

Estudo comparativo da fauna de comensais nos formigueiros de três espécies de grande tamanho da mirmecofauna brasileira (Hymenoptera: Formicidae)

Comparative study of the fauna of commensals in the nests of three large species of Brazilian ants (Hymenoptera: Formicidae)

Ivone de Jesus Sena Moreira^I  | Charles Darwin Ferreira Cruz^I  | Anny Kelly Cantanhede Fernandes^I  | Jacques Hubert Charles Delabie^{II}  | Gabriela Castaño-Meneses^{III}  | Cléa dos Santos Ferreira Mariano^I 

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

^{II}Centro de Pesquisas do Cacau. Ilhéus, Bahia, Brasil

^{III}Universidad Nacional Autónoma de México. Querétaro, México

Resumo: O ambiente interno de um formigueiro mantém condições homeostáticas, permitindo a sobrevivência de outros animais, além de a colônia ser um lugar complexo e com um sistema bem estruturado de defesa. Ninhos de formigas se tornam adequados para a sobrevivência e a reprodução de inúmeros organismos, que podem os utilizar apenas como abrigo ou até mesmo se alimentar dos restos das formigas. Os substratos de formigueiros de *Dinoponera lucida*, *Dinoponera gigantea* (Ponerinae) e *Paraponera clavata* (Paraponerinae) foram coletados nos municípios de Belmonte, Bahia, e Caxias, Maranhão. Foram, assim, amostrados três ninhos de *D. lucida*, quatro de *D. gigantea* e um de *P. clavata*. Os animais de maior tamanho foram coletados diretamente no substrato, colocado, em seguida, em funis de Berlese durante sete dias para extração da mesofauna. Nossos dados mostraram que existe maior diversidade de invertebrados associados ao ninho de *P. clavata* do que aos de *D. lucida* e *D. gigantea*, provavelmente por este possuir volume maior e oferecer diversidade maior de locais para reprodução e nidificação de numerosas pequenas espécies animais. Além disso, a população de *P. clavata* é consideravelmente maior do que aquelas de *Dinoponera*, aumentando proporcionalmente a probabilidade de ocorrer interações dentro da colônia.

Palavras-chave: *Dinoponera gigantea*. *Dinoponera lucida*. *Paraponera clavata*. Relações interespecíficas. Nidificação.

Abstract: The internal environment of an ant nest maintains homeostatic conditions that facilitate the survival of other animals, notwithstanding the colony being a complex place with a well-structured defense system. Therefore, ant nests are suitable for the survival and reproduction of numerous organisms that use the nest as a shelter only or feed on the ant's refuse. Substrates of nests of *Dinoponera lucida*, *Dinoponera gigantea* (Ponerinae) and *Paraponera clavata* (Paraponerinae) were collected at Belmonte, state of Bahia, and Caxias, state of Maranhão, Brazil. Three nests of *D. lucida*, four of *D. gigantea* and a single one of *P. clavata* were sampled. The larger specimens were directly collected from the substrate and were then placed in Berlese funnels for seven days in order to extract the mesofauna. Our data showed that there is a higher diversity of invertebrates associated with the *P. clavata* nest than with the *D. lucida* and *D. gigantea* nests, probably because it has a larger volume and offers a greater diversity of breeding and nesting sites for small invertebrate species. In addition, the population of *P. clavata* is considerably larger than of *Dinoponera*, which increases the likelihood of interactions within the colonies.

Keywords: *Dinoponera gigantea*. *Dinoponera lucida*. *Paraponera clavata*. Interspecific relationships. Nidification.

MOREIRA, I. J. S., C. D. F. CRUZ, A. K. C. FERNANDES, J. H. C. DELABIE, G. CASTAÑO-MENESES & C. S. F. MARIANO, 2020. Estudo comparativo da fauna de comensais nos formigueiros de três espécies de grande tamanho da mirmecofauna brasileira (Hymenoptera: Formicidae). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais** 15(2): 377-391. DOI: <http://doi.org/10.46357/bcnaturais.v15i2.303>.
Autora para correspondência: Cléa dos Santos Ferreira Mariano. Universidade Estadual de Santa Cruz. Departamento de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia. Laboratório de Artrópodes Sociais. Rodovia Jorge Amado, km 16 – Salobrinho. Ilhéus, BA, Brasil. CEP 45662-900 (camponotu@hotmail.com).

Recebido em 20/04/2020

Aprovado em 17/07/2020

Responsabilidade editorial: Livia Pires do Prado



INTRODUÇÃO

Estratégias de nidificação são amplamente utilizadas por animais dos mais variados grupos. Os diferentes estratos dos ambientes são explorados por numerosas espécies de formigas, como o dossel [em seus diferentes substratos, como *Anochetus* em epífitas (Feitosa *et al.*, 2012), *Cephalotes* e *Azteca* em galhos ocos e troncos (Corn, 1980; Longino, 1989); *Strumigenys* no solo (Kaufmann *et al.*, 2003); e formigas cultivadoras de fungos no subsolo (Sosa-Calvo *et al.*, 2015)].

O formigueiro é a estrutura que mantém as condições ideais para a sobrevivência da colônia, e a sua arquitetura e complexidade dependem das necessidades de cada espécie (Hölldobler & Wilson, 1990; Sudd & Franks, 1987). As formigas 'gigantes', aquelas cujos espécimes têm tamanho próximo ou superior a 3 cm, nidificam, em geral, no solo, comumente na base de árvores, usando possivelmente o tronco dessas árvores como um escudo contra o escoamento de água durante chuvas fortes (Elahi, 2005). Fazem parte desse grupo espécies dos gêneros *Dinoponera* Roger 1861, *Streblognathus* Mayr 1862 (Ponerinae), *Paraponera* Smith, 1858 (Paraponerinae) e *Dinomyrmex* Ashmead, 1905 (Formicinae), que vivem nas regiões tropicais do planeta.

Os ninhos de formigas oferecem um *habitat* muito estável do ponto de vista da umidade e da temperatura (homeostasia do *habitat*), ideal para que numerosos organismos desenvolvam ali seu ciclo biológico, ou parte do mesmo, e vivam em associação com seu hospedeiro, incluindo simbioses, detritívoros e parasitas (aqui coletivamente denominados 'comensais'), que buscam abrigo, alimento ou um local seguro para ovipositar ou fazer sua metamorfose. Existe uma grande variedade de animais capazes de viver em associação com as formigas em ninhos de poneríneos, tais como moluscos, anelídeos, colêmbolos, besouros e aracnídeos (Hölldobler & Wilson, 1990; Rettenmeyer *et al.*, 2011; Castaño-Meneses *et al.*, 2019; Rocha *et al.*, 2020). Organismos como ácaros também são comuns em formigueiros e

podem se associar estreitamente com formigas legionárias (Berghoff & Franks, 2007; Mendes *et al.*, 2011) ou Ponerinae (Lopes *et al.*, 2015a). Espécies de ácaros do gênero *Oplitis* estão comumente associadas a formigas (Hunter & Farrier, 1976; Lopes *et al.*, 2015a) e, apesar de serem às vezes bem estudados individualmente, essas associações ainda são incipientemente conhecidas no âmbito ecológico ou comportamental (Santos *et al.*, 2018). Estas interações beneficiam pelo menos os ácaros, pois lhes conferem proteção, alimentação ou dispersão durante a fase de dispersão reprodutiva dessas formigas (Lopes *et al.*, 2015b).

