

Considerações sobre uma série de aranhas miméticas da coleção do Centro de Pesquisas do Cacau (CPDC), Bahia, e de seus possíveis modelos

Considerations about a series of mimetic spiders from the collection *Centro de Pesquisas do Cacau (CPDC)*, Bahia, and their possible models

Jemile Viana Santos^I  | Jacques Hubert Charles Delabie^{II}  |
Antonio Domingos Brescovit^{III}  | Cléa dos Santos Ferreira Mariano^I 

^IUniversidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus, Bahia, Brasil

^{II}Comissão Executiva do Plano da Lavoura Cacaueira. Ilhéus, Bahia, Brasil

^{III}Instituto Butantan. São Paulo, São Paulo, Brasil

Resumo: Mimetismo é um fenômeno no qual uma espécie apresenta características morfológicas derivadas da evolução convergente com outra espécie não relacionada e que lhe confere alguma vantagem seletiva. Estudar animais miméticos e seus modelos pode auxiliar na compreensão das relações ecológicas e evolutivas em uma comunidade complexa. Relacionamos aranhas miméticas de formigas com seus possíveis modelos. Definimos similaridade mímico x modelo a partir de comparações baseadas em critérios morfológicos. Analisamos 104 aranhas miméticas (11 gêneros, quatro famílias). As formigas-modelo mais frequentes são Ponerinae, predadoras agressivas comuns que exploram todos os estratos de florestas e agroflorestas. Formigas-modelo do gênero *Pseudomyrmex* apresentam características similares; as demais (*Cephalotes*, *Camponotus*, *Crematogaster* e *Dolichoderus*) são tolerantes a outros animais próximos ao formigueiro; além de *Eciton*, que são predadoras nômades, agressivas e populosas. As características mais frequentemente imitadas pelo mimético são constrições, padrões de cor, pelos distribuídos no cefalotórax e alongamento do corpo, que confundem o observador com os três tagmas da formiga-modelo. Raramente há sobreposição exata entre os detalhes morfológicos do modelo e do mimético. A morfologia dessas aranhas sugere mais as feições de um gênero/grupo de formigas do que uma única espécie-modelo.

Palavras-chave: Mimetismo. Mirmecomorfia. Adaptação. Araneae. Formicidae.

Abstract: Mimicry is a phenomenon in which one species exhibits morphological characteristics that convergently resemble an unrelated species with a selective advantage. Studying mimetic animals and their models can help in understanding the ecological and evolutionary relationships in a complex community. We compared spiders mimetic of ants with their probable models. The similarity between mimetic species and model ants was defined based on morphological criteria. We analyzed 104 mimetic spiders (11 genera in four families). The commonest model ants belong to the Ponerinae subfamily, which are aggressive predatory ants that actively exploit all strata of forests and agroforests. Model ants of the genus *Pseudomyrmex* show similar characteristics. The others belong to the genera *Cephalotes*, *Camponotus*, *Crematogaster* or *Dolichoderus* that tolerate other animals in the surroundings of their nest, and the army ants *Eciton*, nomadic, aggressive and populous. The most frequently imitated features are constrictions, color patterns or hairs on cephalothorax, and body elongation, which confuse the observer with the three tagma of the model ant. There is rarely an exact overlap between the morphological details of the model and the mimetic. The morphology of myrmecophilous spiders suggests more the features of a genus/group of ants than a single model species.

Keywords: Mimicry. Myrmecomorphy. Adaptation. Araneae. Formicidae.

SANTOS, J. V., J. H. C. DELABIE, A. D. BRESCOVIT & C. S. F. MARIANO, 2020. Considerações sobre uma série de aranhas miméticas da coleção do Centro de Pesquisas do Cacau (CPDC), Bahia, e de seus possíveis modelos. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais** 15(1): 83-99. DOI: <http://doi.org/10.46357/bcnaturais.v15i1.294>.

Autora para correspondência: Cléa dos Santos Ferreira Mariano. Universidade Estadual de Santa Cruz. Programa de Pós-Graduação em Zoologia. Laboratório de Artrópodos Sociais. Rodovia Jorge Amado, km 16 – Salobrinho. Ilhéus, BA, Brasil. CEP 45662-900 (camponotu@hotmail.com).

Recebido em 16/03/2020

Aprovado em 02/04/2020

Responsabilidade editorial: Rony Peterson Santos Almeida



INTRODUÇÃO

O mimetismo pode ser definido como um fenômeno no qual uma espécie obtém vantagens seletivas em decorrência da confusão causada pela aquisição de características morfológicas, comportamentais ou químicas (ou ainda uma combinação dessas características), que evoluíram apenas para que ela se assemelhe a outra espécie não aparentada (Mclver & Stonedahl, 1993; Uma *et al.*, 2013). Existem três tipos principais de mimetismo: 1) mimetismo agressivo, quando o mímico atrai uma presa por meio do modelo que imita (Quicke, 2017) – em geral, muitos predadores exibem morfologia e comportamento crípticos para evitar que sejam detectados; 2) mimetismo batesiano, onde uma espécie palatável (mímico) imita uma espécie impalatável (o modelo), de modo que o predador eventual é enganado e evita a captura do organismo mimético por incapacidade a discriminar o mímico do modelo (Edmunds, 2000); 3) mimetismo mülleriano, descrito como a seleção de sinais de impalatibilidade ou agressividade entre membros de um grupo de espécies que dividem os mesmos predadores para seu benefício mútuo (revisão em Quicke, 2017) – diversos organismos, desde plantas (*Asteraceae: Xanthium strumarium* L.), artrópodes (aranhas das famílias Salticidae, Corinnidae e Araneidae) e vertebrados (aves da família Dicruridae), se beneficiam desse tipo de semelhança adaptativa (Cushing, 1997; Quicke, 2017).

As formigas são animais abundantes e presentes em quase todos os ambientes. Podem ser agressivas, capazes de reagir rapidamente a um ataque através do recrutamento; algumas são impalatáveis (as Dolichoderinae, por exemplo), sendo, por isso, frequentemente evitadas por predadores generalistas (Silva *et al.*, 2016). Estes insetos têm sua morfologia copiada por numerosos organismos, e esse tipo específico de mimetismo é denominado de mirmecomorfia (Hölldobler & Wilson, 1990; Cushing, 1997). Ao se parecer com uma formiga, o organismo mimético obtém diversas vantagens, como evitar um ataque ao confundir o predador; passar despercebido, uma vez que pode se misturar às formigas nas trilhas de forrageamento ou até mesmo pode penetrar no

formigueiro, onde pode se alimentar de imaturos (Silva *et al.*, 2016). Segundo Mclver & Stonedahl (1993), existem mais de 2.000 espécies de artrópodes que utilizam as formigas como modelos miméticos, sendo que centenas dessas espécies mirmecomorfas correspondem no mínimo a 200 gêneros de aranhas e insetos.

Apesar de muitos dos organismos mirmecomorfos copiarem a morfologia de operárias adultas, é também possível encontrar casos que mimetizam larvas de *Eciton* Latreille, 1804, tais como ácaros do gênero *Perperipes* Cross, 1965 (Acari: Pyemotidae); e aquelas que copiam a morfologia de pupas de *Camponotus* Mayr, 1861, como as larvas de moscas do gênero *Microdon* Meigen, 1803 (Diptera: Syrphidae) (ver Mclver & Stonedahl, 1993).

Os organismos mirmecomorfos geralmente reproduzem padrões de cor, textura da cutícula, forma, tamanho, além de algumas características comportamentais e químicas das formigas (Mclver & Stonedahl, 1993). Aranhas utilizam o mimetismo e a camuflagem para serem mais eficientes na captura de suas presas, o que pode incluir formigas, e também para evitarem a sua própria predação. Entre esses mecanismos, a mirmecomorfia é um dos mais poderosos (Théry & Casas, 2009). Pelo menos nove famílias de aranhas apresentam espécies mirmecomorfas, incluindo Corinnidae, Gnaphosidae, Lycosidae e Salticidae, entre outras (Mclver & Stonedahl, 1993; Cushing, 2012). Como diferenças morfológicas mais evidentes entre Araneae e Formicidae, podemos destacar a tagmose, número de pernas, presença/ausência de antenas (as formigas, como os demais Hymenoptera, possuem antenas geniculadas características), pecíolo (segmento abdominal II, exclusivo das formigas), além de características químicas, como hidrocarbonetos cuticulares (Ruppert *et al.*, 2005). Para driblar essas diferenças, as aranhas mimetizam caracteres morfológicos, comportamentais e químicos de formigas (Sherratt, 2017; Uma *et al.*, 2013). Podemos apontar nas aranhas miméticas o alargamento das quelíceras ou outras adaptações, como a forma, a posição e o movimento assumido dos pedipalpos e do

primeiro par de pernas que, às vezes, imitam os de uma antena de formiga, além do alongamento do segundo par de pernas, que é movido como se fosse uma antena (Cushing, 2012). Formigas e aranhas costumam reagir de forma muito diferente à perturbação e isso pode conferir proteção às aranhas mirmecomorfas: enquanto muitas formigas reagem agressivamente, as aranhas costumam se esconder, evitando a ameaça (Cushing, 1997).

