

PAULO SERGIO M. C. de OLIVEIRA

MIRMECOMORFISMO EM ALGUNS HEMÍPTEROS E ARANHAS

Tese apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade
Estadual de Campinas, para a
obtenção do título de Mestre
em Biologia (Ecologia).

Orientador: Prof. Dr. WOODRUFF W. BENSON

CAMPINAS

1982

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

OL4m

4545/BC



COORDENAÇÃO DOS CURSOS DE PÓS-GRADUAÇÃO

UNICAMP AUTORIZAÇÃO PARA QUE A UNICAMP POSSA FORNECER, A PREÇO DE CUSTO, CÓPIAS DA TESE A INTERESSADOS

Nome do Aluno: PAULO SÉRGIO MOREIRA CARVALHO DE OLIVEIRA
Nº de Identificação: 795275
Endereço para Correspondência: R. ROXO MOREIRA 1088, CID. UNIVERSITÁRIA
Curso: MESTRADO EM ECOLOGIA
Nome do Orientador: WOODRUFF W. BENSON
Título da Dissertação ou Tese: MIRMECOMORFISMO EM ALGUNS HEMIPTEROS E ARANHAS

Data proposta para a Defesa: 28 DE JUNHO DE 1982

(O Aluno deverá assinar um dos 3 itens abaixo)

1) Autorizo a Universidade Estadual de Campinas a partir desta data, a fornecer, a preço de custo, cópias de minha Dissertação ou Tese a interessados.

1/1

Data

Paulo Sérgio Carvalho de Oliveira
assinatura do aluno

2) Autorizo a Universidade Estadual de Campinas, a fornecer, a partir de dois anos após esta data, a preço de custo, cópias de minha Dissertação ou Tese a interessados.

1/1

Data

assinatura do aluno

3) Solicito que a Universidade Estadual de Campinas me consulte, dois anos após esta data, quanto à minha autorização para o fornecimento de cópias de minha Dissertação ou Tese, a preço de custo, a interessados.

1/1

Data

assinatura do aluno

De acordo

Orientador
Prof. Dr. WOODRUFF WHITMAN BENSON

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Woodruff W. Benson, pela orientação e apoio que me deu ao longo desta pesquisa.

Ao Dr. Ivan Szima, que contribuiu com dados, discussões, críticas e entusiasmo.

Aos Drs. Keith S. Brown Jr., Pierre C. G. Montouchet e Hermógenes de Freitas Leitão Filho, pelas sugestões durante o exame prévio.

Aos Drs. Benedito A. M. Soares e Maria José B. Vianna e ao Prof. Ulisses Caramaschi, pela identificação das aranhas.

Ao Prof. Carlos Roberto F. Brandão, pelo auxílio na identificação das formigas.

Aos Drs. Johann Becker e Jocélia Grazia, pela identificação dos hemípteros.

Aos amigos Ivan, Woody, Thomas, Benê e Michael, pela ajuda nas coletas dos animais, bem como pela ilustração fotográfica do trabalho.

Aos amigos Olaf Malm e Luis Fernando Aguiar, respectivamente pela ampliação das fotografias e desenhos dos animais.

Aos amigos Flavio, Michael e Helena, pelo auxílio no tratamento estatístico dos dados.

Às senhoras Célia G. Almeida e Esmeralda Z. Borghi, respectivamente pela datilografia e ilustrações deste trabalho.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia e ao Instituto Florestal do Estado de São Paulo, em cujas estações e reservas foram realizadas partes da pesquisa de campo.

À Fundação Projeto Rondon, pela oportunidade da realização de coletas em Cruzeiro do Sul, AC.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico

gico, que financiou, através de bolsa e auxílio de viagem, a realização deste trabalho.

Aos professores, colegas e funcionários dos Departamentos de Zoologia e Morfologia e Sistemática Vegetais, pela colaboração direta ou indireta a este trabalho.

A meus pais e meu irmão Eduardo, pelo incentivo e apoio que me deram ao longo desses anos.

A Angela, por tudo.

A todos aqueles que perguntaram surpresos:

"Isto não é uma formiga?"

ÍNDICE

INTRODUÇÃO.....	1
MATERIAL E MÉTODOS.....	12
1 - Áreas de Estudo.....	12
2 - Metodologia de Captura.....	17
3 - Criação e Cruzamentos dos Hemípteros em Cativeiro.....	21
4 - Experimentos de Interação com Mímicos, Modelos e outros Animais.....	21
RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	23
I - Os hemípteros.....	23
1 - O gênero <i>Hyalymenus</i> A. & S. (Alydidae, Alydinae).....	23
2 - Os <i>Hyalymenus</i> e as plantas.....	26
3 - O mirmecomorfismo nas ninfas de <i>Hyalymenus</i>	31
4 - A interação dos <i>Hyalymenus</i> com formigas.....	45
5 - Experimentos de predação em cativeiro.....	53
II - As aranhas.....	56
1 - Adaptações gerais para o mimetismo de formigas.....	56
2 - Os mímicos e seus modelos.....	61
2.1 - Os Salticidae.....	61
2.2 - Os Clubionidae.....	73
2.3 - Os Aphantochilidae.....	89
III - A natureza adaptativa do mirmecomorfismo nos animais estudados.....	99

1 - O mimetismo de himenópteros em geral.....	99
2 - O mirmecomorfismo nos hemípteros.....	102
3 - O mirmecomorfismo nas aranhas.....	107
CONCLUSÕES.....	111
RESUMO.....	114
SUMMARY.....	117
BIBLIOGRAFIA.....	119

ÍNDICE DAS TABELAS

TABELA I - Espécies de plantas nas quais foram observadas ninfas (N) e/ou adultos (A) de <i>Hyalymenus tarsatus</i> e <i>Hyalymenus limbaticus</i> em diferentes locais de coletas (MO = Mogi-Guaçu, SP; MN=Manaus, AM; CS=Cruzeiro do Sul, AC; PE=Perdizes, MG; CA=Campinas, SP). São apresentados também dados de fenologia das plantas e alimentação dos percevejos nas mesmas.....	27
TABELA II - Características morfológicas conspícuas de formigas e adaptações para o mimetismo nas ninfas de <i>Hyalymenus</i>	33
TABELA III - Espécies de <i>Hyalymenus</i> , coloração das ninfas em diferentes estádios, e seus respectivos modelos nas diferentes áreas de estudo.....	36
TABELA IV - Relação das espécies de formigas encontradas forrageando em <i>Solanum asperum</i> , na região de Manaus, AM.....	42
TABELA V - <i>Myrmecium</i> spp. e seus respectivos modelos estudados em floresta amazônica.....	75
TABELA VI - Espécies de <i>Apochinomma</i> e seus respectivos modelos observados em floresta amazônica (Manaus e Cruzeiro do Sul).....	83

ÍNDICE DAS FIGURAS.

FIGURA 1 - Adulto (a) e ninfa (b) de <i>Hyalymenus limbiventris</i> , e operária de <i>Camponotus crassus</i> (c).....	32
FIGURA 2 - Vista dorsal de ninfas de primeiro (a) , quarto (b) e quinto (c) estadios de <i>Hyalymenus tarsatus</i> . Escalas = 1 mm.....	35
FIGURA 3 - Ninfa marrom clara (quarto estadio) de <i>Hyalymenus limbiventris</i> (a), e operária de <i>Ectatomma tuberculatum</i> (b).....	39
FIGURA 4 - Ninfa de quinto estadio de <i>Hyalymenus tarsatus</i>	39
FIGURA 5 - Frequência de ocorrência (%) e padrão de coloração das espécies de formigas observadas em arbustos de <i>Solanum asperum</i> (N=60), na região de Manaus, AM. (A) Agricultura Ecológica do INPA, Km 41, BR-174 (N _A =30); (B) Estação Experimental do INPA-SUFRAMA, Km 44, BR-174 (N _B =30).....	41
FIGURA 6 - Ninfa de <i>Hyalymenus limbiventris</i> e operárias de <i>Crematogaster limata</i> sobre ramo frutífero de <i>Solanum asperum</i> . Escala = 1 cm.....	49
FIGURA 7 - Analogia mimética entre estruturas de aranhas mirmecomórficas (coluna da esquerda) e estruturas de formigas (coluna da direita). Modificado a partir de REISKIND(1972).....	58

FIGURA 8 - Jovem de <i>Zuniga magna</i>	62
FIGURA 9 - Fêmea adulta de <i>Zuniga magna</i>	62
FIGURA 10 - Vista lateral de jovem de <i>Zuniga magna</i> (a) e operária de <i>Camponotus crassus</i> (b). Es cala = 1 mm.....	64
FIGURA 11 - Vista lateral de macho adulto de <i>Zuniga</i> <i>magna</i> (a) e operária de <i>Pseudomyrmex gra</i> <i>cilis</i> (b). Escala = 1 mm.....	64
FIGURA 12 - Vista dorsal de fêmea adulta de <i>Zuniga</i> <i>magna</i> (a), operária de <i>Pachycondyla vi</i> - <i>llosa</i> (b), fêmea adulta de <i>Sphecotypus</i> <i>niger</i> (c) e macho adulto de <i>Castianeira</i> <i>cf. tenuis</i> (d). Escala = 1 mm.....	66
FIGURA 13 - Vista lateral do abdome de fêmea adulta de <i>Zuniga magna</i> (a), de operária de <i>Pa</i> - <i>chycondyla villosa</i> (b), de fêmea adulta de <i>Sphecotypus niger</i> (c) e de macho adul to de <i>Castianeira cf.tenuis</i> (d).....	68
FIGURA 14 - Vista dorsal de fêmea amarela de <i>Synemo</i> - <i>syna aurantiaca</i> (a) e operária de <i>Pseu</i> - <i>domyrmex oculatus</i> (b). Escala = 1 mm.....	71
FIGURA 15 - Vista lateral de <i>Myrmecium cf.velutinum</i> (a), <i>Myrmecium bifasciatum</i> (b) e <i>Myrme</i> - <i>cium cf.gounelley</i> (c). Escala = 1 mm.....	74
FIGURA 16 - Fêmea adulta de <i>Myrmecium cf.gounelley</i>	77
FIGURA 17 - Vista dorsal de fêmea adulta de <i>Myrme</i> - <i>cium cf. gounelley</i> (a) e operária de <i>Camponotus femoratus</i> (b). Escala=1 mm.....	77

- FIGURA 18 - Operárias de *Megalomyrmex balzani* (a) e macho adulto de *Myrmecium bifasciatum* (b).....79
- FIGURA 19 - Operária de *Pachycondyla unidentata* (a) e fêmea adulta de *Myrmecium* sp. (b). Escala = 3 mm.....79
- FIGURA 20 - Vista lateral de jovem de *Apochinomma* cf. *armatum* (a) e operária de *Camponotus femoratus* (b).....82
- FIGURA 21 - Vista lateral de fêmea adulta de *Apochinomma* cf. *armatum* (a) e operária de *Camponotus rapax* (b).....82
- FIGURA 22 - Vista lateral de operária de *Hypoclinea bidens* (a) e fêmea adulta de *Apochinomma* cf. *formicum* (b).....85
- FIGURA 23 - Fêmea adulta de *Myrmecotypus rettenmeyeri* (a) e operária de *Camponotus sericeiventris* (b).....88
- FIGURA 24 - Vista dorsal de um indivíduo grande (fêmea) de *Aphantochilus rogersi* (a), e operárias de *Cephalotes atratus* (b), *Eucryptocerus abdominalis* (c) e *Zacryptocerus pusillus* (d). Escalas = 1 mm.....92
- FIGURA 25 - Vista lateral de operária de *Cephalotes atratus* (a) e fêmea grande de *Aphantochilus rogersi* (b).....94
- FIGURA 26 - Fêmea pequena de *Aphantochilus rogersi* aprisionando pelo pecíolo uma operária de *Zacryptocerus pusillus* (a), a presa

já morta sendo carregada pela cabeça por *A. rogersi* (b), a mesma aranha capturando pela cabeça um soldado de *Zacryptocerus clypeatus* (c), operária de *Z. pusillus* carregando uma companheira morta (d).....96

INTRODUÇÃO

A teoria do mimetismo proposta por HENRY BATES em 1862 foi, segundo FISHER (1930), a maior aplicação pós-darwiniana do conceito de seleção natural, desempenhando um papel fundamental para a aceitação das idéias de Darwin pelos naturalistas do final do século passado. Após o trabalho pioneiro de Bates, sucederam-se mais de 1.500 publicações descrevendo exemplos de supostos mímicos, com evidências, especulações e opiniões pessoais, apoiando ou combatendo a teoria do mimetismo (REMINGTON, 1963).

Segundo VANE-WRIGHT (1980), "mimetismo envolve um organismo (o mímico) que simula propriedades sinalizadoras de um segundo organismo vivo (o modelo), as quais são percebidas como sinais de interesse por um terceiro organismo vivo (o operador), de tal modo que o mímico ganha em aptidão como resultado do operador identificá-lo como um exemplar do modelo". Esta definição de mimetismo é bem mais restritiva

que aquelas dadas por WICKLER (1968) e EDMUNDS (1974), os quais incluem a semelhança de animais com partes de plantas (folhas, gravetos, etc.) como casos especiais de mimetismo. EDMUNDS (1974) argumenta que em alguns casos a semelhança com folhas ou gravetos é tão refinada que pode ser comparada à especialização morfológica para mimetizar um outro animal. VANE-WRIGHT (1980) e CLOUDSLEY-THOMPSON (1981) consideram a semelhança de insetos inócuos com partes de plantas como exemplos de camuflagem, já que esses animais não emitem sinais de interesse para predadores visualmente orientados, os quais estão a procura de carne, e não de folhas ou gravetos.

Vários tipos de estratégias miméticas já foram propostas, cada uma das quais com mecanismos de seleção particulares, e portanto funcionalmente diferentes (RETTENMEYER, 1970). As mais conhecidas são: Mimetismo batesiano, mimetismo mülleriano, mimetismo agressivo (ou peckhamiano) e mimetismo wasmanniano.

O mimetismo batesiano está baseado em seis premissas: (1) uma espécie (modelo) é impalatável para predadores; (2) uma segunda espécie (mímico) é palatável para predadores, mas divergiu de sua aparência ancestral até assemelhar-se com o modelo de tal modo, que predadores potenciais são enganados e evitam-na; (3) os mímicos são menos abundantes que os modelos; (4) mímicos e modelos vivem simultaneamente no mesmo habitat; (5) mímicos e modelos são conspícuos e prontamente percebidos por predadores potenciais; e (6) os predadores aprendem a associar impalatibilidade

com o padrão de cor (ou qualquer outra característica conspícua) do modelo.

Segundo RETTENMEYER (1970), existem razões para duvidar da importância de todas essas premissas, mas as condições (1), (2) e (6) são provavelmente essenciais para o mimetismo batesiano.

Dentre os diversos casos de mimetismo batesiano já estudados, aquele existente entre as borboletas norte-americanas *Limenitis archippus* (mímico) e *Danaus plexippus* (modelo) talvez seja um dos mais conhecidos. *D. plexippus* (Danaiidae) possui uma coloração predominantemente laranja nas asas, sendo altamente impalatável para pássaros, os quais aprendem rapidamente a evitá-la após uma ou poucas experiências desagradáveis, subsequentemente rejeitando também o mímico palatável *L. archippus* (Nymphalidae) que possui o mesmo padrão de cor do modelo (BROWER, 1958; PLATT *et al.*, 1971).

O mimetismo mülleriano é um pouco diferente do anterior, e está baseado em duas premissas: (1) duas ou mais espécies são impalatáveis; (2) se duas ou mais espécies evoluíram de tal modo que predadores não conseguem distingui-las, então cada espécie será predada na proporção de sua abundância no habitat. As premissas (4), (5) e (6) relacionadas para mimetismo batesiano também se aplicam para mimetismo mülleriano.

Nos Neotrópicos existem muitos mímicos müllerianos entre as borboletas da subfamília Heliconiinae (Nymphali-

dae). Por exemplo, as espécies *Heliconius erato* e *Heliconius melpomene* são muito semelhantes nos seus padrões de cor ao longo de grande parte de suas distribuições geográficas (preto, vermelho e amarelo para a maioria das raças), e ambas as espécies são impalatáveis para pássaros (BROWER *et al.*, 1963; TURNER, 1971).

Os experimentos de BENSON (1972) na Costa Rica mostraram que a seleção natural tende a eliminar, através de predação diferencial por pássaros, aquelas borboletas com padrão de cor diferente (banda vermelha na asa anterior suprimida por Benson) do resto da população de mímicos müllerianos, que no caso é formada por ambas as espécies *H. erato* e *H. melpomene*.

O termo mimetismo agressivo foi utilizado pela primeira vez por POULTON (1890), muito embora tenha sido PECKHAM (1889) quem originalmente criou esta categoria de mimetismo, diferenciando-a daquelas de natureza defensiva. Poulton usou o termo para casos em que um animal (o mímico) assemelha-se a outro (o modelo), de modo a ser capaz de aproximar-se deste "sem levantar suspeitas", predando-o (ou injuriando-o) em seguida. Em alguns casos o mimetismo agressivo reside no fato da espécie mimética preda um animal que não teme a espécie modelo, ou mesmo que viva na companhia desta (POULTON, 1890 ; WICKLER, 1968).

O pequeno peixe neotropical *Phobolodus heterostomus* alimenta-se principalmente de escamas e assemelha-se bastante a *Astyanax fasciatus*, sua principal presa. De-

vido ao mimetismo de *P. heterostomus* com sua vítima, o mímico é capaz de associar-se a cardumes de *A. fasciatus*, aproximando-se furtivamente de suas presas para em seguida arrancar-lhes algumas escamas (SAZIMA, 1977).

EBERHARD (1977) descreveu um caso interessante de mimetismo agressivo de natureza química, em fêmeas de uma espécie de aranha do gênero *Mastophora* (Argiopidae). Estas aranhas quando maduras liberam uma substância volátil que mimetiza o feromônio sexual feminino da mariposa *Spodoptera frugiperda*; machos desta mariposa são então atraídos e devorados pela aranha. Neste caso de mimetismo agressivo a vítima e o modelo são de sexos diferentes, e a estratégia funciona devido ao fato dos machos de *S. frugiperda* responderem positivamente aos sinais químicos emitidos pela aranha mimética.

Segundo RETTENMEYER (1970), o termo mimetismo wasmanniano é proposto para casos em que inquilinos ou comensais assemelham-se aos seus hospedeiros, os quais são ao mesmo tempo os modelos e agentes seletivos (operadores). WASMANN (1925) discute amplamente este tipo de mimetismo em seus estudos com besouros estafilinídeos inquilinos de ninhos de formigas de correição (Ecitonini). A visão deficiente das formigas hospedeiras tem sido usada como principal argumento contra a hipótese de que estas sejam os agentes seletivos; entretanto, o contato físico constante entre hospedeiro (modelo) e inquilino (mímico) torna a discriminação quimiotáctil provável (WASMANN, 1896, 1925). HÖLDOBLER (1971) demonstrou que a semelhança morfológica não é uma

característica essencial para a adoção de besouros mirmecófilos (que vivem com formigas) por parte de seus hospedeiros, quando estes são quimicamente orientados. AKRE & RETTENMEYER (1966) sugerem que mímicos wasmannianos podem ser considerados também como mímicos agressivos, uma vez que a maioria das espécies de estafilinídeos mirmecófilos compete por alimento com as formas adultas e imaturas da formiga hospedeira. Em alguns casos, as larvas do besouro inquilino apresentam canibalismo, podendo comer larvas da própria espécie e também da formiga hospedeira (HÖLLDOBLER, 1971), o que faz com que esses besouros sejam mímicos agressivos típicos (EDMUNDS, 1974). AKRE & RETTENMEYER (1966) relatam ainda que pode haver um efeito benéfico dos estafilinídeos mirmecófilos sobre as formigas hospedeiras, já que algumas espécies desses besouros muitas vezes limpam o corpo de seus modelos.

Estafilinídeos miméticos de formigas Ecitonini são considerados às vezes como mímicos batesianos, mas é difícil imaginar que um vertebrado predador gaste horas tentando capturar um mímico no meio de centenas dessas formigas numa coluna em marcha (RETTENMEYER, 1970). Além disso, mímicos wasmannianos de formigas são normalmente subterrâneos e noturnos, protegidos pela presença de seus hospedeiros, e raramente expostos a vertebrados predadores (WASMANN, 1896 e 1925; RETTENMEYER, 1970).

Os trabalhos de COTT (1940), WICKLER (1968), ROBINSON (1969), RETTENMEYER (1970, EDMUNDS (1974) e VANE-WRIGHT (1976) fornecem muitos exemplos e amplas discus

sões sobre os tipos de mimetismo aqui mencionados, bem como sobre outras estratégias defensivas empregadas por animais.

POULTON (1898) foi um dos primeiros naturalistas a sugerir que deveria existir alguma vantagem para um inseto em assemelhar-se com uma formiga na morfologia, hábitos e movimentos. Essas similaridades constituiriam, segundo Poulton, a mais poderosa prova indireta da operação da seleção natural.

O mirmecomorfismo (mirmeco = formiga, morfo = forma), ou seja, o mimetismo de formigas por outros animais, é um fenômeno de ampla ocorrência em artrópodos, e já foi evidenciado em aranhas (PECKHAM, 1889; SHELFORD, 1902; POCKOCK, 1909; MYERS & SALT, 1926; HINGSTON, 1928; REISKIND, 1970 e 1977), hemípteros (NICHOLSON, 1927; LIMA, 1940; KUMAR, 1966; SHARP, 1970; EDMUNDS, 1974), ortópteros (POULTON, 1898; EDMUNDS, 1972 e 1976), coleópteros (WAS-MANN, 1925; WHEELER, 1931; PORTMANN, 1959; LINSLEY, 1959; LENKO, 1964; SILBERGLIED & AIELLO, 1976), lepidópteros (POULTON, 1890), homópteros (POULTON, 1898; ROBINSON, 1969) e dípteros (PAPAVERO, 1964). A maioria dos estudos sobre mirmecomorfismo é principalmente descritiva, abordando as características morfológicas e, às vezes, comportamentais, pouco sendo conhecido a respeito da natureza adaptativa desse mimetismo nos vários taxa envolvidos.

As seguintes características são tidas como responsáveis pela impalatabilidade de formigas para predadores generalizados: (1) ferrão potente; (2) mandíbulas fortes; (3) secreção de substâncias ácidas irritantes (EISNER, 1970);

(4) tegumento duro, às vezes provido de espinhos. Estas características, somadas à socialidade (cada colônia possui muitos indivíduos), ao fato de formigas ocorrerem em quase todos os tipos de habitats (WHEELER, 1910), e à morfologia bastante "repetitiva" da família Formicidae, fazem desses insetos, organismos bastante apropriados para serem mimetizados por espécies inócuas.

