAÑO-MENESES et al., 2014, 2015a, 2017). Organismos como Araneae, Blatodea, Gastropoda, e até outras formigas, do gênero *Pheidole* Westwood, 1839, foram registradas ocorrendo em ninhos de *Dinoponera quadriceps* Kempf, 1971 (VASCONCELOS; SANTANA; SOUZA, 2004). *Pheidole rudigenis* Emery 1906 e *Pheidole dinophila* Wilson, 2003 são encontradas dentro de ninhos de *Dinoponera australis*, e a relação ecológica entre essas espécies ainda permanece desconhecida (WILSON, 2003).

Atelurinae, uma subfamília da ordem Zygentoma, é conhecida por estar associada estritamente a cupins e formigas, e uma espécie, *Malayatelura ponerophila*, (MENDES; BEEREN; WITTE, 2011) foi encontrada seguindo a coluna de migração de *L. distiguenda* por forese nas pupas ou seguindo ativamente a trilha através de sua capacidade de perceber os feromônios das formigas. A integração à colônia hospedeira ocorre por mimetismo químico (WITTE et al., 2008) e aparentemente seu ciclo de vida ocorre inteiramente dentro da colônia. A morfologia desta espécie está adaptada à defesa contra os ataques agressivos das formigas: o corpo oval e o tórax alto a torna fácil de escapar das mandíbulas das formigas; o pulvillus, uma almofada entre as garras, é bem desenvolvido e a ausência de pré-tarso permite que eles se agarrem mais facilmente às pupas (MENDES; BEEREN; WITTE, 2011).

Numerosos grupos de aranhas são frequentes em ninhos de formigas e estabelecem interessantes associações, embora poucas pesquisas têm sido desenvolvidas para se compreender a biologia e adaptações das aranhas mirmecófilas (OTT et al., 2015). As aranhas das famílias Linyphiidae e Oonopidae mostram convergências morfológicas e comportamentais que indicam sua íntima especialização para a integração e vida dentro de formigueiros. As adaptações mais comuns estão relacionadas à imitação do hospedeiro, comportamentos evasivos, estruturas morfológicas de proteção contra o ataque das formigas, e mecanismos para comunicação com o hospedeiro (CUSHING, 2012).

As aranhas mirmecófilas são capazes de diferenciar e interpretar o sinal químico de cada colônia e, para que se integrem ao ninho e sejam reconhecidas como integrantes

da colônia, elas realizam mimetismo químico de pelo menos um ou dois dos componentes biologicamente mais importantes do perfil químico do hospedeiro. Isso acontece através de fricção com as formigas ou com o material do ninho, ou através do consumo de imaturos da formiga hospedeira (CUSHING, 2012). Esses mecanismos utilizados para obtenção da assinatura química da colônia também são observados em outros organismos mirmecófilos (BROWN; BONHOEFFER, 2003).

Outros tipos de associações com aranhas são conhecidas. Organismos que imitam ou possuem adaptações morfológicas que os deixam mais parecidos com formigas são chamados de mirmecomorfos. Muitos apresentam mimetismo polimórfico, ou seja, são capazes de mimetizar diferentes espécies de formigas ao longo da vida. Outras apresentam mimetismo comportamental assemelhando-se com as formigas apenas quando estão caçando. A morfologia e o comportamento de aranhas mirmecomorfas pode ter se desenvolvido como um mecanismo de defesa contra predadores de aranhas que possui aversão a formigas (CUSHING, 2012).

Além de artrópodes, animais de outros filos podem ocorrer em associação com os ninhos de formigas. Na ordem Pulmonata (Mollusca), o gastrópode *Allopeas myrmekophilos* Janssen; White, 2002 é estritamente mirmecófila, somente encontrado dentro de formigueiros. Esse Pulmonata secreta substâncias que atraem uma única espécie de formiga Ponerinae, *L. distinguenda*. As operárias são atraídas e passam a carregar esses gastrópodes na mandíbula, do mesmo modo que manipulam os imaturos. Essa secreção permite o contato pacífico entre esses dois organismos, sendo também o mecanismo pelo qual esses gastrópodes não se perdem durante as emigrações da colônia ou deixados pela periferia do ninho (WITTE et al., 2002).

A diversidade da fauna associada está relacionada positivamente com o tamanho do ninho e da colônia: colônias maiores abrigam um número maior de organismos associados (LAPEVA-GJONOVA, 2013; CASTAÑO-MENESES et al., 2014, 2015a). Para interpretar isso, Kronauer e Pierce (2011) assemelham os ninhos das formigas aos padrões que governam a teoria de biogeografia de ilhas, afirmando que colônias maiores, assim como ilhas de tamanho maior, fornecem maior variedade de microhabitats e sustentam populações maiores e mais estáveis de inquilinos por um período de tempo mais longo. De um modo geral, observa-se que as colônias de formigas que são mais suscetíveis a abrigar mirmecófilos se enquadram em algum dos seguintes casos: colônia poligínica, populosa e/ou polidômica (ninho com uma estrutura central que abriga adultos e imaturos, circunvizinhado por ninhos satélites). Colônias

com essas características são mais flexíveis e possuem menos coesão social, o que as torna mais vulneráveis à entrada de hospedes (THOMAS; SCHONROGGE; ELMES, 2005).

As formigas Ponerinae não possuem ninhos com uma arquitetura elaborada, sendo estes bem simplificados, encontrados em cavidades de madeira ou troncos sobre o solo ou em decomposição. Podem estar localizados em outros espaços pelo ambiente, como bromélias, no interior de frutos secos ou em cavidades de folhas (CASTAÑO-MENESES et al., 2014, 2015a; DaROCHA et al., 2015; LOPES et al., 2015). Desse modo, as estruturas utilizadas para nidificação por essas formigas já são ricas em matéria orgânica e como esses insetos são predadores, acabam enriquecendo o meio em matéria orgânica morta. Por isso, esse também é um microhabitat ideal para diversos outros grupos de organismos que procuram abrigo e podem dividir o espaço mantendo associação com as formigas. Amplas investigações sobre os ninhos dessas formigas, em especial aquelas com ninhos fixos, fazem-se necessárias e devem originar um maior número de descrições e interações dos organismos mirmecófilos.

1.3 Sistemas Agroflorestais na conservação da mirmecofauna regional:

Os sistemas agroflorestais (SAFs) são sistemas de cultivo que mantêm o consórcio de alguma ou várias culturas agrícolas de importância econômica e/ou criação de animais com a vegetação arbórea nativa e/ou exótica, e que provê benefícios agrícolas e ecológicos por manter uma quantidade significativa de vegetação arbórea como sombreamento para os cultivos (PIASENTIN; SAITO, 2014). São classificados de acordo com o tipo de consórcio que é estabelecido, sendo o termo agroflorestal utilizado para abranger todas as variações do sistema de uso da terra. De acordo com Daniel et al. (1999), as agroflorestas são divididas em três tipos: agrossilvicultura, silvipastoris e agrosilvipastoris. A primeira denomina sistemas de cultivos agrícolas com árvores; a segunda refere-se à criação de animais ou pastagens com árvores, enquanto que a última é usada para designar a combinação de cultivos agrícolas com pastagens/animais com as árvores.

Existem diversos tipos de agrossilviculturas, como aquelas que estabelecem consórcio com múltiplas espécies de importância econômica, tais como frutíferas e hortaliças, além de sistemas multiestratificados comerciais que permitem a combinação de diferentes espécies de árvores e produtos ao longo do ano (VIEIRA et al., 2007). Os

sistemas silvipastoris podem contribuir para uma dieta complementar para o gado, aumentar a atividade de pastejo dos animais e seu uso por produtores é uma das principais estratégias para a recuperação da produtividade de pastagens degradadas, aumentando a eficiência agrônômica e econômica, e conseqüentemente, promove a conservação da água, dos nutrientes e da diversidade biológicas em áreas improdutivas (DIAS-FILHO, 2006).

Os SAFs são reconhecidos pelos serviços ecossistêmicos e benefícios ambientais que resultam desse tipo de prática e uso da terra. Os principais proveitos são oriundos da remoção de gás carbônico da atmosfera, enriquecimento do solo, conservação da biodiversidade e manutenção da qualidade do ar e da água (JOSE, 2009). SAFs compostos por maior densidade e riqueza de árvores e arbustos sequestram maior quantidade de carbono da atmosfera, sendo uma opção para compensar as emissões de gases do efeito estufa (ALBRECHT; KANDJI, 2003). Essa capacidade é dependente da idade das árvores, composição de espécies, localização geográfica e práticas de manejo. Os sistemas localizados na região tropical possuem maior potencial para esse tipo de serviço ecossistêmico do que aqueles das regiões áridas e semiáridas (JOSE, 2009). As árvores também são responsáveis por realizar uma maior fixação de nitrogênio, modificação das propriedades físicas e químicas do solo, adição de matéria orgânica e ciclagem de nutrientes. Numerosos estudos têm se dedicado a estudar as características do solo nos agroecossistemas (FRAGOSO et al., 1997; ARSHAD; MARTINS, 2002; VARGAS; RANGEL, 2013).