Uma única espécie de aranha é capaz de mimetizar mais de um grupo de formigas: como, por exemplo, *Castianeira rica* Reiskind, 1969 (Corinnidae: Castaneirinae) apresenta um dimorfismo sexual tão marcado que os machos mimetizam operárias dos gêneros *Atta* Fabricius, 1804 ou *Odontomachus* Latreille, 1804; enquanto as fêmeas mimetizam operárias de Ponerinae (Reiskind, 1970). As aranhas também podem alterar seus modelos de imitação de acordo com seu desenvolvimento e sua maturidade, através de mimetismo transformacional (Reiskind, 1970; Jackson & Drummond, 1974).

O estudo das aranhas miméticas de formigas e de seus modelos fornece informações que podem auxiliar

no entendimento das relações ecológicas e evolutivas que sustentam o mimetismo (Cushing, 1997). O objetivo deste estudo é apresentar as aranhas miméticas de formigas da coleção de Formicidae do Laboratório de Mirmecologia do Centro de Pesquisas do Cacau/Comissão Executiva da Lavoura Cacaueira (CEPEC/CEPLAC) – com seus respectivos modelos possíveis, considerando aquelas depositadas nesta coleção.

MATERIAL E MÉTODOS

As aranhas estudadas fazem parte do acervo da Coleção CPDC do Laboratório de Mirmecologia do CEPEC, em Ilhéus, estado da Bahia, Brasil. Elas foram coletadas em diversos municípios do sul da Bahia ou, em raras oportunidades, em outras localidades do Brasil e do Peru (Tabela 1). Alguns indivíduos foram coletados durante pesquisa específica que originou este estudo através de armadilhas de queda ou, manualmente, quando avistadas forrageando. As localidades de coleta estão indicadas na Tabela 1, conforme as informações disponíveis nas etiquetas dos espécimes da coleção.

Tabela 1. Número de espécimes de aranhas por localidade.

(Continua)

Município	Família: Gêneros	Indivíduos por localidade
Belmonte, Bahia (15° 51' 37" S; 38° 52' 45" W)	Corinnidae: <i>Myrmecium</i> sp.	6
Cruz das Almas, Bahia (12° 39' 57" S; 39° 06' 14" W)	Salticidae: <i>Synemosyna</i> sp., <i>Zuniga</i> sp.	7
Ilhéus, Bahia (14° 44' 04" S; 39° 10' 59" W)	Araneidae: <i>Micrathena</i> sp. Corinnidae: <i>Castianeira</i> sp., <i>Myrmecium</i> sp., <i>Myrmecotypus</i> sp., <i>Sphecotypus niger</i> (Perty, 1833) Salticidae: aff <i>Sarinda</i> sp., <i>Synemosyna</i> sp., <i>Zuniga</i> sp. Thomisidae: <i>Bucranium taurifrons</i> (O. Pickard-Cambridge, 1881)	49
Itabuna, Bahia (14° 47' 19" S; 39° 25' 18" W)	Araneidae: <i>Micrathena</i> sp. Corinnidae: <i>Myrmecium</i> sp. Salticidae: <i>Zuniga</i> sp.	6
Nilo Peçanha, Bahia (13° 36' 17" S; 39° 06' 32" W)	Salticidae: <i>Synemosyna</i> sp.	1
Una, Bahia (15° 17' 46" S; 39° 04' 23" W)	Corinnidae: <i>Myrmecium</i> sp., <i>Myrmecotypus</i> sp., Salticidae: <i>Synemosyna</i> sp., <i>Zuniga</i> sp.	23



Tabela 1.

(Conclusão)

Município	Família: Gêneros	Indivíduos por localidade
Mascote, Bahia (15° 40' 00" S; 39° 25' 41" W)	Salticidae: <i>Synemosyna</i> sp. Corinnidae: <i>Myrmecium</i> sp.	2
Linhares, Espírito Santo (19° 03' 04" S; 41° 07' 39" W)	Araneidae: <i>Micrathena</i> sp. Corinnidae: <i>Myrmecotypus</i> sp., <i>Myrmecium</i> sp.	7
Porto Trombetas, Oriximiná, Pará (01° 25' 43" S; 56° 20' 05" W)	Salticidae: <i>Synemosyna</i> sp.	1
Santa Luzia do Itanhy, Sergipe (11° 21' 14" S; 37° 27' 29" W)	Corinnidae: <i>Mazax</i> sp.	1
Madre de Dios (sem localidade), Peru (10° 47' 54" S; 74° 45' 49" W)	Corinnidae: <i>Myrmecotypus</i> sp.	1
Total de municípios: 11		Total de indivíduos: 104

Para a confecção das pranchas, foram capturadas imagens em vista dorsal e lateral dos espécimes aqui apresentados, através do sistema de captura de imagens composto por estereomicroscópio binocular Multifocus Leica DMC2900 + câmera + software Leica Automontage System (LAS) versão 4.4, no Laboratório de Mirmecologia do CEPEC/CEPLAC. As imagens capturadas receberam tratamento através do programa de edição de imagens Photoshop 7.0.1, e a identificação dos espécimes de aranhas foi realizada no Instituto Butantan, em São Paulo, estado de São Paulo, onde parte do material biológico foi depositada.

O reconhecimento do padrão mimético baseou-se na comparação de critérios morfológicos. Cada espécime de aranha presumidamente mimético de uma formiga foi comparado com Formicidae do acervo da CPDC e também com imagens disponíveis no AntWeb (2020), para estudar comparativamente a morfologia. Os espécimes de aranhas que mimetizam cada gênero de formiga foram quantificados. Quando necessária, a ocorrência das formigas-modelo foi verificada nas localidades onde o mimético foi capturado, com o auxílio de AntMaps (2020).

RESULTADOS

Analisamos um total de 104 espécimes de aranhas miméticas de formigas, referentes a quatro famílias

e 11 gêneros, aqui indicados: *Micrathena* Sundevall, 1833 (Araneidae Clerck, 1757); *Castianeira* Keyserling, 1879; *Mazax* Pickard-Cambridge, 1898; *Myrmecium* Latreille, 1824; *Myrmecotypus* Pickard-Cambridge, 1894; *Sphecotypus* Pickard-Cambridge, 1895 (Corinnidae Karsch, 1880); aff. *Sarinda* Peckham & Peckham, 1892; aff. *Simprulla* Simon, 1901; *Synemosyna* Hentz, 1846; *Zuniga* Peckham & Peckham, 1892 (Salticidae Blackwall, 1841); e *Bucranium* Pickard-Cambridge, 1881 (Thomisidae Sundevall, 1833) (Tabela 2).

Para determinação do modelo mimético exibido pelas aranhas, definimos caracteres morfológicos presentes nas formigas frequentemente copiados pelas aranhas, tais como alongamento do corpo, estrutura do pedicelo, variação no formato do abdômen (Cushing, 2012) e, em seguida, comparamos com aqueles caracteres observados nas aranhas. Essas observações estão apresentadas na Tabela 3.

As formigas utilizadas como modelo mimético pelas aranhas estudadas correspondem aos gêneros *Camponotus*; *Cephalotes* Latreille, 1802; *Crematogaster* Lund, 1831; *Dolichoderus* Lund, 1831; *Eciton*; *Neoponera* Emery, 1901 e *Pseudomyrmex* Lund, 1831 (Figuras 1-8). Entre esses, o modelo mais comum corresponde claramente a operárias do gênero *Neoponera*, Ponerinae Lepeletier de Saint-Fargeau, 1835 (Figuras 6 e 7).



Tabela 2. Relação entre gêneros de aranhas e seus modelos miméticos.