Um exame das características geralmente inofensivas de artrópodos mirmecomórficos, e das características nocivas de seus modelos, sugere que a maioria dos mímicos esteja protegida por mimetismo batesiano contra predadores que evitam formigas (EDMUNDS, 1974; REISKIND, 1977). Uma vez que o mirmecomorfismo implica em detalhadas adaptações morfológicas e comportamentais, parece razoável supor, como REISKIND (1977) o fez para aranhas mirmecomórficas, que os agentes seletivos envolvidos na evolução deste mimetismo possuam boa acuidade visual. Poucos vertebrados comem formigas regularmente (EDMUNDS, 1974), exceto alguns especialistas como tamanduás (*Myrmecophagidae*) e algumas espécies de lagartos (SCHOENER, 1968; PIANKA, 1973). Sendo assim, é provável que pássaros (EDMUNDS, 1974; REISKIND, 1977), lagartos e talvez anuros (MORLEY, 1955; REISKIND, 1977) tenham sido os principais agentes seletivos envolvidos na evolução de mirmecomorfismo batesiano em artrópodos. É provável também que alguns invertebrados predadores possuam aversão a formigas e, como consequência, evitem encontros com organismos palatáveis mirmecomórficos. PECKHAM & PECKHAM (1905) relatam que vespas caçadoras de aranhas exibem evi-

dentes reações de fuga em relação a formigas. EDMUNDS (1974) apresentou fortes evidências, através da análise do conteúdo de cavidades construídas por vespas do gênero *Pison* (Sphecidae), de que esses insetos caçam utilizando uma imagem de procura, e que poderiam ter exercido ação de seleção para mirmecomorfismo em algumas aranhas. É possível ainda que insetos predadores como mantídeos e reduviídeos possuam uma aversão inata a formigas, consequentemente evitando também presas potenciais mirmecomórficas. BRISTOWE (1939) postula que aranhas são os piores inimigos de aranhas. Uma vez que a maioria das aranhas caçadoras possui excelente visão (TURNBULL, 1973) e evita formigas (BRISTOWE, 1941), alguma pressão seletiva para mirmecomorfismo em aranhas e insetos pode ter sido efetuada por aranhas caçadoras. A esse respeito, BRISTOWE (1941) mostrou que alguns destes predadores não atacam aranhas mirmecomórficas dos gêneros *Micaria* (Salticidae) e *Amyciaea* (Thomisidae).

Mirmecomorfismo não necessariamente implica em mirmecofilia, muito embora algumas aranhas (DONISTHORPE, 1908; BRISTOWE, 1939) e besouros miméticos (WASMANN, 1925) vivam em íntima associação com suas formigas modelos.

Além de serem mímicos batesianos, algumas aranhas miméticas parecem ser também mímicos agressivos de formigas (DONISTHORPE, 1908; HINGSTON, 1928; PIZA, 1937 e BRISTOWE, 1941), enquanto que outras parecem utilizar-se do mirmecomorfismo para a aproximação e captura de moscas que são comumente encontradas junto com formigas próximo a secre-

ções açucaradas de plantas (MELDOLA, 1878 apud POULTON, 1890).

Diversas famílias de hemípteros possuem espécies que mimetizam formigas em alguma fase da vida; as mais frequentemente citadas na literatura são: Alydidae (NICHOLSON, 1927; LIMA, 1920 e 1940; KUMAR, 1966; SCHAEFER, 1972; ELZINGA, 1978 e SISSON, 1980), Miridae (NICHOLSON, 1927; LIMA, 1940; BORROR & DELONG, 1969 e JACKSON & DRUMMOND, 1974), Lygaeidae (MYERS & SALT, 1926; NICHOLSON, 1927;) Reduviidae (COTT, 1940; SHARP, 1970), Pyrrhocoridae (LIMA, 1940; BORROR & DELONG, 1969) e Coreidae (IMMS, 1965).

As famílias de aranhas Salticidae e Clubionidae contêm um grande número de espécies que apresentam uma extrema semelhança com formigas (PECKHAM & PECKHAM, 1892; SIMON, 1897). *Martella* Peckham, *Zuniga* Peckham, *Sarinda* Peckham, *Synemosyna* Hentz e *Myrmarachne* MacLeay estão entre os gêneros de salticídeos mirmecomórficos mais estudados (GALIANO, 1964 a, b; 1965, 1966, 1969). Entre os clubionídeos, gêneros como *Myrmecium* Latreille, *Apochinomma* Pavesi, *Castianeira* Keyserling, *Myrmecotypus* Cambridge e *Sphecotypus* Cambridge, apresentam uma semelhança bastante refinada com formigas (SIMON, 1897; MELLO-LEITÃO, 1932 e 1947; REISKIND, 1969). Outras famílias, como Theridiidae, Araneidae, Thomisidae, Gnaphosidae, Zodariidae, Eresidae e Aphantochilidae, também possuem espécies mirmecomórficas (REISKIND & LEVI, 1967). A família Aphantochilidae se caracteriza por apresentar um mimetismo bastante especializado; seus dois gêneros - *Aphantochilus* Cam-

bridge e *Bucranium* Cambridge - mimetizam com precisão formigas da tribo Cephalotini (POCOCK, 1909; BRISTOWE, 1941).

Este trabalho tem por objetivo estudar o mirmecomorfismo em alguns hemípteros e aranhas neotropicais. Entre os hemípteros, serão tratadas duas espécies do gênero *Myalymenus* A. & S. (= *Tívarbus* Stal), pertencente a família Alydidae. Este gênero foi escolhido não só pelo fato das formas jovens apresentarem o mais alto grau de diferenciação para o mirmecomorfismo entre os hemípteros (SCHAEFER, 1972), como também por ser relativamente comum nas áreas propostas para o estudo. Entre as aranhas, serão estudadas as famílias Salticidae (gêneros *Zuniga* e *Synemosyna*), Clubioinidae (gêneros *Myrmecium*, *Sphecotypus*, *Castianeira*, *Apochinomma* e *Myrmecotypus*) e Aphantochilidae (gênero *Aphantochilus*). O propósito central do estudo é descrever as adaptações morfológicas e comportamentais que acentuam a semelhança das várias espécies de mímicos com seus respectivos modelos, bem como apresentar evidências a partir de observações de campo e laboratório sobre a natureza adaptativa do mimetismo para as espécies dos dois grupos de artrópodos mirmecomórficos tratados.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Áreas de Estudo

Este trabalho foi realizado em três localidades de duas regiões geográficas brasileiras bastante distantes uma da outra; a região sudeste e a região norte.

A primeira área a ser utilizada no estudo foi o cerrado da Fazenda Campininha, Reserva Biológica do Instituto de Botânica de São Paulo, situada na Estação Experimental de Mogi-Guaçu (22°18'S, 47°13'W) do Instituto Florestal do Estado de São Paulo, Município de Mogi-Guaçu, SP.

O cerrado da Fazenda Campininha pode ser dividido em duas áreas fisionalmente distintas. A primeira, conhecida como cerradão, é constituída por uma vegetação relativamente densa, com árvores que atingem até 12 m de altura, estrato herbáceo reduzido, e solo coberto por

uma espessa camada de serrapilheira. A segunda área compreende uma vegetação bem mais esparsa (campo cerrado), constituída de arbustos que atingem 4 m de altura, estrato herbáceo bastante denso, e solo com serrapilheira bastante reduzida. Existe uma larga zona de transição entre esses dois extremos, sendo formada por uma vegetação arbóreo-arbustiva, com estrato herbáceo presente e serrapilheira reduzida. Para maiores detalhes sobre a composição florística e fitossociologia deste cerrado, ver EITEN (1971) e GIBBS *et al* (no prelo).

As médias anuais de temperatura e pluviosidade, para o período de 1971-1975, foram de 20,39°C e 1280 mm, respectivamente (GIBBS & LEITÃO Fº, 1978). O clima da região de Mogi-Guaçu apresenta uma estação seca bem demarcada, que coincide com o inverno, estando a época de chuvas mais restrita aos meses quentes, principalmente dezembro e janeiro. Há registros de geadas na Fazenda Campininha, tendo ocorrido uma em 1978 e três em 1979 (MORAIS, 1980).

O trabalho de campo em Mogi-Guaçu foi realizado nos anos de 1979 (observações preliminares), 1980 e início de 1981.

Na região norte, a primeira localidade a ser estudada foi a Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA-SUFRAMA, localizada próximo à Reserva Biológica de Campina do km 44 da Estrada Manaus-Caracará (BR-174) AM, a 29° 37' S e 60° 02' W. Também foram feitas coletas na área experimental da Agricultura Ecológica do INPA, situada

no km 41 da BR-174.

A Estação do INPA-SUFRAMA abrange uma variedade de tipos de vegetação, dentre os quais a floresta de terra firme, a campina e a campinarana são os principais.

A floresta de terra firme possui uma diversidade de espécies extremamente alta, tendo CONCEIÇÃO (1977) registrado no km 30 da Rodovia Manaus-Itacoatiara 179 espécies de árvores com mais de 15 cm de diâmetro de tronco, e 235 espécies lenhosas com diâmetro acima de 5 cm, em apenas 1 ha de mata.

KLINGE *et al.* (1975), compilando os dados disponíveis para a Reserva de Floresta Walter Egler, a nordeste de Manaus, registraram mais de 600 espécies vegetais/ha, das quais 500 espécies foram identificadas num lote de 0,2 ha. Esses mesmos autores estabeleceram também cinco estratos distintos de alturas de copas, sendo os dois estratos mais altos constituídos de Leguminosae (20%), Sapotaceae e Euphorbiaceae (18% cada), Lecythidaceae (9%), Vochysiaceae (6%), Burseraceae, Violaceae, Nyctaginaceae e Humiriaceae (3% cada), e representantes de outras onze famílias (1,5% cada) (KLINGE *et al.*, 1975).

O interior da mata é relativamente escuro, uma vez que até 98,63% da luz solar incidente pode ser interceptada pelos estratos superiores da vegetação (CONCEIÇÃO, 1977). Esse fato, somado à espessa camada de serapiheira do solo, que dificulta a evaporação da água das chuvas, faz com que a umidade relativa do ar dentro da flores-

ta seja extremamente alta.

As médias anuais de temperatura e pluviosidade na região de Manaus, para o período de 1910-1970, foram de 27,9 e 2068 mm, respectivamente (RADAMBRASIL, 1978).

A área de floresta de terra firme utilizada neste estudo foi a que circunda o alojamento da Estação Experimental. Esta área apresentava um grau moderado de perturbação não só devido às clareiras abertas pela administração da reserva, como também pelas várias picadas existentes no seu interior. Sendo assim, as áreas estudadas possuíam um estrato herbáceo-arbustivo bem desenvolvido, como consequência da maior penetração de luz solar na mata vizinha ao alojamento.

A clareira existente atrás do alojamento, assim como a que se localiza na Agricultura Ecológica do INPA, foram bastante utilizadas, uma vez que nessas áreas existia um grande número de indivíduos de *Solanum asperum* Vahl. (Solanaceae), planta de especial importância nesse estudo pelo fato de ser visitada por muitas espécies de formigas e por muitos indivíduos de *Hyalymenus limbiventris* Stal.

O trabalho de campo na região de Manaus foi realizado nos períodos de julho-agosto de 1979 e 1980.

A Reserva Biológica da Estação Experimental do Governo do Acre, localizada no km 9 da Estrada do Aeroporto, em Cruzeiro do Sul (7°55'S, 72°57'W) AC, foi estuda-

da durante o mês de setembro de 1980, o que corresponde ao final do período seco. O trabalho foi realizado em mata de terra firme, com estrato herbáceo-arbustivo bem desenvolvido e solo com camada de serapilheira espessa. O trecho de mata utilizado era um pouco perturbado, uma vez que muitos trabalhadores da Estação moravam no próprio local.

Áreas de capoeira foram visitadas periodicamente não só na Estação Experimental, como também na mata próxima à margem direita do Rio Juruá (em frente à cidade de Cruzeiro do Sul), a qual dista aproximadamente 15 km da Reserva Biológica.

As médias anuais de temperatura e pluviosidade em Cruzeiro do Sul para os períodos 1931-1962 e 1970-1974, foram 24°C e 2264 mm respectivamente (RADAMBRASIL, 1977). O período chuvoso na região norte é representado pelos meses do verão-outono (dezembro a maio), enquanto a época seca é restrita aos meses do inverno-primavera (NIMER, 1977).

Tanto nas localidades de Mogi-Guaçu como de Manaus, foram realizadas coletas e observações diurnas e noturnas; entretanto, em Cruzeiro do Sul as visitas ao campo se restringiram ao período diurno.

Os dados provenientes de outros locais são resultado de coletas esporádicas, efetuadas pelo autor ou por colegas do Departamento de Zoologia da Universidade Estadual de Campinas.

2. Metodologia de Captura

No início do trabalho de campo, os hemípteros mirmecomórficos foram procurados indiscriminadamente na vegetação. Entretanto, logo se notou que havia uma nítida preferência dos alidídeos por determinadas espécies de plantas, que serviam como hospedeiras dos adultos e ninfas. Sendo assim, as observações e coletas desses insetos foram direcionadas para as espécies vegetais que exerciam maior atração sobre eles, permitindo não só a captura de um maior número de indivíduos, como também uma melhor compreensão dos fenômenos ecológicos envolvidos e das características comportamentais desses percevejos.

Na região de Manaus, para observações detalhadas das populações de mímicos e modelos, foi usado um total de 60 indivíduos de *Solanum asperum*; 30 na Estação Experimental do INPA-SUPRAMA e 30 na Agricultura Ecológica do INPA. Ao chegar numa planta, os primeiros 15 minutos eram utilizados no levantamento do número de alidídeos (ninfas e adultos) e das espécies de formigas presentes, registrando-se também a presença de membracídeos (Homoptera). O tempo de 15 minutos foi mantido para as 60 plantas visitadas (plantas com altura igual ou superior a 1,0 m), com o objetivo de diminuir as possibilidades de discrepâncias no levantamento da fauna associada a *S. asperum*, decorrentes do fato de algumas plantas terem sido mais investigadas que outras. Uma vez feito o levantamento dos animais presentes em cada planta nesse tempo inicial padronizado,

eventualmente gastava-se ainda de 60 a 90 minutos em observações do comportamento dos percevejos, formigas e membracídeos, assim como das interações entre esses animais.

Na Agricultura Ecológica e em Cruzeiro do Sul foram também coletados alguns alidídeos e formigas em *Erechtites hieracifolia* (L.) Rafin. (Compositae), planta invasora bastante comum em algumas capoeiras dessas áreas.

Em Mogi-Guaçu, ninfas e adultos de Alydidae, assim como diferentes espécies de formigas, foram observados em mais de uma espécie de planta, não havendo coletas intensivas apenas numa espécie, como fora feito em Manaus para *S. asperum*.

Uma vez feitas as anotações no campo, as ninfas e adultos de *Hyalymenus*, formigas e membracídeos eram coletados com o auxílio de vidros com tampas plásticas, rotulados e levados para o laboratório. Todos os animais foram coletados de manhã ou à tarde, porém os hemípteros adultos foram coletados principalmente à noite (exceto em Cruzeiro do Sul), já que nesse período eram encontrados em maior número nas plantas. Alguns animais foram mantidos vivos em laboratório, para análise mais detalhada do comportamento, criação, cruzamentos e experimentos de interação entre os diferentes insetos coletados. Outros eram mortos e conservados em álcool 70%, ou então montados em alfinetes entomológicos.

As aranhas mirmecomórficas, e seus respectivos modelos, foram procurados tanto no solo como na vegeta-

ção das três áreas de estudo.

Na região norte, as coletas de aranhas e de seus modelos foram feitas principalmente em floresta de terra firme; entretanto, algumas espécies desses dois grupos de artrópodos foram também coletados em capoeiras.

As aranhas e formigas encontradas no chão, eram coletadas imediatamente, pois como esses animais são bastante ariscos, a probabilidade de fuga (e conseqüente perda da coleta) é bastante alta. Sendo assim, o comportamento de artrópodos coletados no chão era analisado principalmente em laboratório.

As aranhas e formigas observadas em plantas, foram estudadas não só em laboratório, como também no campo. Pelo fato das coletas em plantas serem mais "fáceis" (menor probabilidade de fuga do animal), as exibições comportamentais de mímicos e modelos, encontrados nesse substrato, foram investigadas em detalhe no campo. As sessões de observação de comportamento no campo, para esses casos, variaram de 15 a 60 minutos, e eram realizadas apenas uma vez para cada espécime.

As aranhas e seus modelos foram coletados com o auxílio de vidros com tampas plásticas.

Alguns aranhas eram mantidas vivas em laboratório para análise mais detalhada do comportamento (sessões únicas de quinze a vinte minutos), e experimentos de interação entre modelos e mímicos, e destes com outros inse

tos. Uma vez mortas, as aranhas eram conservadas em álcool 70% para posterior identificação.

Para se conhecer as frequências das espécies de formigas na mata da Estação Experimental do Governo do Acre, foram montadas linhas de captura com iscas de mel artificial. Esse método de captura foi anteriormente utilizado por CHEW (1974), CARROLL (1974) e MORAIS (1980), fornecendo bons resultados no que se refere à utilização de substratos de forrageamento ("foraging") por diferentes espécies de formigas. As iscas utilizadas consistiam de pequenos pedaços de pano (ca. 60x40 mm) embebidos em mel artificial dissolvido em água.

Foram colocadas 50 iscas sobre a vegetação, numa faixa de 0,5 a 1,5 m de altura, a intervalos de 5 a 6 m; numa trilha reta de 300 m no interior da mata. Apenas uma isca foi colocada sobre cada planta marcada. Dois dias depois, 20 iscas foram colocadas no chão da mesma trilha anteriormente utilizada, obedecendo também um intervalo de 5 a 6 m. A distribuição das iscas em ambas as amostragens começou às 8:30 hs, sendo o recolhimento iniciado 30 minutos após a colocação da última isca. A leitura consistia em se anotar o número de indivíduos por espécie de formiga presente em cada isca. As iscas com as formigas eram então recolhidas em sacos plásticos, rotulados com o número correspondente de cada isca, e levados para o laboratório, onde as formigas eram conservadas em álcool 70% para posterior identificação.

3. Criação e Cruzamentos dos Hemípteros em Cativeiro

Algumas ninfas de Alydidae foram mantidas em pequenas caixas plásticas (30mm de altura, por 60x90 mm de base), contendo frutos e/ou flores de plantas nas quais esses insetos foram observados no campo. Desse modo, foi possível acompanhar os diferentes estádios ninfaís dos mímicos, até a obtenção das formas adultas.

Foram também efetuados cruzamentos entre os alidídeos adultos no laboratório, a fim de se conhecer o aspecto dos ovos, o número destes por desova, assim como as características morfológicas das ninfas, quando de sua eclosão.

4. Experimentos de Interação com Mímicos, Modelos e outros Animais

Foram feitos experimentos em condições de laboratório e no campo, procurando evidenciar a natureza adaptativa do mirmecomorfismo para os hemípteros e aranhas estudados. Nesses experimentos, os animais eram acondicionados em viveiros, no interior dos quais eram colocados ramos de plantas visando simular o ambiente natural dos organismos. Mímicos e formigas (modelos ou não) eram colocados juntos no viveiro, em sessões intermitentes, com duração de 10 a 240 minutos.

A interação das ninfas de *Hyalymenus* com

diferentes espécies de formigas, foi estudada também no campo, através de confrontos ninfa x formiga, provocados experimentalmente ou de ocorrência natural.

Predadores potenciais de hemípteros foram capturados no campo, para experimentos de predação em cativeiro com *H. limbatiiventris*, formigas e outros insetos. Esses experimentos foram realizados em sessões intermitentes, de duração variando de 40 a 60 minutos.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

I - Os hemípteros

1. O gênero *Hyalymenus* A. & S. (Alydidae, Alydinae)

O gênero *Hyalymenus*, constituído por 12 espécies, é exclusivamente neotropical com distribuição geográfica indo do México ao sudeste brasileiro (STAL, 1870).

A alta variabilidade intraespecífica observada nas espécies de *Hyalymenus* (STAL, 1870) torna bastante difícil a demarcação de descontinuidades morfológicas interespecíficas, sendo assim necessário e urgente um estudo taxonômico detalhado das espécies envolvidas.

O fato das ninfas de *Hyalymenus* serem

mirmecomórficas prejudica a tentativa de separação das espécies através das análises das formas imaturas, uma vez que além de ocorrer uma alta variabilidade intraespecífica neste estágio, comumente há convergência mimética para um mesmo modelo em ninfas de diferentes espécies. Certamente, estudos de biologia e morfometria de formas imaturas, como o realizado por KUMAR (1966) para o alidídeo australiano *Riptortus* sp., auxiliariam bastante na elucidação dos problemas taxonômicos ora encontrados em *Hyalymenus*.

Sem dúvida, dados ecológicos sobre as diferentes espécies de *Hyalymenus* também seriam de extrema valia na confirmação das espécies identificadas pelo método taxonômico clássico. Tendências na utilização de diferentes plantas hospedeiras revelam diferentes requerimentos nutricionais por parte das espécies, e portanto evidenciam distâncias entre patrimônios gênicos de diferentes populações de percevejos.

A escassez de espécimes de *Hyalymenus* depositados em coleções é provavelmente devido ao hábito noturno das formas adultas. O mimetismo nas ninfas, seguramente também contribui para dificultar a coleta desses percevejos, já que a morfologia e comportamento das formas jovens são completamente atípicos na ordem dos hemípteros.

Hyalymenus limbiventris Stal e *Hyalymenus tarsatus* (Fabricius) são as duas espécies de alidídeos encontradas nas áreas de estudo. Ambas possuem comprimento variando entre 11 e 15 mm, e apresentam grande variabilidade no que se refere à coloração do corpo, ante-

nas e patas, bem como no número e tamanho dos espinhos existentes nos fêmures das patas posteriores.

H. limbativentris se caracteriza por possuir antenas negras ou fusco-enegrecidas, tíbias posteriores lisas em ambos os sexos, último par de patas com coloração variando de amarelo-testáceo até totalmente negro, sendo bastante comum também uma situação intermediária em que apenas a tíbia e o ápice do fêmur posteriores são negros. Abdome com coloração dorsal variando de totalmente castanho claro até negro com margens marrom claras. Os lados do tórax variam de marrom claro até avermelhado e são desprovidos de manchas claras.

H. tarsatus pode ser identificado pelas seguintes características: (1) antenas marrom amareladas na maioria das vezes; (2) tíbias posteriores dos machos providas de ondulações no meio das faces inferiores; (3) último par de patas com coloração indo de marrom amarelado até marrom escuro, nunca negro; (4) abdômem com coloração dorsal variando de marrom claro até escuro, nunca negro; (5) manchas grandes e brilhantes, amarelo claras, nos lados do tórax.

O exame da genitália dos machos de ambas as espécies serviu para confirmar as identificações de muitos dos espécimes coletados diminuindo assim as dúvidas de identificação provenientes da alta variabilidade existente em *H. limbativentris* e *H. tarsatus*.

2. Os *Hyalymenus* e as plantas

Os dados disponíveis na literatura sobre as plantas utilizadas por alidídeos na alimentação, são bastante escassos e vagos. LIMA (1920) menciona que *Megalotomus pallescens* Stal é frequentemente encontrado em *Crotalaria* (Leguminosae). OLIVEIRA (1980) observou várias ninfas e adultos de *M. pallescens* se alimentando nos frutos de *Byrsonima intermedia* Juss. (Malpighiaceae), arbusto bastante comum no cerrado da Fazenda Campininha.