Estratégias para a conservação da diversidade biológica são uma das maiores preocupações mundiais e as agroflorestas contribuem por diminuir as taxas de remoção de habitats naturais, provendo habitats para inúmeras espécies e preservando bancos de germoplasma, além de promover a conectividade ambiental por meio de corredores ecológicos (JOSE, 2009). Alguns estudos já verificaram que sistema de cultivos menos intensivo e de alta riqueza de espécies e cobertura vegetal consegue manter uma maior heterogeneidade ambiental e conseqüentemente abrigam maior diversidade da fauna de artrópodes que desempenham funções ecossistêmicas importantes (BHAGWAT et al., 2008; COLE, et al., 2016). As árvores das agroflorestas podem filtrar partículas de poeira, gás e compostos químicos do ar. Promover a infiltração de sedimentos no solo, favorecendo a retenção de nutrientes e evitando processos erosivos no solo, contribuindo para a manutenção da qualidade do ar e da água (JOSE, 2009).

Harvey e Villalobos (2007) mostraram que SAFs são capazes de manter a abundância, a riqueza e a diversidade de espécies aves e morcegos similares às encontradas nas florestas tropicais. No entanto, a composição da comunidade animal foi modificada, havendo maior número de espécies de áreas abertas e uma diferença nas espécies dominantes, revelando que, mesmo que contribua para os esforços de conservação e forneça habitats para várias espécies, a manutenção de fragmentos da floresta dentro da paisagem agrícola é fundamental para uma melhor eficiência de conservação.

Os SAFs baseados em plantios de cacau (*Theobroma cacao* Linnaeus, 1737, Sterculiaceae) são conhecidos como cabruca no sul da Bahia, e estudos nesse tipo de sistema confirmam sua habilidade de manter os elementos estruturadores de matas nativas (DELABIE et al., 2007; SCHROTH et al., 2011; CASSANO et al., 2014). O decreto nº 15.180 de dois de junho de 2014, que regulamenta a gestão das florestas e demais formas de uso da vegetação na Bahia, reconhece o manejo das árvores de sombra no tradicional sistema cabruca como estratégia para a conservação do bioma Mata Atlântica e da fauna e flora nativa associadas a esse agroecossistema, além das áreas com esse tipo de cultivo, funcionarem como corredores ecológicos para a vegetação regional (BRASIL, 2014). No entanto, cabruças com ausência de habitats fornecidos pelas florestas nativas não são capazes de, sozinhas, abrigarem toda a biodiversidade local (SCHROTH et al., 2011).

Surgiram diferentes métodos de implantação e manejo de cacauais no sul da Bahia, dentre eles, o tradicional sistema cabruca predomina. Nesse tipo de sistema, a vegetação do sub-bosque é raleada e uma seleção de árvores que fornecem sombreamento adequado é mantida (PIASENTIN; SAITO, 2014). Foi implantado a partir do século XVIII na região (CASSANO et al., 2014), e é possível observar também, outras espécies arbóreas (seringueiras) e exóticas ou frutíferas (por exemplo: *Erythrina* spp e *Spondias mombin* (cajazeira) e *Artocarpus heterophyllus* (jaqueira)) como sombreamento em vez da floresta mista tradicional, como meio de aumentar e diversificar a renda dos agricultores (SCHROTH et al., 2011).

Na Bahia, essa agrofloresta funciona como corredor ecológico permitindo o fluxo gênico, a colonização de novas áreas e a conservação de diversas espécies que necessitam de grandes áreas, ou que não são capazes de sobreviver em áreas abertas, tais como as pastagens. Mesmo quando simplificada (com a introdução de espécies arbóreas exóticas, por exemplo), esse tipo de agrofloresta oferece uma grande variedade

de nichos para numerosas espécies animais (DELABIE et al., 2007). São ainda responsáveis pela conservação da fauna nativa regional de diversos grupos biológicos, incluindo aves, morcegos, serpentes, cecílias (Caeciliidae) e diversos grupos de mamíferos (SCHROTH et al., 2011). Abrigam ainda uma grande riqueza de espécies de invertebrados: Mollusca (Gastropoda); Onychophora (Peripatidae); Arthropoda (Formicidae; Coleoptera) (DELABIE et al., 2011, 2018), assim como uma rica diversidade de outros invertebrados de solo e serapilheira (CASSANO et al., 2014).

As cabruças são importantes para a conservação da diversidade de formigas (BRAGA et al., 2010). Nessa região, a fauna de formigas encontrada é similar, ou pelo menos, próxima, àquela encontrada nas florestas nativas tropicais. Nesse tipo de cultivo, as formigas possuem importância econômica pelo seu papel positivo, como agentes de controle biológico, ou por serem consideradas pragas do cacau, como as espécies cortadeiras, a “pixixica” *Wasmannia auropunctata* (Roger, 1863) ou a “formiga-de-enxerto” *Azteca paraensis* Forel, 1904 (DELABIE, 1990). Embora possam acontecer surtos de insetos praga, essas plantações são pouco afetadas economicamente por esses insetos (DELABIE et al., 2007). Esse ambiente abriga ainda populações de espécies endêmicas (LACAU; VILLEMANT; DELABIE, 2004) e ameaçadas de extinção (CASSANO et al., 2014), e novas espécies continuam a ser descritas (FEITOSA et al., 2012).

2. METODOLOGIA

2.1. Área de Estudo

O estudo foi realizado em um cacauzal do tipo cabruca no sul do estado da Bahia, Brasil no período de março a dezembro de 2017. A cabruca está localizada na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Fazenda Araraúna (39 ha), pertencente ao bioma Mata Atlântica, situada no município de Una.

A cabruca estudada possui densidade de árvores de aproximadamente 25 a 30 árvores por hectare, e a estrutura do dossel é descontínua-aberta, atingindo cerca de 20-25 m em altura. O sombreamento da área é realizado por árvores características da floresta primária e secundária (Jequitibá rosa (*Cariniana legalis*); sapucaia (*Lecythis pisonis*); *Cecropia* sp.; *Inga* sp.), e espécies exóticas (cajá (*S. mombin*); jaqueira (*A. heterophyllus*) e eritrina (*Erythrina* spp.). Próximo à plantação de cacau, há diversas

outros tipos de plantas cultivadas, tais como o açaí (*Euterpe oleracea*); pupunha (*Bactris gasipaes*); cupuaçu (*Theobroma grandiflorum*); banana (*Musa* sp.); guaraná (*Paullinia cupana*) e *Heliconia* sp.

2.2. Amostragem dos Ninhos:

A localização dos formigueiros ocorreu por meio de inspeção no solo, em frutos secos de cacau, em troncos de madeira em decomposição na superfície do solo, bromélias caídas e em cavidades nos troncos de árvores vivas ou mortas. Operárias forrageadoras encontradas na vegetação ou no solo foram atraídas com iscas de sardinha e artrópodes como grilos e gafanhotos, e seguidas pelo observador.

Todos os indivíduos adultos e imaturos encontrados foram capturados com auxílio de pinça entomológica. Toda a estrutura de nidificação foi documentada (fotografia, croquis), coletada em sacos, identificada e levada para o Laboratório de Zoologia de Invertebrados da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC), onde, posteriormente, o material biológico foi triado. Ninhos encontrados em cacauzeiros foram coletados, seccionando-se a parte dos galhos onde as formigas estavam presentes e levando-os ao laboratório. Foram coletadas também informações sobre o sítio de nidificação e tipo de ninho para cada colônia.

O substrato de nidificação foi colocado em funil de Berlese-Tüllgren modificado (VARGAS; RECAMIER; ZEPPELINI, 2013) para amostragem da fauna associada por um período de 96 horas e o material resultante foi fixado em álcool a 70% para análise posterior. Cada colônia recebeu uma identificação própria e todas as espécies de formigas foram identificadas.

Os indivíduos da população hospedeira foram quantificados e a identificação dos grupos de artrópodes associados aos formigueiros ocorreu com o auxílio de chaves de identificação entomológica, identificando-se até o nível de famílias e, quando possível, até o nível taxonômico mais específico possível. Os espécimes de ácaros e colêmbolos que foram amostrados foram montados em lâminas em meio de Hoyer para posterior identificação por Anibal Oliveira Ramadan da Universidade Estadual de Santa Cruz e Douglas Zeppelini da Universidade Estadual da Paraíba, respectivamente.

2.3. Análises Estatísticas

Para comparar as assembleias de invertebrados associados com os formigueiros foi construída uma matriz com os registros de presença/ausência de cada morfoespécie de artrópodes (ou de grupo de artrópodes) observados em cada ninho. Análises descritivas e comparações do número de espécies/morfoespécies quanto ao estrato, tipo de ninho e espécie de Ponerinae foram realizadas. Foi utilizado o índice de similaridade de Jaccard para comparar as semelhanças na composição das assembleias de artrópodes, de acordo com o tipo de ninho e formiga hospedeira. Para avaliar se existe variação na composição das assembleias de artrópodes de acordo com o tipo de ninho e espécie hospedeira foi realizada uma Análise Multivariada Permutacional de Variância (PERMANOVA) (ANDERSON,2001). Nesta análise, a presença/ausência de cada invertebrado foi a variável resposta, enquanto a variável preditora foi o tipo de ninho e a formiga hospedeira.

