

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE GOIÁS
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO CÂMPUS MORRINHOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTO SENSU* EM AMBIENTE E SOCIEDADE

CINDY ANNE FERREIRA MENDONÇA

**MIRMECOFILIA E MIRMECOFAGIA DE *ATTACOBIOUS* SP. (ARANEAE:
CORINNIDAE) SOBRE *SOLENOPSIS SAEVISSIMA* (HYMENOPTERA:
MYRMICINAE)**

MORRINHOS
2017

CINDY ANNE FERREIRA MENDONÇA

**MIRMECOFILIA E MIRMECOFAGIA DE *ATTACOBIOUS* SP. (ARANEAE:
CORINNIDAE) SOBRE *SOLENOPTIS SAEVISSIMA* (HYMENOPTERA:
MYRMICINAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *stricto sensu* em Ambiente e Sociedade pela Universidade Estadual de Goiás, Câmpus Morrinhos, como requisito à obtenção do título de mestre.

Orientador: Dr. Marcos Antônio Pesquero

MORRINHOS
2017

Elaborada pelo Sistema de Geração Automática de Ficha Catalográfica da UEG
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

MM539
m Mendonça, Cindy Anne Ferreira
MIRMECOFILIA E MIRMECOFAGIA DE ATTACOBIVUS SP.
(ARANEAE: CORINNIDAE) SOBRE SOLENOPSIS SAEVISSIMA
(HYMENOPTERA: MYRMICINAE) / Cindy Anne Ferreira Mendonça;
orientador Marcos Antônio Pesquero. -- Morrinhos, 2017.
27 p.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós-Graduação Mestrado
Acadêmico em Ambiente e Sociedade) -- Câmpus-Morrinhos,
Universidade Estadual de Goiás, 2017.

1. Aranha. 2. Mimetismo químico. 3. Hidrocarboneto cuticular. 4.
Lava-pés. 5. Inquilinismo. I. Pesquero, Marcos Antônio, orient. II. Título.

FOLHA DE APROVAÇÃO

CINDY ANNE FERREIRA MENDONÇA

**MIRMECOFILIA E MIRMECOFAGIA DE *ATTACOBIOUS* SP. (ARANEAE:
CORINNIDAE) SOBRE *SOLENOPSIS SAEVISSIMA* (HYMENOPTERA:
MYRMICINAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação *stricto sensu* em Ambiente e Sociedade pela Universidade Estadual de Goiás, Câmpus Morrinhos, como requisito à obtenção do título de mestre.

Morrinhos, ____ de _____ de 2017.

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Marcos Antônio Pesquero

Prof.^a. Dra. Vanessa Stefani Sul Moreira

Prof. Dr. Everton Tizo Pedroso

Aos meus pais, Cléia e Marceli, motivos de todo meu esforço, meus exemplos de amor verdadeiro.

AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiramente, a Deus por me dar forças para enfrentar as dificuldades durante todo o processo acadêmico.

Agradeço toda a minha família e amigos pelo incentivo que me foi dado, por me apoiarem em todas as minhas decisões.

Ao meu companheiro Cristofer A. Masetti por todo carinho e ajuda, me apoiando e me levantando todas as vezes que me deixei desanimar diante das dificuldades.

Ao meu orientador Marcos A. Pesquero por toda ajuda física e financeira durante as coletas e pela paciência durante a elaboração desta dissertação.

Agradeço a minha estagiária, Rosalinda Carvalho, que foi de grande ajuda durante as coletas e testes comportamentais.

A toda equipe da USP de Ribeirão Preto, Amanda Prato, Diego Assis, Cláudia Campos e Fábio Santos do Nascimento, que nos ajudaram muito com as análises de cromatografia gasosa, leitura dos compostos e testes estatísticos.

À PrP/UEG pela bolsa concedida.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES – Brasil, pelo apoio financeiro nas análises cromatográficas e divulgação dos resultados em eventos.

A todos da minha turma do mestrado, pois em vários momentos nós nos apoiamos e nos ajudamos, como uma equipe deve ser.

MENDONÇA, Cindy Anne Ferreira. **Mirmecofilia e mirmecofagia de *Attacobius* sp. (Araneae: Corinnidae) sobre *Solenopsis saevissima* (Hymenoptera: Myrmicinae)**. 2017. Dissertação de mestrado. Programa de Pós-Graduação *stricto sensu* em Ambiente e Sociedade pela Universidade Estadual de Goiás, 2017.

RESUMO

Alguns animais conhecidos como mirmecófilos desenvolveram estratégias de mimetismo por biossíntese ou camuflagem. No município de Morrinhos, região sul do estado de Goiás, foi descoberta uma espécie nova de aranha do gênero *Attacobius* associada às colônias de *Solenopsis saevissima*. Este estudo tem como objetivo determinar os mecanismos e adaptações que permitem a mirmecofilia da aranha *Attacobius* sp. com *S. saevissima*. Cinco colônias de *S. saevissima* contendo *Attacobius* sp. foram coletadas em campo, identificadas e mantidas vivas dentro de bandejas plásticas com alimento e água para a realização de testes comportamentais e de predação. *Attacobius* sp. foi encontrada em 42% dos 12 locais de coleta e em média 47% das colônias nos locais em que aranha ocorreu. Não houve predação sobre adultos (operárias e sexuais). Apesar de não quantificado, as aranhas consumiram ovos via cleptoparasitismo. Cada aranha consumiu em média, aproximadamente cinco larvas ou três pupas por dia. Considerando que a abundância média foi de aproximadamente sete aranhas por colônia (amplitude 1-23), é previsto um impacto médio de 28 larvas e/ou pupas por dia sobre a colônia. Análises dos hidrocarbonetos cuticulares (HCCs) de *Attacobius* sp. e de *S. saevissima* não demonstraram diferença química significativa entre operárias e aranhas (PERMANOVA). A constante perseguição e contato com as operárias e o comportamento de limpeza indicam camuflagem química das aranhas.

Palavras-chave: mimetismo, lava-pés, hidrocarbonetos cuticulares, cleptoparasitismo, inquilinismo.

MENDONCA, Cindy Anne Ferreira. **Myrmecophily and myrmecophagy of *Attacobius* sp. (Araneae: Corinnidae) on *Solenopsis saevissima* (Hymenoptera: Myrmicinae)**. 2017. Masters dissertation. Environment and Society Pos-Graduate Program - State University of Goiás, 2017.

ABSTRACT

Some animals known as myrmecophiles evolved strategies of mimicry by biosynthesis or camouflage. In the municipality of Morrinhos, southern region of the state of Goiás, a new species of spider of the genus *Attacobius* associated to the colonies of *Solenopsis saevissima* was discovered. This study aims to determine the mechanisms and adaptations that allow the mimicry of the *Attacobius* sp. with *S. saevissima*. Five colonies of *S. saevissima* containing *Attacobius* sp. were collected in the field, identified and kept alive inside plastic trays with food and water for conducting behavioral and predation tests. *Attacobius* sp. was found in 42% of the 12 collection sites and on average 47% of the colonies in the places where the spider occurred. There was no predation on adults (workers and sexual castes). Although not quantified, the spiders consumed eggs via kleptoparasitism. Each spider consumed on average five larvae or three pupae per day. Considering that the average spider abundance was approximately seven spiders per colony (range 1-23), an average impact of 28 larvae or pupae per day on the colony is predicted. Analysis of cuticle hydrocarbons (HCCs) of *Attacobius* sp. and *S. saevissima* showed no significant chemical difference between workers and spiders (PERMANOVA). The constant persecution and contact with the workers and the grooming behavior indicate the chemical camouflage of the spiders.

Keywords: chemical mimicry, fire ant, cuticular hydrocarbon, kleptoparasitism, inquilinism.