Família (aranhas)	Gênero (aranhas)	Possível modelo mimético (formigas)	Total de espécimes examinados (aranhas)	Porcentagem de espécimes (aranhas - %)
Araneidae Corinnidae: Castaneirinae	<i>Micrathena</i> sp.	<i>Cephalotes</i>	7	100
	<i>Castianera</i> sp.	<i>Neoponera</i>	1	100
	<i>Mazax</i> sp.	<i>Neoponera</i>	1	100
	<i>Myrmecium</i> sp.1	<i>Dolichoderus</i>	10	23,3
	<i>Myrmecium</i> sp.2	<i>Crematogaster</i>	3	7,0
	<i>Myrmecium</i> sp.3	<i>Eciton</i>	30	69,8
	<i>Myrmecotypus</i> sp.1	<i>Camponotus</i>	2	28,6
	<i>Myrmecotypus</i> sp.2	<i>Neoponera</i>	5	71,4
	<i>Sphecotypus niger</i>	<i>Neoponera</i>	5	100
Salticidae: Synemosyninae	aff. <i>Sarinda</i> sp.	<i>Crematogaster</i>	1	100
	aff. <i>Simprulla</i> sp.	<i>Camponotus</i>	1	100
	<i>Synemosyna</i> spp.	<i>Pseudomyrmex</i>	12	100
	<i>Zuniga</i> sp.1	<i>Camponotus</i>	11	44
	<i>Zuniga</i> sp.2	<i>Neoponera</i>	14	56
Thomisidae: Apanthochilinae	<i>Bucranium taurifrons</i>	<i>Cephalotes</i>	1	100

Tabela 3. Características das formigas imitadas por aranhas.

Caractere da formiga	Caractere imitado pela aranha	Gênero de aranha que apresenta o caractere
Pecíolo ou Pecíolo + pós-pecíolo	Alongamento do pedicelo	<i>Myrmecium</i> sp.3, <i>Myrmecotypus</i> sp.2, <i>Synemosynia</i> sp.1 e sp. 3
	Coloração contrastante que delinea uma "constricção" no abdômen	<i>Synemosynia</i> sp.2, <i>Zuniga</i> sp.1
	Espinho na porção dorsal anterior do abdômen	<i>Mazax</i> sp.
	Constricção no abdômen	<i>S. niger</i> , <i>Zuniga</i> sp. 1, <i>Synemosynia</i> sp.1 e sp.3
	Constricção no cefalotórax (mimetismo reverso)	<i>Micrathena</i> sp.
Cabeça + alitrongo	Constricção no cefalotórax	<i>Myrmecium</i> sp.2, aff. <i>Sarinda</i> sp., <i>Myrmecium</i> sp.1, <i>Myrmecium</i> sp.3, <i>Myrmecotypus</i> sp.2
	Revestimento contrastante que delinea uma "separação" no cefalotórax	aff. <i>Sarinda</i> sp., <i>Synemosynia</i> sp.3 e sp.4
	Abdômen alargado em relação à região cefálica (mimetismo reverso)	<i>Micrathena</i> sp.
Formas do corpo	Estreitamento do corpo	Todos (marcante em <i>Synemosynia</i> spp. e discreto em <i>Bucranium taurifrons</i>)
	Alongamento do corpo	Todos (marcante em <i>Synemosynia</i> spp.)
Formas do corpo	Abdômen em formato triangular ou de "coração"	<i>Myrmecium</i> sp.2, aff. <i>Sarinda</i> sp.
	Abdômen arredondado	<i>Myrmecium</i> sp.1, <i>B. taurifrons</i>
	Abdômen alongado e cefalotórax robusto	<i>Myrmecotypus</i> sp.2, <i>S. niger</i> , <i>Zuniga</i> sp.2, <i>Castianeira</i> sp., <i>Mazax</i> sp.
	Pubescência prateada disposta por todo o corpo	<i>Myrmecotypus</i> sp.2, <i>S. niger</i>
	Espinhos	<i>B. taurifrons</i> , <i>Micrathena</i> sp.



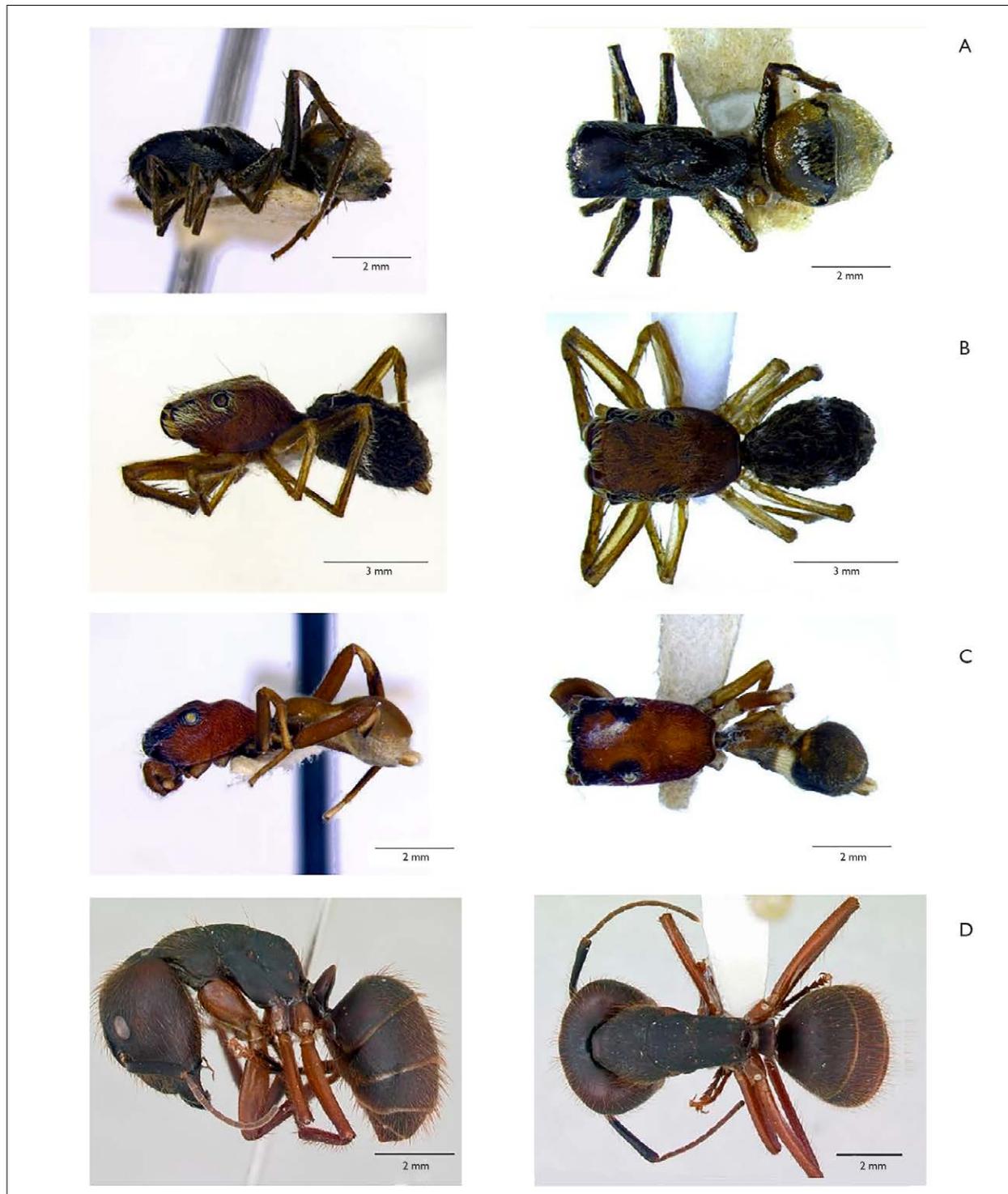


Figura 1. Aranhas Corinnidae: *Myrmecotypus* sp.1 (A) Salticidae: aff. *Simprulla* sp. (B) e *Zuniga* sp.1 (C). Modelo *Camponotus* – representada por *Camponotus rufipes* Fabricius, 1775 (D) (April Nobile, CASENT0173444 de AntWeb, 2020) (à esquerda: vista lateral; à direita: vista dorsal).