Riptortus sp., conhecido na Austrália como "percevejo sugador de legume", é encontrado em diversas leguminosas, particularmente em *Cassia floribunda* Cav., causando o secamento e murchamento de frutos e sementes (KUMAR, 1966).

SCHAEFER (1972) assinala brevemente que os Alydinae se alimentam de sementes maduras caídas no chão ou, mais frequentemente, de flores; não mencionando entretanto, nenhum gênero ou família de plantas.

Na tabela I estão listadas as espécies de plantas nas quais foram observados *Hyalymenus limbiventris* e *H. tarsatus*. A diversidade de plantas em que se constatou a presença de *H. tarsatus*, sugere que esta espécie seja mais generalista quanto à alimentação do que *H. limbiventris* que só foi registrado em *Solanum* spp. (Solanaceae). Entretanto, alguns fatores devem ser levados em conta para uma melhor análise deste quadro. Primeiramen

TABELA I - Espécies de plantas nas quais foram observadas ninfas (N) e/ou adultos (A) de *Hyalymenus tarsatus* e *Hyalymenus limbiventris* em diferentes locais de coletas (MO=Mogi Guaçu, SP; MN=Manaus, AM; CS=Cruzeiro do Sul, AC; PE=Perdizes, MG; CA=Campinas, SP). São apresentados também dados de fenologia das plantas, e alimentação dos percevejos nas mesmas.

Espécie de <i>Hyalymenus</i> e planta hospedeira	Fenologia da planta [*]	Local	Estágio de hemíptero	Alimentação na planta ^{**}
<i>Hyalymenus tarsatus</i>				
Compositae				
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	FL & FR	MO	N - A	+
<i>Erechtites hieracifolia</i> (L.) Rafin.	FL & FR	MN - CS	N - A	+
Leguminosae				
<i>Bauhinia holophylla</i> Stend.	VE, FR	MO - PE	N - A	?
<i>Acosmium dasycarpum</i> (Vog.) Yakovl.	VE	MO	A	?
Bignoniaceae				
<i>Zeyhera digitalis</i> Mart.	FL	MO	N	+
<i>Pyrostegia venusta</i> Miers.	VE	CA	N	?
Erythroxylaceae				
<i>Erythroxylum tortuosum</i> Mart.	VE	MO	A	?
Malpighiaceae				
<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kth.	VE	MO	A	?
Flacourtiaceae				
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	FL	MO	N	+
Rutaceae				
<i>Hortia brasiliiana</i> Vand.	FR	PE	N - A	+
Solanaceae				
<i>Solanum granuloso-leprosum</i> Dunal.	FL & FR	MO	A	+
<i>Hyalymenus limbiventris</i>				
Solanaceae				
<i>Solanum granuloso-leprosum</i> Dunal.	FL & FR	MO	N - A	+
<i>Solanum asperum</i> Vahl.	VE, FL & FR	MN	N - A	+
<i>Solanum grandiflorum</i> Ruiz & Pav.	FL & FR	MN	N - A	+

* FL = Flor, FR = Fruto, VE = Vegetativo (sem flores e frutos).

** + = Constatado por observação, ? = não constatado.

te, o fato de se observar um percevejo adulto numa determinada espécie de planta, não implica necessariamente que o hemíptero se alimente dela, pois insetos voadores pousam em várias plantas quando se deslocam no ambiente. Essa mesma ressalva deve ser feita em relação às ninfas, que ainda não possuem asas suficientemente desenvolvidas para possibilitar o voo. Frequentemente, quando perturbada, a ninfa de *Hyalymenus* salta do ramo da planta na qual está se alimentando, podendo cair em ramos inferiores da própria planta, ou até mesmo no chão. Quando no chão, a ninfa anda rapidamente, e sobe em caules de plantas herbáceas e de arbustos diferentes daquele no qual se alimentava antes de se jogar ao solo. Numa ocasião foi observada uma ninfa de *H. limbiventris*, que se alimentava dos frutos de *Solanum asperum*, se jogar ao solo após a aproximação de uma formiga da espécie *Ectatomma quadridens* (Fabricius) (Ponerinae). A ninfa demorou 30 minutos para retornar à mesma planta, sendo que no decorrer desse tempo subiu não só em várias hastes de gramíneas, como também num arbusto de espécie não identificada. Portanto, não se deve interpretar a simples presença de um inseto fitófago numa espécie de planta, como prova da existência de algum tipo de relação trófica, a menos que se observe o comportamento alimentar do animal.

Outro fator que certamente influenciou no levantamento das plantas que potencialmente são utilizadas por *Hyalymenus* como alimento, foi a própria metodologia de captura empregada. Como já foi mencionado, as coletas

desses insetos foram direcionadas para as plantas que, à primeira vista, atraíam maior número de indivíduos, o que levou, obviamente, a uma amostragem tendenciosa das espécies de plantas.

O estado fenológico das plantas parece ser de extrema importância na atração dos *Hyalymenus* estudados, já que esses percevejos se alimentam principalmente de frutos e néctar de flores, eventualmente sugando também seiva vegetal do próprio limbo das folhas.

Nas regiões de Manaus e Cruzeiro do Sul, *Hyalymenus tarsatus* foi mais frequentemente encontrado sobre *Erechtites hieracifolia*, planta invasora bastante comum em capoeiras de mata. Ninfas e adultos agregam-se nos ramos floríferos e se alimentam nas brácteas involucrais dos capítulos dessas plantas. Para se alimentar, os percevejos ficam parados e inserem o rostro no interior das brácteas involucrais, sugando a seiva vegetal por um tempo que pode variar de alguns segundos até 5 minutos aproximadamente. Após esse período, o inseto retira totalmente o rostro do interior do capítulo, podendo ou não limpá-lo com o par de patas dianteiro. Essa sequência comportamental é repetida várias vezes pelo mesmo indivíduo em diferentes locais dos capítulos até que, depois de saciado, o percevejo caminha no sentido dos ramos inferiores do arbusto, onde geralmente repousa na face inferior de uma folha. As formas adultas, depois de saciadas, podem também voar e repousar em outros locais.

O comportamento alimentar de *Hyalymenus*

limbativentris nos frutos de plantas do gênero *Solanum* é análogo ao descrito para *H. tarsatus* nos capítulos de *E. hieracifolia*.

Em ambas as espécies de *Hyalymenus* estudadas constatou-se o hábito preponderantemente noturno das formas adultas. Durante o dia, adultos de *H. limbativentris* foram raramente encontrados em *S. asperum* na região de Manaus, e quando isso ocorria, o número máximo registrado foi de três percevejos num arbusto. À noite entretanto, pode-se observar frequentemente até oito percevejos alimentando-se dos frutos de um mesmo indivíduo de *S. asperum*, ou mesmo copulando. Numa coleta noturna realizada na Fazenda Campininha, registrou-se quinze adultos de *H. limbativentris* num mesmo arbusto de *Solanum granuloso-leprosum*, onde foram observados também alguns indivíduos em cópula.

As ninfas de *Hyalymenus* são encontradas tanto de dia como à noite se alimentando nas plantas, não havendo qualquer diferença aparente entre o nível de atividade nesses dois períodos.

Foi obtido um total de nove desovas de *Hyalymenus* em cativeiro. Seis desovas de *Hyalymenus limbativentris* e duas de *H. tarsatus* foram obtidas a partir de cruzamentos efetuados em laboratório. Uma outra desova de *H. tarsatus* foi obtida a partir de uma fêmea coletada no campo já fecundada.

Os ovos de ambas as espécies são casta-

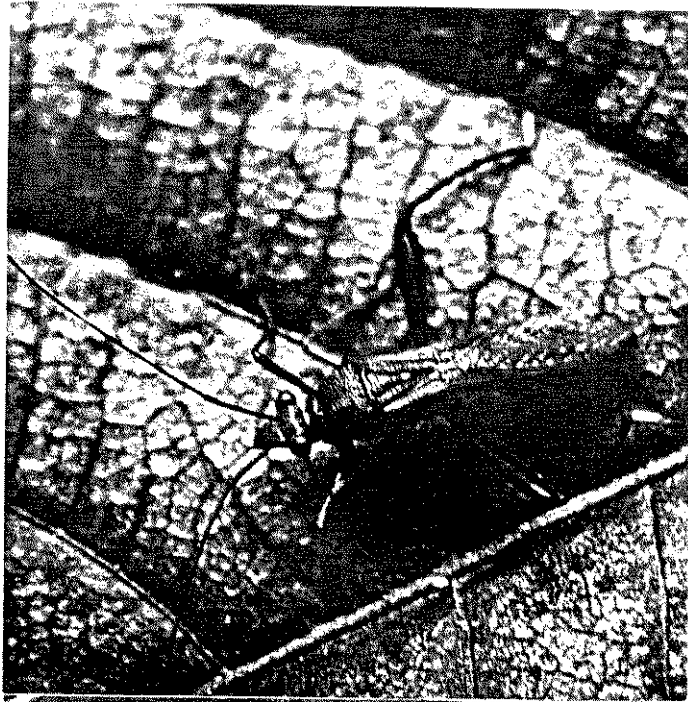
nho-acinzentados e esféricos, com cerca de 1,0 mm de diâmetro. O número de ovos por desova variou de três a trinta e dois, enquanto que o tempo para a eclosão das ninfas variou de três a doze dias. Na maioria das desovas observadas os ovos encontravam-se aderidos às folhas, pedúnculos, ou mesmo aos frutos de *Solanum asperum* (para *H. limbati-ventris*) e capítulos de *Erechtites hieracifolia* (para *H. tarsatus*), que existiam no interior das caixas de cruzamento. Numa mesma desova tanto podem existir grupos de dois ou três ovos encostados e aderidos uns aos outros, como também ovos isolados. Este padrão de desova foi também observado por KUMAR (1966) com o alidídeo *Riptortus* sp., e parece ser uma característica geral da família Alydidae (SOUTHWOOD, 1956). Uma vez que não existe defesa dos ovos e da prole por parte das fêmeas de alidídeos, o espalhamento dos ovos pode ser vantajoso como defesa contra predadores de ovos e ninfas desses insetos.

3. O mirmecomorfismo nas ninfas de *Hyalymenus*

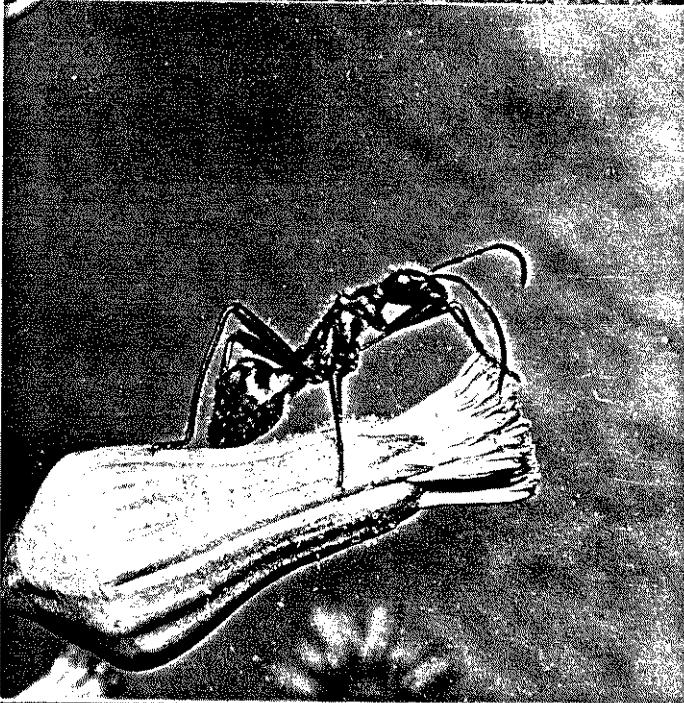
Ao contrário das formas adultas, que mantiveram o aspecto típico da ordem Hemiptera, as ninfas de *Hyalymenus* são extremamente semelhantes a formigas (figura 1). Na tabela II estão listadas as principais características morfológicas de formigas, bem como as adaptações responsáveis pelo mimetismo nas ninfas de *Hyalymenus* (ver também figura 2).

Além da semelhança morfológica, as ninfas

FIGURA 1 - Adulto (a) e ninfa (b) de *Hyalymenus limbati-*
ventris, e operária de *Camponotus crassus* (c).

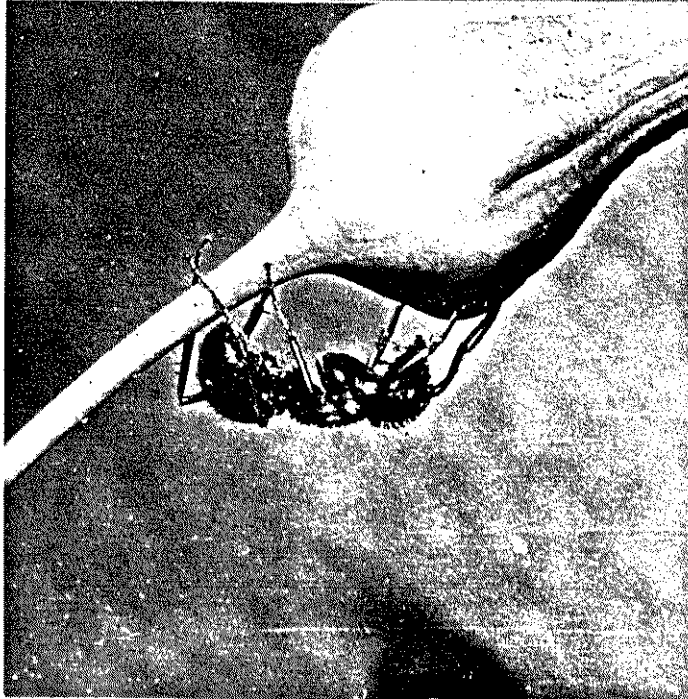


a



l

b



c

TABELA II - Características morfológicas conspícuas de formigas e adaptações para o mimetismo nas ninfas de *Hyalymenus*.

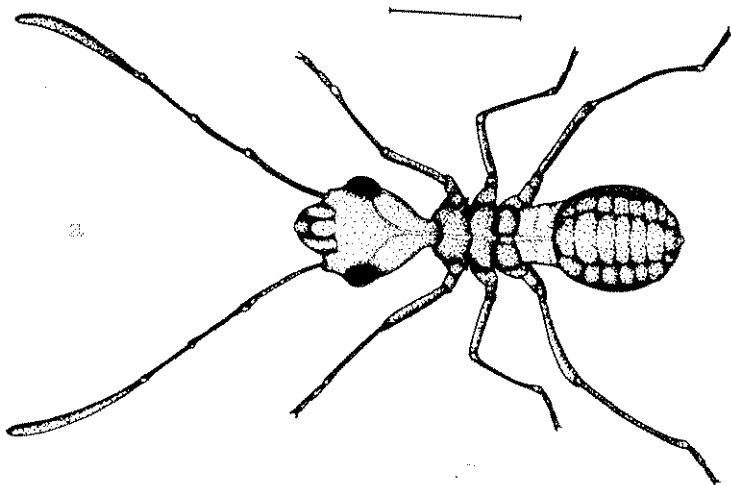
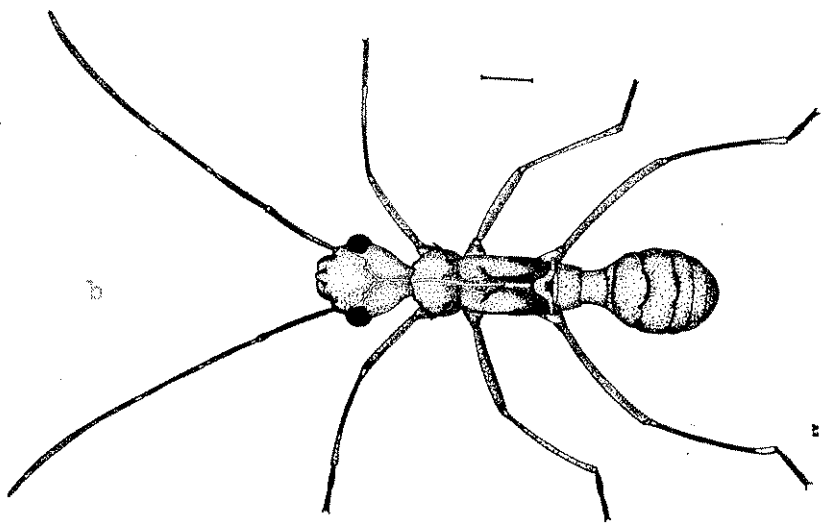
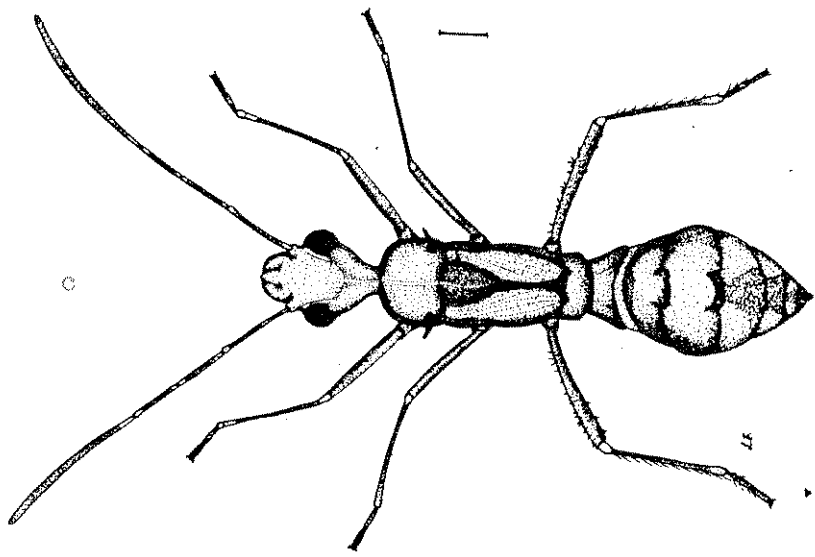
Características de formigas	Adaptações para mirmecomorfismo nas ninfas
Corpo com três regiões bem diferenciadas (cabeça, tronco e gáster)	Região cervical estreita, abdome e tórax ligados por uma "cintura" fina
Corpo, patas e antenas estreitos	Corpo, patas e antenas estreitos
Pecíolo entre tronco e gáster	"Cintura" (parte basal do abdome) alongada
Mandíbulas grandes e compridas	Placa mandibular alongada
Abdome globoso	Abdome globoso, constricto anteriormente
Tegumento brilhante, frequentemente com pilosidade evidente	Tegumento brilhante e piloso

mimetizam também alguns padrões comportamentais característicos de formigas. O deslocamento rápido em "zigue-zague", a constante agitação das antenas, o comportamento de elevar e abaixar o abdome (como formigas alarmadas), bem como o de deixarem-se cair ao solo quando perturbadas na planta, são algumas das semelhanças etológicas mais evidentes entre as ninfas mirmecomórficas de *Hyalymenus* e seus modelos.

Em ambas as espécies de *Hyalymenus* estudadas, constatou-se uma variação na coloração das ninfas ao longo dos diferentes estádios. Esta variação na cor, somada às diferenças de tamanho entre os estádios ninfais, permite que o mímico se assemelhe a diferentes castas, bem como a espécies de formigas de tamanhos diferentes ao longo de seu desenvolvimento (tabela III).

As ninfas pretas de *Hyalymenus limbiventris* e *Hyalymenus tarsatus* são extremamente semelhantes, nos três primeiros estádios, a operárias menores de formigas pretas do gênero *Camponotus* (Fig. 1), em especial *Camponotus crassus* Mayr e *Camponotus blandus* (Fr. Smith), espécies muito comuns desde o norte até o sul do Brasil (KEMPF, 1972). Estas duas espécies foram observadas forrageando no chão e na vegetação em todos os locais de coleta deste estudo. Outras espécies pretas como *Camponotus femoratus* (Fabr.), *Camponotus novogranadensis* Mayr, *Camponotus leydigii* Forel, *Camponotus trapezoideus* (Mayr), *Camponotus burtoni* Mann (observadas em Manaus e Cruzeiro do Sul), *Camponotus rufipes* (Fabricius) e *Camponotus rengerii* Emery (observadas na Fazenda Campininha e Cruzeiro do Sul), pode-

FIGURA 2 - Vista dorsal de ninfas de primeiro (a), quarto (b) e quinto (c) estadios de *Hyalymenus tarsatus*. Escalas = 1 mm.



2

TABELA III - Espécies de *Hyalymenus*, coloração das ninfas em diferentes estádios, e seus respectivos modelos nas diferentes áreas de estudo.

Espécie de <i>Hyalymenus</i>	Coloração das ninfas	Modelos potenciais
<i>Hyalymenus limbiventris</i>		
E. E. Silvicultura do INPA e Agricultura Ecológica, Manaus (AM)		
1ª ao 3ª estadio	Preto	<i>Camponotus crassus</i> , <i>Camponotus blandus</i> e outras <i>Camponotus</i> pretas.
	Preto	<i>C. crassus</i> , <i>C. blandus</i> e outras <i>Camponotus</i> pretas; <i>Ectatomma quadridens</i>
4ª e 5ª estádios	Marrom claro	<i>Camponotus latangulus</i> , <i>Camponotus pittieri</i> , <i>Ectatomma tuberculatum</i> e <i>Pheidole biconstricta</i>
Fazenda Campininha, Mogi-Guaçu (SP)		
1ª ao 3ª estadio	Preto	<i>C. crassus</i> , <i>Camponotus rufipes</i> e outras <i>Camponotus</i> pretas
4ª estadio	Tórax amarelo ou marrom, cabeça e abdome pretos	<i>Camponotus lespei</i>
5ª estadio	Marrom claro	<i>E. tuberculatum</i>
<i>Hyalymenus tarsatus</i>		
Agricultura Ecológica, Manaus (AM)		
1ª ao 5ª estadio	Preto	<i>C. crassus</i> , <i>C. blandus</i> , <i>E. quadridens</i>
Cruzeiro do Sul (AC) e Fazenda Campininha, Mogi-Guaçu (SP)		
1ª ao 3ª estadio	Preto	<i>C. crassus</i> , <i>Camponotus rufipes</i> e outras <i>Camponotus</i> pretas
4ª estadio	Marrom escuro	<i>Camponotus</i> pretas
5ª estadio	Marrom pardo	Formigas grandes em geral

riam também servir de modelos para as ninfas pretas de *Hyalymenus*.

Na região de Manaus, as ninfas de quarto estadio de *Hyalymenus tarsatus* são pretas e mimetizam operárias médias e maiores das espécies de *Camponotus* acima citadas, enquanto que em Cruzeiro do Sul e Mogi-Guaçu, as ninfas de quarto estadio de *H. tarsatus* são marrom escuras, assemelhando-se em menor grau às *Camponotus* pretas dessas áreas. Em Mogi-Guaçu, as ninfas de quarto estadio de *Hyalymenus limbiventris* possuem um padrão de coloração amarelo ou marrom (no tórax) e preto (na cabeça e abdômem), e parecem ser mímicos específicos de *Camponotus lespei* Forel, espécie registrada por KEMPF (1972) apenas para o sul e sudeste do Brasil, e que é comumente observada sobre plantas na Fazenda Campininha.