SUMÁRIO

| | |
|--|----|
| 1 INTRODUÇÃO | 10 |
| 2 METODOLOGIA | 13 |
| 2.1 Distribuição local e regional | 13 |
| 2.2 Perfil Químico Cuticular | 14 |
| 2.3 Plasticidade de hospedeiro | 15 |
| 2.4 Mirmecofagia | 16 |
| 3 RESULTADOS | 16 |
| 3.1 Distribuição local e regional | 16 |
| 3.2 Perfil Químico Cuticular | 16 |
| 3.3 Plasticidade de hospedeiro | 20 |
| 3.4 Mirmecofagia | 21 |
| 4 DISCUSSÃO | 22 |
| 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS | 25 |
| 6 REFERÊNCIAS | 25 |

INTRODUÇÃO

As formigas são insetos eussociais conhecidos por apresentarem uma casta operária responsável pela defesa da colônia dentro de um território de forrageio e assim garantir que a casta reprodutora cumpra com sua função de deixar descendentes para a próxima geração (WILSON, 2008). Dessa forma, a eussocialidade pode ser considerada como uma eficiente relação custo-benefício dentro do conceito de sistemas de reprodução, pois os desvios de parte do investimento reprodutivo para a produção da casta operária são compensados pelo aumento da longevidade da casta reprodutora. De fato, essa relação de dependência entre castas foi documentada quantitativamente através de um modelo linear positivo entre o investimento na produção de operárias e o retorno em sexuais dentro de colônias de *Cardiocondyla obscurior* Wheeler (KRAMER et al., 2015).

A utilização de uma casta operária para defender a colônia contra o ataque de inimigos contribui com a aptidão da colônia. Esse comportamento altruístico é justificado pelo alto grau de parentesco entre os membros da colônia (HAMILTON, 1964). Dessa forma, qualquer organismo estranho que se aproximar da colônia é considerado uma ameaça e deve ser combatido, tornando a colônia um ambiente hostil. Entretanto, muitas espécies de artrópodes, principalmente insetos de variadas ordens, conhecidas como mirmecófilos, têm conseguido transpor essa barreira biológica beneficiando-se de todas as vantagens que uma colônia pode oferecer, tais como abrigo, alimento e proteção contra predadores (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990).

A estratégia utilizada pelas formigas para distinguir suas irmãs de outros organismos, e mesmo dentre as irmãs, é a comunicação química, a qual se estabelece através de órgãos sensoriais localizados nas antenas que captam sinais químicos específicos presentes nos tegumentos, conhecidos como hidrocarbonetos cuticulares (HCCs), que são moléculas compostas por cadeias de carbonos lineares e hidrogênio (alcanos lineares e metilados e alcenos) (VAN ZWEDEN; D'ETTORRE, 2010). Muitas espécies mirmecófilas, especialmente os parasitas, utilizam a estratégia do mimetismo químico para integração à vida dentro das colônias, quer seja por camuflagem e/ou biossíntese de HCC da colônia hospedeira (LENOIR et al., 2001). Apesar dos riscos da convivência com um grupo de animais agressivos (VON BEEREN et al., 2011, 2012), a existência de uma alta taxa de mirmecofilia indica que os benefícios devem superar os custos, do contrário a seleção não teria favorecido esse comportamento (CECCARELLI, 2013).

Dentro do grupo das aranhas, a mirmecofilia ocorre em 41 espécies pertencentes a 12 das 112 famílias descritas, que vivem próximas ou dentro das colônias de formigas (CUSHING, 1997, 2012). Das 46.778 espécies reconhecidas (WSC, 2017) apenas uma pequena parte (~0,1%) convergiu para a mirmecofilia. Cushing (2012) declara que a maioria dos estudos concentra-se em aranhas mirmecomorfas e mirmecófagas e chama atenção para o pouco conhecimento produzido até então sobre a mirmecofilia, principalmente o modo de integração e o impacto das aranhas à aptidão da colônia. Enquanto algumas espécies parecem ser hospedeiras oportunistas, outras estabelecem relações obrigatórias, utilizando variadas estratégias morfológicas, comportamentais e químicas para integração à vida da colônia hospedeira (CUSHING, 1997, 2012).

Essas relações são mais facilmente compreendidas quando analisamos a proximidade filogenética entre as espécies, que é considerada um facilitador do inquilinismo (EMERY, 1909). De fato, 240 espécies de formigas (~2,7% das 8.800 espécies descritas em 1990) são parasitas sociais de outras espécies de formigas, sendo 130 parasitando espécies do mesmo gênero, 105 parasitando espécies da mesma subfamília e apenas 5 parasitando espécies de outra subfamília (HÖLLDOBLER; WILSON, 1990). Nesses casos, a espécie inquilina deve produzir feromônios de superfície semelhantes ao da espécie hospedeira, o que explicaria a Regra de Emery. Em casos mais raros, a convergência química pela biossíntese pode ocorrer com organismos não relacionados às formigas, tais como insetos das ordens Coleoptera, Lepidoptera e Diptera (ver DETTNER; LIEPERT, 1994; LENOIR et al., 2001; THOMAS et al., 2005).

Nenhum caso de mimetismo químico por biossíntese tem sido atribuído às aranhas mirmecófilas. Nesse grupo, a integração às colônias das formigas ocorre através da camuflagem química adquirida pelo contato com o material do ninho, contato com as operárias ou pela predação de larvas e pupas (CUSHING, 2012). Para os parasitas sociais, a camuflagem química pode ser mais vantajosa do que a biossíntese à medida que permite explorar uma maior variedade de espécies hospedeiras (paradigma generalista-especialista, DENNIS et al., 2011). As aranhas *Mastigusa arietina* (Thorell), *Acartauchenius scurrilis* (O. Pickard-Cambridge), *Evansia merens* O. Pickard-Cambridge, *Thyreosthenius biovatus* O. Pickard-Cambridge (CUSHING, 1997, 2012) e *Attacobius luederwaldti* (Mello Leitão) (PLATNICK; BATISTA, 1995; ICHINOSI et al., 2004) são conhecidas ter estreita relação com mais de uma espécie de formiga hospedeira.

O gênero *Attacobius* Mello-Leitão (Corinnidae) é composto de 10 espécies reconhecidas (WSC, 2017), ocorrendo desde a região central da Argentina até o nordeste

brasileiro (BONALDO, 2000). Das 10 espécies descritas, apenas *Attacobius luederwaldti* (Mello Leitão) e *Attacobius attarum* Roewer são confirmadas como mirmecófilas (PLATNICK; BATISTA, 1995; ERTHAL; TONHASCA, 2001; ICHINOSI et al., 2004). A falta de registro de associação com formigas para as outras oito espécies descritas pode ser devido à coleta com armadilhas de queda (BONALDO; BRESCOVIT, 2005). O número de espécies do grupo *Attacobius* deve crescer com o investimento em coletas, principalmente na região centro-oeste do Brasil, onde, no município de Morrinhos (GO), foram registradas mais três espécies de *Attacobius* ainda não descritas (SANTANA, 2015).

Nessa mesma região de estudo de Santana (2015) encontramos adultos (machos e fêmeas) e jovens de uma nova espécie de *Attacobius* dentro das colônias de *Solenopsis saevissima* Smith. Conhecidas como “lava-pés” no Brasil, *Solenopsis invicta* Buren e *S. saevissima* são caracterizadas pela ampla distribuição no continente americano (TRAGER, 1991). A ocorrência local desse grupo de formigas está associada a solos úmidos e vegetação baixa que permite a forte incidência de luz solar (LOFGREN et al., 1975). Na região de Cerrado, o clima sazonal Aw com longo período seco deve limitar a ocorrência regional de *S. saevissima* e, conseqüentemente, a distribuição de *Attacobius* sp. Entretanto, *S. saevissima* é considerada comum em áreas abertas e úmidas (PESQUERO; DIAS, 2011; PESQUERO; VAZ; ARRUDA, 2013). Thomas et al. (2005) quantificaram os padrões de infestação por parasitas sociais em alta infestação, mas baixa transmissão, ou seja, uma espécie mirmecófila é encontrada em muitas colônias em determinados locais, mas não em outros locais; baixa infestação e alta transmissão, uma espécie mirmecófila é encontrada apenas dentro de algumas colônias, mas em qualquer localidade em todo o território onde ocorre o hospedeiro; e baixa infestação e baixa transmissão, onde a espécie mirmecófila é sensível e por isso é encontrada em poucas colônias e não ocorre em todo o território do hospedeiro.