Dentro da grande diversidade de formigas no Brasil – 1.491 espécies distribuídas em 13 subfamílias, segundo Boudinot (2015) –, as Ponerinae estão representadas por 15 gêneros e mais de 130 espécies (Lattke, 2015). O gênero *Dinoponera* Roger (1861) é composto por oito espécies válidas que se distribuem exclusivamente na América do Sul (Fourcassié & Oliveira, 2002; Lenhart *et al.*, 2013; Bolton, 2020). As espécies deste gênero são facilmente reconhecidas pelo tamanho corpóreo grande e pela nidificação no solo, com ninhos que exibem diversas câmaras que podem atingir até 2 metros de profundidade (Paiva & Brandão, 1995; Lenhart *et al.*, 2013). *Dinoponera lucida* Emery (1901) é uma espécie ameaçada de extinção (Machado *et al.*, 2005), com ocorrência limitada aos estados da Bahia, do Espírito Santo e de Minas Gerais (Capiolo & Delabie, 2008). *Dinoponera gigantea* Perty (1833) está distribuída na Amazônia brasileira e peruana (Paiva & Brandão, 1995; Lenhart *et al.*, 2013).

Paraponera clavata (Fabricius, 1775), conhecida como 'tocandira' ou 'tocandeira', é a única espécie vivente da subfamília Paraponerinae (Fernandes *et al.*, 2015; Bolton, 2020), com distribuição contínua desde a Nicarágua, na América Central, ao Centro-Sul do Brasil, na América do Sul (Arias-Penna, 2007; Murphy & Breed, 2007). No Brasil, é conhecida por ocorrer nos biomas Cerrado e Mata Amazônica, sendo aparentemente ausente das demais formações vegetais (Fernandes *et al.*, 2015).

As espécies apresentadas aqui compartilham a estratégia de nidificação de ninhos construídos no solo com número de câmaras variáveis, apesar de serem relatados raros casos de nidificação de *P. clavata* em árvores (Breed & Harrison, 1989). O forrageamento é solitário, mas o horário de atividade é conhecido somente para *D. lucida* (Peixoto *et al.*, 2008). Apenas para esta espécie foram descritos organismos inquilinos até o momento. A condição de predadores generalistas que essas formigas possuem não parece limitar a entrada de hospedeiros e nem a utilização dos ninhos por organismos mirmecófilos, como já foi observado nos gêneros *Neoponera* e *Pachycondyla* (LeClerc *et al.*, 1987; Araújo *et al.*, 2019; Castaño-Meneses *et al.*, 2019; Rocha *et al.*, 2020).

Apresentamos, a seguir, observações relativas à fauna de comensais que vivem em formigueiros das espécies de formigas gigantes *D. lucida*, na Mata Atlântica, *D. gigantea* e *Paraponera clavata*, na zona de transição entre Cerrado, Caatinga e Amazônia, no Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

Substratos de colônias completas de *D. lucida* foram coletados no município de Belmonte, estado da Bahia, Brasil, enquanto os de *D. gigantea* e *P. clavata* foram coletados em Caxias, estado do Maranhão, Brasil, nos meses de junho e julho de 2019. A amostragem considerada aqui é representada por três ninhos de *D. lucida*, quatro de *D. gigantea* e um de *P. clavata* (Tabela 1). Para a localização dos ninhos, foram distribuídas iscas

proteicas (sardinha) e de carboidratos (maçã + mel) para atrair as forrageadoras, levando o observador até o ninho. No caso de *D. lucida*, por se tratar de uma espécie protegida, após a coleta do substrato, as formigas foram reinstaladas no local, de acordo com as orientações apontadas por Peixoto *et al.* (2005).

Para a coleta do material biológico correspondendo à fauna associada aos formigueiros, em primeiro lugar, foi efetuada a limpeza em um terreno com raio de 1 metro ao redor da entrada do ninho, retirando todos os obstáculos (pedras, gravetos etc.). Foi cavada uma trincheira com auxílio de um cavador, a 30 cm da entrada do ninho. Esse procedimento permitiu que as câmaras fossem observadas pela lateral. Após a sua abertura, a parede da trincheira foi raspada com o auxílio de uma pá de jardinagem até que fosse possível observar o início da câmara. Nesse ponto, o conteúdo das paredes da câmara (cerca de 1 cm de solo) era delicadamente retirado com a pá e armazenado em frascos previamente preparados para a manutenção da mesofauna viva.

Representações esquemáticas das estruturas dos ninhos das espécies estudadas foram desenhadas com auxílio do programa *SketchBook* (Autodesk, Inc., 2019), a partir de fotografias e desenhos esquemáticos feitos em campo (Figuras 1-3). Os esquemas (Figuras 1A, 2A e 3A) têm o objetivo de ilustrar a distribuição da mesofauna dentro dos formigueiros. A estrutura detalhada dos mesmos será oportunamente objeto de uma futura publicação.

Tabela 1. Coletas do substrato do ninho de três espécies de formigas gigantes realizadas na Bahia e no Maranhão, Brasil. Legenda: EGREB = Estação Experimental Gregório Bondar.

Municípios	Localidades	Coordenadas	Espécies	Número de ninhos
Belmonte, Bahia	Barrolândia, Bahia (EGREB-CEPLAC)	16° 05' S, 39° 12' W	<i>D. lucida</i>	3
Caxias, Maranhão	Ouro, Maranhão	4° 47' S, 43° 20' W	<i>D. gigantea</i>	4
Caxias, Maranhão	Caxias, Maranhão	4° 54' S, 43° 26' W	<i>P. clavata</i>	1