Na região de Manaus, os dois últimos estadios das ninfas de *H. limbiventris* podem ser pretos ou marrom claros, porém as proporções entre as duas formas foram diferentes para as duas localidades de Manaus em que a espécie foi estudada. Na Estação Experimental de Silvicultura Tropical, 22% de todas as ninfas observadas (N = 50) eram da forma marrom clara; enquanto que na Agricultura Ecológica esta forma representou apenas 6,8% de todos os mímicos encontrados (N = 44). Por outro lado, todas as ninfas de quinto estadio de *H. limbiventris* observadas em *Solanum granuloso-leprosum* na Fazenda Campininha (N = 18), são marrom claras. As formas pretas de quarto e quinto estadios são muito semelhantes às castas maiores de

Camponotus pretas, bem como à *Ectatomma quadridens* (Fabricius), um poneríneo muito agressivo, encontrado com frequência forrageando no chão e na vegetação em Manaus. As formas claras do quarto e quinto estadios parecem muito com *Ectatomma tuberculatum* (Olivier) (Fig. 3), que ocorre tanto em Manaus como no cerrado da Fazenda Campininha. As formigas *Camponotus latangulus* Roger, *Camponotus pittieri* Forel e *Pheidole biconstricta* Mayr, de cor amarela e menores que *E. tuberculatum*, poderiam também servir de modelos para as ninfas claras de *Hyalymenus limbiventris*, uma vez que essas espécies foram observadas em *Solanum asperum* e são também muito comuns no interior da mata de terra firme da região de Manaus.

As ninfas de último estadio de *Hyalymenus tarsatus* coletadas em Manaus são pretas, enquanto que aquelas de Cruzeiro do Sul e Mogi-Guaçu são marrom pardas. No primeiro caso os modelos são os mesmos das ninfas pretas de quinto estadio de *H. limbiventris*, porém no segundo caso não parece haver semelhança ao nível genérico com formigas, sendo o mimetismo pouco refinado e restrito apenas à similaridade da forma do corpo da ninfa com o formato "repetitivo" do corpo de formicídeos (Fig. 4).

A comparação entre os padrões de coloração observados nas ninfas de *Hyalymenus limbiventris* e *H. tarsatus* na Agricultura Ecológica em Manaus, e os padrões dessas duas espécies registrados nas outras localidades, sugere a existência de um favorecimento de mímicos pretos na Agricultura Ecológica maior que nas outras áreas de

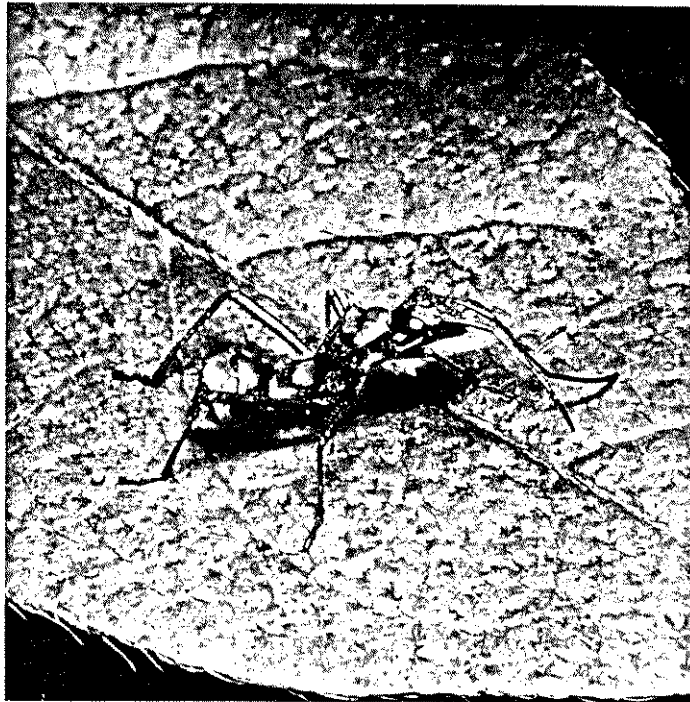
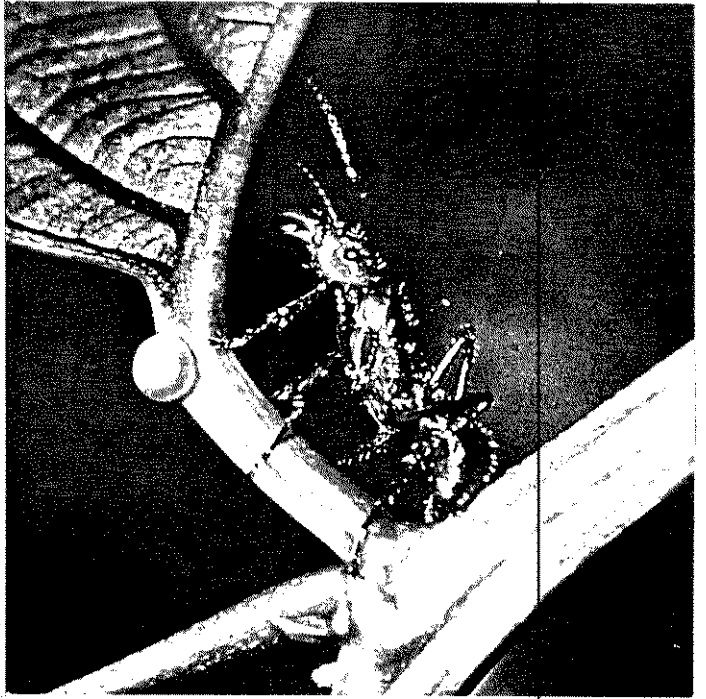
FIGURA 3 - Ninfa marrom clara (quarto estadio) de *Hyalymenus limbatiiventris* (a), operária de *Ectatomma tuberculatum* (b).

FIGURA 4 - Ninfa de quinto estadio de *Hyalymenus tarsatus*.

a



b



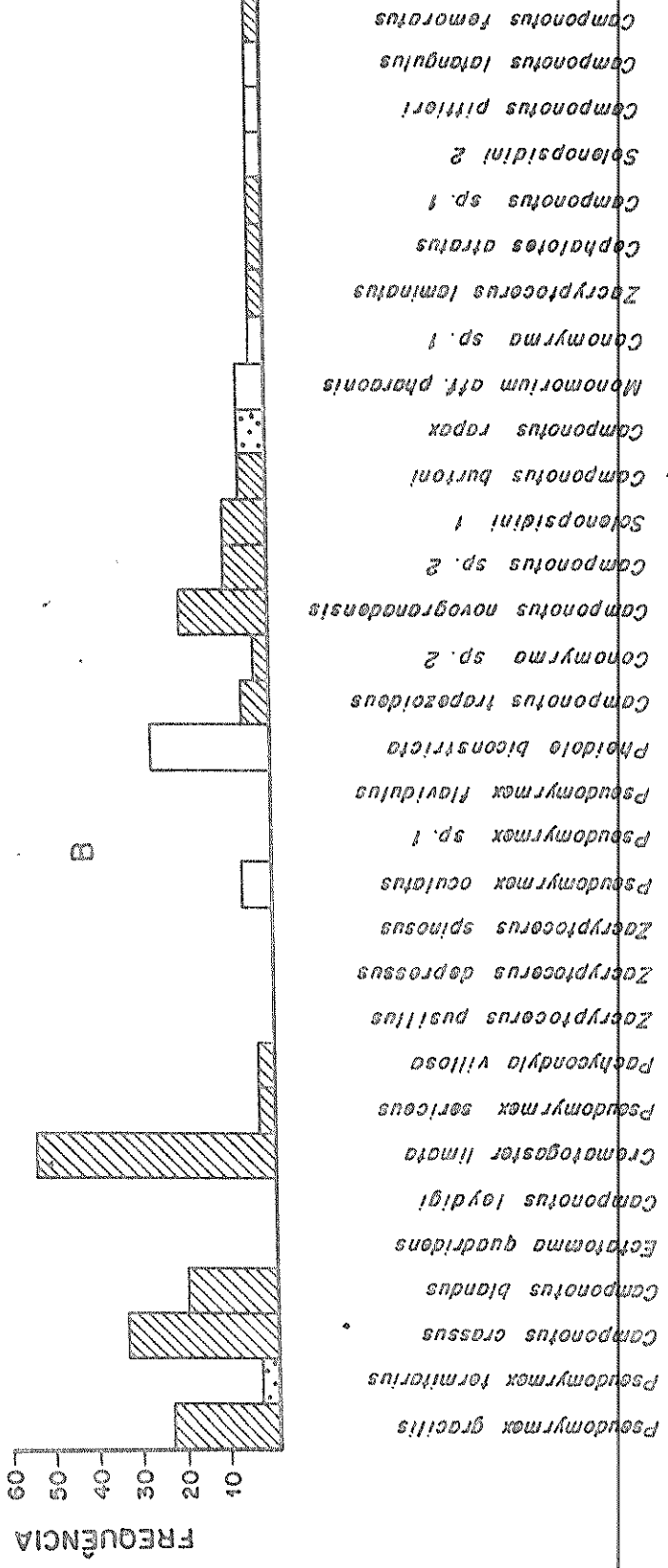
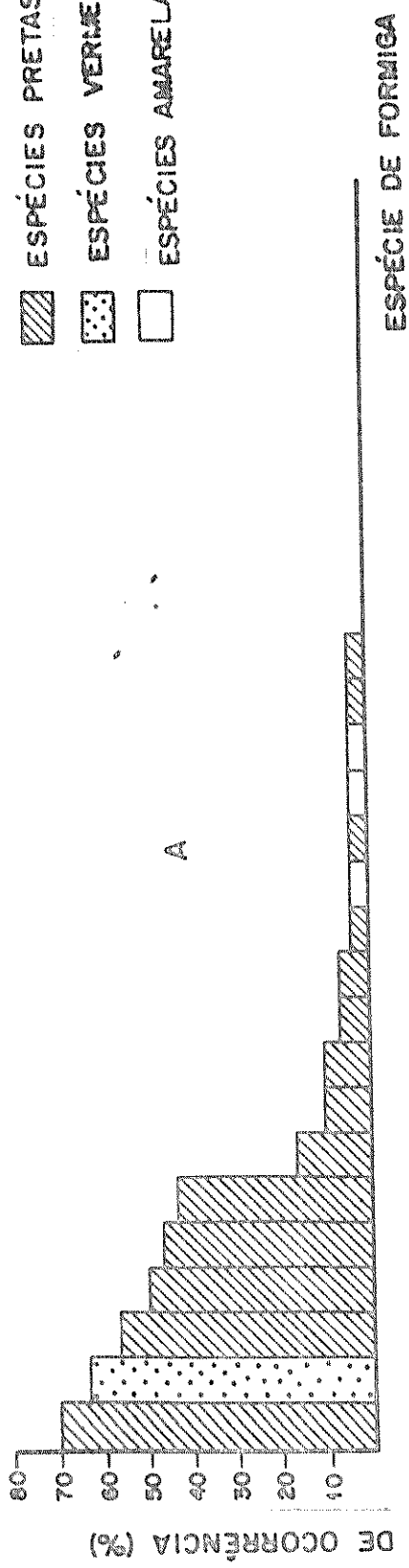
coleta, onde se constatou uma variabilidade na coloração dos mímicos bastante acentuada.

Na tabela IV estão listadas as espécies de formigas observadas forrageando em arbustos de *Solanum asperum* nas duas localidades estudadas em Manaus. Foram registradas formigas de cinco subfamílias e nove tribos, sendo os gêneros *Camponotus* e *Pseudomyrmex* os mais bem representados, com respectivamente doze e seis espécies observadas.

Na figura 5 estão representados o padrão de coloração e a frequência de ocorrência de cada espécie de formiga registrada num levantamento efetuado em 60 arbustos de *S. asperum* na região de Manaus (30 arbustos foram vistoriados na Agricultura Ecológica e 30 na Estação Experimental de Silvicultura Tropical). Na Agricultura Ecológica, os modelos potenciais pretos tiveram uma alta frequência de ocorrência, sendo as espécies *Camponotus crassus*, *C. blandus*, *C. leydigii* e *Ectatomma quadridens* registradas respectivamente em 57%, 50%, 44% e 47% dos arbustos vistoriados nesta localidade. Apenas três espécies amarelas foram observadas na Agricultura Ecológica: *Pseudomyrmex oculatus*, *Pseudomyrmex flavidulus* e *Pheidole biconstricta*. Cada uma destas três espécies ocorreu em apenas 3% dos arbustos vistoriados nesta localidade, sendo *P. biconstricta* a única que poderia servir de modelo para as ninfas claras de *Hyalymenus limbiventris*, já que *Pseudomyrmex* possui um aspecto morfológico e comportamental que é bastante diferente daquele das ninfas. Na Estação Experimental

FIGURA 5 - Frequência de ocorrência (%) e padrão de coloração das espécies de formigas observadas em arbustos de *Solanum asperum* (N = 60), na região de Manaus, AM. (A) Agricultura Ecológica do INPA, km 41, BR-174 ($N_A = 30$); (B) Estação Experimental de Silvicultura do INPA-SUFRAMA, Km 44, BR-174 ($N_B = 30$).

- ▨ ESPÉCIES PRETAS OU MUITO ESCURAS
- ▤ ESPÉCIES VERMELHO & PRETAS
- ESPÉCIES AMARELAS OU MARRON CLARAS



- Pseudomyrmex gracilis*
- Pseudomyrmex formiterius*
- Camponotus crassus*
- Camponotus blandus*
- Ectatomma quadridentatus*
- Camponotus laydigi*
- Crematogaster limata*
- Pseudomyrmex sarriceus*
- Pachycondyla villosa*
- Zoerythrocerus pusillus*
- Zoerythrocerus depressus*
- Zoerythrocerus spinosus*
- Pseudomyrmex oculatus*
- Pseudomyrmex sp. 1*
- Pseudomyrmex flavidulus*
- Phidolo biconstricta*
- Camponotus treposeoides*
- Conomyrma sp. 2*
- Camponotus novograndensis*
- Camponotus sp. 2*
- Solenopsisini 1*
- Camponotus burtoni*
- Camponotus rapax*
- Monomorium aff. pharaonis*
- Conomyrma sp. 1*
- Zoerythrocerus laminatus*
- Cephalotes atratus*
- Camponotus sp. 1*
- Solenopsisini 2*
- Camponotus pittieri*
- Camponotus latangulus*
- Camponotus femoratus*
- Cyphomyrma sp. 1*
- Eucryptocerus abdominalis*

TABELA IV - Relação das espécies de formigas encontradas forrageando em *Solanum asperum*, na região de Manaus, AM.

PONERINAE

PONERINI

Neoponera villosa (Fabricius)*

ECTATOMMINI

Ectatomma quadridens (Fabricius)

MYRMICINAE

MYRMICINI

Pheidole (*Pheidole*) *biconstricta* Mayr

ATTINI

Cyphomyrmex sp.

SOLENOPSINI

Monomorium aff. *pharaonis* (Linnaeus)

2 espécies não identificadas

CREMATOGASTRINI

Crematogaster (*Orthocrema*) *limata* Fr. Smith

CEPHALOTINI

Cephalotes atratus (Linnaeus)

Eucryptocerus abdominalis (Santschi)

Zacryptocerus depressus (Klug)

Zacryptocerus laminatus (Fr. Smith)

Zacryptocerus pusillus (Klug)

Zacryptocerus spinosus (Mayr)

TABELA IV - (Cont.)

PSEUDOMYRMICINAE

- Pseudomyrmex flavidulus* (Fr. Smith)
Pseudomyrmex gracilis (Fabricius)
Pseudomyrmex oculatus (Fr. Smith)
Pseudomyrmex sericeus (Mayr)
Pseudomyrmex termitarius (Fr. Smith)
Pseudomyrmex sp.

DOLICHODERINAE

TAPINOMINI

- Conomyrma* spp. (2 espécies)

FORMICINAE

CAMPONOTINI

- Camponotus* (*Myrmaphaenus*) *blandus* (Fr. Smith)
Camponotus (*Myrmaphaenus*) *leydigi* Forel
Camponotus (*Myrmaphaenus*) *novogranadensis* Mayr
Camponotus (*Myrmobrachys*) *burtoni* Mann
Camponotus (*Myrmobrachys*) *crassus* Mayr
Camponotus (*Myrmobrachys*) *pittieri* Forel
Camponotus (*Myrmobrachys*) *trapezoideus* Mayr
Camponotus (*Myrmocladoecus*) *latangulus* Roger
Camponotus (*Myrmothrix*) *femoratus* (Fabricius)
Camponotus (*Tanaemyrmex*) *rapax* (Fabricius)
Camponotus spp. (2 espécies)

* BROWN (1973) considera o gênero *Neoponera* como sinônimo do gênero *Pachycondyla*. Apesar da revisão deste grupo ainda não ter sido publicada por esse autor, a referida espécie será tratada como *Pachycondyla villosa* no decorrer do texto.

de Silvicultura Tropical, a frequência de ocorrência dos principais modelos para as ninfas pretas de *H. limbativentris* foi bem menor que na área anterior, havendo entretanto, um aumento bastante evidente nas frequências de *Crematogaster limata* e *Pheidole biconstricta*. *Camponotus crassus* e *C. blandus* estiveram presentes respectivamente em 33% e 20% dos arbustos visitados, sendo que as espécies *Ectatomma quadridens* e *C. leydigii* não foram observadas em nenhum dos *Solanum asperum* examinados na Estação de Silvicultura. Oito espécies de cor clara foram registradas na Estação de Silvicultura, sendo *Pheidole biconstricta* a mais comum destas, ocorrendo em 27% dos arbustos visitados. *Camponotus latangulus* e *C. pittieri*, também mencionadas anteriormente como modelos potenciais para as ninfas marrom claras, ocorreram com frequência de 3% cada. Muito embora *Ectatomma tuberculatum* não tenha sido registrada nos arbustos de *Solanum asperum* desta área, esta formiga é bastante comum na mata imediatamente vizinha aos arbustos examinados na Estação de Silvicultura. A capoeira desta localidade é bem menor que aquela utilizada no levantamento da Agricultura Ecológica, fato esse que permitiu encontrar *Ectatomma tuberculatum* forrageando sobre plantas (que não *S. asperum*) mais frequentemente na Estação de Silvicultura que na Agricultura Ecológica, onde o tamanho grande da clareira (maior distância da mata) e a conseqüente alta insolação, talvez fôssem inadequados para *E. tuberculatum*, que é uma espécie típica do interior sombreado e úmido da mata de terra firme.

Com o objetivo de se comparar as propor-

ções de modelos pretos (*Camponotus* pretas e *Ectatomma quadridens*) e modelos amarelos (*Pheidole biconstricta*, *Camponotus latangulus* e *C. pittieri*) por arbusto de *S. asperum* nas duas áreas de coleta em Manaus, aplicou-se o teste de Mann-Whitney para duas amostras independentes, com a aproximação "t" para amostras grandes (SOKAL & ROHLF, 1969). Constatou-se que a Agricultura Ecológica tem uma frequência maior de arbustos de *S. asperum* com alta proporção de modelos pretos do que a Estação de Silvicultura ($t_s = 6,339$; $GL = \infty$, $p < 0,001$), indicando que existe uma maior probabilidade de se encontrar um modelo preto num dado arbusto da Agricultura Ecológica do que na Estação de Silvicultura.

As proporções entre os padrões de coloração preto e marrom claro nas ninfas de *Hyalymenus limbaticiventris*, foram significativamente diferentes para as duas populações estudadas em Manaus ($X^2 = 4,25$; $GL = 1$; $p < 0,05$), havendo uma predominância mais acentuada de mínimos pretos na Agricultura Ecológica.

4. A interação dos *Hyalymenus* com formigas

As interações comportamentais entre indivíduos das espécies de *Hyalymenus* estudadas (ninfas e adultos) e diferentes espécies de formigas, foram observadas no campo e em laboratório. Nestas duas condições os confrontos foram sempre provocados pelas formigas, seguindo-se invariavelmente uma reação de defesa por parte dos

hemípteros. O comportamento das ninfas, quando de um confronto direto com formigas nas plantas, é variável e depende em grande parte das formigas com as quais o mímico interage.

Com formigas do gênero *Camponotus*, o comportamento mais frequente das ninfas quando de uma aproximação ativa por parte dos modelos, é a fuga para outras regiões da planta. Geralmente o mímico corre para a face oposta da mesma folha na qual foi abordado, ou então, quando o confronto se dá nos frutos, a ninfa caminha para outra região do ramo frutífero. Em três ocasiões se observou na Fazenda Campininha uma ninfa preta jogar-se da folha em que estava, para uma outra folha inferior de um arbusto de *Solanum granuloso-leprosum*, como resultado de abordagens efetuadas por operárias de *Camponotus crassus*, *C. rufipes* e *C. lespei*. Em nenhuma ocasião se observou um mímico abandonar os frutos e/ou flores dos quais se alimentava, como consequência de um confronto direto com espécies de *Camponotus*. Em duas ocasiões diferentes foi possível observar em Manaus uma ninfa preta de *Hyalymenus límbativentris* junto com cinco operárias de *C. crassus* num ramo frutífero de *Solanum asperum*. As ninfas se alimentaram continuamente por 15 minutos sem que fôssem importunadas pelas formigas. Noutra oportunidade, observou-se uma ninfa preta de *H. límbativentris* alimentando-se por 15 minutos de um mesmo fruto de *S. asperum* em que uma *C. crassus* cuidava de homópteros jovens. Durante todo esse período, outras duas *C. crassus*, que andavam pelo

mesmo ramo frutífero do arbusto, também não abordaram o mímico. Na Agricultura Ecológica em Manaus, foi registrada uma ninfa preta sugando um fruto de *S. asperum* em meio a nove operárias de *Camponotus blandus* que andavam por todo o ramo frutífero.