A significância estatística foi obtida através de comparações com um modelo nulo (999 permutações da matriz original). Essas diferenças foram ilustradas através de uma ordenação não métrica multidimensional (NMDS) usando o índice de Jaccard, o qual é baseado na frequência de ocorrência da interação em cada parcela. Todas as análises foram realizadas com auxílio do software R v. 3.5.0 (R Core Team 2016).

3. RESULTADOS

Foram coletados 24 ninhos de formigas, sendo 21 ninhos do gênero *Neoponera* e três de *P. crassinoda*. Os formigueiros foram encontrados em diferentes estratos do ambiente e substratos de nidificação (Tabela 1 e Figura 1). No sub-bosque, os ninhos de *Neoponera* foram localizados em nós de cacaveiros e as operárias forrageavam na vegetação e utilizavam as folhas para locomover-se de uma planta até outra. O ninho em tronco de árvore estava a 2 metros do solo e as operárias utilizavam também a superfície do solo para forragear. Formigueiros no estrato epígeo tinham em geral uma entrada por onde as formigas entravam com o recurso alimentar e saíam novamente para forragear, em alguns casos também podiam ser vistas forrageando pela vegetação. Todos os ninhos subterrâneos foram de *P. crassinoda*, estavam localizados no solo e superficialmente, e em dois casos a entrada estava na base de um arbusto com duas câmaras. O terceiro ninho tinha quatro entradas debaixo de folhas e terra revolvida ao redor, provavelmente oriunda do escavamento da câmara. Neste caso, foi observada

apenas uma câmara que estava debaixo de um pedaço de tronco podre, onde os imaturos estavam localizados, juntamente com a rainha.

Tabela 1. Tipo de substrato e ambiente dos ninhos de formigas dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* registradas em área de Cabruca. Una, Bahia, 2018.

Espécie de Ponerinae	Tipos de ninhos encontrados	Estrato de nidificação
<i>Neoponera apicalis</i>	Tronco solo (1)	Epigeico (1)
<i>Neoponera curvinodis</i>	Cacaueiro (1)	Sub-bosque (1)
<i>Neoponera inversa</i>	Cacaueiro (3)	Sub-bosque (3)
<i>Neoponera verenae</i>	Fruto seco (1); Bromélia (5); Folha de palmeira (4); Tronco (5); Árvore viva (1)	Epigeico (15); Sub-bosque (1)
<i>Pachycondyla crassinoda</i>	Tronco enterrado (3)	Hipogeico (3)



Figura 1. Tipos de ninhos encontrados para formigas dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* registradas em área de Cabruca. Una, Bahia, 2018. A) Entrada de um ninho de *Pachycondyla crassinoda* no subsolo. B) Entrada de um ninho de *Neoponera apicalis* em tronco caído. C) Orifício de entrada de um ninho de *Neoponera curvinodis* em cacaueiro.

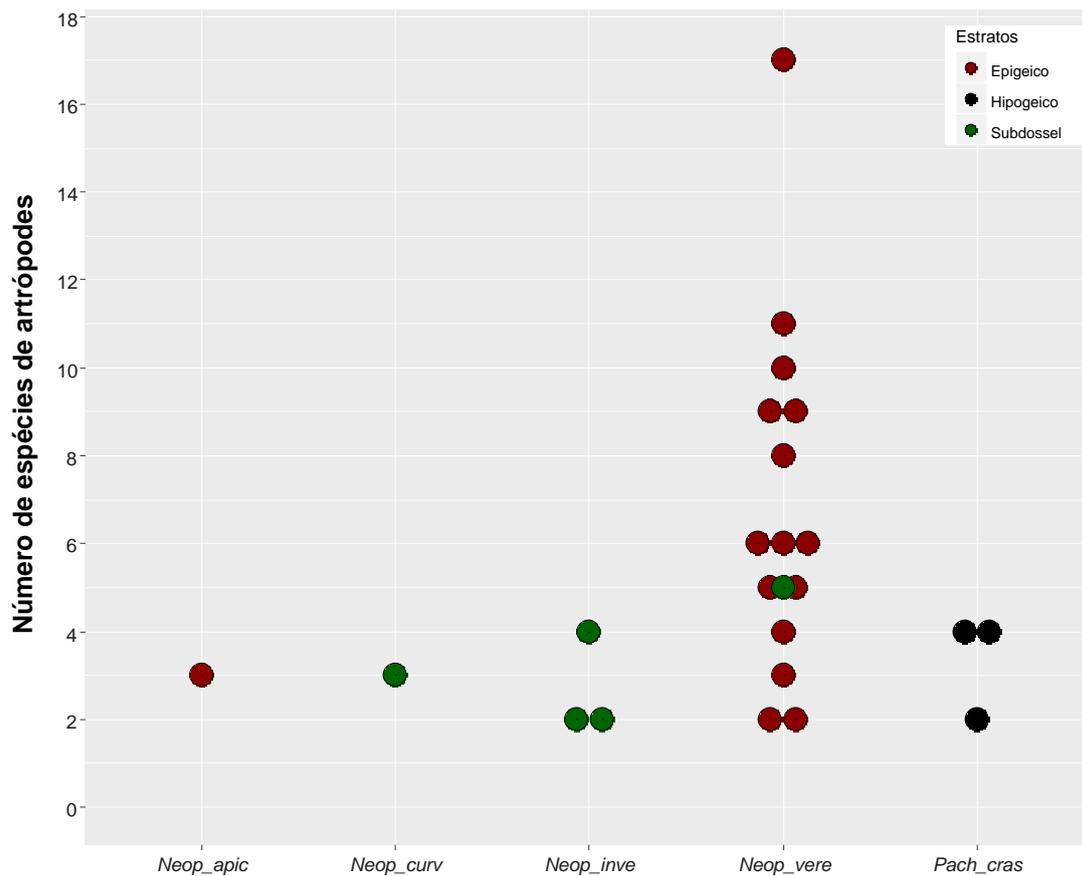
Quanto à estrutura populacional as colônias das formigas amostradas apresentaram, em geral, valores médios próximos em números de indivíduos. Todas as espécies amostradas tiveram rainha e uma das colônias de *N. verenae* chegou a ter até oito fêmeas sem asas. Em relação à quantidade de operárias e indivíduos imaturos *N. curvinodis* e *P. crassinoda* apresentaram valor médio muito inferior quando comparado com as outras espécies. Todas as colônias amostradas apresentavam indivíduos imaturos em algum estágio do desenvolvimento (Tabela 2).

Tabela 2. Estrutura populacional das formigas dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* registradas em área de cabruca. Una, Bahia, 2018.

Espécie de formiga Ponerinae	Número de ninhos encontrados	Fêmea				
		Rainha	Operárias	Imaturos	alada	Machos
<i>Neoponera apicalis</i>	1	1	35	59	0	7
<i>Neoponera curvinodis</i>	1	1	7	6	5	2
<i>Neoponera inversa</i>	3	1	29,5	21	0	0
<i>Neoponera verenae</i>	16	1,7	26,3	44,2	0,7	0,6
<i>Pachycondyla crassinoda</i>	3	1	7	2	0	0

Foi registrado um total de 16 ordens e 42 espécies/morfoespécies de invertebrados associados com os ninhos das formigas Ponerinae, pertencentes às ordens: Entomobryomorpha e Hymenoptera (18% cada), Diptera (11,4%), Hemiptera e Poduromorpha (6,9% ambos), Coleoptera e Pscoptera (4,5% cada), além de Araneae, Acari, Gastropoda, Haplotaxida, Opiliones, Pseudoscorpiones e Scolopendromorpha (2,8% cada uma). Os ninhos epígeos apresentaram um maior número de morfoespécies de invertebrados associados, 42 no total, sendo 26 em ninhos de bromélia, 21 em ninhos de folhas secas de palmeira, 14 em tronco, e quatro em fruto seco de cacau. Um total de sete espécies de invertebrados foi encontrado em ninhos localizados no subsolo e seis em ninhos de sub-bosque (Tabela 3). Os ninhos de *N. verenae* foram os que abrigaram um maior número de organismos associados (de duas até 18 morfoespécies por ninho) em comparação com as outras espécies amostradas, que variou de dois até quatro morfoespécies por ninho (Figura 2), embora os substratos de nidificação nesta espécie tenham sido mais diversos.

Acari e Coleoptera foram os grupos que tiveram representantes em uma maior variedade de tipos de substratos de nidificação, uma vez que ocorreram em todos os estratos. Os espécimes dos seguintes táxons: Mollusca, Annelida, Collembola, Opiliones e Pseudoscorpionida, ocorreram somente em ninhos de *N. verenae* (Tabela 3).



Ninhos das espécies de Ponerinae

Figura 2. Número de invertebrados associados aos ninhos de formigas dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* registradas em área de cabruca. Una, Bahia, 2018.

Tabela 3. Fauna de invertebrados associados aos ninhos de formigas dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* registradas em área de cabruca. Una, Bahia, 2018.