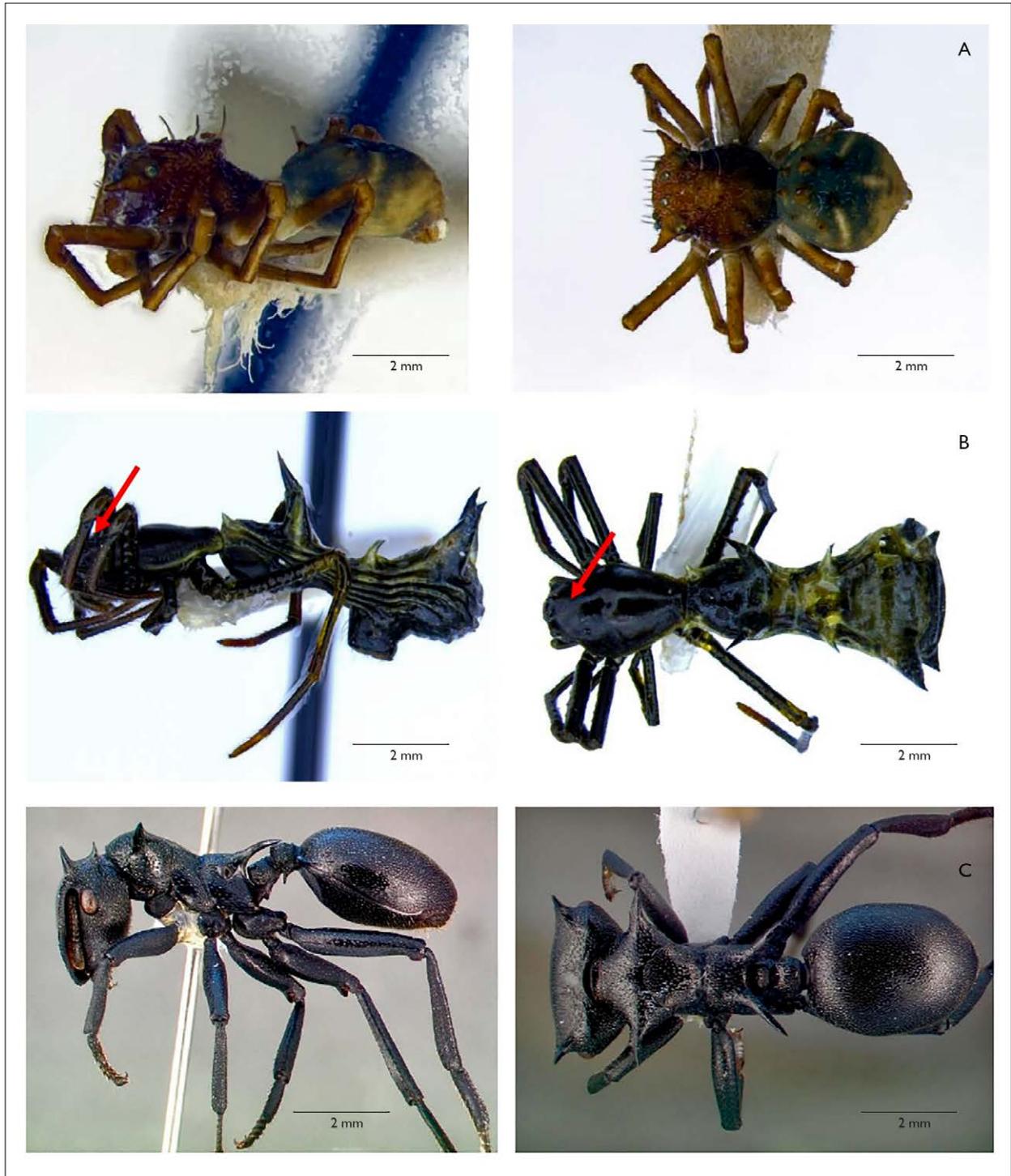


Figura 2. Aranhas Thomisidae: *Buccranium taurifrons* (A), Araneidae: *Micrathena* sp. (B) – a seta indica a região cefálica. Modelo Myrmicinae: *Cephalotes* – representada por *Cephalotes atratus* (Linnaeus, 1758) (C) (April Nobile, CASENT0010675 de AntWeb, 2020) (à esquerda: vista lateral; à direita: vista dorsal).



Figura 3. Aranhas Corinnidae: *Myrmecium* sp.2 (A), aff. *Sarinda* sp. (B). Modelo *Crematogaster* – representada por *Crematogaster limata* Smith, 1858 (C) (Zach Lieberman, CASENT0914571 de AntWeb, 2020) (à esquerda: vista lateral; à direita: vista dorsal).

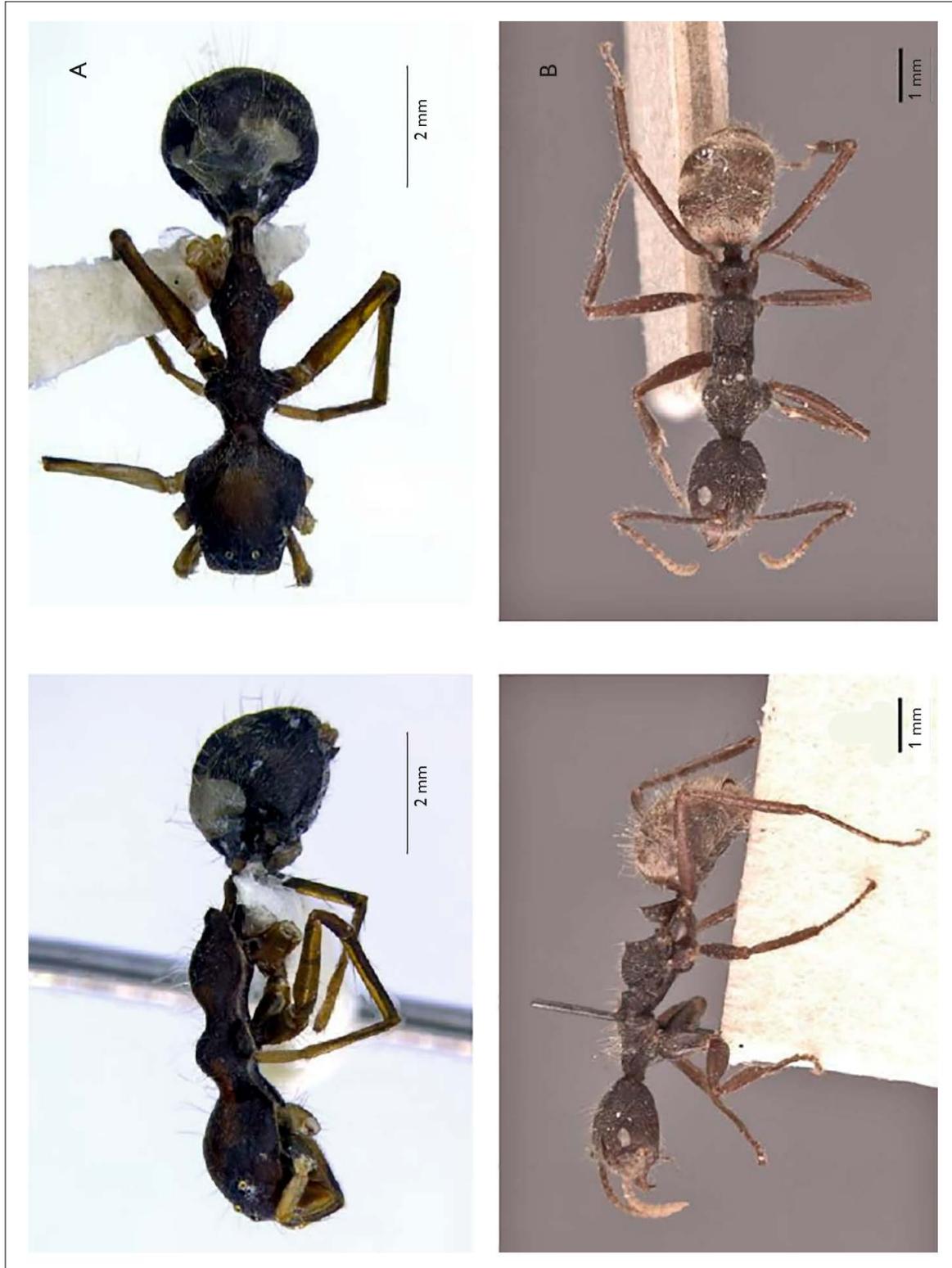


Figura 4. Aranhas Corinnidae: *Myrmecium* sp.1 (A) Modelo Dolichocheilinae: *Dolichocheilus* – representada por *Dolichocheilus bidens* (Linnaeus, 1758) (B) (Alexandra Westrich, FMNH-IIN50000045058 de AntWeb, 2020) (à esquerda: vista lateral; à direita: vista dorsal).