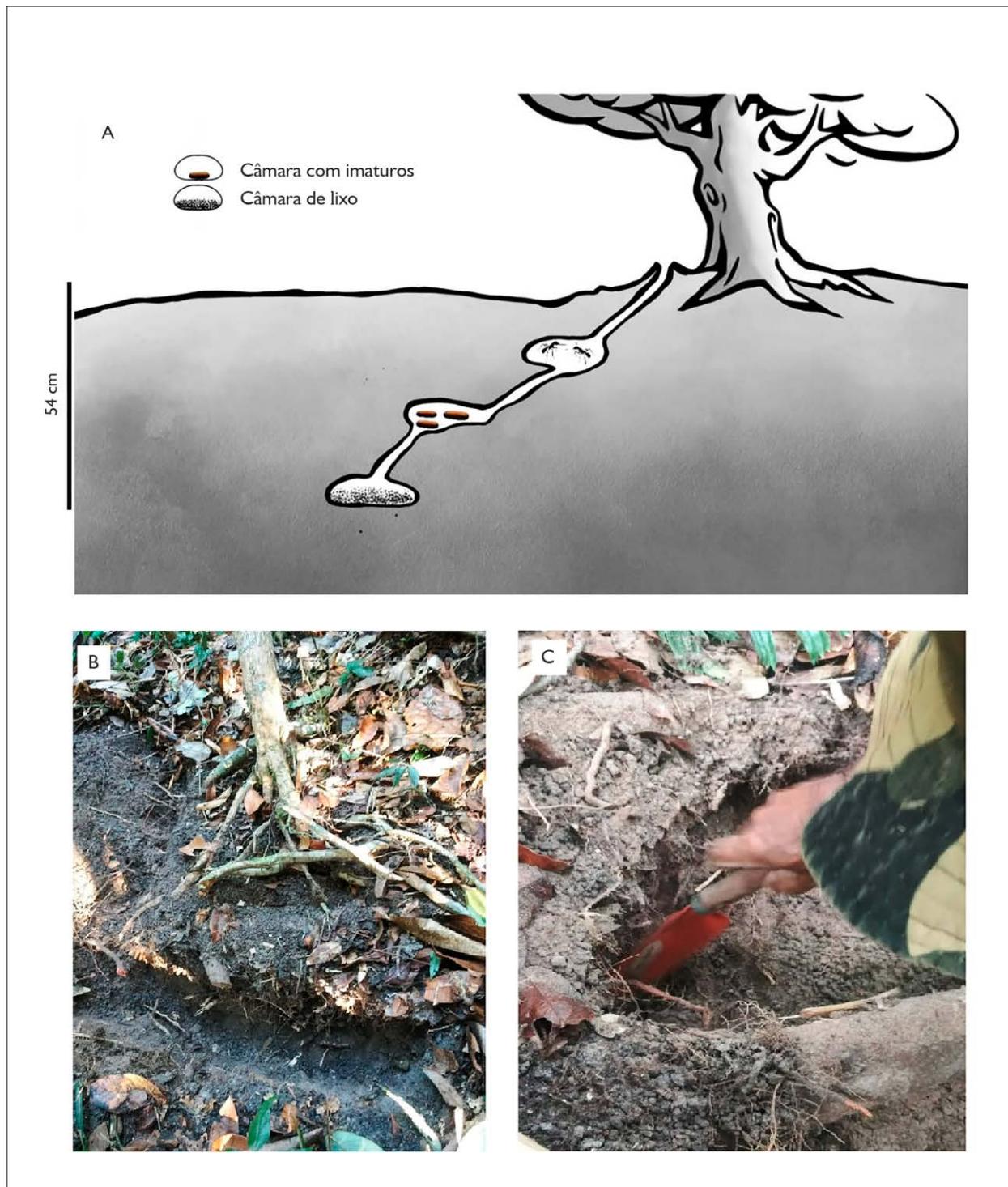


Figura 1. *Dinoponera lucida*: A) estrutura de ninho da espécie, com indicação das câmaras de lixo, dos imaturos e dos adultos, bem como a profundidade máxima da área; B) vista lateral de câmaras dos ninhos; C) vista interna das câmaras. Esquema: Johannes Samuel Ferreira Cruz. Fotos: Ivone de Jesus Sena Moreira (2019).

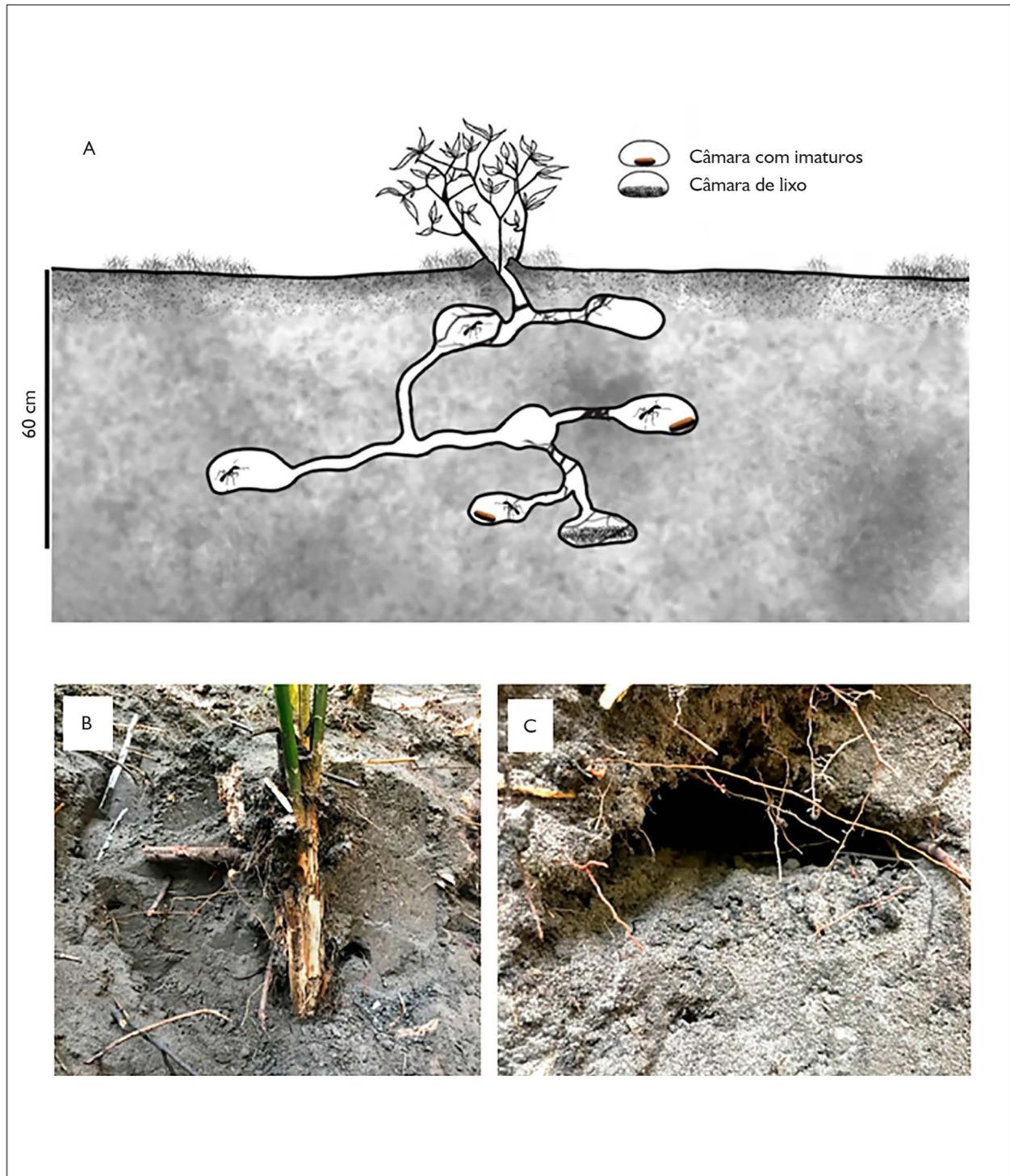


Figura 2. *Dinoponera gigantea*: A) estrutura de ninho da espécie, com indicação das câmaras de lixo, dos imaturos e dos adultos, bem como a profundidade máxima da área; B) vista lateral de câmaras dos ninhos; C) vista interna das câmaras. Esquema: Johannes Samuel Ferreira Cruz. Fotos: Anny Kelly Cantanhede Fernandes (2019).