Táxon	ORDEM	FAMÍLIA	Morfoespécie/ Espécie	Código	Epígeo			Hipógeo		Subdossel		
					Bromélia caída	Folha de palmeira	Fruto seco de cacau	Tronco caído	Subsolo	Cacaueiro	Tronco de árvore	
Acari	Mesostigmata		Mesostigmata sp1	Meso_sp1	48	107		36	2	3	1	
	Sarcoptiformes		Astigmata sp1	Astig_sp1	36	3		11	2	4	1	
	Sarcoptiformes		Oribatida sp1	Sarc_sp1	17	189		10		5	1	
	Trombidiformes		Prostigmata sp1	Trom_sp1				1				
Anelida	Haplotaxida		Annelida sp1	Hapl_sp1	3							
	Araneae		Araneae sp1	Aran_sp1	1		1					
Coleoptera	Coleoptera	Elateridae	Elateridae sp1	Cole_sp1	1							
		Scolytinae	Scolytinae sp1	Cole_sp2	4	2		2	3	1	1	
		Staphylinidae	Staphylinidae sp1	Cole_sp3	3							
Collembola	Entomobryomorpha	Isotomidae	<i>Isotomiella nummulifer</i>	Ento_sp1	2	1						
			<i>Cryptopygus</i> sp1	Ento_sp2		2	1					
			<i>Proisotoma</i> sp1	Ento_sp3		1						
		Lepidocyrtidae	<i>Cyphoderus agnotus</i>	Ento_sp4		1	1					
			<i>Cyphoderusca. Innominatus</i>	Ento_sp5					1			
			<i>Lepidocyrtus</i> sp1	Ento_sp6	4	1		1				
			<i>Lepidocyrtus</i> sp2	Ento_sp7	1							
		Poduromorpha	Brachystomelli dae	<i>Brachystomella agrosa</i>	Podu_sp1	1			1			
				<i>Brachystomella</i> sp1	Podu_sp2	1						
				Neanuridae	<i>Friesea</i> sp1	Podu_sp3		1				
			<i>Poduromorpha</i> sp1	Coll_sp2				1				

Continuação tabela 3.

Táxon	ORDEM	FAMÍLIA	Morfoespécie/ Espécie	Código	Epígeo			Hipógeo		Subdossel		
					Bromélia caída	Folha de palmeira	Fruto seco de cacau	Tronco caído	Subsolo	Cacaueiro	Tronco de árvore	
Diptera	Diptera	Cecidomyiidae	<i>Cecidomiidae</i> sp1	Dipt_sp1	3	6		1	1			
		Culicidae	<i>Culicidae</i> sp1	Dipt_sp2	1							
		Psychodidae	<i>Psychodidae</i> sp1	Dipt_sp3		1		1	1			
		Simuliidae	<i>Simuliidae</i> sp1	Dipt_sp4	1	1						
	Hemiptera	Cercopidae	Cercopidae sp1	Hemi_sp1			1					
		Cicadellidae	Cicadellidae sp1	Hemi_sp2			1			1		
		Reduviidae	Reduviidae sp1	Hemi_sp3	6							
	Hymenoptera	Formicidae	<i>Azteca</i> sp1	Hyme_sp1			1		1			
			<i>Camponotus</i> sp1	Hyme_sp2	1							
			<i>Eurhopalothrix</i> sp1	Hyme_sp3			1					
			<i>Nylanderia</i> sp1	Hyme_sp4	1							
			<i>Pheidole</i> sp1	Hyme_sp4	2							
			<i>Solenopsis</i> sp1	Hyme_sp5			1					
			<i>Solenopsis</i> sp2	Hyme_sp6	2			1	2			
			<i>Strumigenys</i> sp1	Hyme_sp7				2				
			Opiliones	Opiliones sp1	Opil_sp1	1	1					
			Pseudoscorpionida	Pseudoscorpionida sp1	Pseu_sp1	2						
	Psocoptera	Amphientomid ae	Amphientomidae sp1	PSCO_sp1							1	
		Pachytrocididae	Pachytrocididae sp2	Pach_sp1					1			
Quilópode	Scolopendromorpha	Scolopendromorpha sp1	Scol_sp1	2								
Mollusca	Gastropoda	Gastropoda sp1	Gast_sp1		3					1		
Total Geral					144	327	4	70	11	14	5	

Quanto aos substratos de nidificação, os localizados em bromélias caídas, folhas secas de palmeira e troncos no solo, foram os que abrigaram um maior número de organismos associados. Por sua vez, fruto seco de cacau no estrato epígeo e tronco de sub-bosque tiveram os menores números de espécimes de fauna associada (Figura 3).

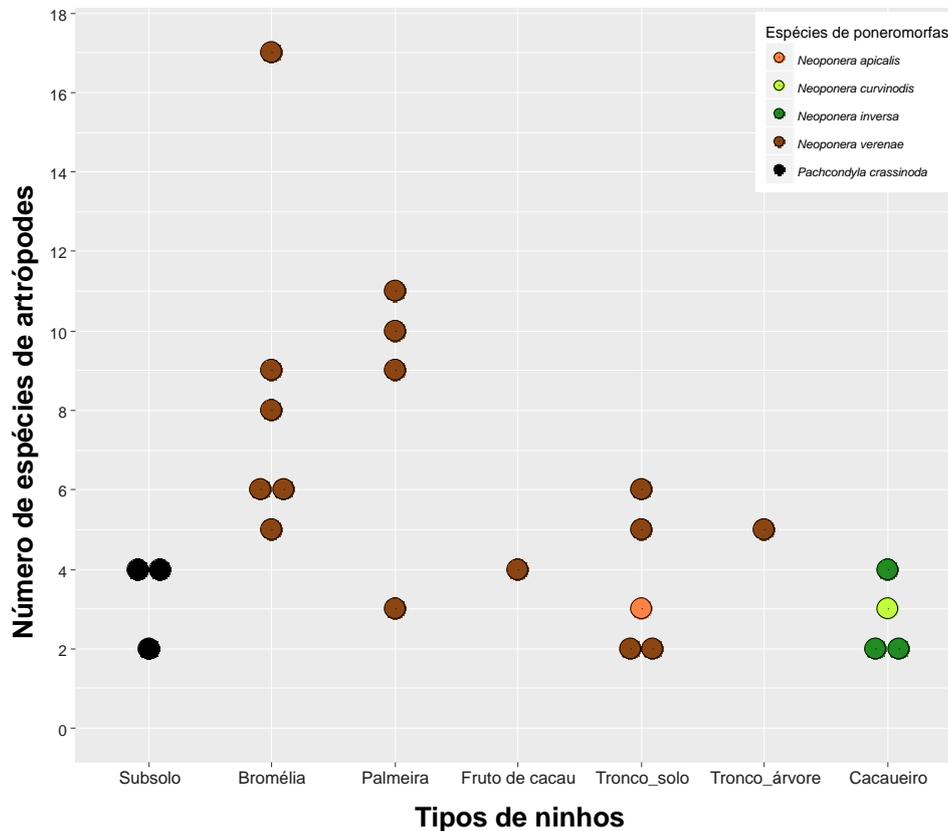


Figura 3. Número de invertebrados encontrados de acordo com o substrato dos ninhos de formigas dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* registradas em área de cabruca. Una, Bahia, 2018.

Quando se compara a similaridade das espécies de formigas de acordo com a composição da comunidade de invertebrados encontrados, observa-se maior similaridade (60%) entre as espécies de sub-bosque que ocorreram no mesmo tipo de substrato de nidificação (*N. curvinodis* e *N. inversa* em cacaueiro) e entre essas e *N. apicalis* (50% com *N. curvinodis* e 33% com *N. inversa*). Por outro lado, a composição da fauna de invertebrados associada a *N. verenae* não se mostrou próxima a nenhuma das demais espécies amostradas (Figura 4).

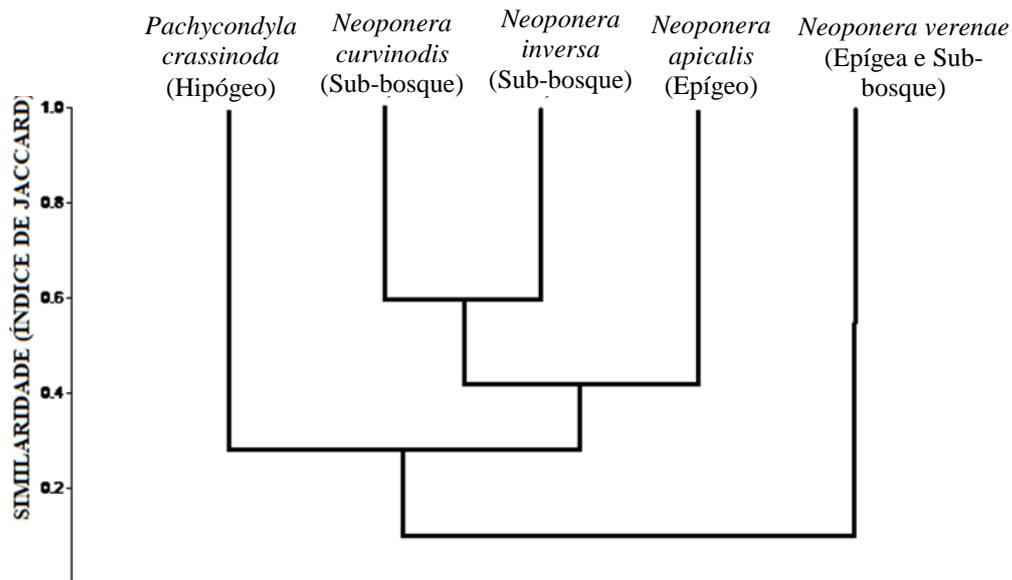


Figura 4. Dendrograma de similaridade dos tipos de ninhos de formigas dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* registradas em área de cabruca de acordo com a composição da comunidade de invertebrados encontrados. Una, Bahia, 2018.