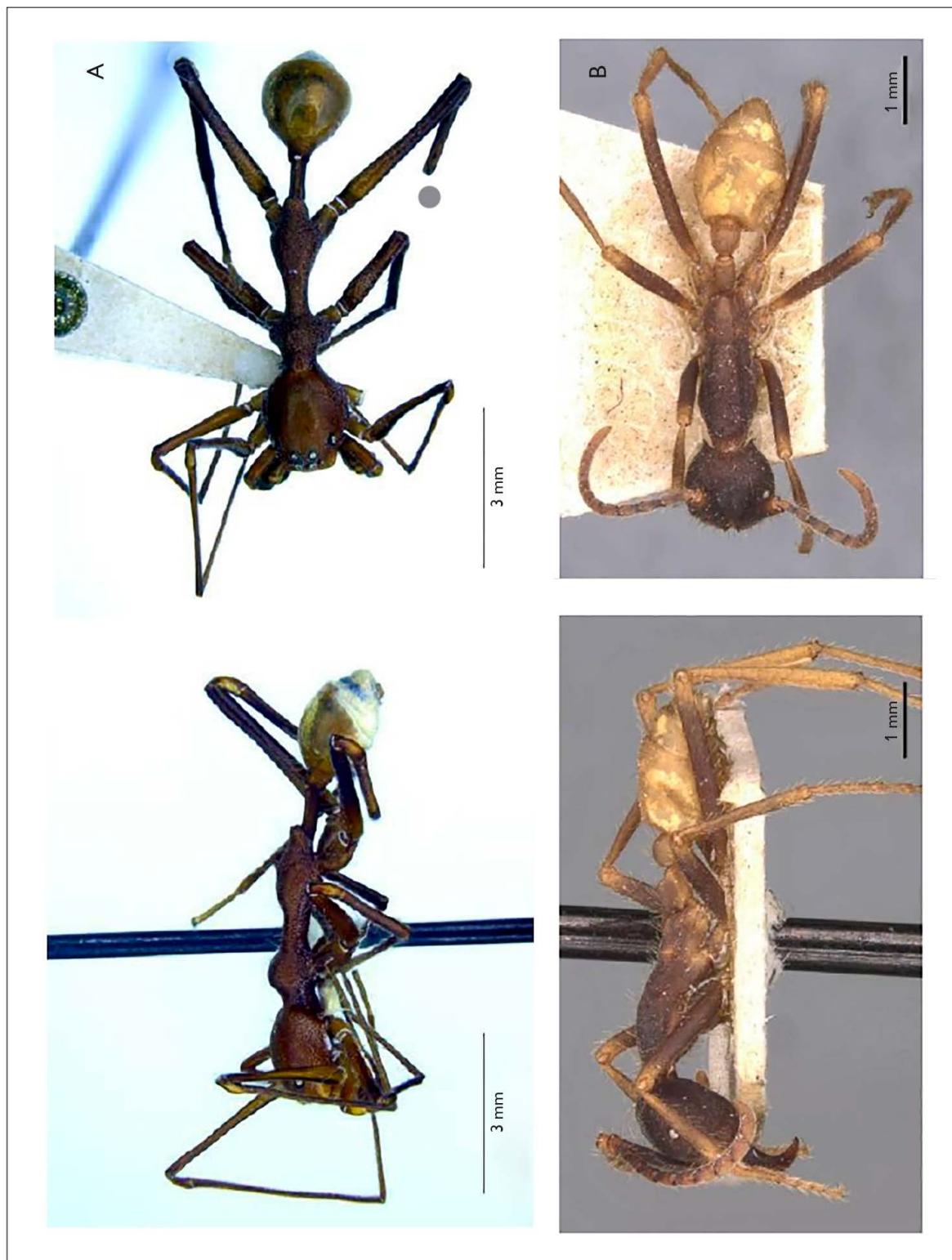


Figura 5. Aranhas Corinnidae: *Myrmecium* sp. 3 (A). Modelo Dorylinae: *Eciton* – representada por *Eciton burckelii* (Westwood, 1842) (B) (Will Ericson, CASENTO905936 de AntWeb, 2020) (à esquerda: vista lateral; à direita: vista dorsal).

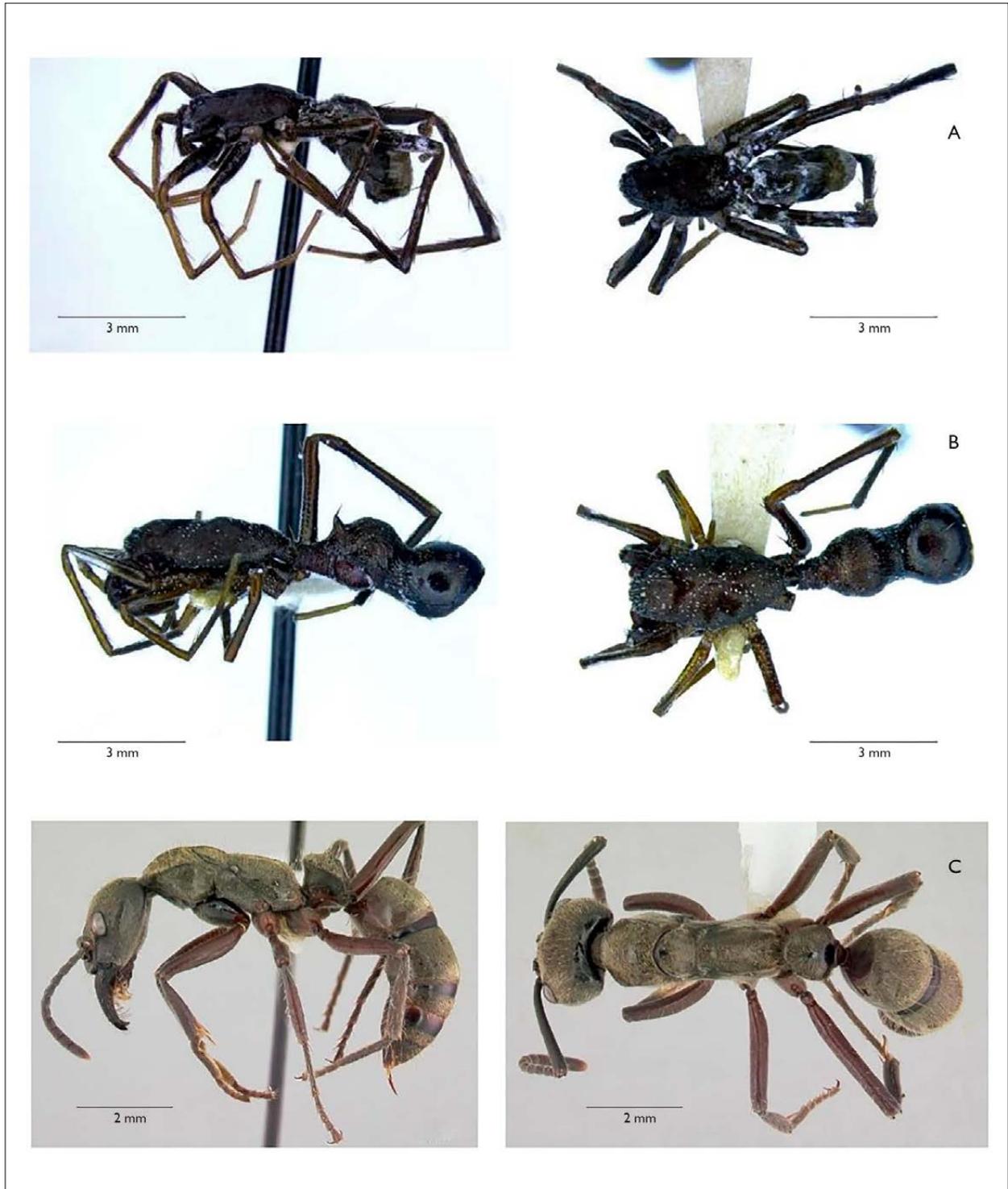


Figura 6. Aranhas Corinnidae: *Castianeira* sp. (A), *Mazax* sp. (B). Modelo *Neoponera* – representada por *Neoponera villosa* (Fabricius, 1804) (C) (April Nobile, CASENT0178188 de AntWeb, 2020) (à esquerda: vista lateral; à direita: vista dorsal).