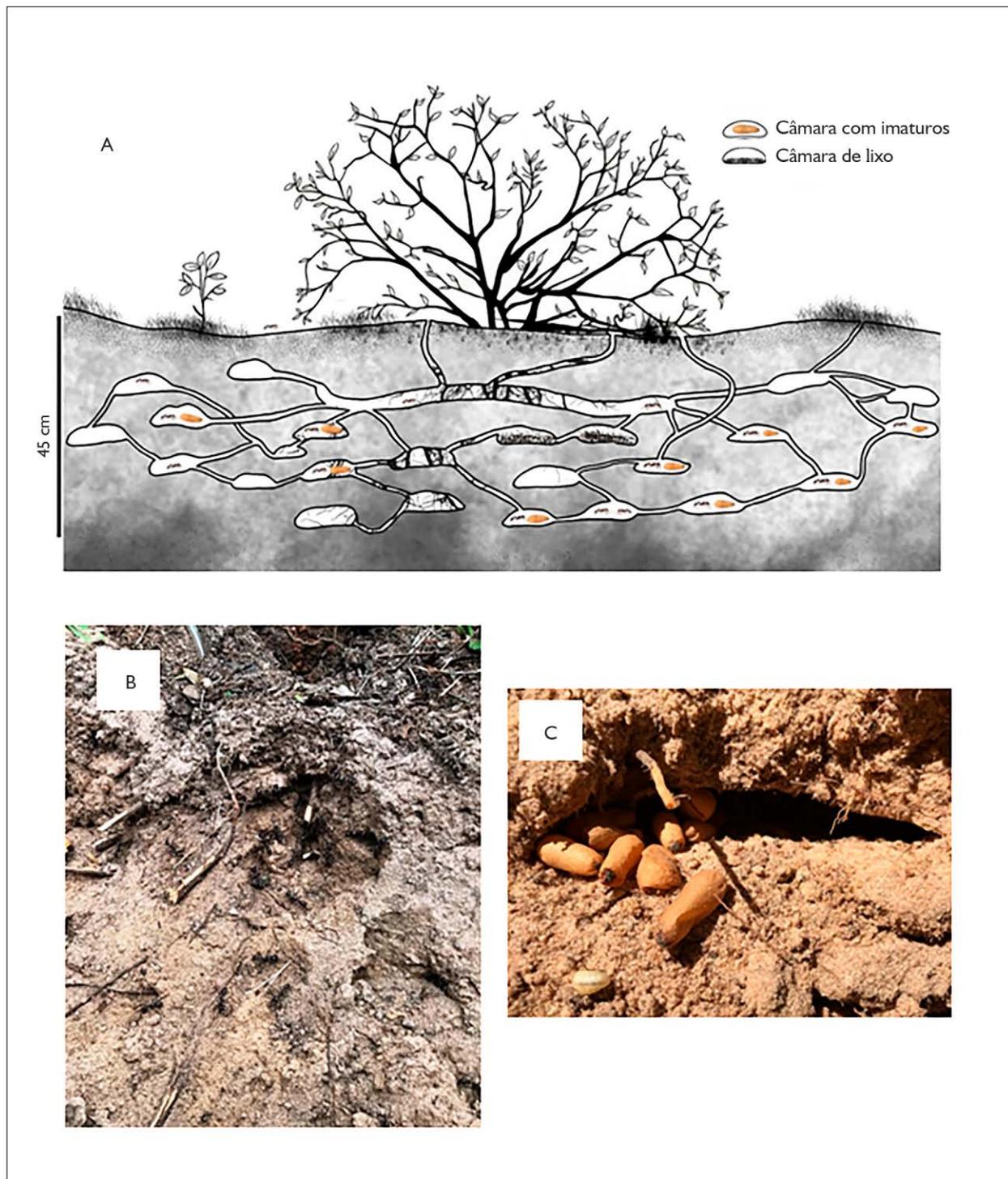


Figura 3. *Paraponera clavata*: A) estrutura de ninho da espécie, com indicação das câmaras de lixo, dos imaturos e dos adultos, bem como a profundidade máxima da área; B) câmaras contendo operárias de *P. clavata*; C) vista interna da câmara de imaturos. Esquema: Johannes Samuel Ferreira Cruz. Fotos: Charles Darwin Ferreira Cruz (2019).

O material biológico (substrato dos ninhos) foi mantido durante período de um a sete dias, a depender da umidade do substrato, em funil de Berlese-Tüllgren adaptado para a captura da mesofauna – principalmente artrópodes (Palacios-Vargas *et al.*, 2013) –, no Laboratório de Artrópodes Sociais (LABAS), da Universidade Estadual de Santa Cruz, para *D. lucida*, e no Laboratório de Artrópodes do Solo (LAFS), na Universidade Estadual do Maranhão (UEMA), para *D. gigantea* e *P. clavata*. Posteriormente, os invertebrados coletados foram armazenados em álcool 70%, sendo este material triado por grupos taxonômicos. A identificação foi realizada até o nível de família ou de espécies, a depender dos grupos. Ácaros e colêmbolos foram montados em lâminas com meio de montagem Hoyer e secos em estufa a 55 °C constante por dez dias. Após essa fase, uma série de imagens foi capturada por meio do sistema de análise e captura de imagens composto por microscópio Olympus BX51 + Câmera Q-Color3 + Q capture Pro QImaging® *software* Olympus. Essas imagens foram enviadas para identificação de parte da fauna associada.

Todos os representantes da fauna associada foram, assim, separados, sendo discriminados o formigueiro e a câmara em que se encontravam. Algumas espécies foram caracterizadas como fauna 'turista', representada pelas espécies de formigas que forrageavam em pequeno número de operárias oportunamente no substrato do formigueiro aberto, mas que não são consideradas residentes do mesmo ou até que nidificam em outro estrato (Belshaw & Bolton, 1993). A identificação dos microartrópodes foi realizada até o mais preciso nível taxonômico possível, por meio de fotografias e chave de identificação (Fujihara *et al.*, 2011; Brescovit *et al.*, 2007; Sierwald, 2007; Triplehorn & Johnson, 2011). Ácaros e colêmbolos foram identificados por GC-M e as formigas foram identificadas por JHCD. Todo o material está depositado na coleção de referência disponível no Laboratório de Artrópodes Sociais (LABAS), da Universidade Estadual de Santa Cruz.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Dinoponera lucida

Dois dos três ninhos de *D. lucida* coletados apresentavam três câmaras de até 15 cm de profundidade (Figura 1). Nos ninhos 1 e 2, a primeira câmara apresentava apenas operárias, a segunda abrigava os imaturos cuidados por operárias, a terceira continha a câmara de lixo com alguns indivíduos. Um deles apresentou apenas duas câmaras, de forma que a mais profunda abrigava tanto os imaturos quanto a câmara de lixo. Nos ninhos desta espécie, apenas os filos Arthropoda e Annelida foram observados, e o grupo mais frequente foi Acari (Apêndice), ocorrendo em todas as câmaras. Foram encontrados ninhos de *Pheidole* em duas câmaras de um dos coletados, ambos localizados na segunda câmara deles. Essas câmaras eram as responsáveis por abrigar os imaturos de *D. lucida*. A ordem de insetos mais frequente foi Coleoptera (Scolytidae), encontrada em todos os ninhos coletados (Apêndice).