Quanto à similaridade da fauna de invertebrados em relação aos tipos de ninhos coletados, houve maior similaridade entre os ninhos amostrados no sub-bosque (69%) e os ninhos do estrato epígeo apresentaram baixa similaridade entre si. O ninho em fruto seco de cacau apresentou uma similaridade mínima com os outros tipos de ninhos (Figura 5).

A composição da assembleia de invertebrados dos ninhos de Ponerinae estudada variou significativamente de acordo com os diferentes tipos de estratos de nidificação ($F_{2,21} = 1,766$; $p = 0,004$) e tipo de ninho ($F_{6,17} = 1,3642$; $p = 0,009$). A ordenação não métrica multidimensional (NMDS) (Figura 5) demonstra uma maior associação na composição faunística da assembleia de espécies que ocorreram no mesmo estrato (sub-bosque): *N. curvinodis* e *N. inversa*. A grande parte das espécies/morfoespécies de invertebrados associados foram encontrados nos ninhos de bromélia e folha seca de palmeira no estrato epígeo (Figura 6).

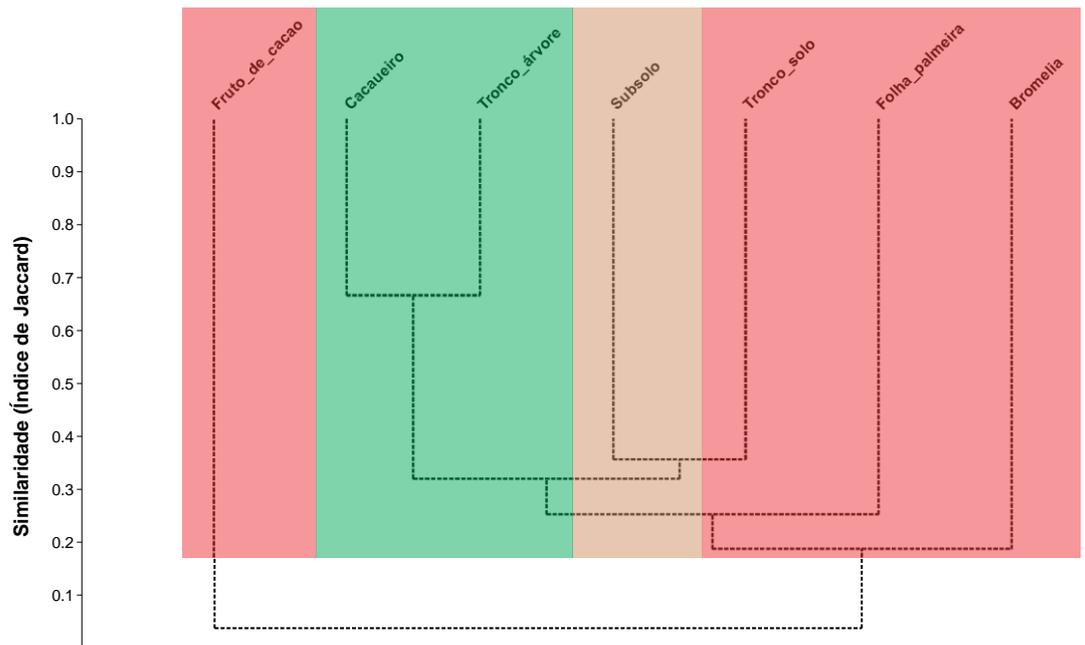


Figura 5. Dendrograma de similaridade dos tipos de ninhos de formigas dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* de acordo com a composição da comunidade de invertebrados encontrados. Una, Bahia, 2018.

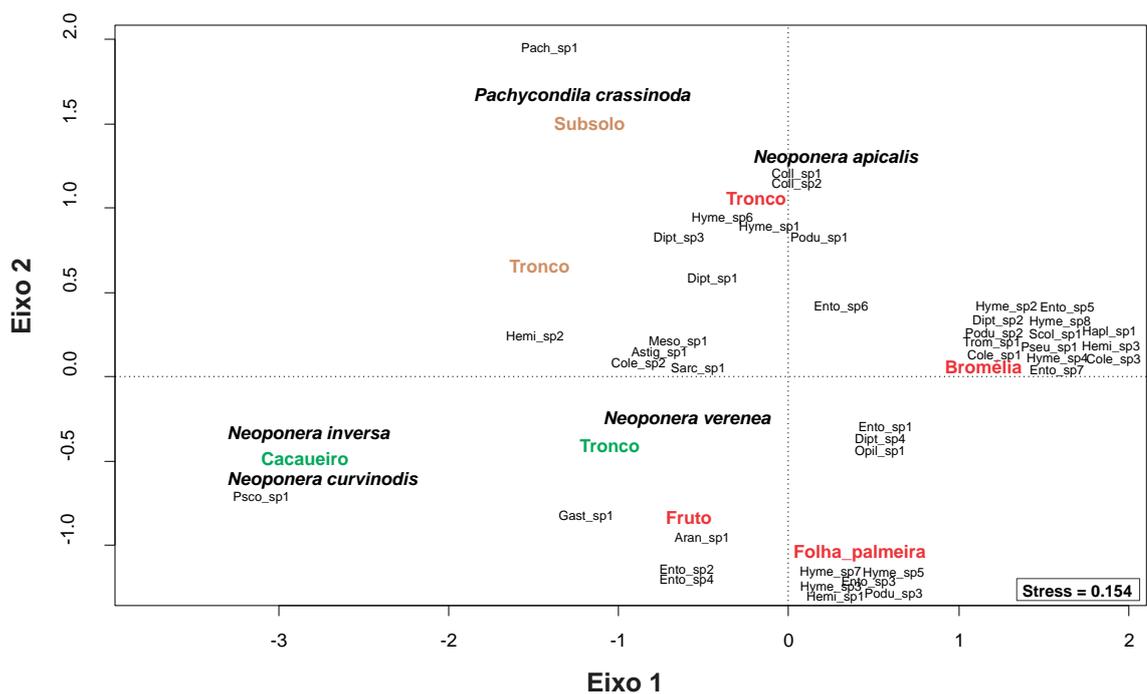


Figura 6. Ordenação não-métrica multidimensional (NMDS) dos ninhos de Ponerinae dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* em diferentes substratos de nidificação de acordo com a composição da comunidade de invertebrados (presença/ausência em cada ninho) encontrados. Cores iguais destacam ninhos de um mesmo estrato de nidificação. Verde: sub-bosque; Vermelho: epigeico; Marrom: hipogeico. Una, Bahia, 2018.

4. DISCUSSÃO

As formigas são bem-sucedidas e ecologicamente dominantes em todos os ambientes onde ocorrem. Isso significa que seus ninhos podem ser encontrados em uma variedade de habitats terrestres (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Os ninhos das espécies amostradas seguiram o mesmo padrão daqueles descritos na literatura, localizados em cavidades disponíveis no ambiente e pouco elaborados. Estudos anteriores demonstram que os ninhos de Ponerinae são caracterizados por serem relativamente simples estruturalmente, com quantidade reduzida de câmaras e pouco ramificados. Muitas espécies não possuem nenhuma estratégia para construção dos ninhos e utilizam espaços vazios disponíveis no ambiente para nidificar (ANTONIALLI-JUNIOR et al., 2015).

O número de operárias e sexuais foi superior ao encontrado em outros estudos (FERNANDES; OLIVEIRA; DELABIE et al., 2013). A quantidade de operárias pode variar de acordo com o grau de maturidade da colônia, deste modo, o investimento em sexuais ocorre quando o número de operárias é suficiente na colônia (KRAMER et al., 2015). A sazonalidade também influencia a população: há um período mais provável de produção de sexuais na colônia, e a quantidade de operárias pode depender das condições climáticas quando, por exemplo, há mais recursos disponíveis e consequentemente, a população fica mais numerosa.

As formigas Ponerinae escolhem seus locais de nidificação de acordo com as condições ideais de umidade e baixa luminosidade. Modificam a condição inicial encontrada no substrato de nidificação, e a temperatura e umidade são relativamente bem controladas por sistemas de ventilação, além de estarem localizados em um material em decomposição (DELABIE et al., 2008). Essas condições desejáveis podem ser simultaneamente a de outros organismos, se tornando um local ideal para a ocorrência de diversos outros grupos de invertebrados que queiram se beneficiar de um habitat com proteção e alimento disponível (KRONAUER; PIERCE, 2011). Os grupos taxonômicos encontrados nos formigueiros (Tabela 1) foram similares àqueles grupos de organismos já descritos em outros estudos (CASTAÑO-MENESES et al., 2015a; SILVA et al., 2018, WITTE et al., 2008). A permanente disponibilidade e acessibilidade aos recursos alimentares é uma das principais razões para a abundância desses simbiontes (PARMENTIER; DEKONINCK; WENSELEERS, 2014).