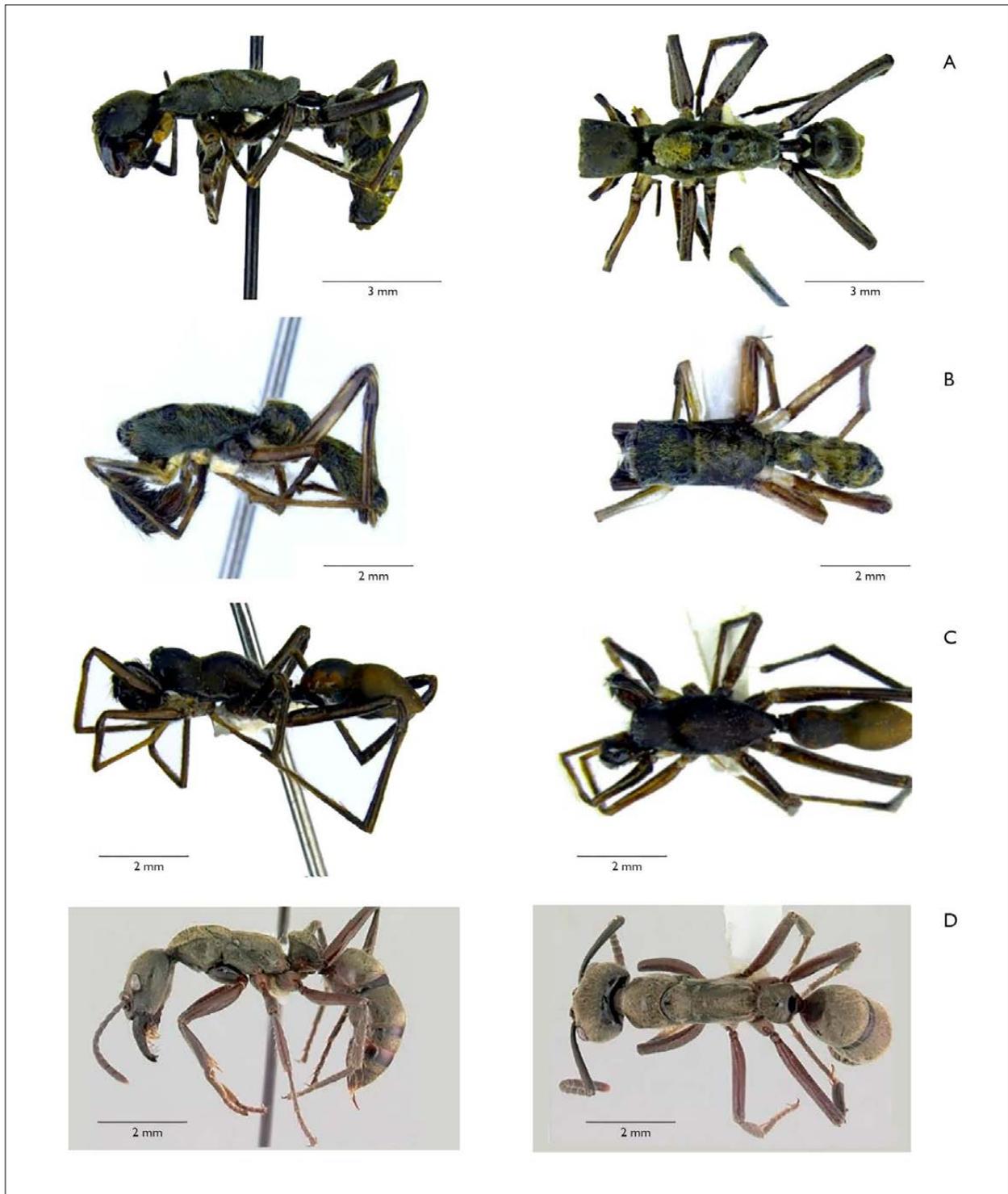


Figura 7. Aranhas Corinnidae: *Myrmecotypus* sp.2 (A), *Sphecotypus niger* (B), Salticidae: *Zuniga* sp.2 (C). Modelo Ponerinae: *Neoponera* – representada por *Neoponera villosa* (D) (April Nobile, CASENT0178188 de AntWeb, 2020) (à esquerda: vista lateral; à direita: vista dorsal).

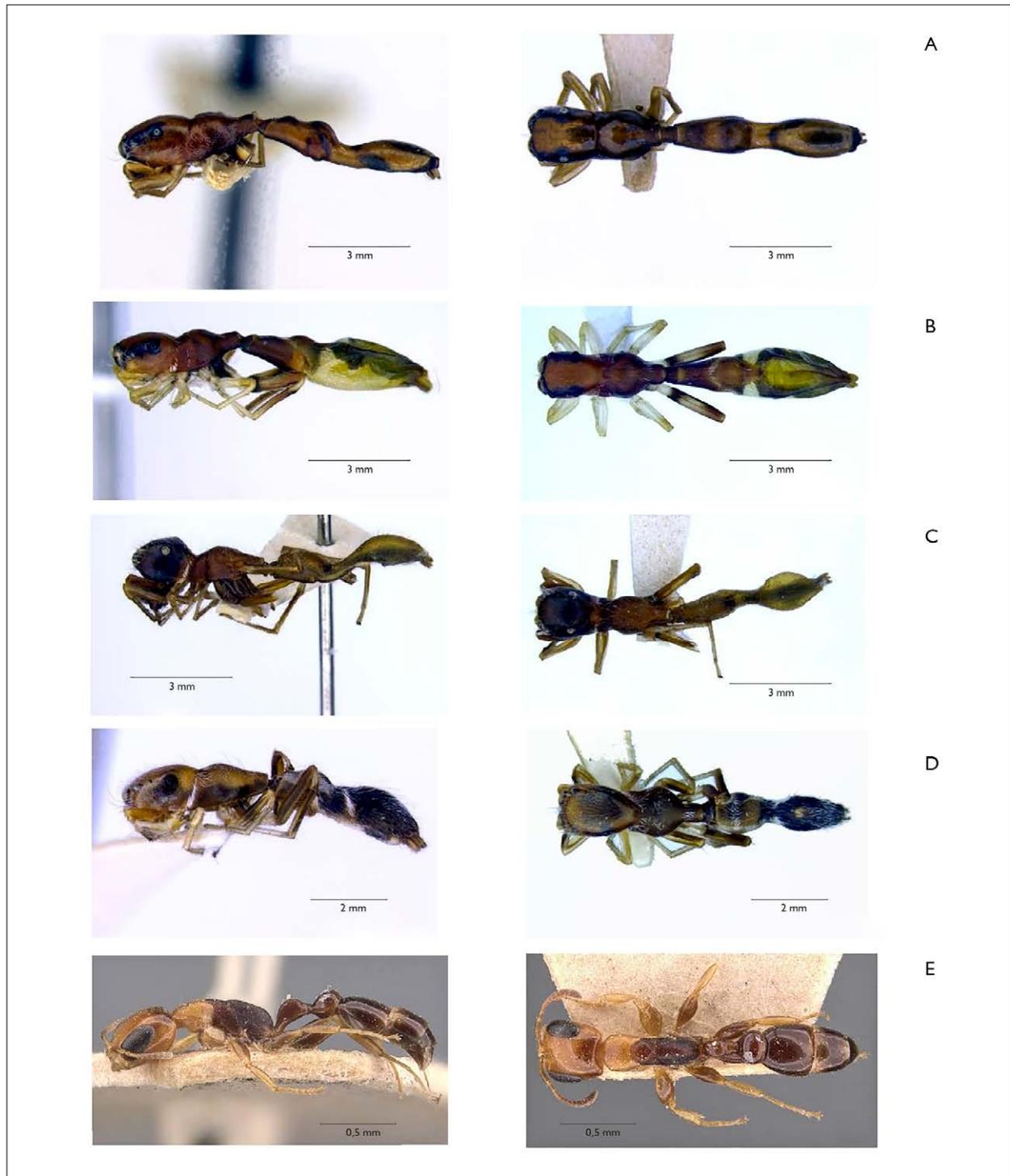


Figura 8. Aranhas Salticidae: *Synemosynia* sp.1 (A), *Synemosynia* sp.2 (B), *Synemosynia* sp.3 (C) e *Synemosynia* sp.4 (D). Modelo Pseudomyrmecinae: *Pseudomyrmex* – representada por *Pseudomyrmex rochai* (E) (Will Ericson, CASENT0907553 de AntWeb, 2020) (à esquerda: vista lateral; à direita: vista dorsal).

Espécies de *Camponotus* são mimetizadas por aranhas dos gêneros *Myrmecotypus*, aff. *Simprulla* e *Zuniga* (Figura 1). *Cephalotes* são mimetizadas por aranhas pertencentes aos gêneros *Micrathena* e *Bucranium* (Figura 2); enquanto *Crematogaster* spp. são mimetizadas por aranhas dos gêneros *Myrmecium* e aff. *Sarinda* (Figura 3). As formigas dos gêneros *Dolichoderus* e *Eciton* são mimetizadas por *Myrmecium* (Figuras 4 e 5), enquanto *Pseudomyrmex* é mimetizado por *Synemosyna* (Figura 8) (Tabela 2).