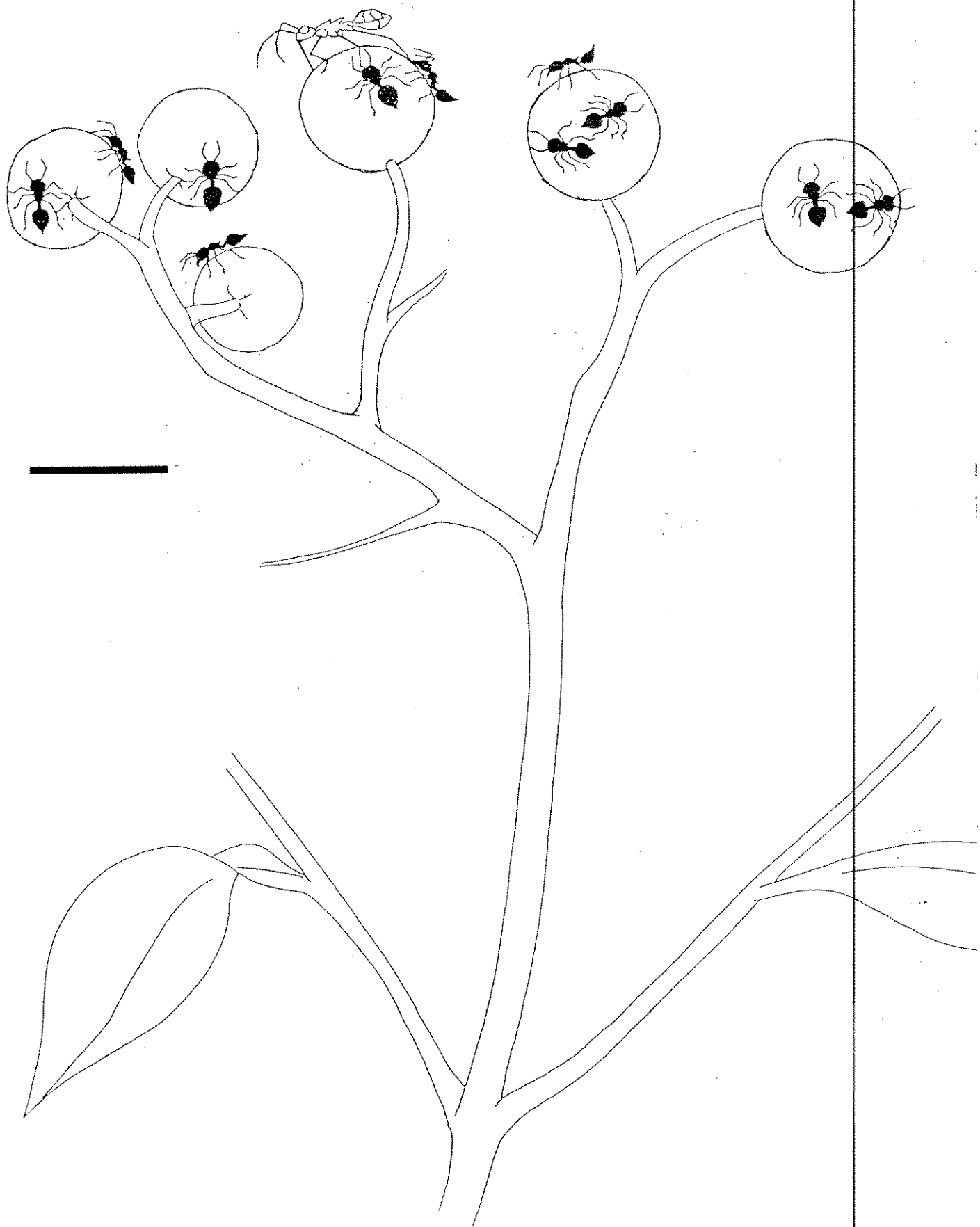
Para todas as espécies de *Camponotus* (*C. crassus*, *C. blandus*, *C. lespesi*, *C. trapezoideus*, *C. novogranadensis* e *C. rufipes*) em que se observou a interação com ninfas de *Hyalymenus*, nunca se evidenciou um comportamento agressivo das formigas em relação aos mímicos (pretos ou marrom claros), sendo o contato muitas vezes restrito apenas ao toque das antenas das formigas nas patas ou nas antenas dos mímicos.

A interação das ninfas de *Hyalymenus limbiventris* com *Crematogaster limata* e *Crematogaster* sp. (esta última registrada em *Solanum granuloso-leprosum* na Fazenda Campininha) é bastante diferente daquela observada com espécies de *Camponotus*. As espécies de *Crematogaster* possuem colônias com grande número de indivíduos, sendo o recrutamento de operárias para fontes de alimento bastante eficaz (WILSON, 1971). As operárias de *Cr. limata* ocorrem em grande número nos arbustos de *Solanum asperum*, e numa ocasião registrou-se mais de mil formigas numa única planta. As operárias se distribuem em muitos grupos por todas as regiões da planta (embora haja uma concentração bem maior nos ramos reprodutivos), onde ficam lambendo substâncias açucaradas da própria planta, ou exsudações de homópteros (principalmente membracídeos), os quais se concentram

principalmente nos frutos e flores das espécies de *Solanum* observadas.

Ninfas de *Hyalymenus limbiventris* foram atacadas por *Crematogaster limata* sobre frutos de *S. asperum* em Manaus, e por *Crematogaster* sp. sobre frutos de *S. granuloso-leprosum* da Fazenda Campininha. Em ambos os casos, o comportamento das formigas em relação às ninfas mirmecomórficas (tanto as de cor preta como as marrom claras) consistiu de sucessivas mordidas nas patas dos hemípteros, que acabavam por abandonar os frutos e interromperem temporariamente sua alimentação. Foi observada em detalhe durante uma hora a interação de uma ninfa de *H. limbiventris* com operárias de *Crematogaster limata* num ramo frutífero de *S. asperum*, em Manaus. Logo no início das observações foi constatada a presença de uma ninfa de *H. limbiventris* se alimentando junto com 13 operárias de *Crematogaster limata* sobre um ramo frutífero de *S. asperum* constituído por seis frutos (Fig. 6). As formigas andavam rapidamente pelo ramo, e o número de operárias por fruto variava de um a três, raramente ficando um fruto sem formigas. A ninfa sugava um fruto no qual havia também duas operárias de *Cr. limata*, que logo a expulsaram com sucessivas mordidas nas patas, fazendo com que o hemíptero descesse do ramo frutífero e viesse repousar por alguns minutos na folha de um ramo inferior do arbusto. Em seguida, a ninfa retornou ao ramo frutífero, e ficou alimentando-se continuamente por dois minutos de um fruto que estava ocupado apenas por uma formiga, a qual atacou o mímico várias

FIGURA 6 - Ninfa de *Hyalymenus limbiventris* e operárias
de *Crematogaster limata* sobre ramo frutífero
de *Solanum asperum*. Escala = 1 cm.



vezes no decorrer desse tempo. Assim que outra operária subiu nesse fruto, ambas as formigas atacaram o mímico, que novamente abandonou o ramo frutífero e foi alojar-se nas folhas dos ramos inferiores. Passados dez minutos, o hemíptero retornou aos frutos, alimentou-se por 15 segundos, e novamente foi expulso por duas operárias, voltando para o local anterior de repouso, onde permaneceu por quatro minutos. De volta aos frutos, a ninfa se alimentou por aproximadamente um minuto, sendo mordida durante esse período várias vezes pela única operária presente no fruto. Assim que mais duas formigas subiram nesse fruto, a ninfa foi expulsa como consequência do ataque conjunto das três operárias de *Cr. limata*. Depois de repousar por cinco minutos numa folha, o mímico retornou por duas vezes ao ramo frutífero, sendo que em ambas as ocasiões todos os frutos estavam ocupados por mais de uma operária, e a ninfa nem chegou a alimentar-se. Finalmente, o hemíptero desceu para os ramos inferiores do arbusto, onde repousou sob uma folha até o final do período de observação. Esta sequência representa muito bem as outras observações referentes a *Cre-matogaster* em Manaus e na Fazenda Campininha.

O tamanho pequeno das operárias de *Cre-matogaster* possibilita às ninfas de *Hyalymenus limbaticentrís* continuarem se alimentando apesar dos sucessivos ataques desferidos pelas formigas. Os mímicos distendem as patas e elevam o corpo de tal modo a protegê-lo contra as formigas. Quando apenas uma operária persiste atacando o hemíptero, este é capaz de resistir e continuar alimentan-

do-se por um período de tempo considerável (numa ocasião esse período foi de 5 minutos). Todavia, quando as formigas atacam em grupos de dois ou três simultaneamente, as ninfas interrompem a alimentação e se afastam para locais da planta menos frequentados pelas formigas.

Tanto *Cr. limata* como *Crematogaster* sp. foram observadas expulsando também operárias de *Camponotus crassus* do grupo de homópteros que aquelas formigas estavam cuidando em arbustos de *Solanum asperum* e *S. granuloso-leprosum*, respectivamente. Em Manaus foi observado uma operária de *Camponotus trapezoideus* ser expulsa por três vezes consecutivas dos frutos de *S. asperum* por operárias de *Cr. limata* que cuidavam de membracídeos por todo o ramo frutífero.

Esses resultados indicam que as espécies de *Crematogaster* estudadas defendem com bastante eficácia seus recursos alimentares, atacando indiscriminadamente espécies de *Camponotus* e ninfas mirmecomórficas de hemípteros que ameacem o total domínio das operárias sobre a fonte de alimento.

As reações de fuga mais evidentes apresentadas por ninfas de *Hyalymenus limbiventris* foram aquelas resultantes de confrontos com *Ectatomma quadridens*. Os mímicos, em presença imediata de uma operária de *E. quadridens* nos frutos ou nas folhas de *S. asperum*, rapidamente caminhavam para outro local da planta ou, como era mais frequente, jogavam-se dos frutos ou fo-

lhas em que estavam para ramos inferiores do arbusto ou mesmo para o chão. Essas reações parecem tomar lugar assim que as ninfas notam a presença de *E. quadrídens*, não sendo necessária uma aproximação ativa por parte da formiga para que os mímicos fujam. O tamanho avantajado deste poneríneo, bem como as mandíbulas extremamente desenvolvidas e o ferrão potente, possivelmente fazem com que estas formigas sejam evitadas de maneira bem evidente não só pelas ninfas de *H. limbiventris*, como também por outras formigas.

Em nenhuma ocasião se observou comportamento agressivo por parte de qualquer uma das espécies de *Pseudomyrmex* registradas em *Solanum asperum* (ver tabela IV) em relação às ninfas de *H. limbiventris*. Quando de um eventual encontro entre um mímico e uma operária de *Pseudomyrmex*, ambos os insetos exibiam reações de fuga, que em algumas vezes foram até mais evidentes nas formigas que nas ninfas. Foi observada uma operária de *Camponotus crassus* atacar *Pseudomyrmex termitarius* com mordidas nas patas, acabando por expulsar a formiga de um ramo frutífero de *S. asperum* (no qual havia também uma ninfa preta se alimentando por mais de 30 minutos). Em seguida, nesse mesmo ramo, registrou-se cinco confrontos entre *Camponotus crassus* e *Pseudomyrmex gracilis*, e em todas as vezes ambas as formigas retrocederam rapidamente após o encontro.

Adultos de *Hyalymenus limbiventris* e *H. tarsatus* foram atacados em cativeiro por operárias de *Camponotus crassus* e *C. blandus*. Em ambos os casos os

ataques consistiram de mordidas nas patas do hemíptero, que acabava por voar e abandonar os ramos de plantas colocados no interior do viveiro. Em condições naturais, os adultos de ambas as espécies de *Hyalymenus* estudadas evitaram contatos com formigas refugiando-se em locais mais protegidos das plantas ou então voando, no caso de serem abordados subitamente pelas formigas.

5. Experimentos de predação em cativeiro

Uma ninfa de quinto estadio (45 mm de comprimento) de *Oxyopsis media* (Orthoptera:Mantidae), capturada num ramo florido de *Solanum asperum*, foi considerada predador potencial de hemípteros e utilizada em experimentos de predação em cativeiro com ninfas e adultos de *Hyalymenus límbativentris*, bem como com formigas e um Díptero (Calliphoridae) de 8 mm de comprimento.

A primeira sessão experimental com *Oxyopsis media* foi de 55 min., e teve início 3 h após a coleta deste inseto no campo. O mantídeo entrou em contato com uma operária de *Camponotus femoratus*, uma de *Ectatomma quadridens* e uma ninfa preta de *H. límbativentris*, nessa ordem. O predador evitou de maneira bem evidente ambas as espécies de formigas, e a qualquer aproximação destas dirigia-se para outro local do ramo frutífero de *S. asperum* colocado no viveiro. Ambas as formigas tocaram diversas vezes nas patas do mantídeo, que as levantava rapidamente, só voltando a abaixá-las depois que as formigas se afastassem. *Oxyopsis media* não apresentou também qualquer

comportamento predatório em relação à ninfa mirmecomórfica de *H. limbiventris*, caminhando para outra região do ramo frutífero a qualquer aproximação do mímico.

Em outro experimento (realizado três dias após o anterior*, e com 50 min. de duração), *Oxyopsis media* se confrontou com uma operária de *Camponotus blandus* e uma ninfa preta de *H. limbiventris*. A formiga atacou o mantídeo por três vezes consecutivas com mordidas nas patas, o louva-à-deus voou e abandonou os frutos. Depois de recolocado sobre a planta, o mantídeo foi novamente atacado pela formiga, e voou para um local afastado no viveiro. *Oxyopsis media* evitou de modo bem evidente contatos com a ninfa preta de *H. limbiventris* chegando mesmo a levantar uma das patas do segundo par quando o mímico se aproximou.

O terceiro experimento foi realizado 20 h após o anterior*, com 40 min. de duração. O louva-à-deus foi colocado em contato com uma operária de *C. blandus*, uma ninfa e um adulto de *H. limbiventris* e um califorídeo, nessa ordem. O comportamento do predador em relação à formiga e à ninfa foi muito similar. Em ambos os casos o mantídeo permaneceu imóvel no ramo frutífero, limitando-se a levantar uma das patas do segundo par nas duas ocasiões em que a formiga e o mímico se aproximaram. A ninfa mimética permaneceu por 10 segundos a 1 cm das patas raptorais do mantídeo, que continuou imóvel mesmo após perceber a presença do hemíptero. Quando foi colocado um adulto de *H. limbiventris* no ramo frutífero de *Solanum asperum*, o

* O mantídeo esteve privado de alimentação durante este período.

hemíptero começou imediatamente a alimentar-se, enquanto o predador repousava em outro local do ramo. Assim que avisto o percevejo, o mantídeo se aproximou lentamente, abduziu as patas raptorais quando estava a uns 3 cm de distância da presa, atacando-a em seguida. Apesar de aprisionado por alguns segundos, o hemíptero escapou e voou para um local afastado do viveiro. Depois de recolocado nos frutos, o percevejo foi novamente atacado pelo mantídeo e, como na vez anterior, desvencilhou-se das patas raptorais do predador e voou para um local seguro do viveiro.

O californídeo introduzido no viveiro logo após ser retirado o adulto de *H. limbiventris*, foi prontamente predado pelo louva-ã-deus, sendo aprisionado em pleno vôo pelo predador.

Foram também realizados experimentos com *Apiomerus lanipes* (Fabricius) (Hemiptera:Reduviidae), predador de insetos bastante comum na Fazenda Campininha. Dois adultos de *A. lanipes* coletados sobre *S. granuloso-leprosum*, foram utilizados em dois experimentos de predação com *Hyalymenus limbiventris*.

A primeira sessão experimental teve início 30 h após a coleta dos insetos no campo. A interação de uma ninfa marrom clara e um adulto de *H. limbiventris* com *A. lanipes*, foi observada por 60 e 20 minutos, respectivamente.

Dos 16 encontros registrados entre *Apiomerus lanipes* e a ninfa, oito foram provocados pelo preda-

dor, dois pelo mímico, e seis por ambos. Em nove ocasiões a ninfa afastou-se rapidamente do reduviídeo, enquanto que nas outras sete, o mímico deixou-se cair no chão após o confronto com o predador, que chegou a abduzir as patas raptorais em duas ocasiões. Dos dois encontros entre *A. lanípes* e o adulto de *H. límbatíventris*, um foi provocado por ambos, e outro pelo predador. Nas duas ocasiões, *A. lanípes* abduziu as patas raptorais, e o alidídeo voou em seguida.

Num segundo experimento, outro indivíduo de *Apiomerus lanípes* (privado de alimentação por cinco dias) foi mantido em contato com um adulto de *H. límbatíventris* por 60 minutos. O predador atacou o alidídeo frontalmente, aprisionou-o com o auxílio das patas raptorais, e inseriu o rostro no protórax da presa, sugando-lhe todo o conteúdo do corpo em poucos minutos.

II - As aranhas

1. Adaptações gerais para o mimetismo de formigas

Segundo REISKIND (1972), os principais problemas morfológicos que uma aranha enfrenta para simular uma formiga são: (1) a aranha possui o corpo com duas regiões diferenciadas (cefalotórax e abdome), ao passo que a formiga tem três (cabeça, tronco e gáster); (2) a aranha

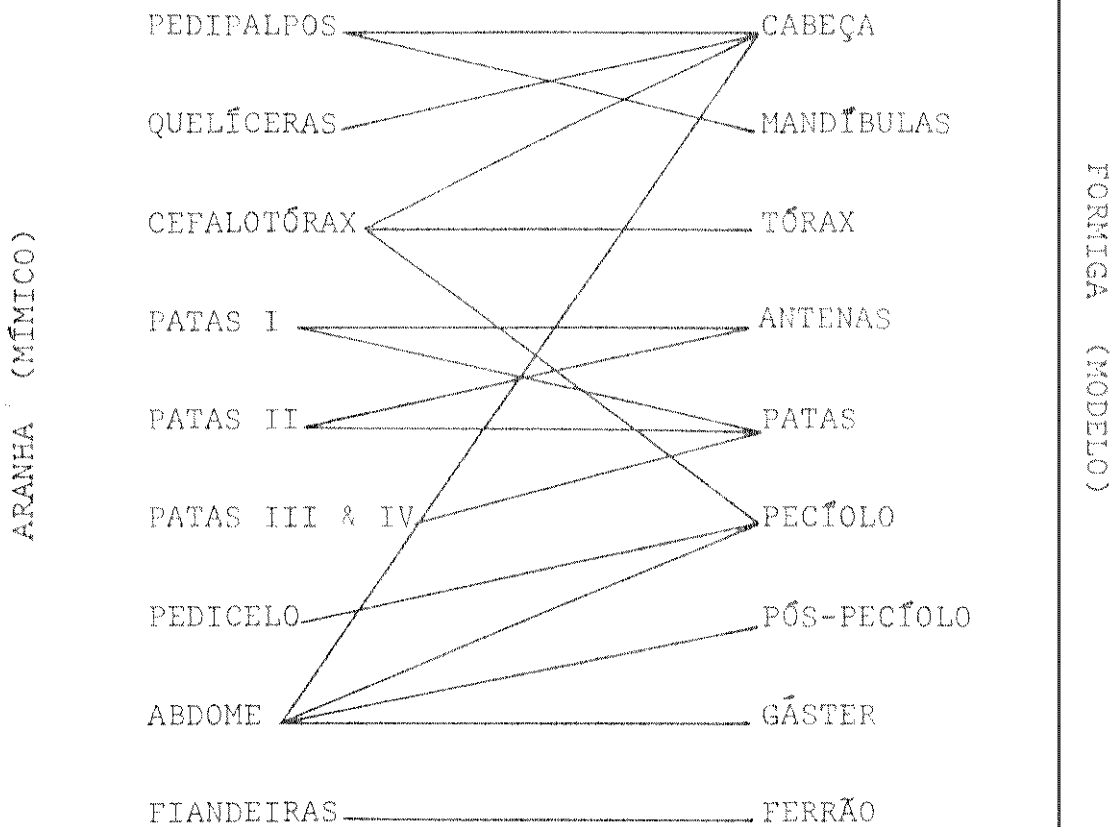
possui quatro pares de patas, ao passo que a formiga possui três pares de patas e um par de antenas; (3) a aranha possui geralmente um pequeno pedicelo, a formiga possui um pecíolo proeminente e, às vezes, um pós-pecíolo; (4) a aranha possui geralmente um par de quelíceras pequenas e pouco evidentes, ao passo que a formiga geralmente tem um par de mandíbulas grandes e expostas; (5) a aranha geralmente tem oito olhos simples, a formiga dois olhos compostos proeminentes; (6) a aranha não tem ferrão, a formiga frequentemente tem um ferrão visível; (7) a aranha na maioria das vezes não possui um corpo alongado e estreito como a formiga e (8) a aranha não tem a superfície do corpo brilhante, comumente observada em muitas formigas, especialmente no gáster.

A semelhança com formigas é alcançada através de diversas adaptações morfológicas e comportamentais que se complementam, e que foram selecionadas para operarem harmoniosamente no mímico.

Na figura 7 estão relacionados os análogos estruturais miméticos mais comuns de aranhas mirmecomórficas. Algumas das soluções para os problemas listados acima são as seguintes (adaptado de REISKIND, 1972):

1. Região cefálica e torácica diferenciadas por uma constricção (e.g. *Myrmecium*) e/ou por colorações diferentes (e.g. *Zuniga*, *Castianeira*). Geralmente o limite entre as duas regiões é realçado por uma banda clara de pêlos ou de pigmentos, que se estende lateralmente dando a

FIGURA 7 - Analogia mimética entre estruturas de aranhas mirmecomórficas (coluna da esquerda) e estruturas de formigas (coluna da direita). Modificado a partir de REISKIND (1972).



impressão de um estreitamento (e.g. *Sphecotypus*). Mais raramente, quelíceras (e.g. *Myrmarachne plateleiodes* Cambridge; ver MATHEW, 1934) ou palpos (e.g. machos adultos de *Zuniga magna* Peckham) grandes e proeminentes simulam uma "cabeça", enquanto que o cefalotórax inteiro mimetiza o tórax da formiga. Quando ocorre retroorientação, a cabeça da formiga é mimetizada pelo abdome da aranha (POCLOCK, 1909 e BRISTOWE, 1941 para o tomisídeo *Amyciaea forticeps* Cambridge; REISKIND, 1976 para o salticídeo *Onsima formica* Peckham e Peckham).

2. A "redução" no número de patas, bem como a "aquisição" de um par de "antenas", é alcançada através do desuso de um dos pares de patas na locomoção, ficando apenas três pares de patas funcionais. A simulação de antenas é efetuada na maioria dos casos pela elevação e movimentação do primeiro par de patas. No gênero *Consingis* Simon (Salticidae) essa função é desempenhada pelo segundo par de patas (REISKIND, 1972).

3. O pecíolo da formiga é mimetizado por um estreitamento da região posterior do cefalotórax, bem como por um aumento no comprimento do pedicelo (e.g. *Synemosyna*, *Myrmecium*). Um estreitamento na região anterior do abdome pode também produzir uma simulação efetiva do pecíolo (e.g. o salticídeo *Mazax pax* Reiskind; ver REISKIND, 1977). O pós-pecíolo é simulado geralmente por uma constrição (realçada por uma banda de pêlos claros) no terço anterior do abdome do mímico (e.g. *Synemosyna*, *Sphecotypus* e formas adultas de *Zuniga magna*). Bandas de pêlos no abdome da

aranha simulam o gáster segmentado da formiga.

4. As mandíbulas às vezes são mimetizadas por palpos achatados, orientados para a frente do cefalotórax (e.g. *Myrmecium*).

5. Os olhos compostos da formiga são mimetizados por manchas pigmentares escuras na parte do corpo do mímico em que a "cabeça" é simulada. Geralmente essas manchas situam-se no cefalotórax (e.g. *Synemosyna*), porém podem também ocorrer nos palpos (e.g. machos adultos de *Zuniga magna*), nas quelíceras (e.g. *Myrmarachne plateleoides*; ver MATHEW, 1934), ou mesmo no abdome (e.g. *Amyciaea forticeps*; ver POCOCK, 1909 e BRISTOWE, 1941).