Dinoponera gigantea

A fauna associada aos ninhos de *D. gigantea* é representada exclusivamente por artrópodes (Apêndice), sendo a subclasse Acari a mais frequente, presente em todas as câmaras dos quatro ninhos. Uma representação esquemática é apresentada na Figura 2. Em todas as câmaras do ninho 1, foi verificada ocorrência de ácaros da ordem Mesostigmata e, além desses, foram observados outros aracnídeos, hexápodes das classes Collembola e Insecta, e miriápodes da classe Symphyla. Os inquilinos de *D. gigantea* incluem também formigas residentes como *Pheidole flavens* Roger, 1863 em três formigueiros. Por sua vez, outras espécies de formigas encontradas foram consideradas 'turistas', sendo elas *Carebara* sp. 1, *Strumigenys perparva* Brown, 1958 e *Pseudomyrmex* gp. *pallidus* sp. 1 (Apêndice).

Paraponera clavata

O ambiente onde o ninho de *P. clavata* estava situado se caracteriza por formação predominante de Cerrado, com

solo arenoso e pouca serapilheira. O ninho apresentava entradas múltiplas bem próximas umas das outras (Figura 3). A população era constituída de cerca de 1.300 indivíduos, além de dezenas de imaturos – entre eles, cinco machos, uma fêmea reprodutora e duas aladas. A fauna associada é representada por organismos dos filos Arthropoda e Chordata, dos quais podemos determinar a ocorrência de 16 ordens de animais, distribuídos em 28 famílias (Apêndice). Os artrópodes são representados pelas ordens Astigmata, Oribatida, Mesostigmata, Prostigmata, Araneae, Blattodea, Chordeumatida, Coleoptera, Dermaptera, Hymenoptera, Geophilomorpha, Opiliones, Psocoptera, Scolopendromorpha e Thysanoptera. Além disso, foi também observado um único espécime de Squamata (Amphisbaenia) não identificado, representante do filo Chordata.

Assim como em *D. lucida*, os ácaros foram os organismos dominantes no ninho de *P. clavata*, composto por 24 câmaras, ainda que não tenhamos encontrado organismos associados em algumas câmaras. Estes quelicerados estiveram presentes em seis câmaras, principalmente nas câmaras de lixo (câmaras 3 e 4). Outro grupo frequente foi Formicidae, presente em cinco câmaras, com espécies consideradas 'turistas', tais como *Hypoponera* sp.1 e *Pheidole radoszkowskii* Mayr, 1884, também encontrados na câmara de lixo (4). A única espécie de formiga residente parece ser *Ph. flavens*, porque se revelou frequente e distribuída em pequenas populações mistas (operárias, soldados, às vezes rainhas) em várias câmaras.

As condições apresentadas pelos ninhos de formigas 'gigantes' exibem, além do espaço, defesa e/ou fonte de alimentos para seus comensais, conforme observado nos ninhos de *D. lucida*, nos quais observamos larvas de Coleoptera se alimentando de material vegetal. Ao relacionarmos a ocorrência de ácaros nos ninhos das três espécies, percebemos que estes foram os comensais mais notáveis e abundantes em relação a quaisquer outros invertebrados aqui presentes (Apêndice). Segundo

Hölldobler & Wilson (1990), estes podem atuar como organismos detritívoros, predadores e até mesmo como ectoparasitos, vivendo sobre o corpo de adultos e larvas. Essa dominância é exibida em ninhos de diferentes grupos de formigas, como Ponerinae e Formicinae nos mais diversos ambientes (Arroyo *et al.*, 2015; Lopes *et al.*, 2015b). Segundo Rettenmeyer *et al.* (2011), alguns ácaros (Acari) e colêmbolos (Collembola), junto com outros invertebrados, podem ser considerados autênticos mirmecófilos, se beneficiando dos hábitos sociais de seus hospedeiros (Rettenmeyer *et al.*, 2011). Glasier *et al.* (2018) preferiram não incluir ácaros e colêmbolos nas suas análises, pois, segundo estes autores, existem poucas conclusões sobre a mirmecofilia desses organismos e também pela dificuldade de identificação destes artrópodes (Glasier *et al.*, 2018). Porém, consideramos também aqueles resultados cujos grupos ora relacionados estão identificados (Araújo *et al.*, 2019; Castaño-Meneses *et al.*, 2015, 2017, 2019) para apontarmos ácaros e colêmbolos como mirmecófilos. Já os comensais relatados nos formigueiros de outras espécies (Araújo *et al.*, 2019; Castaño-Meneses *et al.*, 2019) incluem ácaros, besouros (Coleoptera) e numerosos outros organismos (Hölldobler & Wilson, 1990; Lapeva-Genova, 2013), aqui representados por quelicerados e diversas ordens de hexápodes.

Nossos dados acerca da composição da fauna associada aos ninhos de formigas gigantes apontam que esta é muito diversificada particularmente nas câmaras de lixo. Os grupos de invertebrados encontrados nesse estudo são semelhantes àqueles observados em formigueiros de espécies de serapilheira e coletados na Bahia (Araújo *et al.*, 2019; Castaño-Meneses *et al.*, 2015, 2017, 2019). A diversidade da fauna associada é explicada pelo fato de que os ninhos de espécies predadoras proporcionam micro-habitats seguros e estáveis com recursos disponíveis atraentes para muitos grupos de invertebrados (Hölldobler & Wilson, 1990).

Com relação à ocorrência de Amphisbaenidae em ninhos de *P. clavata*, já foram feitas muitas observações

de associações desse tipo entre formigas e répteis, caracterizadas como predação (Whitfield & Donnelly, 2006; Goldsbrough *et al.*, 2006; Balestrin & Cappellari, 2011) ou inquilinismo (Oliveira & Della Lucia, 1993). Nossa observação se deve também ao fato de que esses animais passam a integridade de seu ciclo de vida no subsolo, e que a sua dieta é baseada no consumo de artrópodes, em especial de formigas (Colli & Zamboni, 1999; Balestrin & Cappellari, 2011).

O estabelecimento de uma relação entre espécies pequenas do gênero *Pheidole* e algumas *Dinoponera* já foi relatado por diversos autores, por exemplo: *Pheidole* spp. em formigueiros de *Dinoponera quadriceps* Kempf, 1971 (Vasconcellos *et al.*, 2004); *Pheidole rudigenis* Emery, 1906 em ninhos de *D. lucida* e *Pheidole dinophila* Wilson, 2003 encontrada em formigueiros de *Dinoponera australis* Emery, 1901 (Wilson, 2003). Neste estudo, *Ph. flavens* foi encontrada nos ninhos de *D. gigantea* e *P. clavata*, enquanto *Ph. rudigenis* foi encontrada em dois formigueiros de *D. lucida*. Todas essas *Pheidole* diminutas pertencem a um grupo provavelmente monofilético do gênero (grupo *Flavens*, *sensu* Wilson, 2003). *Ph. flavens* é uma formiga comum na serapilheira, enquanto *Ph. rudigenis* parece ser um autêntico inquilino de *D. lucida*. Essas espécies de *Pheidole* parecem circular e nidificar livremente nos ninhos das espécies gigantes certamente por serem pequenas demais por constituir presas interessantes para as grandes predadoras ou entrar em competição com as mesmas. Possivelmente, elas se alimentam de restos de presas e outros recursos disponíveis nos amontoados de lixo acumulados em diferentes lugares das câmaras.