A descoberta da mirmecofilia de *Attacobius* sp. com *S. saevissima* favorece estudos sobre história de vida e modo de integração das aranhas às colônias, como as formigas reagem a esses invasores, quais adaptações permitem que as aranhas possam viver dentro das colônias, e em que medida essa espécie de aranha afeta a vida da colônia hospedeira. O conhecimento sobre os mecanismos e adaptações envolvidos na mirmecofilia de *Attacobius* é escasso na literatura científica (ERTHAL; TONHASCA, 2001). Dessa forma, nosso objetivo é descrever os mecanismos que permitem a mirmecofilia de *Attacobius* sobre *S. Saevissima* e o impacto causado na colônia hospedeira. Nós propomos quatro hipóteses: 1- Tendo como premissas a alta ocorrência local e a baixa distribuição regional da espécie hospedeira (*S. saevissima*), a ocorrência de *Attacobius* sp. adequa-se ao modelo de distribuição de alta

infestação local e baixa transmissão regional; 2- Tendo como premissas a distância de parentesco entre parasita (*Attacobius* sp.) e hospedeiro (*S. saevissima*) e a ausência de biossíntese no grupo das aranhas mirmecófilas, *Attacobius* sp. utiliza-se da camuflagem química para integrar-se à colônia hospedeira; 3- Tendo como premissa a utilização da camuflagem química dentro do grupo das aranhas e a utilização de mais de uma espécie de formiga hospedeira por algumas espécies de aranhas, *Attacobius* sp. possui plasticidade na utilização de espécies de formigas hospedeiras; 4- Tendo como premissa o grande risco da mirmecofilia e que ela não é necessária aos predadores de formigas adultas, *Attacobius* sp. utiliza-se apenas de indivíduos jovens como alimento.

MATERIAIS E MÉTODOS

Distribuição local e regional

As coletas foram realizadas na região sul de Goiás, durante a transição do período chuvoso e seco (fevereiro a abril) de 2016 e 2017, em 12 locais no município de Morrinhos dentro de uma área aproximada de 59.673 ha (Figura 1). Os locais de estudo escolhidos estavam próximos a pequenos cursos de água, com relevo plano e solo úmido com predomínio de vegetação baixa (gramíneas e herbáceas) (LOFGREN et al. 1975). As colônias de *S. saevissima* encontradas nos locais de estudo foram coletadas com pá e gradualmente transferidas *in loco* para bandejas plásticas brancas (50x30x7 cm), revestidas com talco nas bordas internas para evitar a fuga das formigas, para verificar a presença de aranhas mirmecófilas. Quantificamos as áreas de coleta (ha), o número de colônias encontradas e o número de adultos (machos e fêmeas) e jovens de *Attacobius* sp. presentes nas colônias para estimar a ocorrência local e regional das formigas e aranhas. Utilizamos a revisão de Trager (1991) para identificação das formigas “lava-pés” e Bonaldo (2000), Platnick e Baptista (1995) e Bonaldo e Brescovit (2005) para identificação da aranha inquilina.

Figura 1. Localização dos pontos de coleta de *Solenopsis saevissima* e *Attacobius* sp. no município de Morrinhos, Goiás. 1. 17°44'52.46"S, 49°7'8.71"O; 2. 17°39'18.12"S, 49°8'30.71"O; 3. 17°50'33.51"S, 49°9'23.81"O; 4. 17°44'18.45"S, 49°0'6.81"O; 5. 17°48'49.01"S, 49°4'45.76"O; 6. 17°48'26.68"S, 48°55'35.68"O; 7. 17°43'52.56"S, 49°13'50.79"O; 8. 17°43'31.55"S, 49°5'47.40"O; 9. 17°48'40.83"S, 49°17'45.93"O; 10. 17°42'37.85"S, 49°12'10.00"O; 11. 17°37'37.96"S, 49°1'5.53"O; 12. 17°30'16.26"S, 49°4'10.60"O.



Fonte: Google Earth Pro, 2017.

Perfil químico cuticular parasita-hospedeiro

Os espécimes de *Attacobius* sp. e *S. saevissima* foram colocados individualmente em frascos de vidro e mantidos no freezer a -20°C até o momento da extração dos compostos cuticulares (MARTIN; DRIJFHOUT, 2009). Utilizamos 10 aranhas de duas colônias de *S. saevissima* para as análises de HCC, sendo que três foram imediatamente mortas por congelamento após serem retiradas de cada colônia e duas foram mantidas isoladas das colônias por 48h antes de serem congeladas para verificar se houve perda de alguns compostos cuticulares. Utilizamos três e seis operárias de variados tamanhos de cada colônia, respectivamente, para comparação com o perfil químico da colônia hospedeira.

Para a extração dos compostos, cada indivíduo foi imerso no solvente apolar hexano (Macron - 95% n-Hexane) por 2 minutos e logo retirados e preservados em álcool 70%. Após a extração, os extratos foram deixados na capela para a evaporação dos compostos voláteis e concentração dos compostos cuticulares. Depois de evaporados, os extratos foram

suspendidos em 5µl de hexano e injetados manualmente 2 µl do composto no GCMS (cromatógrafo de gás acoplado a um espectômetro de massa) (MARTIN; DRIJFHOUT, 2009).

As análises foram realizadas em um sistema de cromatografia gasosa (Shimadzu - modelo GCMS QP2010), com coluna Rtx: 5MS de 30 m. O método da corrida iniciou-se a uma temperatura de 50°C, subindo para 300°C a uma taxa de 5°C/min, sendo mantida a temperatura máxima por 10 min. O injetor permaneceu a uma temperatura de 280°C e a injeção foi realizada no modo *Splitless*, recomendado para amostras de baixa concentração devido ao pequeno tamanho dos espécimes. O início da leitura dos compostos começou a partir dos 4 minutos para evaporação do hexano e outros compostos voláteis.

Analizamos os espectros de massa produzidos por ionização de impacto eletrônico para determinar os compostos cuticulares de operárias de *Solenopsis saevissima* e aranhas *Attacobius* sp. Os valores dos compostos cuticulares obtidos através da cromatografia gasosa foram tabelados e os grupos de formigas e aranhas foram comparados segundo as colônias de origem através da análise multivariada não paramétrica PERMANOVA (9999 permutações), uma análise conservativa em relação à heterogeneidade dos dados e que consegue capturar pequenas diferenças entre os grupos (ANDERSON; WALSH, 2013). As quatro aranhas mantidas isoladas das colônias por 48h foram incluídas nas comparações para avaliar se ocorre mudança nos compostos cuticulares em situação de não contato com o hospedeiro. A contribuição de cada composto cuticular na diferenciação dos grupos foi verificada em porcentagem por meio da análise exploratória de SIMPER (9999 permutações). As análises foram realizadas com o Programa R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2017).

Plasticidade de hospedeiro

Cinco colônias de *S. saevissima* contendo as aranhas inquilinas *Attacobius* sp. foram coletadas em cinco diferentes locais de estudo e transferidas para bandejas plásticas (30x15x10 cm) revestidas internamente com fluon®, mantidas em laboratório e alimentadas com água e insetos *ad libitum*. Uma pequena porção de formigas jovens, adultas (200-300 operárias coletadas aleatoriamente) e adultas mortas (lixo) de cada colônia foi transferida para outras cinco bandejas mantidas sem aranhas por uma semana nas mesmas condições laboratoriais para verificar se as aranhas procuram contato com operárias vivas ou mortas para adquirir feromônios de superfície. Trinta e três aranhas foram mantidas isoladas em tubos de ensaio contendo algodão com água por 48 horas antes de serem reintroduzidas nas colônias reduzidas. A plasticidade das aranhas em colonizar outras colônias da mesma espécie e de

uma espécie aparentada foi testada utilizando-se das mesmas colônias reduzidas e de uma colônia reduzida de *Solenopsis invicta* coletada em São Carlos (SP). Observamos e quantificamos o tempo gasto nos comportamentos exibidos pelas aranhas introduzidas individualmente nas colônias reduzidas durante 30 minutos ou até que a aranha fosse aceita pelas operárias.