6. Alguns mímicos de poneríneos possuem o abdome curvado para baixo na região posterior, onde fiandeiras pontudas e pronunciadas simulam um ferrão (e.g. *Castianeira similis* Banks; segundo REISKIND, 1972).

7. Aranhas mirmecomórficas geralmente possuem o corpo mais estreito e alongado que a maioria das aranhas caçadoras. Comparando duas espécies relacionadas de clubionídeos — *Castianeira rica* Reiskind (mimética) e *Castianeira alba* Reiskind (não mimética) — REISKIND (1970) constatou que o cefalotórax e o abdome da espécie mimética eram respectivamente, 20% e 35% mais estreitos do que na espécie não mimética.

8. A cutícula brilhante, bem como o grande número de pêlos brancos e/ou dourados no cefalotórax, e especialmente no abdome, mimetizam com precisão a superfície

brilhante do corpo da maioria dos formicídeos.

Todas essas soluções são enaltecidas mais ainda quando associadas ao hábito itinerante e ao deslocamento rápido e em "zigue-zague", típicos de aranhas mirmecomórficas.

2. Os mímicos e seus modelos

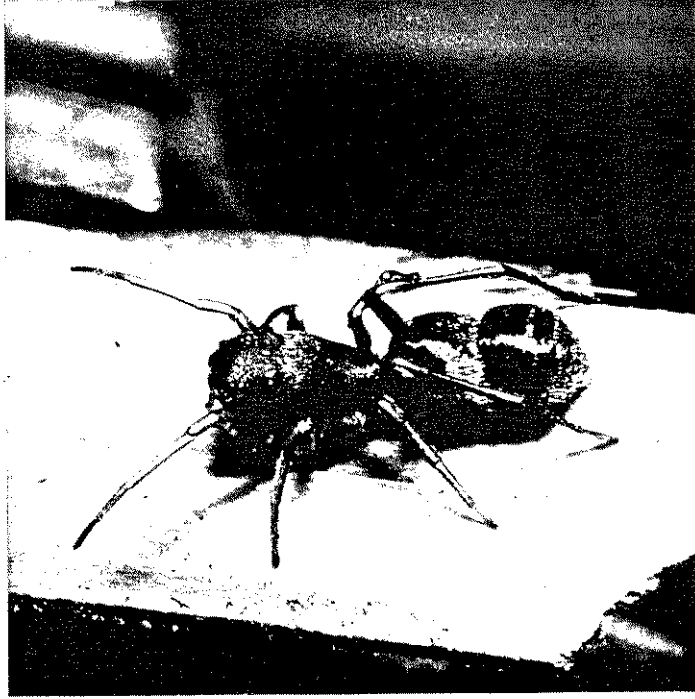
2.1 - Os Salticidae

O gênero Neotropical *Zuniga* Peckham consiste de duas espécies mirmecomórficas, *Zuniga laeta* (Peckham) e *Zuniga magna* Peckham. Em ambas as espécies, as regiões cefálica e torácica são separadas por uma marcada depressão dorsal, bem como por uma banda transversal de pêlos brancos (Fig. 8, para *Z. magna*). Ocorre também constrictão lateral do cefalotórax, embora esta seja pouco evidente. A região torácica é preta, convexa dorsalmente, com fendas e bandas de pêlos brancos que se irradiam para as regiões posterior e lateral. A região cefálica é de cor marrom escuro, mais estreita e geralmente mais alta que a torácica. O abdome de ambas as espécies é constricto no seu terço anterior, embora essa característica seja menos evidente em *Z. laeta* e em formas jovens de *Z. magna* (Fig. 8). As formas adultas de *Z. magna* possuem abdome alongado e marcadamente constricto dorsal e lateralmente (Fig. 9, e REISKIND, 1977), enquanto que os adultos de *Z. laeta* possuem abdome globoso, com constrictão pouco evidente. Tan-

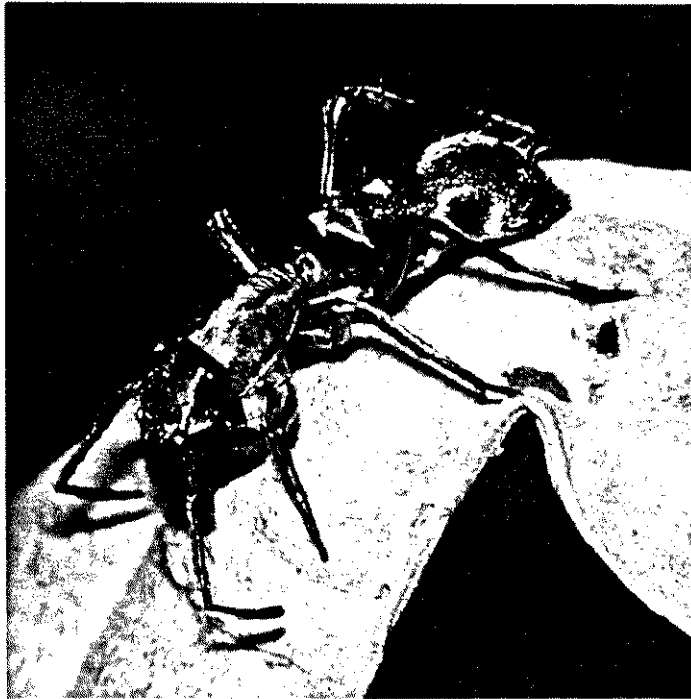
FIGURA 8 - Jovem de *Zuníga magna*.

FIGURA 9 - Fêmea adulta de *Zuníga magna*.

8



9



to *Z. laeta* como *Z. magna* possuem os corpos cobertos por pêlos dourados, os quais, juntamente com pêlos negros e brancos assim como pigmentação clara, produzem bandas bastante conspícuas no abdome simulando segmentação (Figs. 8 - 13, para *Z. magna*). Os palpos de ambas as espécies são achatados e proeminentes.

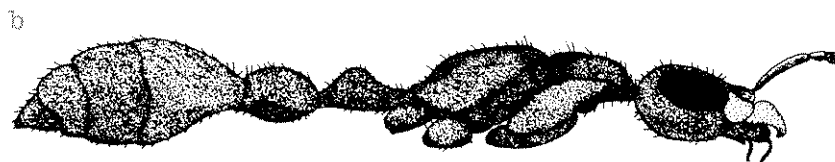
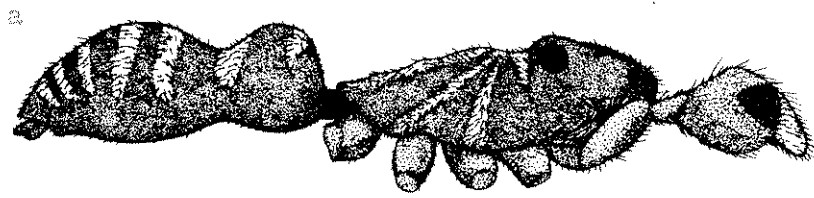
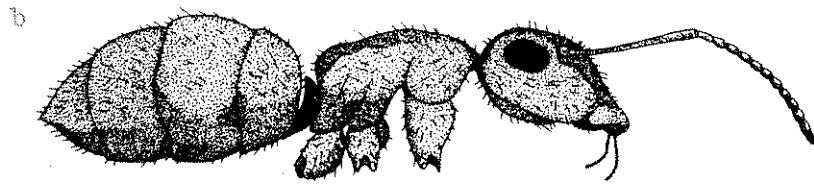
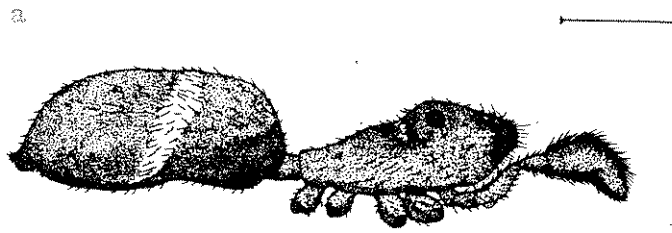
Zuniga laeta foi observada em Manaus e Cruzeiro do Sul andando na vegetação, próximo a ninhos de *Camponotus femoratus*, formiga com a qual a aranha em muito se assemelha. Formas jovens de *Z. magna* mimetizam principalmente *Camponotus crassus* (Fig. 10), e foram encontradas sobre plantas tanto em Manaus como na Fazenda Campininha. Nesta última localidade, *Camponotus crassus* e *Camponotus rufipes* são as espécies de formigas mais abundantes, forrageando intensamente na vegetação (MORAIS, 1980).

Muito embora a semelhança de *Zuniga laeta* e jovens de *Zuniga magna* com as respectivas espécies de formigas acima mencionadas seja marcante, parece mais razoável supor que essas aranhas sejam mímicos genéricos de *Camponotus* pretas. Sendo assim, além de *C. femoratus* e *C. crassus*, espécies como *C. rufipes*, *C. novogranadensis* e *C. blandus*, que são também comumente observadas forrageando na vegetação, poderiam também ser consideradas como modelos potenciais para *Z. laeta* e jovens de *Z. magna*.

Machos adultos de *Z. magna* são

FIGURA 10 - Vista lateral de jovem de *Zuníga magna* (a) e operária de *Camponotus crassus* (b). Escala = 1 mm.

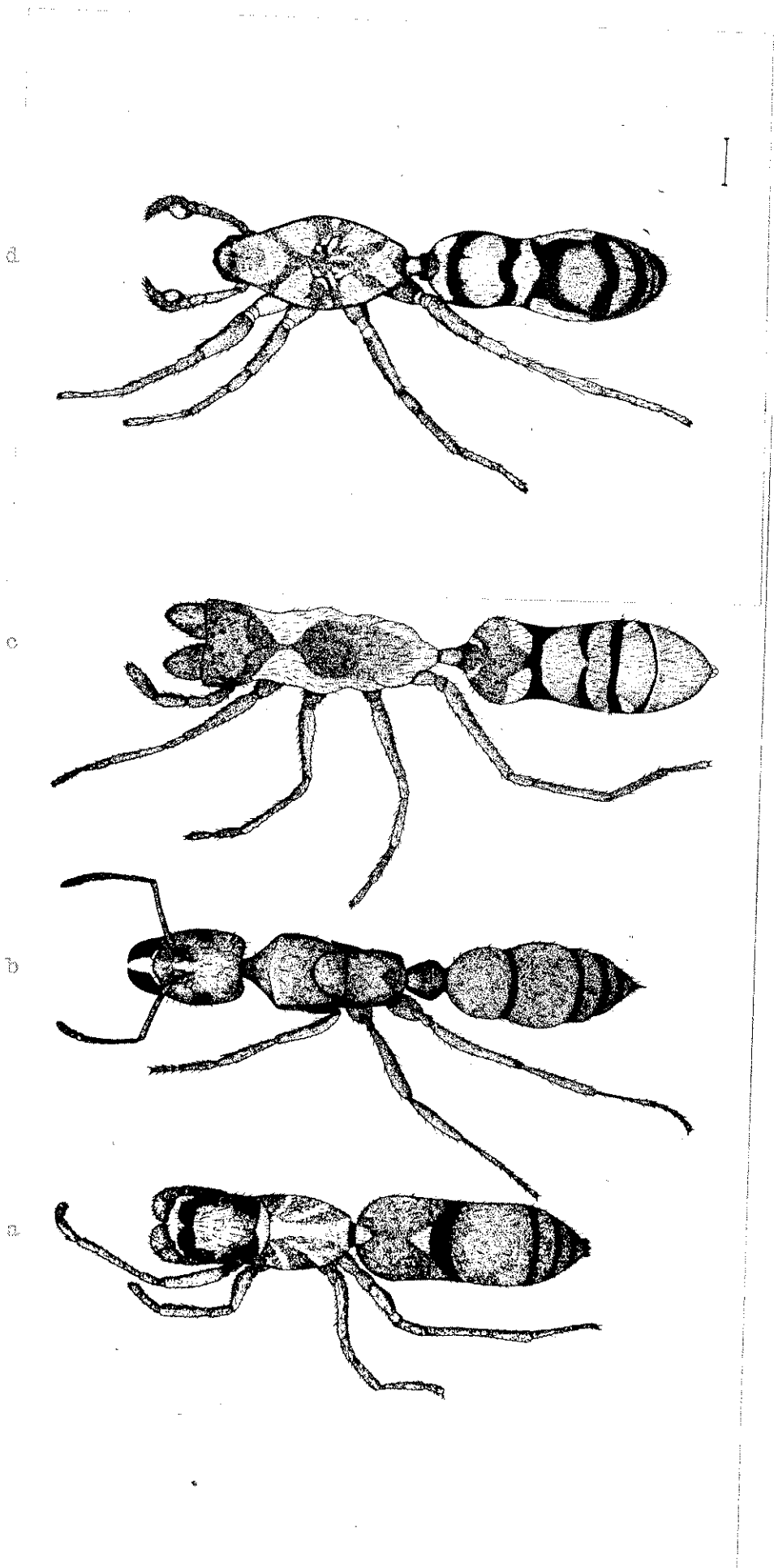
FIGURA 11 - Vista lateral de macho adulto de *Zuníga magna* (a) e operária de *Pseudomyrmex gracilis* (b). Escala = 1 mm.



extremamente semelhantes a *Pseudomyrmex gracilis* (Fig. 11). A constrictão acentuada no primeiro terço do abdome alongado do mímico, produz uma simulação bastante precisa do pós-pecíolo de *Ps. gracilis*, enquanto que bandas transversais de pêlos brancos mimetizam com exatidão o gáster segmentado do modelo. Os palpos bem desenvolvidos e proeminentes dos machos adultos de *Z. magna* simulam de modo muito convincente a cabeça de *Ps. gracilis* (Fig. 11). As extremidades dos palpos são amareladas e correspondem perfeitamente às mandíbulas também amarelas do modelo. Uma mancha pigmentar mais escura e brilhante na face externa da extremidade do palpo, mimetiza o olho composto grande de *Ps. gracilis*.

Fêmeas adultas de *Zuniga magna* (Fig. 9), bem como os clubionídeos *Sphecotypus niger* (Perty) e *Castianeira cf. tenuis* Simon, são mímicos específicos de *Pachycondyla (Neoponera) villosa* (Fig. 12) (ver REISKIND, 1977 para *Z. magna*; SIMON, 1897 e POOCK, 1909 para *Sp. niger*). *Pachycondyla villosa* caracteriza-se por construir seus ninhos na vegetação, sendo encontrada alimentando-se de nectários extra-florais de plantas, exudações de homópteros, bem como de insetos ou outros artrópodos que captura tanto na vegetação como no solo. A coloração da formiga é negra, e o corpo é inteiramente coberto por uma camada bastante densa de pêlos dourados, o que confere um aspecto brilhante e conspícuo a esse poneríneo. *P. villosa* é um predador extremamente agressivo, com mandíbulas bem desenvolvidas, providas de dentes pontia

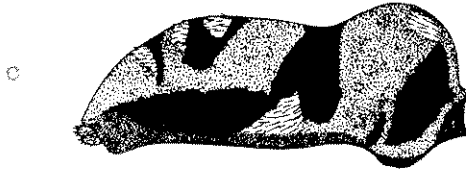
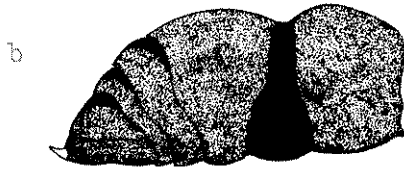
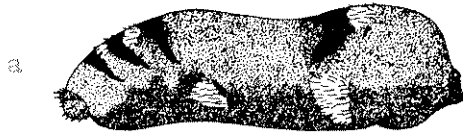
FIGURA 12 - Vista dorsal de fêmea adulta de *Zuniga magna* (a), operária de *Pachycondyla villosa* (b), fêmea adulta de *Sphecotypus niger* (c) e macho adulto de *Castianeira cf. tenuis* (d). Escala = 1 mm.



gudos, e ferrão bastante potente. Os três mímicos de *P. villosa* possuem o mesmo padrão de cor que a formiga. Nas três aranhas a região cefálica é separada da torácica por uma constricção do cefalotórax (que é mais acentuada lateralmente em *Castianeira* cf. *tenuis*, e dorsalmente em *Zuniga magna* e *Sphecotypus niger*). Em *Z. magna* e *Sp. niger* existe uma faixa transversal de pêlos brancos no limite entre as regiões torácica e cefálica, sendo que em *Sp. niger* há um alargamento dessa banda de pêlos nas faces laterais, o que realça ainda mais a ligação "cabeça-torãx" (Fig. 12). Quando jovem, *Sp. niger* não possui tantos pêlos dourados como as formas adultas; o corpo é negro e as patas amarelas, sendo muito semelhante a poneríneos menores, como *Pachycondyla unidentata* (Mayr). Em *Castianeira* cf. *tenuis*, a separação entre "cabeça" e "torãx" é realçada por uma faixa negra dorsal em forma de "V" onde não ocorrem pêlos dourados, e a cutícula negra e brilhante da carapaça fica exposta, contrastando marcadamente com a coloração dourada de todo o cefalotórax da aranha (Fig. 12). O pós-pecíolo e o gáster de *Pachycondyla villosa* são mimetizados pelo abdome constricto e alongado das três aranhas; bandas transversais de pêlos e pigmentos simulam a segmentação do gáster da formiga (Fig. 13).

Zuniga laeta, *Z. magna*, *Sphecotypus niger* e *Castianeira* cf. *tenuis* caminham com movimentos rápidos em "zigue-zague", vez por outra elevando e movimentando o primeiro par de patas como "antenas". O comportamento de pular, característico de salticídeos, é

FIGURA 13 - Vista lateral do abdome de fêmea adulta de *Zuniga magna* (a), de operária de *Pachycondyla villosa* (b), de fêmea adulta de *Sphecotypus niger* (c) e de macho adulto de *Castianeira cf. tenuis* (d).



1mm

reduzido nas duas espécies de *Zuniga*, e só toma lugar quando as aranhas estão muito perturbadas.

Alguns indivíduos de *Zuniga magna* foram observados no campo andando próximos a nectários extra-florais de plantas como *Qualea grandiflora* Mart. (Vochysiaceae), *Bauhinia holophylla* Stand. (Leguminosae) e *Ediosmus* sp. (Loranthaceae). Além de aumentar mais ainda a semelhança de *Z. magna* com formigas (que frequentemente visitam nectários, ver BENTLEY, 1976), esse comportamento talvez facilite também a aranha na captura de insetos tais como moscas. *Z. magna* em cativeiro preda moscas como *Drosophila* sp. (Drosophilidae) e *Musca domestica* Linnaeus (Muscidae), enquanto que *Castianeira* cf. *tenuis* atacou e comeu um díptero califorídeo sob essas mesmas condições. *Sphecotypus niger* foi observado no campo predando uma aranha amarela, não mirmecomórfica, do gênero *Araneus* (Argiopidae).

Dentre todos os salticídeos, o gênero *Synemosyna* Hentz é o que apresenta a semelhança mais refinada com formigas. Parece que nesse gênero a diferenciação para o mimetismo de formigas alcançou o seu ponto mais elevado (PECKHAM & PECKHAM, 1892). As espécies de *Synemosyna* mimetizam com extraordinária precisão formigas do gênero *Pseudomyrmex*, que é exclusivamente neotropical e possui mais de uma centena de espécies já descritas (KEMPF, 1972). A maioria das espécies de *Pseudomyrmex* possui ferrão bastante potente, sendo muitas delas extremamente agressivas. Algumas dessas formigas estão envolvi-

das em interações mutualísticas com plantas (e.g. acácias) e efetivamente defendem a planta hospedeira contra ataques por herbívoros (JANZEN, 1966).

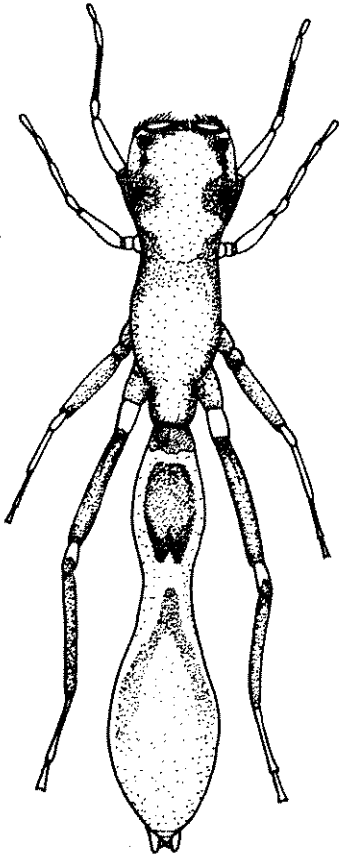
Synemosyna aurantiaca (Mello-Leitão), assim como outras espécies do gênero (GALIANO, 1966 para *Synemosyna myrmeciformis* (Tacz.) e MYERS & SALT, 1926 para *Synemosyna smithi* Peckham), é polimórfica quando à coloração do corpo, não ocorrendo entretanto dimorfismo sexual no seu mimetismo. Formas amarelas ou marrom claras mimetizam espécies claras de *Pseudomyrmex*, tais como *Pseudomyrmex flavidulus* e *Pseudomyrmex oculatus* (Fig. 14). Formas pretas de *S. aurantiaca* mimetizam *Pseudomyrmex* pretas, tais como *Pseudomyrmex gracilis* (assim como outras espécies do grupo *gracilis*) e *Pseudomyrmex sericeus*.

Todas as espécies de *Pseudomyrmex*, exceto *Pseudomyrmex termitarius* e *Pseudomyrmex denticollis* (Emery), nidificam na vegetação (KEMPF, 1960) e normalmente forrageiam em plantas, como também o fazem as espécies de *Synemosyna* (GALIANO, 1966). Ambas as formas miméticas de *S. aurantiaca*, bem como seus respectivos modelos, foram observados forrageando na vegetação tanto em Manaus como na Fazenda Campininha (exceto *Ps. sericeus*, que só foi registrada em Manaus).