CONCLUSÃO

Nossas informações mostram que existe maior diversidade de invertebrados associados aos ninhos de *P. clavata* do que aos de *D. lucida* e *D. gigantea*. Uma explicação disso é que essa diversidade observada seria proporcional ao volume interno dos ninhos, os quais

chegam a possuir seis vezes o número de câmaras em *P. clavata* do que em *Dinoponera*. Especulamos que, sendo volume e população maiores, existe mais oportunidade de interações entre formigas com ácaros e demais organismos. Mais uma vez (Arroyo *et al.*, 2015; Castaño-Meneses *et al.*, 2017, 2019; Araújo *et al.*, 2019), os ácaros predominam nesses micro-*habitats*, independente da espécie ou do ambiente. Nossos dados mostram aspectos qualitativos e quantitativos da fauna associada nos ninhos hospedeiros, porém o papel exato desses organismos nos ninhos de formigas ainda permanece incipientemente conhecido.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem à Estação Experimental Gregório Bondar, pelo acesso à área de estudo; à Universidade Estadual do Maranhão, pelo apoio e espaço cedido para a pesquisa; e ao ilustrador Johannes Samuel Ferreira Cruz, pelas figuras produzidas. Agradecemos, ainda, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelas bolsas concedidas a IJSM, AKCF e CDFC; ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ), pelas bolsas de pesquisa de CSFM e JHCD.

REFERÊNCIAS

- ARAÚJO, E. S., E. B. A. KOCH, J. H. C. DELABIE, D. ZEPPELINI, W. D. DAROCHA, G. CASTAÑO-MENESES & C. S. F. MARIANO, 2019. Diversity of commensals within nests of ants of the genus *Neoponera* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) in Bahia, Brazil. *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)* 55(4): 291-299. DOI: <https://doi.org/10.1080/00379271.2019.1629837>
- ARIAS-PENNA, T. M., 2007. Subfamilia Paraponerinae. In: E. JIMENEZ, F. LOZANO, T. M. ARIAS & D. P. RAMIREZ (Ed.): *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*: 199-122. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, Bogotá, Colômbia.
- ARROYO, J., A. O'GRADY, H. VANCE & T. BOLGER, 2015. The mite (Acari: Oribatida, Mesostigmata) assemblages associated with *Lasius flavus* Hymenoptera: Formicidae) nests and surrounding soil in an Irish grassland. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 115B(1): 17-28. DOI: <https://doi.org/10.3318/bioe.2015.03>



- AUTODESK, Inc., 2019. **SketchBook 5.1.0**. Disponível em: <https://sketchbook.com/>. Acesso em: 15 julho 2019.
- BALESTRIN, R. L. & L. CAPPELLARI, 2011. Reproduction and feeding ecology of *Amphisbaena munoai* and *Anopskingi kingi* (Amphisbaenia, Amphisbaenidae) in the Escudo Sul-Rio-Grandense, southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia* 101(1-2): 93-102. DOI: <https://doi.org/10.1590/S0073-47212011000100013>
- BELSHAW, R., & B. BOLTON, 1993. The effect of forest disturbance on the leaf litter ant fauna in Ghana. *Biodiversity & Conservation* 2(6): 656-666. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00051965>
- BERGHOFF, S. M. & N. R. FRANKS, 2007. First record of the army ant *Cheliomyrmex morosus* in Panama and its high associate diversity. *Biotropica* 39(6): 771-773. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2007.00302.x>
- BOLTON, B., 2020. **An online catalog of the ants of the world**. Disponível em: <http://www.antcat.org>. Acesso em: 11 abril 2020.
- BOUDINOT, B. E., 2015. Contributions to the knowledge of Formicidae (Hymenoptera, Aculeata): a new diagnosis of the family, the first global male-based key to subfamilies, and a treatment of early branching lineages. *European Journal of Taxonomy* (120): 1-62. DOI: <https://doi.org/10.5852/ejt.2015.120>
- BREED, M. D. & J. HARRISON, 1989. Arboreal nesting in the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 62(1): 133-135.
- BRESCOVIT, A. D., C. A. RHEIMS & A. B. BONALDO, 2007. **Araneomorpha**: chave de identificação para famílias de aranhas brasileiras. Instituto Butantan, São Paulo.
- CAMPIOLO, S. & J. H. C. DELABIE, 2008. *Dinoponera lucida* Emery, 1901. In: A. B. M. MACHADO, G. M. DRUMMOND & A. P. PAGLIA (Ed.): **Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção**: 388-389. Fundação Biodiversitas/Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- CASTAÑO-MENESES, G., J. G. PALACIOS-VARGAS & A. F. R. CARMO, 2015. Colêmbolos e outros inquilinos de formigueiros de poneromorfas. In: J. C. H. DELABIE, R. M. FEITOSA, J. E. SERRÃO, C. S. F. MARIANO & J. D. MAJER (Ed.): **As formigas Poneromorfas do Brasil**: 163-179. Editus, Ilhéus.
- CASTAÑO-MENESES, G., J. G. PALACIOS-VARGAS, J. H. C. DELABIE, D. ZEPPELINI & C. S. F. MARIANO, 2017. Springtails (collembola) associated with nests of fungus-growing ants (Formicidae: Myrmicinae: Attini) in southern Bahia, Brazil. *Florida Entomologist* 100(4): 740-742. DOI: <https://doi.org/10.1653/024.100.0421>
- CASTAÑO-MENESES, G., R. J. SANTOS, J. R. M. SANTOS, J. H. C. DELABIE, L. L. LOPES & C. S. F. MARIANO, 2019. Invertebrates associated to Ponerine ants nests in two cocoa farming systems in the southeast of the state of Bahia, Brazil. *Tropical Ecology* 60: 52-61. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42965-019-00006-3>
- COLLI, G. R. & D. S. ZAMBONI, 1999. Ecology of the worm-lizard *Amphisbaena alba* in the cerrado of central Brazil. *Copeia* 1999(3): 733-742. DOI: <https://doi.org/10.2307/1447606>
- CORN, M. L., 1980. Polymorphism and polyethism in the Neotropical ant *Cephalotes atratus* (L.). *Insectes Sociaux* 27: 29-42. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02224519>
- ELAHI, R., 2005. The effect of water on the ground nesting habits of the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Journal of Insect Science* 5(1): 34. DOI: <https://doi.org/10.1093/jis/5.1.34>
- FEITOSA, R. M., S. LACAU, W. DAROCHA, A. R. OLIVEIRA & J. H. C. DELABIE, 2012. A giant new arboreal species of the ant genus *Anochetus* from Brazil (Formicidae: Ponerinae). *Annales de la Société Entomologique de France* 48(3-4): 253-259. DOI: <https://doi.org/10.1080/00379271.2012.10697774>
- FERNANDES, I. O., J. L. P. SOUZA & F. B. BACCARO, 2015. Estado da arte sobre a filogenia, taxonomia e biologia de Paraponerinae. In: J. H. C. DELABIE, R. M. FEITOSA, J. E. SERRÃO, C. S. F. MARIANO & J. D. MAJER (Org.): **As formigas Poneromorfas do Brasil**: 43-54. Editus, Ilhéus.
- FOURCASSIÉ, V. & P. S. OLIVEIRA, 2002. Foraging ecology of the giant Amazonian ant *Dinoponera gigantea* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae): activity schedule, diet and spatial foraging patterns. *Journal of Natural History* 36(18): 2211-2227. DOI: <https://doi.org/10.1080/00222930110097149>
- FUJIIHARA, R. T., L. C. FORTI, M. C. ALMEIDA & E. L. L. BALDIN, 2011. **Insetos de importância econômica**: guia ilustrativo para identificação de famílias. FEPAF, Botucatu.
- GLASIER, J. R. N., A. G. B. POORE & D. J. ELDRIDGE, 2018. Do mutualistic associations have broader host ranges than neutral or antagonistic associations? A test using myrmecophiles as model organisms. *Insectes Sociaux* 65: 639-648. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00040-018-0655-2>
- GOLDSBROUGH, C. L., R. SHINE & D. F. HOCHULI, 2006. Factors affecting retreat-site selection by coppertail skinks (*Ctenopus taeniolatus*) from sandstone outcrops in eastern Australia. *Austral Ecology* 31(3): 326-336. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01561.x>
- HÖLLDOBLER, B. & E. O. WILSON, 1990. **The ants**: 1-732. Harvard University Press, Cambridge.
- HUNTER III, J. E. & M. H. FARRIER, 1976. Mites of the genus *Oplitis* Berlese (Acarina: Uropodidae) associated with ants (Hymenoptera: Formicidae) in the southeastern United States. *Acarologia Open Science in Acarology* 59: 20-50. Disponível em: https://www1.montpellier.inra.fr/CBGP/acarologia/export_pdf.php?id=3098&typefile=1. Acesso em: 5 dezembro 2019