Mirmecofagia

Utilizamos 10 machos e 10 fêmeas de *Attacobius* sp. nos testes de predação em laboratório. A predação de *Attacobius* sp. sobre *S. saevissima* foi avaliada por meio da oferta isolada de 10 larvas, 10 pupas e 40 adultos (operárias, machos e rainhas virgens) para uma aranha adulta (macho ou fêmea) por placa-de-petri com tampa (10x1 cm) durante um período de 24 horas. Devido à dificuldade de contagem e sensibilidade à manipulação, os ovos foram oferecidos às aranhas por meio de uma rainha fértil junto com 10 operárias. Dessa forma, a análise da predação sobre ovos foi quantificada em frequência de ocorrência do evento durante 1h de observação para cada aranha (n=20).

RESULTADOS

Distribuição local e regional

Foram inspecionadas um total de 103 colônias de *S. saevissima*. A densidade de colônias encontradas nos 12 locais estudados foi $12,95 \pm 6,48/\text{ha}$. Das 108 aranhas coletadas dentro das colônias, 17 foram identificadas como machos, 54 fêmeas, 31 jovens e seis que fugiram não foram sexados. *Attacobius* sp. ocorreu em cinco (42%) dos 12 locais visitados, em $47,4 \pm 25,68\%$ das colônias nos locais em que ela ocorreu, e em 25 (24,3%) das 103 colônias encontradas. Encontramos até 23 indivíduos dentro de uma colônia, sendo encontradas em média sete aranhas/colônia (n = 25). Os adultos de *Attacobius* sp. medem aproximadamente $3,26 \pm 0,15$ mm de comprimento (n = 17).

Perfil químico cuticular

Ao contrário do que foi observado nas aranhas, os alcenos contribuíram com a maior quantidade de HCC das formigas (~56%) e os alcanos responderam por ~78% dos compostos das aranhas (Tabela 1). A análise de PERMANOVA detectou diferença significativa do perfil químico dentre os grupos de formigas e aranhas analisados ($F = 11,42$ $R^2 = 0,83$ $P < 0,0001$).

A análise *a posteriori* entre pares de grupos demonstrou que apenas a colônia 4 diferiu dos demais grupos (formigas e aranhas) (Tabela 2).

Tabela 1. Compostos identificados nos tegumentos de operárias de *Solenopsis saevissima* e *Attacobius* sp. segundo a proporção média em porcentagem. TR: tempo de retenção em minutos.

| Compostos Cuticulares | TR | Forma Molecular | Formigas Média ± DP (n = 9) | Aranhas Média ± DP (n = 10) |
|----------------------------------|--------|---------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| Heneicosano | 33.249 | n-C21 | - | 0,688 ± 0,305 |
| Docosano | 35.048 | n-C22 | 0,941 ± 0,745 | 1,347 ± 0,582 |
| Tricosano | 36.750 | n-C23 | 1,442 ± 0,657 | 3,047 ± 0,668 |
| 8-; 5-Metil-tricosano | 37.140 | 8-; 5-MeC23 | - | 0,371 ± 0,680 |
| Tetracosano | 38.381 | n-C24 | 1,328 ± 0,720 | 4,085 ± 1,455 |
| Pentacosano | 39.621 | Z-C25 | 7,042 ± 3,855 | 0,357 ± 1,014 |
| Pentacosano | 39.960 | n-C25 | 12,580 ± 5,102 | 11,777 ± 5,268 |
| 13-Metil-pentacosano | 40.375 | 13-MeC25 | - | 0,171 ± 0,325 |
| Hexacosano | 41.152 | Z-C26 | 0,434 ± 0,160 | 0,670 ± 1,272 |
| Hexacosano | 41.465 | n-C26 | 1,955 ± 0,801 | 7,396 ± 2,496 |
| Heptacosano | 42.651 | Z-C27 | 20,054 ± 5,648 | 0,919 ± 2,601 |
| Heptacosano | 42.929 | n-C27 | 7,655 ± 3,089 | 13,765 ± 2,677 |
| 13-; 11-Metil-heptacosano | 43.382 | 13-; 11-MeC27 | 1,178 ± 0,273 | 0,649 ± 0,459 |
| 3,15-; 11,17-Dimetil-heptacosano | 43.787 | 13,15-; 11,17DiMeC27 | 0,805 ± 0,278 | 0,558 ± 0,343 |
| 3-Metil-heptacosano | 43.960 | 3-MeC27 | 0,368 ± 0,325 | 0,872 ± 0,998 |
| Octacosano | 44.064 | Z-C28 | 0,452 ± 0,170 | - |
| Octacosano | 44.330 | n-C28 | 1,339 ± 0,709 | 8,073 ± 3,088 |
| 3-Metil-octacosano | 45.310 | 3-MeC28 | - | 3,492 ± 8,898 |
| Nonacosano | 45.457 | Z-C29 | 24,191 ± 5,440 | 0,322 ± 0,638 |
| Nonacosano | 45.693 | n-C29 | 4,884 ± 1,942 | 12,614 ± 3,062 |
| 15-; 13-Metil-nonacosano | 46.098 | 15-; 13-MeC29 | 1,093 ± 0,621 | 1,134 ± 0,502 |
| 15-; 13-Dimetil-nonacosano | 46.463 | 13,15-DiMe; 11,13-DiMeC29 | 1,518 ± 0,746 | 0,581 ± 0,415 |
| Triacotano | 47.004 | n-C30 | 0,773 ± 0,462 | 5,462 ± 2,428 |
| Hentriacontano | 48.073 | Z-C31 | 5,120 ± 1,692 | 0,871 ± 2,545 |
| Hentriacontano | 48.269 | n-C31 | 1,545 ± 1,109 | 7,458 ± 5,521 |
| 15-; 13-Metil-hentriacontano | 48.640 | 15-, 13-MeC31 | 0,743 ± 0,403 | 2,139 ± 0,899 |
| 15-; 13-Dimetil-hentriacontano | 48.958 | 15,17-; 13,15-DiMeC31 | 0,630 ± 0,400 | 0,581 ± 0,383 |
| Dotriacontano | 49.508 | n-C32 | 0,418 ± 0,321 | 3,003 ± 1,396 |
| Tritriacontano | 50.756 | n-C33 | 0,187 ± 0,156 | 2,453 ± 1,653 |
| 17-, 15-Metil-tritriacontano | 51.112 | 17-, 15-MeC33 | 0,639 ± 0,490 | 1,893 ± 1,956 |
| 15; 17-Dimetil-tritriacontano | 51.417 | 15,17-DiMeC33 | - | 1,260 ± 1,033 |
| 5, 17-Metil-tritriacontano | 51.650 | 5,17-DiMeC33 | - | 0,745 ± 0,855 |
| Tetratriacontano | 52.100 | n-C34 | - | 1,129 ± 0,633 |

Tabela 2. PERMANOVA dos hidrocarbonetos cuticulares de *Solenopsis saevissima* e *Attacobius* sp.