Ninhos localizados no mesmo microhabitat estão sujeitos às mesmas variações microclimáticas, ecológicas e micro-ambientais (BIHN et al., 2008). Então, é de se esperar que a comunidade de invertebrados associados aos ninhos de Ponerinae em um mesmo estrato seja mais próxima do que se foram comparados estratos diferentes, e isso foi observado entre ninhos localizados nos mesmos estratos: sub-bosque e epígeo. A menor similaridade da composição da comunidade de invertebrados obtida entre *N. verenae* em relação às outras espécies, quanto os tipos de substratos de nidificação, pode ter sido influenciada pela quantidade de ninhos amostrados, que foi superior e mais diversa para *N. verenae* do que para as demais espécies, além disso, essa foi a espécie que apresentou uma maior amplitude de tipos de ninhos encontrados.

Foi encontrado um maior número de formigueiros de *N. verenae* na superfície do solo quando comparado com as outras espécies e esses foram os que apresentaram um maior número de invertebrados associados. O estrato epígeo (incluindo a serapilheira) abriga as comunidades mais ricas em espécies dentre os ecossistemas terrestres (GILLER, 1996) e a variedade de substratos neste ambiente faz com que este seja um excelente habitat para nidificação de numerosas espécies de formigas, incluindo as Ponerinae (DELABIE et al., 1997). Formigas que nidificam no solo frequentemente são generalistas quanto ao tipo de local para nidificação, já que os substratos de nidificação nesse estrato são locais transitórios devido ao processo de decomposição, aumentando a taxa de recolonização de novos espaços (BYRNE, 1994). Isso pode facilitar a quantidade de formigueiros amostrados nesse estrato, entretanto, espécies generalistas quanto aos substratos de nidificação dificultam a comparação entre os organismos simbioses que ocorrem nos diferentes tipos de substratos, e impedem também uma comparação mais precisa da especificidade da relação inquilino/formiga hospede. Por outro lado, ninhos na vegetação de sub-bosque são menos previsíveis e mais difíceis de serem coletados, conseqüentemente, a fauna associada pode ser subestimada, influenciando na riqueza de organismos associados.

Estudos em ninhos de Ponerinae situados em cabruca no sul da Bahia depreciam a ocorrência de colêmbolos e ácaros. Colêmbolos são organismos frequentes nesses ninhos, e, embora poucas descrições tenham sido realizadas (CASTAÑO-MENESES et al., 2014, 2015a), eles possuem um papel importante como detritívoros na manutenção das condições físicas e microclimáticas da colônia. Ainda não se conhece associações mais específicas desses organismos com formigas, mas em parte, isso é devido ao pouco esforço de amostragem e de observação desses organismos dentro da colônia e do papel

que desempenham (CASTAÑO-MENESES et al., 2015b). Os gêneros de colêmbolos já descritos na literatura ocorrendo nos formigueiros das Ponerinae *Mayaponera constricta* Mayr, 1884, *N. villosa* e *N. inversa* são: *Cyphoderus*, *Proisotoma*, *Folsomides*, *Pseudosinella*, *Brachystomella*, *Sphaeridia*, *Arlesia* e *Megalothorax* (CASTAÑO-MENESES et al., 2015b). Desses, somente os dois primeiros foram registrados nos ninhos de *N. verenae*, embora as espécies que ocorreram sejam diferentes: *Cyphoderus agnotus* e *Cyphoderus* ca. *innominatus*. Outras observações dos gêneros *Lepidocyrtus* e *Cyphoderus* foram realizadas em outras regiões biogeográficas: Paleártica, Neártica e Etiópica, enquanto o gênero *Cyphoderus* é considerado panmirmecófilo (CASTAÑO-MENESES et al., 2017). As espécies registradas (Tabela 3) são novas ocorrências em Ponerinae da região neotropical.

Novas espécies de ácaros têm sido descritas e algumas são encontradas exclusivamente junto aos imaturos das formigas; eles possuem morfologia incomum, o que sugere adaptações especializadas para que esses organismos mirmecófilos sejam tolerados entre as operárias (LOPES et al., 2015; SILVA et al., 2018; SILVA; KHAUSTOV; OLIVEIRA, 2018). Pouco se sabe sobre a ecologia desses ácaros dentro da colônia, já que a maioria dos estudos apenas relata casos de forésia (LOPES et al., 2015). Dentre os ácaros que ocorreram nos formigueiros, as ordens Astigmata e Mesostigmata são as mais frequentes, sendo a segunda mais especializada e com maior grau de especificidade com os hospedeiros. Prostigmata abriga espécies foréticas associadas a *N. inversa*, *N. verenae* e *N. villosa* e que se alimentam de fungos dentro do ninho. Por sua vez, Oribatida é um grupo frequente em formigueiros; esses ácaros não são considerados verdadeiros mirmecófilos e não há nenhum registro de espécies desta ordem em Ponerinae até o momento. Muitas operárias das colônias amostradas apresentavam ácaros fixados sobre o corpo, principalmente próximos a mandíbula e cabeça. Esse comportamento de forésia permite que os ácaros sejam transportados somente para ninhos de uma determinada espécie ou durante a fundação de novas colônias, já que há pouca tolerância entre operárias de colônias estrangeiras, e isso explica porque existe um grau maior de especificidade na relação ácaro-formiga (CAMPBELL; KLOMPEN; CRIST, 2013).

Devido às Ponerinae serem predadoras agressivas (SILVESTRE et al., 2015), os organismos que conseguem ter acesso ao formigueiro devem contornar a agressividade das operárias ou não serem vistos como inimigos potenciais e acabam sendo tolerados. Os mecanismos de integração colonial utilizados pelos inquilinos, e que podem ser os

utilizados pelos invertebrados associados amostrados, são discutidos na literatura e envolvem obtenção do odor colonial a partir do substrato de nidificação e de hidrocarbonetos cuticulares liberados pelas formigas (KRONAUER; PIERCE, 2011), imitar o odor colonial produzindo substâncias que se assemelham aos mesmos compostos do perfil químico de uma determinada colônia (CUSHING, 2012) e mimetismo dos hidrocarbonetos das formigas adultas e dos imaturos (esse ocorre em: *Zygentoma*; *Araneae*; famílias de *Coleoptera*: *Ptilidae* e *Staphylinidae*), por meio da insignificância química (realizado por: *Isopoda*; *Acari*; *Collembola*; *Phoridae*; e *Gastropoda*) (WITTE et al., 2008), ou ainda, produzindo compostos que suprimam os comportamentos agressivos das formigas, como ocorre em *Lomechusa pubicollis* (*Coleoptera*: *Staphylinidae*), espécie mirmecófila especializada e que depende do ninho de formigas para passar parte de seu ciclo biológico (PARMENTIER; DEKONINCK; WENSELEERS, 2014).

É interessante notar que a maioria dos organismos associados às formigas nos formigueiros estudados apresentou tamanho do corpo reduzido. Isso já foi comumente observado em outros estudos e acredita-se que organismos maiores poderiam gerar um custo negativo maior, competindo com as operárias por espaço e alimento, afetando o *fitness* (sucesso reprodutivo) da colônia. Desse modo haveria uma força seletiva maior para que as formigas reconheçam e atuem na redução populacional dos simbioss atacando e matando-os (WITTE et al., 2008).

Os ninhos das espécies estudadas revelaram ser um ótimo local para abrigar uma grande variedade de invertebrados associados. Identificações a um nível mais específico poderão indicar um maior número de organismos associados ainda não descritos, como ocorreu para *Collembola*, e ainda apontarão se há especificidade entre a espécie de formiga hospedeira e o simbiote, ou o papel ecológico que esses inquilinos desempenham dentro dos formigueiros. Além disso, a utilização de formigas como indicadores biológicos para a conservação de fragmentos florestais, favorece a conservação dos invertebrados associados aos ninhos de formigas, principalmente aqueles que mantêm relações mais íntimas com as formigas e não podem ser encontrados em outros habitats.