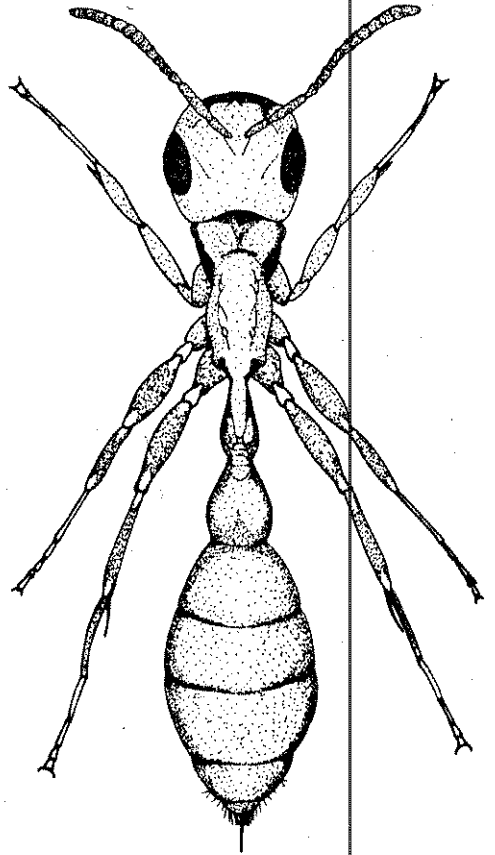
Synemosyna aurantiaca possui um corpo estreito e alongado, com patas curtas e finas, produzindo um mimetismo bastante preciso do padrão morfológico

FIGURA 14 - Vista dorsal de fêmea amarela de *Synemosyna aurantiaca* (a) e operária de *Pseudomyrmex oculatus* (b). Escala = 1 mm.

a



b



característico de *Pseudomyrmex* (Fig. 14). As regiões cefálica e torácica são separadas por uma acentuada constricção dorso-lateral do cefalotórax, e simulam respectivamente a cabeça e o tórax de seus modelos. Uma faixa pigmentar escura (nas formas amarelas) ou uma banda transversal de pêlos brancos (nas formas pretas) entre as regiões cefálica e torácica, realçam a simulação de cabeça e tórax separados. Manchas escuras em torno dos olhos posteriores dos mímicos amarelos, mimetizam os olhos compostos grandes de *Pseudomyrmex*. Uma segunda constricção, na região posterior do cefalotórax, corresponde estruturalmente ao pecíolo das espécies modelos. O abdome da aranha é alongado e constricto; o seu terço anterior simula o pós-pecíolo, enquanto que a região posterior mimetiza o gáster de *Pseudomyrmex*.

O deslocamento de *S. aurantiaca* nas plantas é rápida e em "zigue-zague", sendo o comportamento de pular extremamente raro. Quando parados, os mímicos frequentemente elevam e movimentam o primeiro par de patas como "antenas".

Synemosyna aurantiaca não constrói uma teia para captura de alimento, embora repouse e proteja seus ovos em abrigos de seda em forma de tenda, que a aranha geralmente constrói na face inferior de folhas.

Tanto no campo como em cativeiro, esse salticídeo evitou encontros com *Pseudomyrmex* spp, *Camponotus novogranadensis* e *Crematogaster limata*. Muito

embora reações de fuga fôsse observadas nestas formigas (quando de um encontro com *S. aurantiaca*), elas eram bem menos evidentes que aquelas exibidas pela aranha mimética. O comportamento mais comum de *S. aurantiaca* quando de um encontro com formigas na vegetação, consiste de uma fuga rápida para a face oposta da folha e/ou para o abrigo de seda da aranha, no caso deste estar nas proximidades.

Muito pouco se conhece a respeito do hábito alimentar de *Synemosyna*, exceção feita a uma breve citação de PECKHAM (1889) de que *Synemosyna formica* Hentz consome mosquitos em cativeiro. *S. aurantiaca* rejeitou *Drosophila* e ninfas de membracídeos em condições de laboratórios.

2.2 - Os Clubionidae

O gênero sul-americano *Myrmecium* Latreille é talvez o mais mírmecomórfico de todos os clubionídeos (SIMON, 1897). Todas as espécies de *Myrmecium* possuem o cefalotórax com duas constrictões bem evidentes que simulam a cabeça, pronoto e meso-epinoto de formigas; o pedicelo alongado mimetiza o pecíolo dos modelos (Fig. 15). Bandas de pêlos no abdome simulam o gaster segmentado de formigas, enquanto que os palpos proeminentes de algumas espécies assemelham-se a mandíbulas grandes (Fig. 18). Na tabela V estão listadas as espécies de *Myrmecium* estudadas e seus respectivos modelos observados em mata de terra firme, nas regiões de Manaus e Cruzeiro do Sul.

FIGURA 15 - Vista lateral de *Myrmecium* cf. *velutinum* (a),
Myrmecium bifasciatum (b) e *Myrmecium* cf.
gounelley (c). Escala = 1 mm.

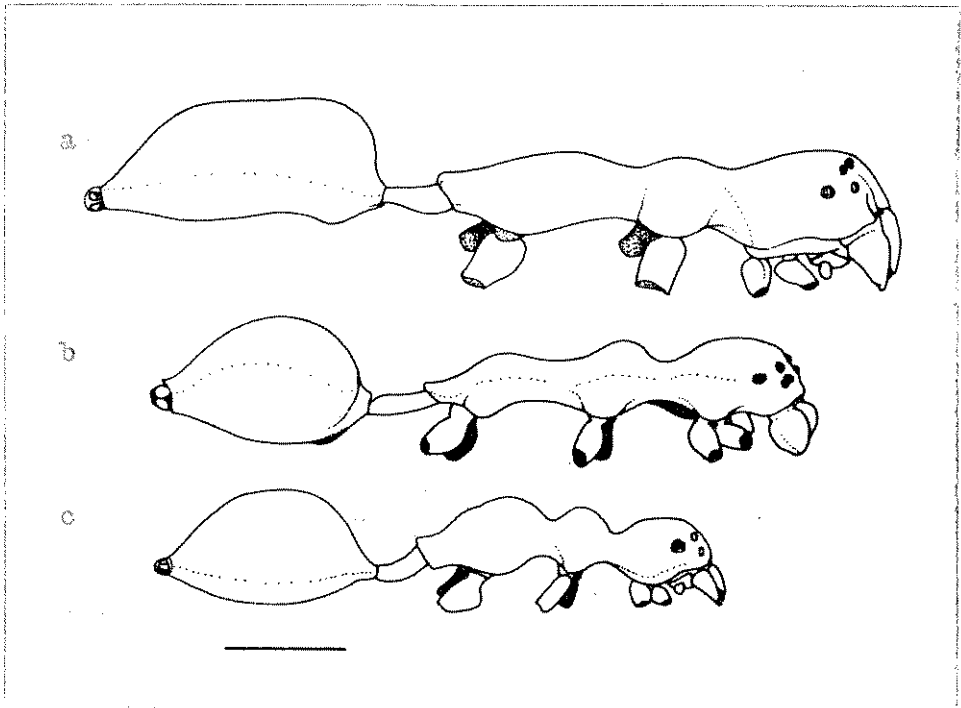


TABELA V - *Myrmecium* spp. e seus respectivos modelos estudados em floresta amazônica.

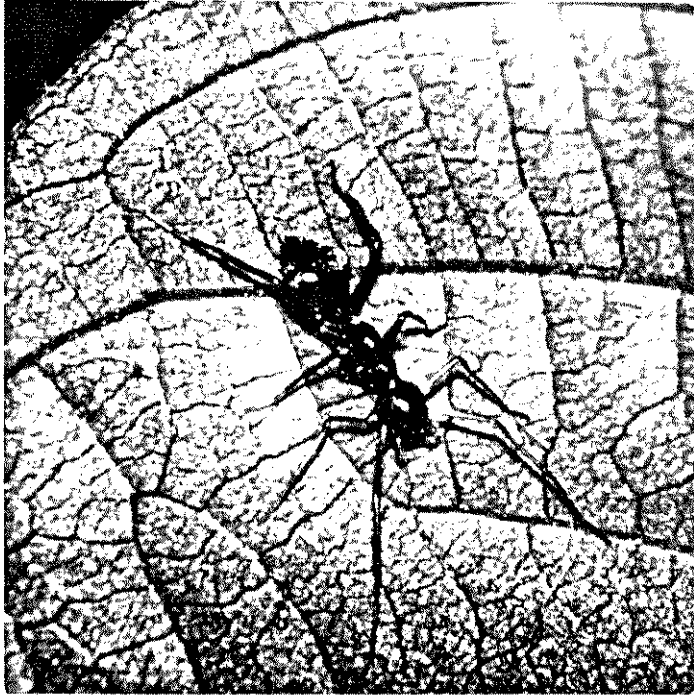
Mímico	Modelo(s)	Microhabitat	Especificidade de mimética
<i>Myrmecium</i> cf. <i>gourelleyi</i> Simon Jovens (pretos) Adultos (pretos)	<i>Chematogaster lunata</i> Fr. Smith	vegetação	vegetação & chão
	<i>Camponotus femoratus</i> (Fabricius)	vegetação	vegetação & chão
<i>Myrmecium</i> <i>bifasciatum</i> (Tacz.). Formas anarelas Formas pretas	<i>Megalomyrmex modestus</i> Emery	vegetação	vegetação & chão
	<i>Megalomyrmex balzani</i> Emery	vegetação	vegetação & chão
	<i>Camponotus femoratus</i>	vegetação	vegetação & chão
<i>Myrmecium</i> cf. <i>velutinum</i> Simon Adultos (vináceos)	<i>Ectatomma lugens</i> Emery	chão	chão
			específico
<i>Myrmecium</i> sp. Adultos (pretos)	<i>Pachycondyla unidentata</i> (Mayr)	vegetação	vegetação
			específico

Myrmecium cf. *gounelley* Simon é de cor preta e mimetiza diferentes espécies de formigas de acordo com o estágio de desenvolvimento da aranha. As formas jovens possuem abdome triangular e mimetizam *Crematogaster limata* ao passo que os adultos assemelham-se a *Camponotus femoratus* (Figs. 16, 17). Essas duas espécies de formigas vivem em parabiose (i.e. utilizam o mesmo ninho e as mesmas trilhas de odor; ver WHEELER, 1910; WILSON, 1971 e KEMPF, 1970), e foram as espécies mais frequentes das linhas de captura com iscas na floresta de Cruzeiro do Sul. *C. femoratus* e *Cr. limata* estiveram presentes respectivamente em 28% e 24% das iscas de plantas. Cada uma de seis outras espécies estiveram presentes em 4% ou menos das iscas de plantas. *C. femoratus* e *Cr. limata* foram observadas ainda em, respectivamente 81% e 43% das iscas colocadas no chão; enquanto que cada uma de oito outras espécies foram registradas em 10% ou menos destas iscas. Esses resultados sugerem que a associação mimética entre *Myrmecium* cf. *gounelley* e essas duas espécies de formigas dominantes e parabióticas, seja bastante vantajosa para a aranha. Desse modo, os mímicos podem mudar de modelo ao longo dos diferentes estágios de desenvolvimento, sem que necessitem migrar para outras áreas para estarem perto de modelos alternativos, como provavelmente seria o caso se *Camponotus femoratus* e *Crematogaster limata* não fossem associadas. Um caso semelhante a este foi registrado na África por EDMUNDS (1978) com *Myrmarachne* spp. (Salticidae) e diferentes espécies de formigas modelos, algumas das quais com alto coeficiente de associação entre elas (sem

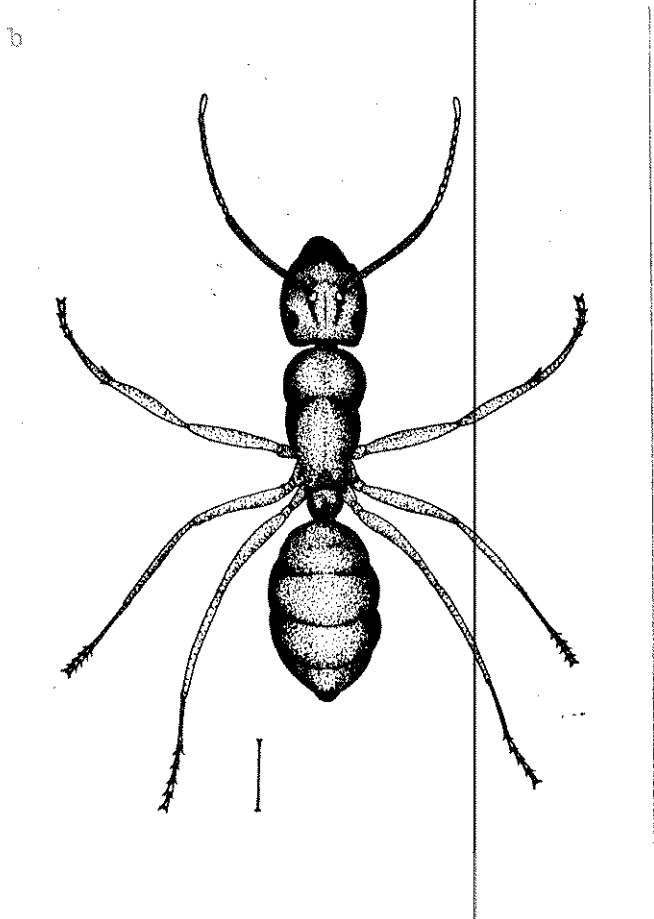
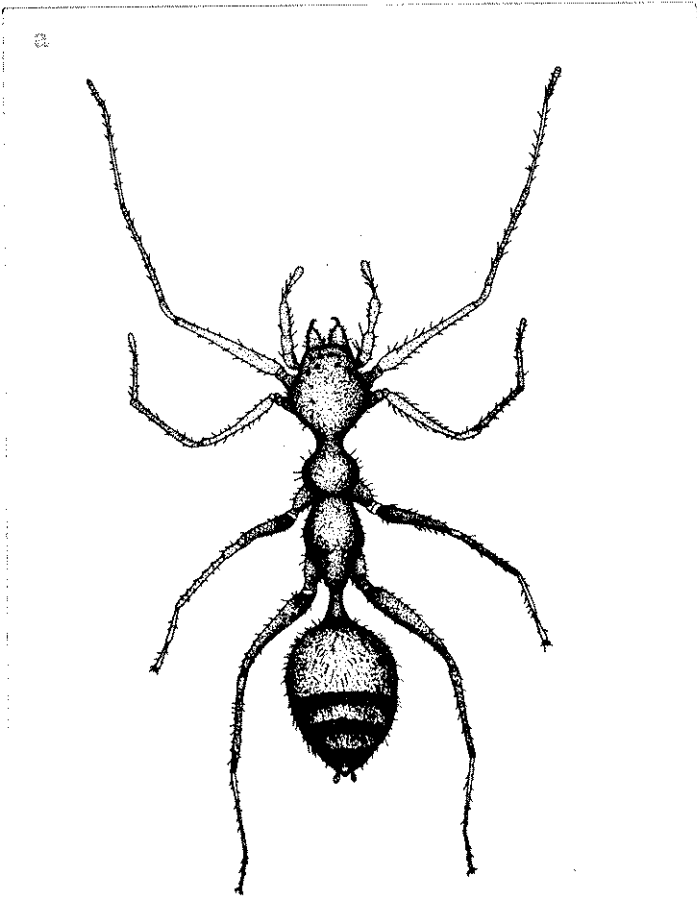
FIGURA 16 - Fêmea adulta de *Myrmecium* cf. *gounelley*.

FIGURA 17 - Vista dorsal de fêmea adulta de *Myrmecium* cf. *gounelley* (a) e operária de *Camponotus femoratus* (b). Escala = 1 mm.

16



17



entretanto serem parabioticamente relacionadas).

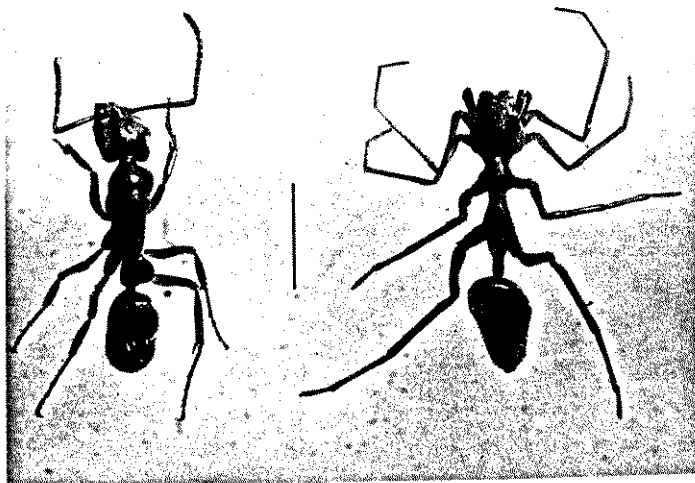
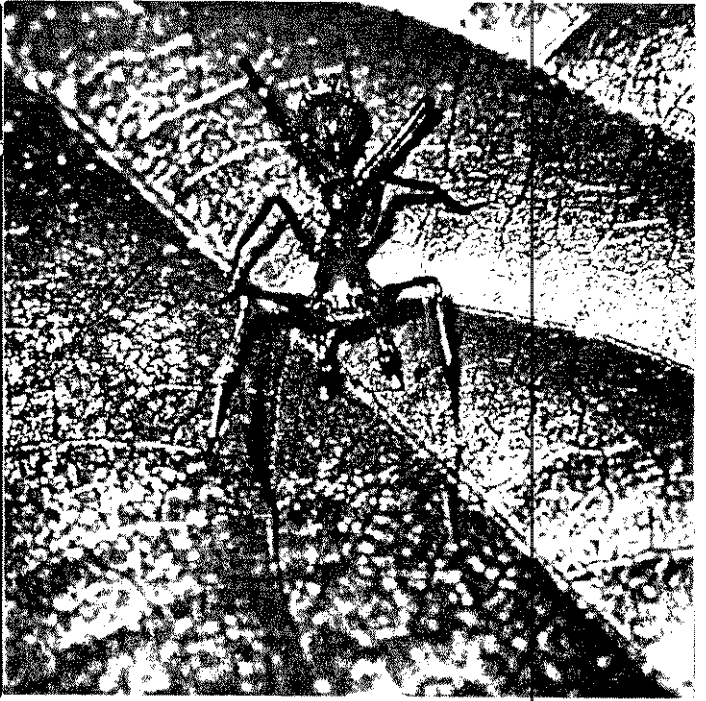
Myrmecium cf. *gounelley* não predou *Drosophila* sp. em condições de laboratório, embora tenha se observado essas aranhas capturando na superfície das folhas pequenos artrópodos, tais como ácaros, homópteros e besouros.

Myrmecium bifasciatum (Tacz.) é polimórfico, com formas amarelas mimetizando *Megalomyrmex* amarelas (Fig. 18, para *Megalomyrmex balzani* Emery) e formas pretas mimetizando *C. femoratus*, formiga que é também modelo de *Myrmecium* cf. *gounelley* adultos (Fig. 17). *Megalomyrmex balzani* é uma formiga bastante conspicua no interior da floresta e sua coloração amarela brilhante contrasta marcadamente com o verde das folhas. Essas formigas são normalmente encontradas em pequenos grupos cuidando de membracídeos na vegetação; caminham vagarosamente e são extremamente agressivas quando perturbadas.

Myrmecium cf. *velutinum* Simon (Fig. 15) e *Myrmecium* sp. (Fig. 19) são mímicos de poneríneos. *Myrmecium* cf. *velutinum* é de cor vinácea brilhante e mimetiza *Ectatomma lugens* Emery, sendo ambos encontrados andando no chão da mata de Manaus e Cruzeiro do Sul. *Myrmecium* sp. é preto com patas amarelas, e foi observado andando em plantas do estrato herbáceo junto com *Pachycondyla unidentata* (Mayr), formiga preta com patas amarelas, muito agressiva, com ferroadas dolorosas e que serve de modelo para *Myrmecium* sp. (Fig. 19). Estes dois mímicos de poneríneos se

FIGURA 18 - Operárias de *Megalomyrmex balzani* (a) e macho adulto de *Myrmecium bifasciatum* (b).

FIGURA 19 - Operária de *Pachycondyla unidentata* (a) e fêmea adulta de *Myrmecium* sp. (b). Escala=3 mm.



caracterizam por possuir um abdome alongado e robusto, muito semelhante ao gáster de formigas dessa subfamília.

Todas as espécies de *Myrmecium* aqui tratadas caminham de maneira muito semelhante a formigas, porém o comportamento de elevar o primeiro par de patas como "antenas" não é muito frequente, e os mímicos apenas as direcionam para a frente do cefalotórax quando estão parados (Figs. 16, 18). As quatro espécies de *Myrmecium* exibiram evidentes reações de fuga no campo e em cativeiro quando de encontros com seus respectivos modelos, que por sua vez não foram observados atacando os mímicos. Assim que as aranhas percebiam a aproximação de uma formiga, rapidamente refugiavam-se na face oposta da folha em que eram abordados por seus modelos.

Muito embora apenas *Myrmecium* cf. *gounellei* tenha sido observado alimentando-se de artrópodos diminutos no campo, provavelmente as outras espécies de *Myrmecium* estudadas possuem também uma dieta deste tipo. As peças bucais extremamente pequenas e o tegumento mole destas aranhas talvez impossibilitem a apreensão de organismos de tamanho maior.

O gênero *Apochinomma* Pavesi é bastante próximo de *Myrmecium* e, como este, possui uma morfologia bem semelhante à de formigas (SIMON, 1897). As espécies de *Apochinomma* se caracterizam por possuir o cefalotórax com uma constrictão dorsal (bem mais evidente nas formas adultas), que é quase sempre realçada por uma banda

transversal de pêlos brancos e/ou dourados, produzindo desse modo uma simulação efetiva do tórax e cabeça de seus modelos (Fig. 22). O pedicelo alongado e o abdome globoso bandeado por pêlos e pigmentos, mimetizam respectivamente o pecíolo e o gáster segmentado de formigas (Figs. 20 - 22).

Na tabela VI estão relacionadas as espécies de *Apochinomma* observadas em floresta amazônica, bem como os modelos potenciais para as diferentes fases de desenvolvimento dos mímicos. Todas as aranhas foram observadas andando junto com seus modelos na vegetação, sendo bastante evidente nos mímicos o deslocamento rápido e em "zigue-zague" sobre os ramos e folhas de arbustos, bem como o comportamento de simular antenas com o primeiro par de patas elevado e em movimento.

As formas jovens de *Apochinomma* cf. *armatum* Mello-Leitão (Fig. 20), *Apochinomma* cf. *formicum* Simon e *Apochinomma* cf. *myrmecióides* Mello-Leitão são pretas e possuem o corpo inteiramente coberto de pêlos dourados (que são bastante densos no abdome), simulando com precisão o corpo reluzente e piloso de várias espécies pretas de *Camponotus*, especialmente *C. femoratus*, que é uma das espécies mais abundantes em matas amazônicas (KEMPF, 1970).

As formas adultas de *Apochinomma* cf. *armatum* mimetizam diferentes formigas de acordo com o sexo da aranha. Os machos são totalmente pretos (Fig. 20, macho jovem) e assemelham-se a operárias de *Camponotus femo*

FIGURA 20 - Vista lateral de jovem de *Apochinomma* cf. *armatum* (a) e operária de *Camponotus femoratus* (b).

FIGURA 21 - Vista lateral de fêmea adulta de *Apochinomma* cf. *armatum* (a) e operária de *Camponotus rapax* (b).