| Contrastes | F | R ² | p | p ajustado |
|------------------------|----------|----------------|-------|------------|
| Colônia 2 vs Colônia 4 | 1.760384 | 0.201 | 0.176 | 1.000 |

| | | | | |
|---|-----------|-------|-------|-------|
| Colônia 2 vs Aranha C2 | 43.338195 | 0.915 | 0.100 | 1.000 |
| Colônia 2 vs Aranha C4 | 43.496094 | 0.935 | 0.100 | 1.000 |
| Colônia 2 vs Aranha C2 isolada | 7.015041 | 0.700 | 0.100 | 1.000 |
| Colônia 2 vs Aranha C4 isolada | 18.063171 | 0.857 | 0.100 | 1.000 |
| Colônia 4 vs Aranha C2 | 27.380776 | 0.796 | 0.011 | 0.165 |
| Colônia 4 vs Aranha C4 | 19.776727 | 0.767 | 0.026 | 0.390 |
| Colônia 4 vs Aranha C2 isolada | 10.167172 | 0.629 | 0.035 | 0.525 |
| Colônia 4 vs Aranha C4 isolada | 16.624315 | 0.735 | 0.043 | 0.645 |
| Aranha C2 vs Aranha C4 | 2.087923 | 0.410 | 0.200 | 1.000 |
| Aranha C2 vs Aranha C2 isolada | 1.670505 | 0.358 | 0.100 | 1.000 |
| Aranha C2 vs Aranha C4 isolada | 1.784215 | 0.373 | 0.100 | 1.000 |
| Aranha C4 vs Aranha C2 isolada | 1.300699 | 0.394 | 0.333 | 1.000 |
| Aranha C4 vs Aranha C4 isolada | 1.085319 | 0.352 | 0.667 | 1.000 |
| Aranha C2 isolada vs Aranha C4 isolada | 1.231708 | 0.381 | 0.333 | 1.000 |

A convergência de hidrocarbonetos cuticulares entre formigas e aranhas foi predominantemente de alcanos, sendo n-C25, n-C27 e n-C29 os mais frequentes nos três grupos avaliados (formigas, aranhas e aranhas isoladas) (Figura 2). No entanto, os principais compostos na diferenciação entre os grupos das formigas e aranhas (em contato e isoladas) foram o alceno Z-C27 (~16%, em média) e Z-C29 (~19%, em média), que ocorreram em maior quantidade nas formigas e foi quase que insignificante nas aranhas (Tabela 3). O alcano ramificado 3-Metil-octacosano (3-MeC28) só ocorreu nas aranhas quando associadas com a colônia, mas esse composto não foi encontrado nas formigas e nas aranhas isoladas (Figura 2). Da mesma forma, os alcanos 8-; 5-Metil-tricosano (8-; 5-MeC23) e 13-; 11-Metil-heptacosano (13-; 11-MeC27), pouco menos expressivos, também só ocorreram nas aranhas associadas com as colônias (Tabela 3).

Figura 2. Cromatograma dos perfis de hidrocarbonetos cuticulares de *Solenopsis saevissima* e *Attacobius* sp. A: Formiga, B: Aranha, C: Aranha isolada. A seta indica o 3-Metil-octacosano (3-MeC28).

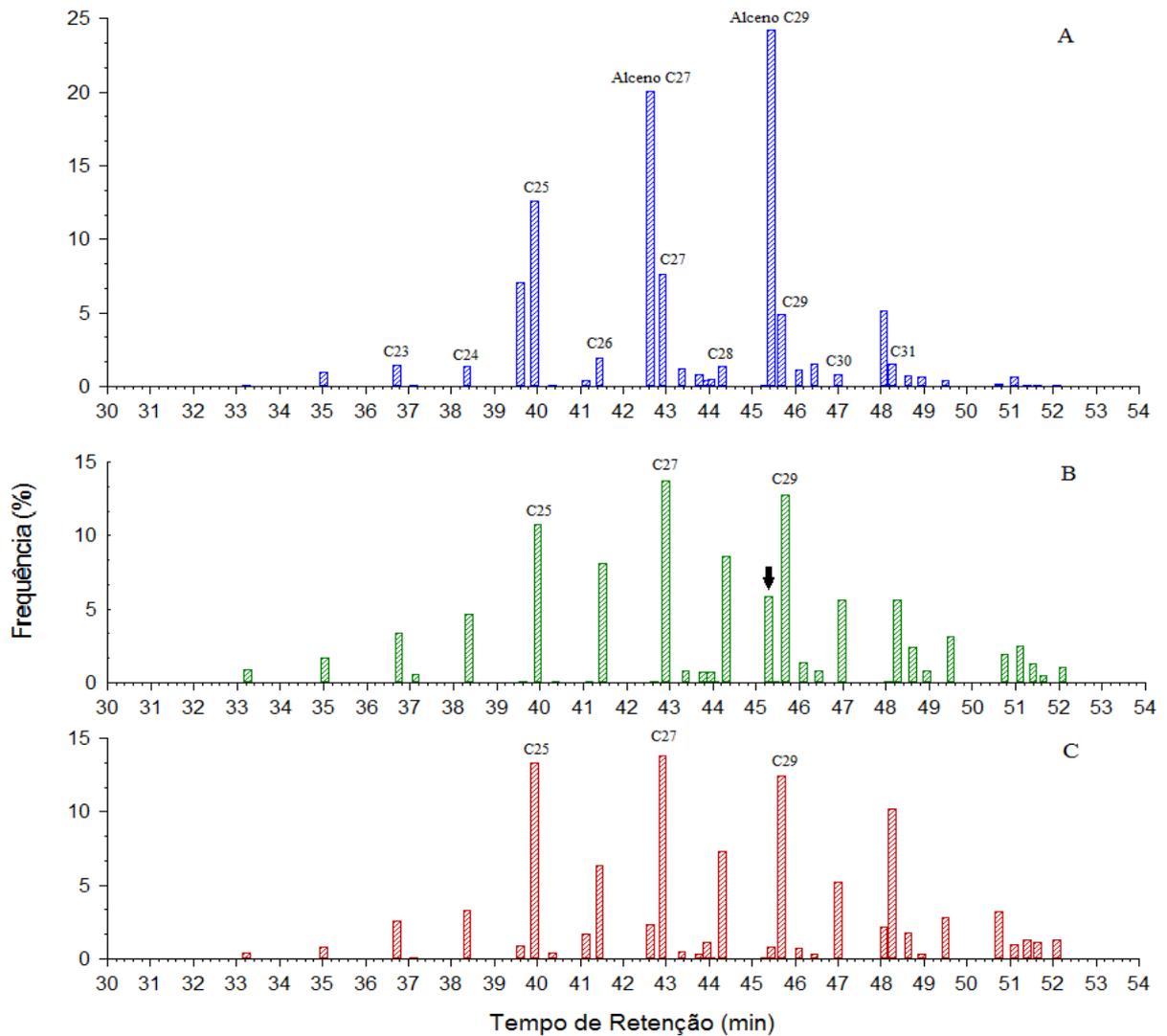


Tabela 3. Análise de SIMPER. Contribuição de cada composto, em porcentagem média, para a diferenciação entre os pares de grupos. F: formiga, A: aranha, Ai: aranha isolada da colônia de origem.

| Compostos | F x F | F x A | F x Ai | A x A | A x Ai | Ai x Ai |
|-------------|--------------|-------------|-------------|-------|-------------|--------------|
| 8-; 5-MeC23 | | | | 3,39 | | |
| n-C24 | | 3,80 | | 4,80 | 5,50 ± 1,15 | |
| Z-C25 | 9,70 | 5,90 ± 1,10 | 5,65 ± 1,13 | | 2,70 | |
| n-C25 | 14,19 | 4,60 ± 0,40 | 7,54 ± 0,50 | | 9,28 ± 4,70 | 14,90 |
| Z-C26 | | | | | 3,44 ± 6,50 | |

| | | | | | | |
|-----------------------|--------------|---------------------|---------------------|------|---------------------|--------------|
| n-C26 | | 5,50 ± 1,10 | 3,90 ± 0,60 | 8,35 | 6,80 ± 1,50 | 4,74 |
| Z-C27 | 13,33 | 16,26 ± 1,70 | 15,50 ± 2,10 | | 6,60 ± 0,30 | 5,80 |
| n-C27 | 9,15 | 5,22 ± 1,30 | 6,90 ± 1,64 | 8,08 | 6,20 ± 2,23 | 6,23 |
| 3;13; 11-MeC27 | | | | | 2,70 ± 0,13 | |
| n-C28 | | 6,60 ± 0,90 | 5,15 ± 0,8 | 7,90 | 6,71 ± 1,40 | 6,60 |
| 3-MeC28 | | | | 6,60 | 4,20 ± 1,50 | |
| Z-C29 | 18,10 | 18,22 ± 2,50 | 19,00 ± 2,80 | | | |
| n-C29 | 4,64 | 6,70 ± 1,20 | 6,20 ± 0,90 | 8,30 | 9,10 ± 2,93 | 5,65 |
| n-C30 | | 4,84 ± 0,80 | 4,60 ± 0,20 | 6,77 | 4,80 ± 1,60 | 4,90 |
| Z-C31 | 5,35 | 4,50 ± 0,01 | 3,70 ± 0,30 | | 6,43 ± 0,30 | 5,70 |
| n-C31 | | 3,90 | 8,44 ± 3,20 | | 22,93 ± 1,07 | 13,60 |
| n-C32 | | | | 4,80 | 3,30 ± 0,60 | |
| n-C33 | | | | 4,60 | 8,30 ± 2,20 | 3,60 |
| 17-, 15-MeC33 | | | | 9,24 | 5,70 ± 1,90 | |