5. REFERÊNCIAS

- ALBRECHT, A.; KANDJI, S. T. Carbon sequestration in tropical agroforestry systems. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 99, n. 1–3, p. 15–27, 2003.
- ANDERSON, M. J. A new method for non parametric multivariate analysis of variance. **Austral ecology**, v. 26, n. 2001, p. 32–46, 2001.
- ANTONIALLI-JUNIOR, W.F. et al. Biologia da nidificação e arquitetura de ninhos de formigas poneromorfas do Brasil. *In*: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.
- ARSHAD, M. A.; MARTIN, S. Identifying critical limits for soil quality indicators in agro-ecosystems. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 88, p. 153–160, 2002.
- BHAGWAT, S. A. et al. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 23, n. 5, p. 261–267, 2008.
- BIHN, J. H. et al. Do secondary forests act as refuges for old growth forest animals? Recovery of ant diversity in the Atlantic forest of Brazil. **Biological Conservation**, v. 141, n.3, p. 733-743, 2008.
- BRAGA, D. L. et al. Avaliação rápida da diversidade de formigas em sistemas de uso do solo no sul da Bahia. **Neotropical Entomology**, v. 39, n. 4, p. 464–469, 2010.
- BRASIL. Decreto n. 15.180, de 02 de junho de 2014. Regulamenta a gestão das florestas e das demais formas de vegetação do Estado da Bahia, a conservação da vegetação nativa, o Cadastro Estadual Florestal de Imóveis Rurais - CEFIR, e dispõe acerca do Programa de Regularização Ambiental dos Imóveis Rurais do Estado da Bahia e dá outras providências, Brasília, DF, junho 2014.
- BROWN, M. J. F.; BONHOEFFER, S. On the evolution of claustral colony founding in ants. **Evolutionary Ecology Research**, v. 5, n. 2, p. 305-313, 2003.
- BRÜCKNER, A. et al. Infection of army ant pupae by two new parasitoid mites (Mesostigmata: Uropodina). **PeerJ**, v. 5, p. 1-24, 2017.
- BYRNE, M. M. Ecology of twig-dwelling ants in a wet lowland tropical forest. **Biotropica**, v. 26, n. 1, p. 61-72, 1994.
- CAMARGO, R. DA S. et al. Influência do ambiente no desenvolvimento de colônias iniciais de formigas cortadeiras (*Atta sexdens rubropilosa*). **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 43, n. 8, p. 1375–1380, 2013.
- CAMPBELL, K. U.; CRIST, T. O. Species traits and environmental characteristics together regulate ant-associated biodiversity. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 17, p. 6397–6408, 2016.

CAMPBELL, K. U.; KLOMPEN, H.; CRIST, T. O. The diversity and host specificity of mites associated with ants: The roles of ecological and life history traits of ant hosts. **Insectes Sociaux**, v. 60, n. 1, p. 31–41, 2013.

CASSANO, C. R. et al. Desafios e recomendações para a conservação da biodiversidade na Região Cacaueira do Sul da Bahia. Ilhéus, BA, CEPLAC/CEPEC. **Boletim Técnico**, nº 205, 54p., 2014.

CASTAÑO-MENESES, G. et al. Colêmbolos e outros inquilinos de formigueiros de poneromorfos. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfos do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015b.

CASTAÑO-MENESES, G. et al. Springtails (Collembola) Associated with Nests of Fungus-Growing Ants (Formicidae: Myrmicinae: Attini) in Southern Bahia, Brazil. **Florida Entomologist**, v. 100, n. 4, p. 740–742, 2017.

CASTAÑO-MENESES, G. et al. Springtails (Collembola) from nests of Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae) ants in Brazilian cacao plantations. **Florida Entomologist**, v. 97, n. 4, p. 1862–1864, 2014.

CASTAÑO-MENESES, G. et al. The ant community and their accompanying arthropods in cacao dry pods: an unexplored diverse habitat. **Dugesiana**, v. 22, n. 1, p. 29–35, 2015a.

CHÂLINE, N. et al. Comunicação e comportamento de formigas poneromorfos. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfos do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.

COLE, R. J. et al. Leaf litter arthropod responses to tropical forest restoration. **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 15, p. 5158–5168, 2016.

CORBARA, B.; DEJEAN, A. Arboreal nest building and ant-garden initiation by a Ponerine ant. **Naturwissenschaften**, v. 83, p. 227-230, 1996.

CUSHING, P. E. Spider-ant associations: An updated review of myrmecomorphy, myrmecophily, and myrmecophagy in spiders. **Psyche**, v. 2012, p. 1–22, 2012.

DANIEL, O. et al. Proposta para padronização da terminologia empregada em sistemas agroflorestais no Brasil. **Revista Árvore**, v. 23, n. 3, p. 367–370, 1999.

DaROCHA, W. D. et al. How does bromeliad distribution structure the arboreal ant assemblage (Hymenoptera: Formicidae) on a single tree in a Brazilian Atlantic forest agroecosystem?. **Myrmecological News**, v. 21, p. 83–92, 2015a.

DaROCHA, W.D. et al. Fatores que determinam a ocorrência de formigas, em particular poneromorfos, no dossel de florestas tropicais. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfos do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015b.

DEJEAN, A. et al. Hollow internodes permit a Neotropical understory plant to shelter multiple mutualistic ant species, obtaining protection and nutrient provisioning (myrmecotrophy). **The American Naturalist**, v. 190, n. 5, p. 124–131, 2017.

DELABIE, J.H.C. The ant problems of cocoa farms in Brazil, In: R K Vander Meer, K Jaffe and A Cedeño ed., **Applied Myrmecology: A World Perspective**, Westview Press, Boulder, Colorado, USA, 555-569, 1990.

DELABIE, J. H. C. et al. Communauté des fourmis de souches d'arbres morts dans trois réserves de la forêt atlantique brésilienne (Hymenoptera, Formicidae). **Ecologia Austral**, v. 7, p. 95–103, 1997.

DELABIE, J. H. C. et al. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 8, p. 2359–2384, 2007.

DELABIE, J.H.C. et al. Fauna fossória e da serapilheira associada ao cultivo do cacau no Sudeste da Bahia. In: J.O. SOUZA Jr., **Cacau: Cultivo, Pesquisa e Inovação**, Editus, Ilhéus –BA, Brasil, 2018. (no prelo)

DELABIE, J. H. C. et al. Paisagem cacauera no sudeste da bahia: desafios e oportunidades para a conservação da diversidade animal no século XXI. **Agrotropica**, v. 23, n. 2, p. 107–114, 2011.

DELABIE, J.H.C. et al. Problemas apontados por estudos morfológicos, ecológicos e citogenéticos no gênero *Pachycondyla* na região neotropical: o caso do complexo *apicalis*. In: VILELA, E.F.; SANTOS, I.A.; SCHOEREDER, J.H.; SERRÃO, J.E.; CAMPOS, L.A.; & LINO-NETO, J. (Org). **Insetos Sociais: da Biologia à Aplicação**. Editora UFV, Viçosa, p. 196–222, 2008.

DIAS-FILHO, M.B. **Sistemas Silvistoris na Recuperação de Pastagens Degradadas**. Embrapa Amazônia Oriental, Belém - PA, Documentos 258, 2006.

DIETEMANN, V.; PEETERS, C. Queen influence on the shift from trophic to reproductive eggs laid by workers of the ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. **Insectes Sociaux**, v. 47, n. 3, p. 223–228, 2000.

DUNLOP, J. A. et al. An ant-associated mesostigmatid mite in Baltic amber. **Biology Letters**, v. 10, n. 9, p. 20140531–20140531, 2014.

FEITOSA, R. M. et al. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 48, n. 3–4, p. 253–259, 2012.

FERNANDES, I. O.; DE OLIVEIRA, M. L.; DELABIE, H. C. Description of two new species in the Neotropical *Pachycondyla foetida* complex (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) and taxonomic notes on the genus. **Myrmecological News**, v. 19, p. 133–163, 2014.

FERNANDES, I. O.; OLIVEIRA, M. L.; DELABIE, J. H. C. Notes on the biology of Brazilian ant populations of the *Pachycondyla foetida* species complex (Formicidae: Ponerinae). **Sociobiology**, v. 60, n. 4, p. 380–386, 2013.

FORTI, L. C. et al. Nidificação e arquitetura de ninhos de formigas-cortadeiras. In: DELLA-LUCIA (Ed.). **Formigas Cortadeira: da bioecologia ao manejo**. Viçosa, Minas Gerais: Editora UFV, 2011.

FRAGOSO, C. et al. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: The role of earthworms. **Applied Soil Ecology**, v. 6, n. 1, p. 17–35, 1997.

GILLER, P. S. The diversity of soil communities, the ‘poor man’s tropical rainforest?. **Biodiversity and Conservation**, v. 5, p. 135–168, 1996.

GOBIN, B. et al. The energetic cost of reproductive conflicts in the ant *Pachycondyla obscuricornis*. **Journal of Insect Physiology**, v. 49, n. 8, p. 747–752, 2003.

HAIQANBAR, H.; HOSSEININAVEH, F. A new genus and species of the family Microdispidae (Acari: Prostigmata) associated with *Oryctes nasicornis* (coleoptera: Scarabaeidae) and redescription of the monotypic genus *Vietodispus* Mahunka, 1975. **Zoological Studies**, v. 53, n. 58, p. 1–12, 2014.

HARVEY, C. A.; VILLALOBOS, J. A. G. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, n. 8, p. 2257–2292, 2007.

HEINZE, J. et al. Reproductive skew and queen relatedness in an ant with primary polygyny. **Insectes Sociaux**, v. 48, p. 149–153, 2001.

HÖLLDOBLER, B. K.; WILSON, E. O. Weaver ants. **Scientific American**, v. 237, n. 6, p. 146–155, 1977.

HÖLLDOBLER, B.; E.O. WILSON. **The Ants**. Cambridge, Belknap/Harvard University Press, 732p., 1990.