DISCUSSÃO

Relacionamos os modelos miméticos às subfamílias Dolichoderinae, Dorylinae, Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae e Pseudomyrmecinae. Ponerinae é cosmopolita, mas é mais abundante nas regiões tropicais (Wilson & Hölldobler, 2005). Possui a quarta maior diversidade entre as formigas – 1.253 das 13.676 espécies válidas, de acordo com Bolton (2020) – e agrupa, em sua maioria, formigas predadoras generalistas (Lattke, 2015). Além disso, essas formigas exploram diversos estratos vegetais e realizam o forrageio solitário na maioria dos casos (Lattke, 2015), o que possibilita que a aranha mantenha seu disfarce, sem obrigatoriamente manter contato direto com qualquer operária fora da colônia.

O gênero *Neoponera* representa o modelo mimético mais frequente nos gêneros de aranhas aqui estudadas, utilizado por aranhas de cinco dos 11 gêneros, o que corresponde a 45,4% do material biológico estudado (Figuras 6 e 7). Este gênero de formigas tem uma morfologia que pode ser identificada como o “padrão Ponerinae”, que consiste na fusão do quarto segmento abdominal (Bolton, 2003) e que as aranhas miméticas reproduzem por uma constricção do cefalotórax, sem, no entanto, que exista uma única espécie-modelo óbvia. Esse modelo mimético é extremamente frequente entre as aranhas estudadas e é seguido aqui por aranhas dos gêneros *Myrmecotypus*, *Sphecotypus*, *Zuniga*, *Castianeira* e *Mazax*. Essas aranhas apresentam um mimetismo que qualificamos como “difuso” (“*inacurrate myrmecomorphy*”, segundo a expressão de

Pekár *et al.*, 2011), onde o organismo mimético se assemelha superficialmente, mas sem realmente parecer a um ou a vários modelos possíveis, com características que se assemelham a Ponerinae, mas sem permitir uma atribuição clara a um único modelo de gênero (Figuras 6 e 7).

Castianeira sp. e *Mazax* sp., ambas da família Corinnidae, possuem um padrão de forma e cor semelhantes, que resulta em uma morfologia difusa, correspondente ao padrão ora indicado. Em oposição a isso, *Zuniga* sp.2, *Myrmecotypus* sp.2 e *Sphecotypus niger* possuem padrão de forma, cor e pelos na região dorsal bastante semelhante ao encontrado no gênero *Neoponera*, em particular nas espécies *N. inversa* (Smith, 1858), *N. bactorica* (Fernandes, Oliveira & Delabie, 2014) e *N. villosa* (Fabricius, 1804), todas abundantes no local de captura das aranhas (Fernandes *et al.*, 2014) (Figura 7). O gênero *Myrmecotypus* é frequentemente associado às formigas do gênero *Camponotus* (Reiskind, 1970). Porém, os exemplares analisados aqui sugerem mais uma associação com Ponerinae devido a caracteres como o alongamento do abdômen e a pubescência metálica disposta em todo o corpo, comumente observados em algumas espécies de formigas do gênero *Neoponera*.

As formigas dos gêneros *Camponotus* (Yamamoto & Del-Claro, 2008), *Cephalotes* (Powell, 2008), *Crematogaster* (Longino, 2003), *Dolichoderus* (Johnson, 1989) e *Pseudomyrmex* (Dejean *et al.*, 2014) (Formicinae, Myrmicinae, Dolichoderinae e Pseudomyrmecinae, respectivamente) são majoritariamente arborícolas, mas podem ocasionalmente também ocorrer em outros estratos do ambiente. *Camponotus* e *Crematogaster* têm distribuição mundial com diversidade e abundância elevadas na região neotropical, enquanto *Pseudomyrmex* e *Cephalotes* são gêneros restritos às Américas (AntWeb, 2020). Com exceção de *Pseudomyrmex*, todos esses grupos reúnem formigas com colônias numerosas e não agressivas. Já *Camponotus* (Yamamoto & Del-Claro, 2008), *Crematogaster* (Longino, 2003) e *Dolichoderus* (Way, 1963) são frequentemente associadas a algum grupo de invertebrados.

Oliveira (1986, 1988) relacionou espécies de formigas dos gêneros *Camponotus*, *Crematogaster*, *Ectatomma*, *Megalomyrmex* e *Neoponera* como potenciais modelos miméticos para as aranhas do gênero *Myrmecium*. Os exemplares desse gênero, aqui analisados, foram relacionados ao gênero *Eciton*. Estas aranhas, que utilizam *Eciton* como modelo de mimetismo, representam 41,3% dos indivíduos aqui estudados. As formigas *Eciton* são nômades, predadoras e com colônias numerosas (Kronauer, 2009). *Eciton* tem distribuição neotropical e, assim como as Ponerinae dos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla*, são muito agressivas e possuem associação com diversos artrópodes que vivem ou permanecem por curtos períodos em seu ninho (Rettenmeyer *et al.*, 2011; Castaño-Menezes *et al.*, 2015). Este gênero possui a maior diversidade conhecida de associações com animais, com pelo menos 557 animais que se beneficiam de sua presença e aproximadamente 300 destes que dependem destas formigas para sobrevivência (Rettenmeyer *et al.*, 2011).

As aranhas que mimetizam *Eciton* podem ser favorecidas pelo comportamento agressivo dessas formigas, pois as correições realizadas por colônias desta espécie facilitam o deslocamento das aranhas em segurança (Rettenmeyer *et al.*, 2011). Essas correições também permitem a estas últimas participarem do forrageio, visto que ambos os grupos de organismos são predadores.

Finalmente, observamos também a ocorrência de mimetismo reverso em *Micrathena* sp. (Araneidae), onde a região posterior do cefalotórax da aranha sugere a região anterior de seu putativo modelo mimético *Cephalotes*, com seus espinhos característicos (Figura 2B). Apesar de *Micrathena* sp. ser uma aranha sedentária e tecelã de teia orbicular, consequentemente não tão ativa quanto aranhas das famílias Corinnidae e Salticidae, é um organismo obviamente tão conspícuo no ambiente onde se fazem presentes também as “formigas tartarugas”, tais como *Cephalotes atratus*, que possuem comportamento

de forrageio lento e estratégia de defesa contra eventuais predadores baseadas na sua “blindagem” e nos seus espinhos ostensíveis. Esse tipo de mimetismo pode ser observado também em outras aranhas, como *Orsima ichneumon* (Simon, 1901), da família Salticidae, que ocorre na Malásia (Reiskind, 1976; World Spider Catalog, 2020). Esta espécie possui o abdômen modificado, assemelhando-se à região cefálica de uma formiga. Lepidópteros das famílias Lycaenidae e Riodinidae também exibem mimetismo reverso, com falsas cabeças, estreitamento que lembra antenas e falsos olhos. Esses padrões sugerem que a região oral do mímico seja exatamente do lado oposto do corpo (Quicke, 2017).

As características miméticas mais frequentes observadas nas aranhas estudadas aqui são alongamento do corpo, constrições e padrões de coloração ou de pelos em regiões específicas do cefalotórax. A Figura 3 mostra aff. *Sarinda* sp., que possui constrições e pelos que sugerem ao observador a subdivisão do corpo em três tagmas (cabeça, alitrongo e gáster), sendo o último “pseudo-tagma” cordiforme, tal como o gáster de *Crematogaster*, que foi sugerida como seu modelo. Por sua vez, em *Synemosyna* sp., o alongamento e o estreitamento do corpo são particularmente marcantes, como observado no gênero de formiga *Pseudomyrmex* (Figura 8).

Há evidentes diferenças entre os indivíduos miméticos e seus modelos para o olho humano. Entretanto, o fator que impacta na evolução do mimetismo é a percepção da espécie a ser enganada, ou seja, se o predador identificar uma presa através de padrões de cor e textura, essas características podem se tornar fixadas no animal mimético através da seleção natural (Cuthill, 2014). Um fato não explorado aqui, mas que seria merecedor de futuras investigações, é que as Ponerinae representam o grupo de formigas mais antigo da região de estudo e que ainda existe, com representantes desde o Cretáceo (Wilson & Hölldobler, 2005), o que certamente tem favorecido processos coevolutivos entre diversos grupos de aranhas e seus modelos putativos.