Apesar de menor expressão nas formigas, os alcanos n-C26 e n-C28 formaram o segundo grupo com maior proporção relativa nas aranhas, seguido dos alcanos n-C31, n-C30, n-C24 e n-C23. Os alcenos foram os compostos que mais contribuíram para diferenciar as colônias entre si, sendo os alcenos Z-C29 (18,10%), Z-C27 (13,33%), Z-C25 (9,7%) e Z-C31 (5,35%), que juntos somam 46,5% (Tabela 3). Por outro lado, os alcanos n-C25 (14,19%), n-C27 (9,15%) e n-C29 (4,64%) contribuíram para convergir as colônias e as aranhas, explicando 28% da variação. Dentro do grupo das aranhas em contato com as colônias hospedeiras, não houve destaque dentre os compostos, sendo que a maior parte deles contribuiu de forma semelhante. Os principais compostos responsáveis pela diferenciação entre as aranhas isoladas e entre as aranhas isoladas das aranhas em contato com as colônias foram os alcanos n-C31 (18,3% ± 6,6) e o n-C25 (12,9% ± 3,97), compostos que não apareceram no grupo das aranhas em contato.

Plasticidade de hospedeiro

Das 22 aranhas adultas que foram introduzidas em bandejas contendo diferentes colônias reduzidas de *S. saevissima*, 13 foram aceitas dentro de um período de 30 min de observação e nove não foram aceitas. Das 11 aranhas introduzidas na colônia de *S. invicta*, nove foram aceitas e duas não foram aceitas. A proporção média de aranhas que não foram aceitas nas colônias foi de 33% e não diferiu entre as duas espécies de formigas “lava-pés” (Teste Exato de Fisher, $p = 0,26$). O tempo médio decorrido para as aranhas serem aceitas pelas colônias foi de 9 ± 6 min ($n = 22$) e não diferiu entre as espécies de formigas “lava-pés” (Mann-Whitney U = 53, $p = 0,71$). Dentro das bandejas, as aranhas exibiram os comportamentos de perseguição às formigas (Figura 2). As aranhas utilizaram todos os

apêndices durante o contato com as formigas, mas principalmente os primeiros pares de pernas e os pedipalpos, que constantemente eram levados às quelíceras (Figura 3).

Figura 2. *Attacobius* sp. perseguindo e tocando as operárias de *Solenopsis saevissima*.



Figura 3. Macho de *Attacobius* limpando o segundo par de pernas.



Mirmecofagia

Não houve predação sobre as operárias adultas ($4,15 \pm 1,41$ mm de comprimento, $n = 200$) e os machos e rainhas virgens de *S. saevissima* oferecidos às aranhas durante um período de 24h. Por outro lado, as aranhas predaram larvas e pupas, utilizando mais larvas do que pupas como alimento (4 larvas/dia e 3 pupas/dia, $n = 20$. Mann-Whitney, $U = 20$, $p = 0,004$). As larvas e pupas oferecidas às aranhas mediram $1,82 \pm 0,7$ mm e $2,75 \pm 0,45$ mm de comprimento ($n = 200$), respectivamente, sendo que as pupas foram maiores que as larvas ($t =$

-3,74; $gl = 398$; $p < 0,001$). As aranhas roubaram os ovos das operárias em 16 das 20 observações (Figura 4), sendo que três machos e uma fêmea não ingeriram ovos, apesar de manterem contato com a colônia reduzida.

Figura 4. Fêmea de *Attacobius* sp. se alimentando de ovos de *S. saevissima* em laboratório.



DISCUSSÃO

A densidade de colônias encontradas ($12,95 \pm 6,48/ha$) é inferior às encontradas na América do Sul, $50 \pm 8/ha$ (PORTER et al., 1997), em São Paulo, $38,2 \pm 6,44/ha$ (PESQUERO; DIAS, 2011), em Goiás, $37,5 \pm 3,0/ha$ (PESQUERO; VAZ; ARRUDA, 2013) e no Mato Grosso do Sul, $30 \pm 37/ha$ (PORTER et al., 1992). O fato de *Attacobius* sp. ter infestado 48% das colônias nos locais onde ela ocorreu e em apenas 24,3% de todas as colônias encontradas na região, indica que a grande densidade local de colônias garante uma alta infestação, mas a dispersão desta aranha para colônias distantes deve seguir um processo mais lento, evidenciando um padrão de “alta infestação local e baixa transmissão regional” (THOMAS et al., 2005). De fato, o grande tamanho de *Attacobius* sp. adulto em relação ao tamanho das rainhas de *S. saevissima* ($8,08 \pm 0,58$ mm, $n = 15$) representa um limite à dispersão regional desta espécie através da forésia como observado em *Attacobius attarum* sobre *Atta sexdens* (Linnaeus) (PLATNICK; BAPTISTA, 1995). Entretanto, nenhum estudo foi realizado para testar o possível efeito da forésia de *A. attarum* sobre a taxa de transmissão regional. Segundo Cushing (1998), a dispersão das aranhas para novas colônias é um processo importante para evitar a depressão endogâmica e o aumento da competição por recursos dentro de uma colônia.

A presença de jovens e adultos (machos e fêmeas) indica que *Attacobius* sp. se reproduz dentro colônia hospedeira. Cushing (1995) encontrou todos os estágios de desenvolvimento de *Masoncus pogonophilus* dentro dos ninhos de *Pogonomyrmex badius* (Latreille) e Noonan (1982) observou *Camponotus inca* Emery cuidando dos ovos da aranha *Eilica puno* (Gnaphosidae) dentro das galerias do ninho. Entretanto, a reprodução dentro da colônia hospedeira pode trazer riscos para a aranha inquilina, tais como ser identificada durante o acasalamento e ter os ovos destruídos pelas formigas (EDMUNDS, 1978). A espécie de aranha mirmecófila de *S. saevissima* aqui estudada ainda não consta como descrita, mas apresenta proximidade com *Attacobius tucurui* Bonaldo & Brescovit por partilhar de um esporão no lobo ventral da apófise tibial retrolateral (RTA), diferindo-se pela forma do lobo dorsal de RTA (BONALDO; BRESCOVIT, 2005). O pequeno tamanho dos adultos de *Attacobius* sp. ($3,26 \pm 0,15$ mm) é uma das características gerais de aranhas mirmecófilas (< 5 mm) e tem sido considerado como uma das principais vantagens de integração à vida da colônia hospedeira (CUSHING, 2012).

Com exceção da colônia 4, provavelmente devido a contaminação durante a extração dos compostos, os resultados dos HCCs demonstram uma similaridade química entre a aranha *Attacobius* sp. e a formiga hospedeira *S. saevissima*. Essa similaridade permite à aranha permanecer dentro da colônia hospedeira e se beneficiar da utilização da prole como recurso trófico. A variabilidade do perfil colonial de *S. saevissima* parece ter favorecido o comportamento cleptoparasita de *Attacobius* sp. uma vez que as formigas não desenvolveram mecanismo para detecção e remoção da aranha.