JOSE, S. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: An overview. **Agroforestry Systems**, v. 76, n. 1, p. 1–10, 2009.

KELLNER, K. et al. Polygyny and polyandry in small ant societies. **Molecular Ecology**, v. 16, n. 11, p. 2363–2369, 2007.

KHAUSTOV, A. A. A review of myrmecophilous mites of the family Microdispidae (Acari, Heterostigmata) of Western Siberia. **ZooKeys**, v. 28, n. 454, p. 13–28, 2014.

KOLMER, K.; HEINZE, J. Rank orders and division of labour among unrelated cofounding ant queens. **Proceedings Biological Science**, v. 267, n. 1454, p. 1729–34, 2000.

- KRAMER, B. H. et al. Ant colonies do not trade-off reproduction against maintenance. **PLoS ONE**, v. 10, n. 9, p. 1–13, 2015.
- KRONAUER, D. J. C.; PIERCE, N. E. Myrmecophiles. **Current Biology**, v. 21, n. 6, p. 208–209, 2011.
- LACAU, S.; VILLEMANT, C.; DELABIE, J. H. C. *Typhlomyrmex meire*, a remarkable new species endemic to Southern Bahia, Brazil (Formicidae: Ectatomminae). **Zootaxa**, v. 678, p. 1–23, 2004.
- LACHAUD, J. P.; KLOMPEN, H.; PÉREZ-LACHAUD, G. *Macrodinychus* mites as parasitoids of invasive ants: an overlooked parasitic association. **Scientific Reports**, v. 6, p. 1–10, 2016.
- LAPEVA-GJONOVA, A. Ant-associated beetle fauna in Bulgaria: A review and new data. **Psyche** (New York), v. 2013, p. 1–14, 2013.
- LOPES, J. M.S. et al. A new species of myrmecophile mite of the genus *Oplitis* (Acari: Mesostigmata: Oplitidae) from Brazil. **International Journal of Acarology**, v. 41, n. 8, p. 676–680, 2015.
- MACKAY, W. P.; MACKAY, E. E. **The systematics and biology of the New World ants of the genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae)**. The Edwin Mellen Press, Lewiston, New York, 2010.
- MARQUES, T.E.D. et al. Interações entre Poneromorfos e fontes de açúcar na vegetação. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfos do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.
- MARUYAMA, M.; BEEREN, C.; HASHIM, R. Aleocharine rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) associated with *Leptogenys roger*, 1861 (Hymenoptera, Formicidae) i. Review of three genera associated with *L. distinguenda* (Emery, 1887) and *L. mutabilis* (Smith, 1861). **ZooKeys**, v. 59, p. 47–60, 2010.
- MARUYAMA, M.; BEEREN, C.; WITTE, V. Aleocharine rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) associated with *Leptogenys roger*, 1861 (Hymenoptera, Formicidae) ii. Two new genera and two new species associated with *L. borneensis* Wheeler, 1919. **ZooKeys**, v. 59, p. 61–72, 2010.
- MENDES, L. F.; BEEREN, C.; WITTE, V. *Malayatelura ponerophila* - a new genus and species of silverfish (Zygentoma, Insecta) from Malaysia, living in *Leptogenys* army-ant colonies (Formicidae). **Disch. Entomol.**, v. 58, n. 2, p. 193–200, 2011.
- OLIVEIRA, G.V.; CORRÊA, M.M.; DELABIE J.H.C. Interações planta-inseto: aspectos biológicos e ecológicos do mutualismo *Cecropia-Azteca*. **Entomo Brasilis**, v. 8, n. 2, p. 85-90, 2015.
- ORIVEL, J.; DEJEAN, A.; ERRARD. Active role of two Ponerine ants in the elaboration of ant gardens. **Biotropica**, v. 30, n. 3, p. 487–491, 1998.

OTT, R. et al. *Sicariomorpha*, a new myrmecophilous goblin spider genus (Araneae, Oonopidae) associated with Asian army ants. **American Museum Novitates**, n. 3843, p. 1-14, 2015.

PARMENTIER, T.; DEKONINCK, W.; WENSELEERS, T. A highly diverse microcosm in a hostile world: A review on the associates of red wood ants (*Formica rufa* group). **Insectes Sociaux**, v. 61, p. 229–237, 2014.

PEIXOTO, A. V., CAMPIOLO, S., DELABIE, J. H. C. Basic ecological information about the threatened ant, *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae), aiming effective long-term conservation. In: TEPPER, G. H. **Species Diversity and Extinction**, Nova Science, 2011.

PEZON, A. et al. Queen movement during colony emigration in the facultatively polygynous ant *Pachycondyla obscuricornis*. **Naturwissenschaften**, v. 92, n. 1, p. 35–39, 2005.

PIASENTIN, F. B.; SAITO, C. H. Os diferentes métodos de cultivo de cacau no sudeste da Bahia, Brasil: Aspectos históricos e percepções. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi: Ciências Humanas**, v. 9, n. 1, p. 61–78, 2014.

POTEAUX, C. et al. Diversidade genética e fenotípica no gênero *Ectatomma*. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R.M.; SERRÃO, J.E.; MARIANO, C.S.F. & MAJER, J.D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015b.

R Development Core Team. 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available: <http://www.r-project.org>.

REBER, A.; MEUNIER, J.; CHAPUISAT, M. Flexible colony-founding strategies in a socially polymorphic ant. **Animal Behaviour**, v. 79, n. 2, p. 467–472, 2010.

RODRIGUES, M. S. et al. Multiple queens in founding colonies of the Neotropical ant *Pachycondyla striata* Smith (Formicidae: Ponerinae). **Neotropical Entomology**, v. 40, n. 3, p. 293–299, 2011.

SCHROTH, G. et al. Conservation in tropical landscape mosaics: The case of the cacao landscape of southern Bahia, Brazil. **Biodiversity and Conservation**, v. 20, n. 8, p. 1635–1654, 2011.

SHAW, M.; SEEMAN, O.D. Two new species of *Myrmozercon* (Acari: Laelapidae) from Australian ants (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, v. 2025, p. 43–55, 2009.

SILVA, R. A. DA; KHAUSTOV, A. A.; OLIVEIRA, A. R. New myrmecophilous species of *Petalomium* (Acari: Pygmephoridae: Neopygmephoridae) from Brazil. **Systematic and Applied Acarology**, v. 23, n. 2, p. 296–304, 2018a.

SILVA, V. M. et al. A new species of *Cosmolaelaps* Berlese (Acari: Laelapidae) living in the nest of the ant *Neoponera inversa* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) in Brazil. **Systematic and Applied Acarology**, v. 23, n. 1, p. 13–24, 2018.

SILVA-MELO, A.; GIANNOTTI, E. Nest architecture of *Pachycondyla striata* Fr. Smith, 1858 (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 57, n. 1, p. 17–22, 2010.

SILVESTRE, R. et al. Notas sobre interações competitivas envolvendo formigas poneromorfas. In: DELABIE, J.H.C.; FEITOSA, R. M.; SERRÃO, J. E.; MARIANO, C. S. F.; MAJER, J. D. (org.). **As formigas Poneromorfas do Brasil**. Editus, Ilhéus - BA, Brasil, 477 pp. 2015.

THOMAS, J. A.; SCHÖNRÖGGE, K.; ELMES, G. W. Specializations and host associations of social parasites of ants. In: FELLOWES, M.; HOLLOWAY, G.; ROLFF, J. (Eds.). **Insect Evolutionary Ecology**, 2005. p. 479–518.

VARGAS, R.; RANGEL, O. J. P. Indicadores de qualidade do solo em agroecossistemas. **Revista Brasileira de Gestão Ambiental**, v. 7, n. 1, p. 24–64, 2013.

VASCONCELLOS, A.; SANTANA, G. G.; SOUZA, A. K. Nest spacing and architecture, and swarming of males of *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera, Formicidae) in a remnant of the Atlantic forest in Northeast Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 64, n. 2, p. 357–362, 2004.

VIEIRA, T. A. et al. Sistemas agroflorestais em áreas de agricultores familiares em Igarapé-Açu, Pará: caracterização florística, implantação e manejo. **Acta Amazonica**, v. 37, n. 4, p. 549–558, 2007.

WILD, A. L. Taxonomic revision of the *Pachycondyla apicalis* species complex (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa**, v. 25, n. 834, p. 1–25, 2005.

WILD, A. L. The genus *Pachycondyla* (Hymenoptera: Formicidae) in Paraguay. **Boletín Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay**, v. 14, n. 1–2, p. 1–18, 2002.

WILSON, E. O. **Pheidole in the New World**. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 2003.

WITTE, V. et al. *Allopeas myrmekophilos* (Gastropoda, Pulmonata), the first myrmecophilous mollusc living in colonies of the ponerine army ant *Leptogenys distinguenda* (Formicidae, Ponerinae). **Insectes Sociaux**, v. 49, n. 4, p. 301–305, 2002.

WITTE, V. et al. Symbiont microcosm in an ant society and the diversity of interspecific interactions. **Animal Behaviour**, v. 76, n. 5, p. 1477–1486, 2008.