- KAUFMANN, E., A. K. F. MALSCH, M. ERLE & U. MASCHWITZ, 2003. Compound nesting of *Strumigenys* sp. (Myrmicinae) and *Diacamma* sp. (Ponerinae), and other nesting symbioses of myrmicine and ponerine ants in Southeast Asia. **Insectes Sociaux** 50: 88-97. DOI: <https://doi.org/10.1007/s000400300014>
- LAPEVA-GENOVA, A., 2013. Ant-associated beetle fauna in Bulgaria: a review and new data. **Psyche: A Journal of Entomology** 2013: 242037. DOI: <https://doi.org/10.1155/2013/242037>
- 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 (Org.): **As formigas Poneromorfas do Brasil**: 55-73. Editus, Ilhéus.
- LECLERC, M. G., D. C. MCCLAIN, H. L. BLACK & C. D. JORGENSEN, 1987. An inquiline relationship between the tailless whip-scorpion *Phrynos gervaisii* and the giant tropical ant *Paraponera clavata*. **The Journal of Arachnology** 15(1): 129-130.
- LENHART, P. A., S. T. DASH & W. P. MACKAY, 2013. A revision of the giant Amazonian ants of the genus *Dinoponera* (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Hymenopteran Research** 31: 119-164. DOI: <http://doi.org/10.3897/jhr.31.4335>
- LONGINO, J., 1989. Geographic variation and community structure in an ant-plant mutualism: *Azteca* and *Cecropia* in Costa Rica. **Biotropica** 21(2): 126-132. DOI: <http://doi.org/10.2307/2388703>
- LOPES, J. M. S., A. R. OLIVEIRA, J. H. C. DELABIE & H. KLOMPEN, 2015a. A new species of myrmecophile mite of the genus *Oplitis* (Acari: Mesostigmata: Oplitidae) from Brazil. **International Journal of Acarology** 41(8): 676-680. DOI: <http://doi.org/10.1080/01647954.2015.1096960>
- LOPES, J. M. S., A. R. OLIVEIRA & J. H. C. DELABIE, 2015b. Interações formigas/ácaros, com ênfase em ácaros foréticos associados a poneromorfas. In: J. H. C. DELABIE, R. M. FEITOSA, J. E. SERRÃO, C. S. F. MARIANO & J. D. MAJER (Org.): **As formigas Poneromorfas do Brasil**: 375-387. Editus, Ilhéus.
- MACHADO, A. B. M., C. S. MARTINS & G. M. DRUMMOND, 2005. **Lista da fauna brasileira ameaçada de extinção**: incluindo as espécies quase ameaçadas e deficientes em dados. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- MENDES, L. F., C. VON BEEREN & V. WITTE, 2011. *Malayatelura ponerophila* – a new genus and species of silverfish (Zygentoma, Insecta), from Malaysia, living in *Leptogenys* army-ant colonies (Formicidae). **Deutsche Entomologische Zeitschrift** 58(2): 193-200. DOI: <http://doi.org/10.1002/mmnd.201100023>
- MURPHY, C. M. & M. D. BREED, 2007. A predictive distribution map for the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. **Journal of Insect Science** 7(1): 8. DOI: <https://doi.org/10.1673/031.007.0801>
- OLIVEIRA, M. A. & T. M. C. DELLA LUCIA, 1993. Inquilinismo de *Phylodria solfersii* (Reptilia, Squamata, Colubridae) em ninhos de *Acromyrmex subterraneus* (Hymenoptera, Formicidae, Attini). **Revista Brasileira de Entomologia** 37: 113-115. Disponível em: <https://eurekamag.com/research/021/201/021201604.php>. Acesso em: 23 março 2020.
- PAIVA, R. V. S. & C. R. F. BRANDÃO, 1995. Nests, worker population, and reproductive status of workers, in the giant queen less ponerine ant *Dinoponera Roger* (Hymenoptera Formicidae). **Ethology Ecology & Evolution** 7(4): 297-312. DOI: <http://doi.org/10.1080/08927014.1995.9522938>
- PALACIOS-VARGAS, J. G., B. E. MEJÍA-RECAMIER & D. ZEPPELINI, 2013. **Técnicas atuais para estudo de micro e mesoartropodes de solo**: 1-112. Eduepb, Campina Grande.
- PEIXOTO, A. V., L. L. S. ARAÚJO, J. H. C. DELABIE & S. CAMPIOLO, 2005. Translocação de colônias de *Dinoponera lucida* Emery (Formicidae: Ponerinae). **Anais do Simpósio de Mirmecologia – Biodiversidade e Bioindicação** 17: 463-464.
- PEIXOTO, A. V., S. CAMPIOLO, T. N. LEMES, J. H. C. DELABIE & R. R. HORA, 2008. Comportamento e estrutura reprodutiva da formiga *Dinoponera lucida* Emery (Hymenoptera, Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia** 52(1): 88-94. DOI: <http://doi.org/10.1590/S0085-56262008000100016>
- 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: <http://doi.org/10.1007/s00040-010-0128-8>
- ROCHA, F. F., J. J. LACHAUD & G. PÉREZ-LACHAUD, 2020. Myrmecophilous organisms associated with colonies of the ponerine ant *Neoponera villosa* (Hymenoptera: Formicidae) nesting in *Aechmea bracteata* bromeliads: a biodiversity hotspot. **Myrmecological News** 30: 73-92. DOI: http://doi.org/10.25849/myrmecol.news_030:073
- SANTOS, L. A. O., A. BISCHOFF & O. A. FERNANDES, 2018. The effect of forest fragments on abundance, diversity and species composition of predatory ants in sugarcane fields. **Basic and Applied Ecology** 33: 58-65. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.baec.2018.08.009>
- SIERWALD, P., 2007. **Milli-PEET**: illustrated key to order. The Field Museum, Chicago. Disponível em: <https://www.fieldmuseum.org/sites/default/files/millipedekeyenglish.pdf>. Acesso em: 14 abril 2020.
- SOSA-CALVO, J., A. JESOVNIK, E. OKONSKI & T. R. SCHULTZ, 2015. Locating, collecting, and maintaining colonies of fungus-farming ants (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae: Attini). **Sociobiology** 62(2): 300-320. DOI: <http://doi.org/10.13102/sociobiology.v62i2.300-320>