O fato dos metilados 8-; 5-MeC23, 13-; 11-MeC27 e 3-MeC28 ocorrerem apenas nas aranhas quando associadas com a colônia hospedeira e não ocorrerem nas formigas e nas aranhas isoladas pode ser explicado pela predação dos indivíduos jovens. No entanto, esta hipótese precisa ser testada através da análise dos HCCs dos ovos, larvas e pupas de *S. saevissima*. A aranha Salticidae *Cosmophasis bitaeniata* vive dentro dos ninhos da formiga *Oecophylla smaragdina*, alimentando-se das larvas de formigas (ELGAR; ALLAN, 2004; 2006). Através de análises, os autores sugerem que as características dos perfis de HCCs são mais próximas ao das formigas trabalhadoras menores e das larvas.

Estudos prévios destacam a relevância dos hidrocarbonetos cuticulares para o reconhecimento intraespecífico em diferentes espécies de insetos sociais (LOCKEY, 1988; BONAVITA-COUGOURDAN et al., 1987; SINGER, 1992; COTONESCHI et al., 2009; BLOMQUIST; BAGNÈRES, 2010). Estes HCCs são utilizados como feromônios primários para a discriminação entre companheiros de ninho durante breve contato entre os indivíduos,

cujas variações qualitativas e quantitativas podem fornecer informações sobre espécies, gênero, colônia, tarefa, fertilidade, etc e, dessa forma são considerados como uma assinatura química, ou espécie de “identidade química” particular de cada indivíduo (PROVOST et al., 2008; BLOMQUIST; BAGNÈRES, 2010). Estudos com a espécie de vespa social de clima temperado *Polistes biglumis bimaculatus* já relataram que essa espécie parasita pode adquirir parte da assinatura química da colônia hospedeira após os primeiros contatos, especialmente com o substrato dos ninhos, acarretando uma diminuição nos comportamentos agonísticos que ocorrem no início das interações (TURILLAZZI et al., 2000).

A constante procura por contato entre a aranha e as formigas sugere que a renovação ou recomposição do perfil químico cuticular pela aranha não é regulado via biossíntese, mas por transferência exógena contínua (DETTNER; LIEPERT, 1994). Erthal e Tonhasca (2001) observaram semelhante comportamento de contato entre *Attacobius attarum* e *Atta sexdens*. Essa relação entre um inseto social e um artrópode não social foi recentemente estudada entre *Varroa destructor* e *Apis mellifera* (LE CONTE et al., 2015). Estudos prévios mostram que *Varroa* pode mimetizar os hidrocarbonetos cuticulares e previne o parasita de ser eliminado via comportamento higiênico das abelhas (FRIES et al., 1986).

A utilização da camuflagem química como estratégia de integração à colônia de *S. saevissima* foi corroborada pela convivência entre *Attacobius* sp. e *S. invicta* durante o teste de plasticidade de hospedeiro. Quando o ácaro *V. destructor* foi experimentalmente introduzido em uma colônia de espécie de abelha diferente (*Apis cerana*), o mesmo adquiriu perfil químico semelhante à nova espécie hospedeira demonstrando a camuflagem química do ácaro parasita (KATHER et al., 2015). As estratégias utilizadas pelos mirmecófilos para se integrarem à colônia hospedeira ainda foram pouco estudadas (CUSHING, 1998). A autora sugere, através de observações em campo, que a aranha usa os rastros de feromônios das formigas para localizar a colônia hospedeira.

Considerando que a abundância média foi de aproximadamente sete aranhas por colônia (amplitude 1-23) e cada aranha consumiu em média, cinco larvas ou três pupas por dia, é previsto um impacto médio de 28 larvas e/ou pupas por dia sobre a colônia, além dos ovos que não foram quantificados. Baseando-se nas taxas de crescimento de *S. invicta* e *S. richteri*, apenas uma aranha seria suficiente para impedir que a rainha de uma colônia de *S. saevissima* de até cinco meses de idade produzisse as aproximadamente sete operárias/dia (MARKIN; DILLIER, 1971; MARKIN et al., 1973). Erthal e Tonhasca (2001) também observaram *A. attarum* se alimentando de pupas de *A. sexdens*.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Attacobius sp. é uma espécie de aranha mirmecófila obrigatória de *S. saevissima*. A taxa de parasitismo demonstra alta infestação e baixa transmissão. A presença de machos e jovens dentro da colônia indica que ela utiliza a colônia para se reproduzir. Os perfis químicos dos tegumentos da aranha inquilina e formiga hospedeira convergiram, e o frequente comportamento de perseguição e contato com as operárias adultas de *S. saevissima* mais a plasticidade de hospedeiro observada indicam um mimetismo químico por camuflagem como esperado para o grupo das aranhas mirmecófilas. As aranhas utilizam ovos, larvas e pupas das operárias para se alimentarem, podendo claramente reduzir a aptidão da colônia, ingerindo inclusive jovens destinados à casta reprodutora.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSON, M.J.; WALSH, D.C.I. PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing? **Ecological Monographs**, 83(4): 557-574, 2013.
- BLOMQUIST, G.J.; BAGNÈRES, A.G. **Insect hydrocarbons: biology, biochemistry, and chemical ecology**. New York: Cambridge U.P. 492 p, 2010.
- BONALDO, A.B. Taxonomia da subfamília Corinninae (Araneae, Corinnidae) nas regiões Neotropical e Neártica. **Iheringia, Sér. Zool.**, 89: 3-148, 2000.
- BONALDO, A.B.; BRESCOVIT, A.D. On new species of the Neotropical spider genus *Attacobius* Mello-Leitão, 1923 (Araneae, Corinnidae, Corinninae), with a cladistic analysis of the tribe Attacobiini. **Insect Syst. Evol.**, 36: 35-56, 2005.
- BONAVITA–COUGOURDAN, A.; CLÉMENT, J.L.; LANGE, C. Nestmate recognition: the role of cuticular hydrocarbons in the ant *Camponotus vagus* Scop. **Journal of Entomological Science**, v. 22(1): p. 1-10. 1987.
- CECCARELLI, F.S. Ant-Mimicking Spiders: strategies for living with social insects. **Psyche**, Article ID 839181, 6 p., 2013.
- COTONESCHI, C.; DANI F.R.; CERVO, R.; SCALA, C.; STRASSMANN, J.E.; QUELLER, D.C.; TURILLAZZI, S. *Polistes dominulus* (Hymenoptera, Vespidae) larvae show different cuticular patterns according to their sex: workers seem not use this chemical information. **Chemical Senses**, v. 34, p. 195-202, 2009.
- CUSHING, P.E. Myrmecomorphy and myrmecophily in spiders: a review. **Florida Entomologist**, 80(2): 165-193, 1997.

CUSHING, P.E. **Natural history of the myrmecophilic spider, *Masoncus pogonophilus* cushing, and its host ant, *Pogonomyrmex badius* (latreille).** University of Florida, 1995.

CUSHING, P.E. Population structure of the ant nest symbiont *Masoncus pogonophilus* (Araneae: Linyphiidae). **Ecology and Population Biology**, v. 91, no. 5, p. 626-631, 1998.

CUSHING, P.E. Spider-Ant Associations: An Updated Review of Myrmecomorphy, Myrmecophily, and Myrmecophagy in Spiders. **Psyche**, Article ID 151989, 23 p., 2012.

DENNIS, R.L.H.; DAPPORTO, L.; FATTORINI, S.; COOK, L.M. The generalism–specialism debate: the role of generalists in the life and death of species. **Biological Journal of the Linnean Society**, vol. 104, p. 725-737, 2011.

DETTNER, K.; LIEPERT, C. Chemical Mimicry and Camouflage. **Annual Review of Entomology**, vol. 39, p. 129-154, 1994.

EDMUNDS, M. On the association between *Myrmurachne* spp. (Salticidae) and ants. **Bull. Br. Arachnol. Soc.** 4: p. 149-160, 1978.