CONCLUSÕES

De forma geral, as formigas utilizadas como modelos miméticos pelas aranhas aqui estudadas são espécies com colônias populosas (salvo *Pseudomyrmex*) e que frequentemente apresentam fauna associada ao formigueiro.

O grupo de formigas mais frequente imitado pelas aranhas miméticas foi aquele representado pelo gênero *Neoponera* (Ponerinae). Talvez porque essas são formigas frequentes nos ambientes amostrados, predadoras (assim como as aranhas), e que exploram ativamente todos os habitats ao seu alcance e se defendem agressivamente. As características miméticas mais frequentes nas aranhas são constrictões e padrões de coloração ou de pelos em regiões específicas do cefalotórax, que induzem à percepção pelo observador de um terceiro tagma similar ao que possuem as formigas (com cabeça, alitrônco e gáster), além do alongamento e estreitamento do corpo.

Mimetizar espécies que possuem associação com outros animais pode ser uma boa oportunidade para a aranha, que tem mais chances de se aproximar das presas ou de circular no território das formigas, sem que elas o identifiquem como predador.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), por financiar a elaboração desse trabalho, e ao Laboratório de Mirmecologia do CEPEC/CEPLAC, por disponibilizar material e equipamentos fundamentais à elaboração desse trabalho. A BC, IM, (UESC); BJB e alunos da Universidade Federal do Vale do São Francisco (UNIVASF); LSB e RQM, do Laboratório de Artrópodes Sociais (LABAS/UESC), pela disponibilização de diversos espécimes. Os autores ADB (grant PQ 303903/2019-8), JHCD (grant CNPq) e CSFM (grant PQ 307859/2018-5) agradecem as bolsas de pesquisa CNPq.

REFERÊNCIAS

ANTMAPS, 2020. Disponível em: <http://antmaps.org/>. Acesso em: 9 janeiro 2020.

ANTWEB, 2020. Disponível em: <http://www.antweb.org>. Acesso em: 9 janeiro 2020.

BOLTON, B., 2003. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute** 71: 1-370.

BOLTON, B., 2020. **AntCat**: an online catalog of the ants of the world. Disponível em: <http://www.antcat.org>. Acesso em: 10 janeiro 2020.

CASTAÑO-MENEZES, G., J. G. PALACIOS-VARGAS & A. F. R. CARMO, 2015. Colêmbolos e outros inquilinos de formigueiros de poneromorfas. In: J. H. C. DELABIE, R. M. FEITOSA, J. E. SERRÃO, C. S. F. MARIANO & J. D. MAJER (Ed.): **As formigas poneromorfas do Brasil**: 389-401. Editus, Ilhéus.

CUSHING, P. E., 1997. Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: a review. **The Florida Entomologist** 80(2): 165-193. DOI: <https://doi.org/10.2307/3495552>.

CUSHING, P. E., 2012. Spider-ant associations: an updates review of Myrmecomorphy, Myrmecophily and Myrmecophagy in spiders. **Psyche** 2012: 151989. DOI: <https://doi.org/10.1155/2012/151989>.

CUTHILL, I. C., 2014. Evolution: the mystery of imperfect mimicry. **Current Biology** 24(9): 364-366. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.04.006>.

DEJEAN, A., N. LABRIÈRE, A. TOUCHARD, F. PETITCLERC & O. ROUX, 2014. Nesting habits shape feeding preferences and predatory behavior in an ant genus. **The Science of Nature** 101(4): 323-330. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1159-1>.

EDMUNDS, M., 2000. Why are there good and poor mimics? **Biological Journal of the Linnean Society** 70(3): 459-466. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb01234.x>.

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

HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON, 1990. **The Ants**: 1-732. Harvard University Press, Cambridge.

JACKSON, J. F. & B. A. DRUMMOND, 1974. A batesian ant-mimicry complex from the Mountain Pine Ridge of British Honduras, with an example of transformational mimicry. **The American Midland Naturalist** 91(1): 248-251. DOI: <https://doi.org/10.2307/2424528>.

JOHNSON, C., 1989. Identification and nesting sites of North American of *Dolichoderus* Lund (Hymenoptera: Formicidae). **Insecta Mundi** 3(1): 1-9.

KRONAUER, D. J. C., 2009. Recent advances in army ant biology (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News** 12: 51-65.



- LATTKE, J. E., 2015. Estado da arte sobre a taxonomia e filogenia de Ponerinae do Brasil. In: J. H. C. DELABIE, R. M. FEITOSA, J. E. SERRÃO, C. S. F. MARIANO & J. D. MAJER (Ed.): **As formigas poneromorfas do Brasil**: 55-73. Editus, Ilhéus.
- LONGINO, J. T., 2003. The *Crematogaster* (Hymenoptera, Formicidae, Myrmicinae) of Costa Rica. **Zootaxa** 151: 1-150. DOI: <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.151.1.1>.
- MCIVER, J. D. & G. STONEDAHL, 1993. Myrmecomorphy: morphological and behavioral mimicry of ants. **Annual Review of Entomology** 38(1): 351-377. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.en.38.010193.002031>.
- OLIVEIRA, P. S., 1986. Ant-mimicry in some spiders from Brazil. **Bulletin de la Société zoologique de France** 111(3-4): 297-311.
- OLIVEIRA, P. S., 1988. Ant-mimicry in some Brazilian salticid and clubionid spiders (Araneae: Salticidae, Clubionidae). **Biological Journal of the Linnean Society** 33: 1-15.
- PEKÁR, S., M. JARAB, L. FROMHAGE & M. E. HERBERSTEIN, 2011. Is the evolution of inaccurate mimicry a result of selection by a suite of predators? A case study using myrmecomorphic spiders. **The American Naturalist** 178(1): 124-34. DOI: <https://doi.org/10.1086/660287>.
- POWELL, S., 2008. Ecological specialization and the evolution of a specialized caste in *Cephalotes* ants. **Functional Ecology** 22(5): 902-911 DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01436.x>.
- QUICKE, D. L. J., 2017. **Mimicry, crypsis, masquerade and other adaptive resemblances**: 1-576. Wiley Blackwell, Hoboken, NJ.
- REISKIND, J., 1976. *Orsima formica*: a Bornean salticid mimicking an insect in reverse. **Bulletin British Arachnological Society** 3(8): 235-236.
- REISKIND, J., 1970. Multiple mimetic forms in an ant-mimicking clubionid spider. **Science** 169(3945): 587-588. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.169.3945.587>.
- RETTENMEYER, C. W., M. E. RETTENMEYER, J. JOSEPH & S. M. BERGHOFF, 2011. The largest animal association centered on one species: the army ant *Eciton burchellii* and its more than 300 associates. **Insectes Sociaux** 58(3): 281-292. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00040-010-0128-8>.
- RUPPERT, E. E., R. S. FOX & R. D. BARNES, 2005. **Zoologia dos invertebrados**: 1-1145. Editora Roca, São Paulo.
- SHERRATT, T. N., 2017. Behavioural ecology: spiders play the imitation game. **Current Biology** 27(19): 1074-1076. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.08.021>.
- SILVA, A. F., Y. C. CARVALHO & S. S. S. BRUGIOLO, 2016. Parece, mas não é: uma aranha disfarçada de formiga no Jardim Botânico da Universidade Federal de Juiz de Fora. **Revista Brasileira de Zociências** 17(2): 39-41.
- THÉRY, M. & J. CASAS, 2009. The multiple disguises of spiders: web colour and decorations, body colour and movement. **Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sciences** 64(1516): 471-480. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0212>.
- UMA, D., C. DURKEE, G. HERZNER & M. WEISS, 2013. Double deception: ant-mimicking spiders elude both visually- and chemically-oriented predators. **PLoS One** 8(11): 79660. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079660>.
- WAY, M. J., 1963. Mutualism between ants and honeydew producing homoptera. **Annual Review of Entomology** 8: 307-344. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.en.08.010163.001515>.
- WILSON, E. O. & B. HÖLLDOBLER, 2005. The rise of the ants: a phylogenetic and ecological explanation. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 102(21): 7411-7414. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0502264102>.
- WORLD SPIDER CATALOG, 2020. **World Spider Catalog**. Version 21.0. Natural History Museum Bern. Disponível em: <http://wsc.nmbe.ch>. Acesso em: 20 Março 2020. DOI: <https://doi.org/10.24436/2>.
- YAMAMOTO, M. & K. DEL-CLARO, 2008. Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1938 (Formicidae: Camponotini) in the Brazilian tropical savanna. **Acta Ethologica** 11: 55-65. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10211-008-0041-6>.