SUDD, J. H. & N. R. FRANKS, 1987. **The behavioural ecology of ants**: 1-206. Chapman and Hall, New York. DOI: <http://doi.org/10.1007/978-94-009-3123-7>

TRIPLEHORN, C. A. & N. F. JOHNSON, 2011. **Estudos dos insetos**. [Tradução da 7. ed. de Borror and Delong's: introduction to the study of insects]. Cengage Learning, São Paulo.

VASCONCELLOS, A., G. G. SANTANA & A. K. SOUZA, 2004. 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** 64(2): 357-362. DOI: <http://doi.org/10.1590/S1519-69842004000200022>

WHITFIELD, S. M. & M. A. DONNELLY, 2006. Ontogenetic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. **Journal of Tropical Ecology** 22(4): 409-417. DOI: <http://doi.org/10.1017/S0266467406003245>

WILSON, E. O., 2003. **Pheidole in the New World**: a dominant, hyperdiverse ant genus: 1-818. Harvard University Press, Cambridge.

Apêndice. Comparação da fauna encontrada associada em formigueiros de *Dinoponera lucida*, *Dinoponera gigantea* e *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae) amostrados na Bahia e no Maranhão, Brasil. Legendas: - = sem ocorrência nas espécies; * = grupo identificado apenas para o nível de classe; N = ninho; C = câmaras.

(Continua)

Grupo zoológico (Filos)	Ordens	Famílias/Gêneros/Espécies	<i>D. lucida</i>	<i>D. gigantea</i>	<i>P. clavata</i>
Annelida	Haplotaxida		N2C1	-	-
Arthropoda	Astigmata	Acaridae	-	-	N1C2
		Histiostomatidae	-	-	N1C4
		Histiostomatidae/ <i>Histiostoma</i> sp.	-	-	N1C4
		Hyadesiidae	-	-	N1C4
		Glycyphagidae	-	N3C2 N3C3	-
		<i>Sancassania</i> sp.1	N2C3	-	-
			N2C3	-	-
	Oribatida	Malaconothridae	-	-	N1C3
		Carabodidae	-	-	N1C2 N1C3
		Euphthiracaridae	-	-	N1C4
		Oppiidae	N2C1	-	N1C5
		Nothridae	-	-	N1C8
		Hermaniidae	N1C1	-	-
		-	NIC3	N2C3 N2C4 N3C1 N4C2 N4C6	N1C2 N1C3 N1C4
	Mesostigmata	Ascidae	-	-	N1C2 N1C3
		Phytoseiidae	-	-	N1C2 N1C4 N1C5 N1C19
		Rhodacaridae	-	-	N1C2
		Uropodidae	-	-	N1C2 N1C3



Apêndice.

(Continua)

Grupo zoológico (Filos)	Ordens	Famílias/Gêneros/Espécies	<i>D. lucida</i>	<i>D. gigantea</i>	<i>P. clavata</i>
Arthropoda	Mesostigmata	Laelapidae	N1C1 N1C2 N1C3 N2C3 N3C1 N3C2	N4C2 N4C3 N4C6	N1C3
		Ameroseiidae	-	-	N1C3
		Uropodidae/ <i>Uropoda</i> sp.	-	-	N1C3
		Phytoseiidae	-	-	N1C4 N1C5
		Macrochelidae	-	-	N1C4 N1C7
		Pachylaelapidae	N3C2	-	-
		Chaetodactylidae	-	-	N1C4
		-	N1C3	N1C1 N1C2 N1C3 N1C4 N2C1 N2C2 N4C1 N4C3 N4C6	N1C2 N1C3 N1C5
	Prostigmata	-	-	-	N1C3 N1C4
	Collembola*	-	-	N2C2 N3C1 N4C2 N4C3	-
	Araneae	Nemesiidae	N1C1	N4C3	N1C3 N1C12 N1C24
	Blattodea	Rhinotermitidae	-	-	N1C3
		Blattellidae	N2C2	-	N1C2
	Chordeumatida	-	-	-	N1C3
	Coleoptera	Staphylinidae	-	N4C3	N1C19
Scolytidae		N1C1 N1C2 N1C3 N2C3 N3C1 N3C2	-	-	



Apêndice.

(Conclusão)

Grupo zoológico (Filos)	Ordens	Famílias/Gêneros/Espécies	<i>D. lucida</i>	<i>D. gigantea</i>	<i>P. clavata</i>	
Arthropoda	Dermaptera	-	-	N3C2	N1C3 N1C15	
	Diplopoda	-	N1C1 N1C2	-	-	
	Diptera	Drosophilidae	N1C1 N1C3	-	-	
	Hymenoptera	Formicidae/ <i>Ph. flavens</i>	-	-	N1C2 N3C3 N4C1 N4C6	N1C5 N1C12 N1C21 N1C23 N1C24
		Formicidae/ <i>Ph. rudigenis</i>	N1C2 N1C3	-	-	
		Formicidae/ <i>Carebara</i> sp.1	-	-	N2C1	-
		Formicidae/ <i>Dolichoderus imitator</i> Emery, 1894	N2C2	-	-	-
		Formicidae/ <i>Pseudomyrmex</i> gp. <i>pallidus</i>	-	-	N2C4	-
		Formicidae/ <i>S. perpava</i>	-	-	N2C1	-
		Formicidae/ <i>Hypoponera</i> sp.1	-	-	-	N1C4
		Formicidae/ <i>Ph. radoszkowskii</i>	-	-	-	N1C4
	Geophilomorpha	Geophilomorpha	-	-	N1C24	
	Opiliones	Gonyleptidae	-	-	N1C2	
	Pseudoescorpiones	-	-	-	N2C4	-
	Myriapoda	Classe Symphyla*	-	-	N1C2	-
		Julida	-N1C1 N1C2	-	-	-
	Lepidoptera	Imaturo	-	-	N3C3 N4C6	-
	Psocoptera	Liposcelididae	-	-	-	N1C4 N1C5
		Caeciliusidae	-	-	-	N1C18
		-	-	-	-	N1C6
Scolopendromorpha	Scolopendromorpha	-	-	-	N1C7	
Thysanoptera	Thripidae	-	-	-	N1C18	
Chordata	Squamata	Amphisbaenidae	-	-	N1C3	