ELGAR, M.A.; ALLAN, R.A. Chemical mimicry of the ant *Oecophylla smaragdina* by the myrmecophilous spider *Cosmophasis bitaeniata*: Is it colony-specific? **J Ethol**, v. 24, p. 239-246, 2006.

ELGAR, M.A.; ALLAN, R.A. Predatory spider mimics acquire colony-specific cuticular hydrocarbons from their ant model prey. **Naturwissenschaften**, v. 91, p. 143-147, 2004.

EMERY C. Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. **Biol. Zentralbl.**, 29: 352-62, 1909.

ERTHAL, Jr., M.; TONHASCA, Jr., A. *Attacobius attarum* Spiders (Corinnidae): myrmecophilous predators of immature forms of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* (Formicidae). **Biotropica**, 33(2), p. 374-376, 2001.

FRIES, I.; WEI, H.Z.; SHI, W.; CHEN, S.J. Grooming behavior and damaged mites (*Varroa jacobsoni*) in *Apis cerana cerana* and *Apis mellifera ligustica*. **Apidologie** v. 27, p. 3-11, 1996.

HAMILTON, W.D. The genetical evolution of social behaviour, I, II. **Journal of Theoretical Biology**, v. 7, p. 1-52, 1964.

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

ICHINOSE, K.; RINALDI, I.; FORTI, L.C. Winged leaf-cutting ants on nuptial flights used as transport by *Attacobius* spiders for dispersal. **Ecological Entomology**, 29: 628-631, 2004.

KATHER, R.; DRIJFHOUT, F.P.; SHEMILT, S.; MARTIN, S.J. Evidence for passive chemical camouflage in the parasitic mite *Varroa destructor*. **J. Chem. Ecol.** V.41, p. 178-186, 2015.

KRAMER, B.H.; SCHREMPF, A.; SCHEUERLEIN, A.; HEINZE, J. Ant colonies do not trade-off reproduction against maintenance. **PLoS ONE**, v. 10, n. 9, doi:10.1371/journal.pone.0137969..

LE CONTE, Y.; HUANG, Z.Y.; ROUX, M.; ZENG, Z.J.; CHRISTIDÈS, J.-P.; BAGNÈRES, A.-G. *Varroa destructor* changes its cuticular hydrocarbons to mimic new hosts. **Biology Letters**, 11(6), 20150233, 2015. <http://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0233>

LENOIR, A.; D'ETTORRE, P.; ERRARD, C.; HEFETZ, A. Chemical Ecology and social parasitism in ants. **Annu. Rev. Entomol**, vol. 46 p. 573-599, 2001.

LOCKEY, K.H. Lipids of the insect cuticle: origin, composition and function. **Comparative Biochemistry and Physiology**, vol. 89, Issue 4, p. 595-645, 1988.

LOFGREN, C. S.; BANKS, W.A.; GLANCEY, B. M. Biology and Control of Imported Fire Ants. **All Rights Reserved**, 20:1, 30p. 1975.

MARKIN, G.P.; DILLIER, J.H. The Seasonal Life Cycle of the Imported Fire Ant, *Solenopsis saevissima richteri*, on the Gulf Coast of Mississippi. **Annals of the Entomological Society of America**, vol. 64, no. 3, p. 562-565, 1970.

MARKIN, G.P.; DILLIER, J.H.; COLLINS, H.L. Growth and Development of Colonies of the Red Imported Fire Ant, *Solenopsis invicta*. **Annals of the Entomological Society of America**, vol. 66, n. 4, p. 803-808, 1973.

MARTIN, S.J.; DRIJFHOUT, F.P. Nestmate and Task Cues are Influenced and Encoded Differently within ant Cuticular Hydrocarbon Profiles. **J. Chem Ecol**, vol. 35, p.368-374, 2009.

NOONAN, G.R. Notes on Interactions between the Spider *Eilica puno* (Gnaphosidae) and the Ant *Camponotus inca* in the Peruvian Andes. **BIOTROPICA** 14(2): p. 145-148, 1982.

PESQUERO, M.A.; DIAS, A.M.P.M. Geographical transition zone of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae) and *Pseudacteon* fly parasitoids (Diptera: Phoridae) in the state of São Paulo, Brazil. **Neotropical Entomology** (Impresso), v. 40, p. 647-652, 2011.

PESQUERO, M.A.; VAZ, A.P.A.; ARRUDA, F.V. Laboratory Rearing and Niche Resources of *Pseudacteon* spp. Coquillett (Diptera: Phoridae) Parasitoids of *Solenopsis saevissima* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v. 60, p. 484-486, 2013.

PLATNICK, N.I.; BAPTISTA, R.L.C. On the Spider Genus *Attacobius* (Araneae, Dionycha). **American Museum of Natural History**, Number 3120, 9 pp., 1995.

PORTER, S. D.; FOWLER, H. G.; MACKAY, W. P. Fire Ant Mound Densities In The United-States And Brazil (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Economic Entomology**. Lanham: Entomol Soc Amer, v. 85, n. 4, p. 1155-1161, 1992.

PORTER, S. D.; WILLIAMS, D. F.; PATTERSON, R. S.; FOWLER, H. G. Intercontinental Differences in the Abundance of *Solenopsis* Fire Ants (Hymenoptera: Formicidae): Escape from Natural Enemies?. **Biological Control**, v. 6, no.2, p. 373-384, 1997.

PROVOST, E.; BLIGHT, O.; TIRARD, A.; RENUCCI, M. Hydrocarbons and insects' social physiology. In Maes R..P. (Ed.), **Insect Physiology: New Research**, p. 19-72. New York: Nova Science Publishers, 2008.

R Development Core Team. **R**: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>, 2017.

SANTANA, R.C. Community structure and composition of litter spiders (Arachnida: Araneae) and influence of macro-climatic factors on Parque Ecológico Jatobá Centenário, Morrinhos, Goiás, Brazil. **Journal of Threatened Taxa**, 7(10): 7612-7624, 2015.

SINGER, T.L.; ESPELIE, K.E. Social wasp use nest paper hydrocarbons for nestmate recognition. **Animal Behavior**, v. 44, p. 63-68, 1992.

THOMAS, A.J.; SCHONROGGE, K.; ELMES, G.W. Specializations and host associations of social parasites of ants. In FELLOWES, M.D.E.; HOLLOWAY, G.J.; ROLFF, J. (Eds.) **Insect Evolutionary Ecology**. UK: Royal Entomological Society, CABI Publishing, pp. 479-518, 2005.

TRAGER, J.C. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). **J.N.Y.Entomol.Soc.**, 99: 141-198, 1991.

TURILLAZZI, S.; SLEDGE, M.; DANI, F. et al. Social Hackers: Integration in the Host Chemical Recognition System by a Paper Wasp Social Parasite. **Naturwissenschaften**, v. 87, p. 172, 2000. <https://doi.org/10.1007/s001140050697>

VAN ZWEDEN, J.S.; D'ETTORRE, P. Nestmate recognition in social insects and the role of hydrocarbons. In: BLOMQUIST, G.J.; BAGNÈRES, A.G. (eds) **Insect hydrocarbons: Biology, Biochemistry and Chemical Ecology**. New York: Cambridge University Press, p. 222-243, 2010.

VON BEEREN, C.; HASHIM, R.; WITTE, W. The social integration of a myrmecophilous spider does not depend exclusively on chemical mimicry. **J Chem Ecol**, 38: 262-271, 2012.

VON BEEREN, C.; SCHULZ, S.; HASHIM, R.; WITTE, W. Acquisition of chemical recognition cues facilitates integration into ant societies. **BMC Ecology**, 11(30): 1-12, 2011.

WILSON, E.O. One Giant Leap: How Insects Achieved Altruism and Colonial Life. **BioScience**, vol. 58, p. 17-25, 2008.

WSC. **World Spider Catalog**. Natural History Museum Bern. Disponível em: <http://wsc.nmbe.ch>, version 18.5. Acessado em: 25 mai 2017.