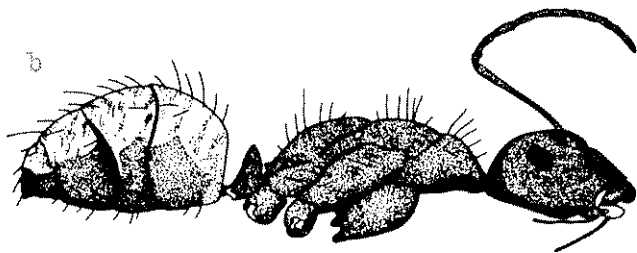
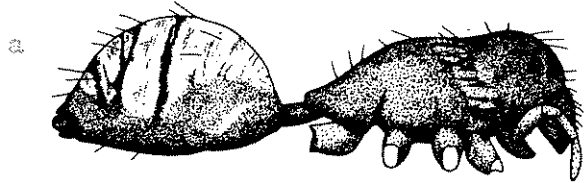
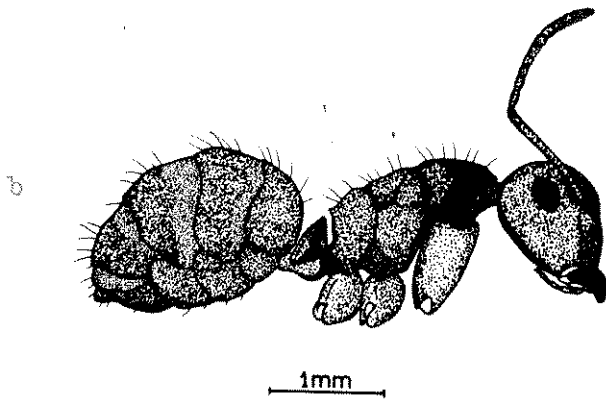
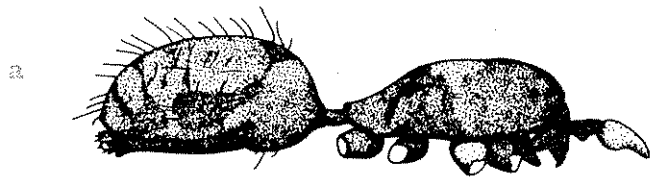


TABELA VI - Espécies de *Apochlinozoma* e seus respectivos modelos observados em florestas amazônicas (Manaus e Cruzeiro do Sul).

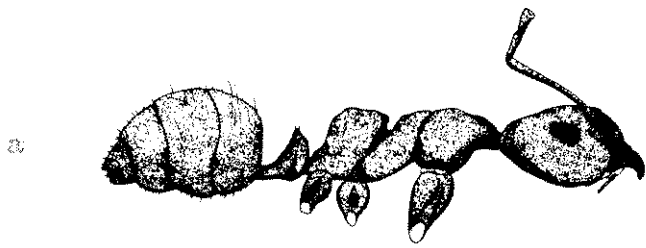
Mímicos	Modelos
<i>Apochlinozoma</i> cf. <i>armatum</i> Mello-Leitão	
Machos e fêmeas jovens	<i>Camponotus</i> pretas
Machos adultos	<i>Camponotus</i> pretas
Fêmeas adultas	<i>Camponotus rapax</i> (Fabricius)
<i>Apochlinozoma</i> cf. <i>formicium</i> Simon	
Machos jovens	<i>Camponotus</i> pretas
Fêmeas adultas	<i>Hypoclypea bidens</i> (Linnaeus)
<i>Apochlinozoma</i> cf. <i>myrmecoides</i> Mello-Leitão	
Fêmeas jovens	<i>Camponotus</i> pretas

ratus, enquanto que as fêmeas (Fig. 21) são pretas apenas no cefalotórax e possuem o abdome coberto por pêlos alaranjados tal qual a formiga *Camponotus rapax* (Fabricius), que não é localmente comum mas possui ampla distribuição na região amazônica (MANN, 1916). A simulação do gáster segmentado de *C. rapax* é produzida por bandas negras de pigmentos que contrastam com a cor laranja dos pêlos que cobrem o abdome do mímico.

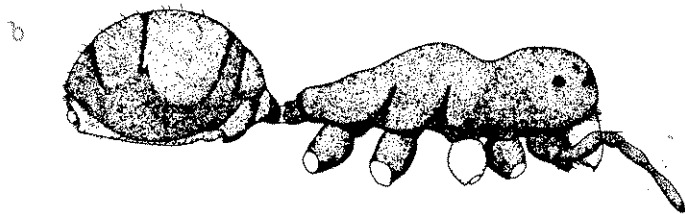
Todos os *Apochinomma* mímicos de *Camponotus* evitaram encontros com seus modelos no campo e em cativeiro, normalmente refugiando-se na face oposta da folha em que eram abordados pelas formigas.

A fêmea adulta de *Apochinomma* cf. *formicum* mimetiza *Hypoclínea bídens* (Linnaeus) (Fig. 22), uma Dolichoderinae muito comum na Amazônia, que constrói seus ninhos na vegetação. As colônias de *H. bídens* são constituídas por operárias bastante numerosas, que forrageiam tanto em plantas como no chão (MANN, 1916; KEMPF, 1970). A aranha mimética e seus modelos possuem o corpo de cor vinho escura, totalmente coberto por pêlos dourados. No abdome do mímico há uma alternância de bandas de pêlos dourados e negros, que simula a segmentação do gáster das operárias de *H. bídens*. Uma fêmea adulta de *A. cf. formicum* foi observada por 60 minutos andando em meio a mais de 300 operárias de *H. bídens*, numa árvore da mata de Cruzeiro do Sul onde havia uma colônia desta espécie. Na maior parte do tempo o mímico manteve-se afastado dos numerosos grupos de operárias que ocupavam toda a árvore, e geralmen-

FIGURA 22 - Vista lateral de operária de *Hypoclinea bidens*
(a) e fêmea adulta de *Apochinomma* cf. *formicum*
(b).



1mm



te evitava qualquer encontro com as formigas. Quando a aranha caminhava pela planta e eventualmente defrontava-se com uma formiga, o mímico geralmente desviava-se rapidamente de sua trajetória, enquanto que a formiga continuava caminhando no mesmo sentido. Durante um dos vários deslocamentos da aranha na planta, foi observado um encontro frontal entre o mímico e uma operária. Neste confronto, a aranha tocou com o primeiro par de patas nas antenas da formiga e em seguida afastou-se rapidamente, sem que esta a perseguisse. Por duas vezes registrou-se um movimento brusco do mímico quando em confrontos com operárias de *H. bidens*; a aranha mimética se aproximou rapidamente da formiga, tocou-a na cabeça com os palpos e retrocedeu bruscamente. Em duas ocasiões a aranha dirigiu-se para um grupo de cerca de 50 operárias, permanecendo parada no meio destas por volta de 30 segundos, sem que ocorresse qualquer ataque por parte das formigas ou do mímico. Quando uma operária tocou com as antenas na aranha, esta rapidamente afastou-se para um local menos conturbado da planta. Em cativeiro, a interação da aranha com sete operárias de *H. bidens* foi observada por um período de 60 minutos. Dos dez encontros registrados entre o mímico e os modelos, todos foram provocados por estes últimos, não sendo observado entretanto comportamento agressivo de qualquer das partes.

O gênero *Myrmecotypus* Cambridge é de ocorrência restrita aos Neotrópicos (REISKIND, 1969). Nem todas as espécies deste gênero são mirmecomórficas; algumas (e.g. *Myrmecotypus olympus* Reiskind, *Myrmecotypus*

orpheus Reiskind) apresentam uma semelhança generalizada com formigas da subfamília Formicinae, e apenas a espécie *Myrmecotypus rettenmeyeri* Unzicker possui adaptações detalhadas para mimetizar um modelo específico, a formiga *Camponotus sericeiventris* (Guérin) (REISKIND, 1969, 1977).

Myrmecotypus rettenmeyeri e seu modelo possuem uma coloração geral dourado-metálica bastante conspícua, que é conferida por uma densa camada de pêlos dourados que cobre todo o corpo do mímico e da formiga (Fig. 23). A cabeça negra de *Camponotus sericeiventris* é mimetizada pela região cefálica mais escura do mímico, que contrasta com o dourado da região toráxica, sendo ambas separadas por uma constricção e por uma banda transversal de pêlos claros, que corresponde à sutura pró-mesonotal do modelo. As patas do mímico e da formiga são pretas, sendo a tíbia do último par achatada lateralmente em ambos os organismos (Fig. 23). As antenas pretas de *C. sericeiventris* são simuladas pelo primeiro par de patas do mímico, que as mantém em constante movimentação no ar. O abdome de *M. rettenmeyeri* é globoso como o da formiga; bandas transversais finas de pêlos escuros correspondem à segmentação do gáster do modelo. O deslocamento rápido e em "zigue-zague" de *C. sericeiventris* é mimetizada perfeitamente pela aranha.

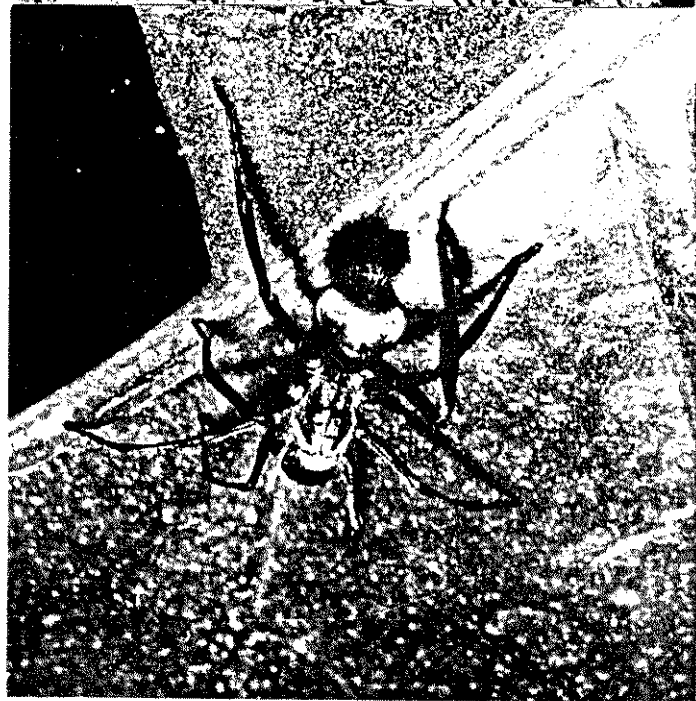
Camponotus sericeiventris geralmente nidifica em troncos de árvores caídos no chão. As colônias são muito populosas, as operárias são grandes e bastante agressivas, capazes de morder ferozmente (WHEELER,

FIGURA 23 - Fêmea adulta de *Myrmecotypus rettenmeyeri* (a)
e operária de *Camponotus sericeiventris* (b).



a

23



b

1931; LENKO, 1964). A atividade de forrageamento é exercida pelas operárias tanto no chão como na vegetação.

Uma fêmea adulta de *Myrmecotypus rettenmeyerí* foi observada na vegetação predando uma ninfa de gafanhoto. Em cativeiro a aranha predou moscas como *Drosophila sp.*, *Musca domestica* e também um mosquito. *M. rettenmeyerí* aprisionou estes insetos com o auxílio dos palpos e quelíceras, mantendo o primeiro par de patas elevada como "antenas" durante o consumo das presas.

Em condições de laboratório o mímico evitou de maneira bem evidente encontros com uma operária de *C. sericeiventris*, e a qualquer aproximação desta a aranha afastava-se rapidamente.

2.3 - Os Aphantochilidae

A associação mimética entre *Aphantochilus rogersi* Cambridge e formigas da tribo Cephalotini já foi registrada por SIMON (1895), POCOCK (1909), PIZA (1937) e BRISTOWE (1941). Esta espécie sul-americana caracteriza-se por uma ampla variação nas dimensões dos indivíduos adultos, que podem variar de 5 a 14 mm de comprimento, aproximadamente. As formas menores foram descritas por PIZA (1937) como *Cryptoceroides cryptocerophagum*. Entretanto, MELLO-LEITÃO (1946) considerou esta espécie como sinônimo de *Aphantochilus rogersi*, a qual até então incluía apenas os indivíduos que se enquadravam no extremo superior da variação contínua do tamanho do corpo.

Os indivíduos maiores de *A. rogersi* mimetizam com precisão espécies grandes de cefalotinos, tais como *Cephalotes atratus* (Linnaeus) e *Eucryptocerus abdominalis* (Santschi) (Fig. 24). Por outro lado, indivíduos menores de *A. rogersi* assemelham-se bastante a cefalotinos pequenos, como por exemplo *Zacryptocerus pusillus* (Klug) (Fig. 24) e outras espécies deste gênero.

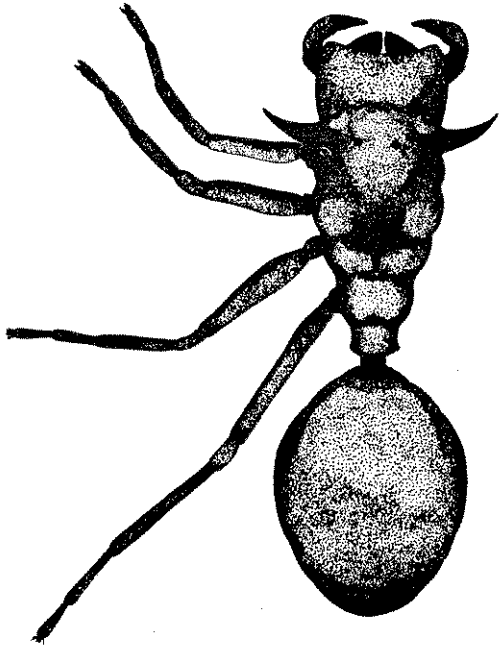
Tanto mímicos como modelos são pretos e possuem o tegumento duro, granuloso e provido de espinhos. A região anterior do cefalotórax de *A. rogersi* mimetiza a cabeça angulada dos modelos, ao passo que as quelíceras proeminentes desta aranha simulam as mandíbulas de cefalotinos (Fig. 24). Um par de espinhos laterais, no terço anterior do cefalotórax dos mímicos, corresponde aos espinhos frontais de seus modelos. Um espinho dorsal longo, na região central da carapaça das aranhas, mimetiza os espinhos do propódeo (parte posterior do tronco) das formigas (Fig. 25). O pecíolo e pós-pecíolo dos cefalotinos são simulados por constrictões na porção terminal da carapaça de *A. rogersi*. Finalmente, as patas achatadas e o abdome oval são características comuns tanto aos mímicos como aos modelos. Todos os cefalotinos nidificam em ramos ôcos de plantas (KEMPF, 1951), sendo a atividade de forrageamento das operárias exercida tanto na vegetação como no chão. As aranhas miméticas possuem o mesmo tipo de locomoção lento e em "zigue-zague" de seus modelos, vez por outra elevando e agitando no ar o primeiro par de patas à maneira de "antenas".

Aphantochilus rogersi parece ser um predador generalizado de cefalotinos. Indivíduos pequenos desta espécie de aranha foram observados, em cativeiro, predando operárias e soldados dos supostos modelos *Zacryptocerus pusillus* e *Z. depressus* (Klug), bem como da espécie *Z. dlypeatus* (Fabricius). Esta última é de cor amarela, não servindo como modelo para *A. rogersi*. A predação de *Z. pusillus* por *A. rogersi* pequenos foi também observada, no campo, por PIZA (1937) e por IVAN SAZIMA (comunicação pessoal).

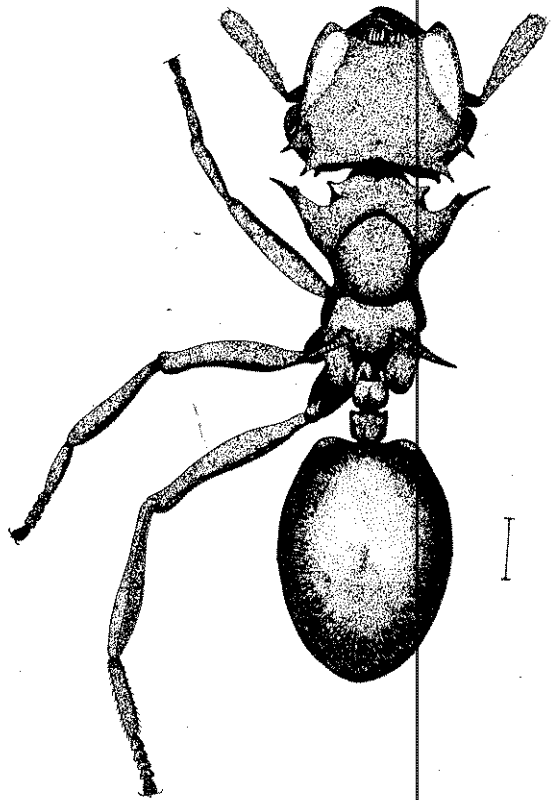
Das 30 sessões de observação, utilizando um indivíduo de *A. rogersi* e numerosos *Zacryptocerus* spp. como presas, 24 consistiram de uma aproximação da aranha por trás da formiga. Nas aproximações por trás, a formiga era aprisionada na região do pecíolo, com o auxílio das quelíceras e palpos (Fig. 26). Depois da presa estar totalmente imobilizada (aproximadamente cinco minutos após a captura), a aranha manipulava a presa com o auxílio do primeiro par de patas de modo a segurá-la na região cervical (Fig. 26). Deste momento em diante, a aranha mantinha a formiga nesta posição até abandonar o cadáver. Nas seis sessões restantes *A. rogersi* atacou frontalmente, aprisionando a formiga na região cervical ou então no pecíolo. Nestes casos, a aranha manteve os dois primeiros pares de patas afastados das mandíbulas da presa, até a sua total subjugação. O ataque por trás provavelmente é menos arriscado para a aranha, já que permanece afastada das mandíbulas da formiga que se debate. Em três sessões de observação nas quais fo-

FIGURA 24 - Vista dorsal de um indivíduo grande (fêmea) de *Aphantochilus rogersi* (a), e operárias de *Cephalotes atratus* (b), *Eucryptocerus abdominalis* (c) e *Zacryptocerus pusillus* (d). Escalas = 1 mm.

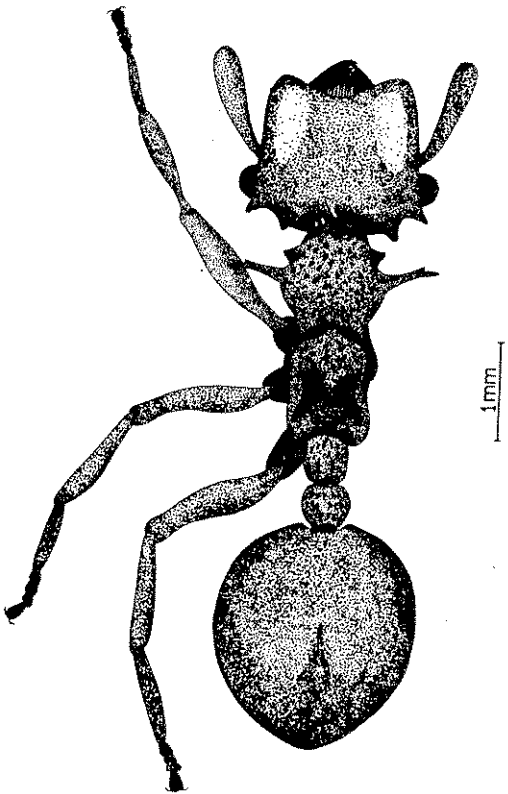
a



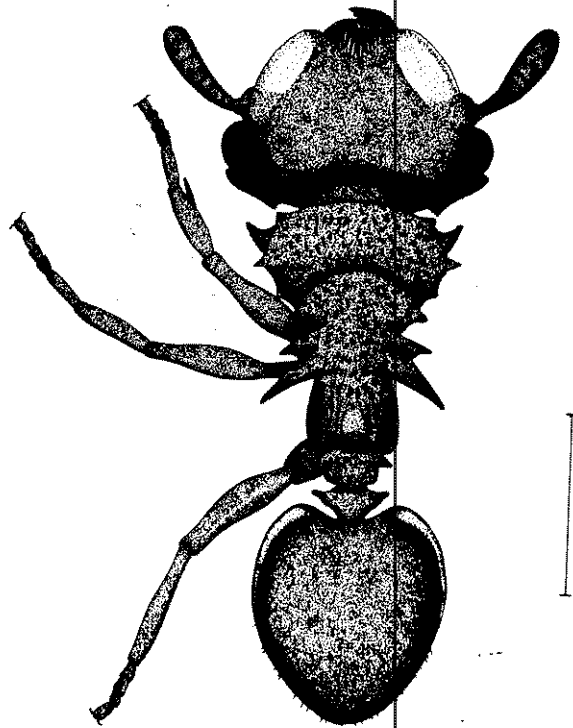
b



c



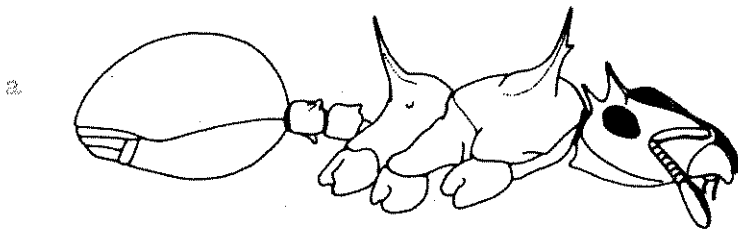
d



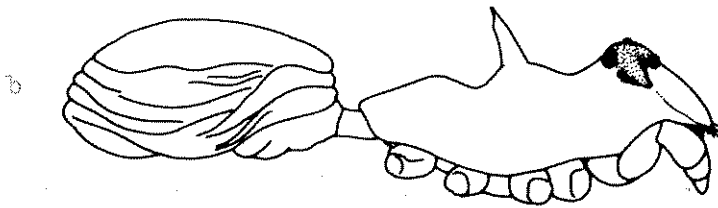
ram oferecidas operárias ou soldados de *Zacryptocerus clypeatus* como presas, os ataques foram frontais, e as formigas aprisionadas por *A. rogersi* na região lateral da cabeça (Fig. 26). Em duas destas sessões a aranha inicialmente atacou a formiga por trás e tentou duramente alguns segundos aprisioná-la pelo pecíolo, mas as suas patas escorregavam no tegumento liso de *Z. clypeatus*, impossibilitando o aprisionamento. A aranha, então, atacou a formiga pela frente e aprisionou-a pelos lados da cabeça.

Observações em cativeiro mostraram que o tempo, em que *A. rogersi* permanece segurando o cadáver da presa, varia de apenas algumas horas até três dias. Durante este período o mímico caminha com a presa elevada no ar, o que lhe confere um aspecto semelhante ao de uma formiga carregando uma companheira (Fig. 26). Além disso, a presa é utilizada pela aranha como um "escudo", quando de encontros com outras operárias da mesma colônia da vítima. Foi observado, num experimento em cativeiro, com uma *A. rogersi* e oito operárias de *Z. pusillus*, que a aranha expunha a presa recém capturada na direção de qualquer formiga que dela se aproximasse; a formiga tocava na companheira morta e, em seguida, afastava-se. Esse comportamento parece oferecer proteção ao mímico, especialmente nos instantes subsequentes à captura de uma formiga no meio de suas companheiras. Nestas ocasiões, as formigas ficam alarmadas e caminham alvoroçadamente por todos os ramos da planta, tocando as antenas umas das outras, sempre que se encontram. Caso o comportamento de "escudar-se com a presa" falhe, e as

FIGURA 25 - Vista lateral de operária de *Cephalotes atratus* (a) e fêmea grande de *Aphantochilus rogersi* (b).



1mm

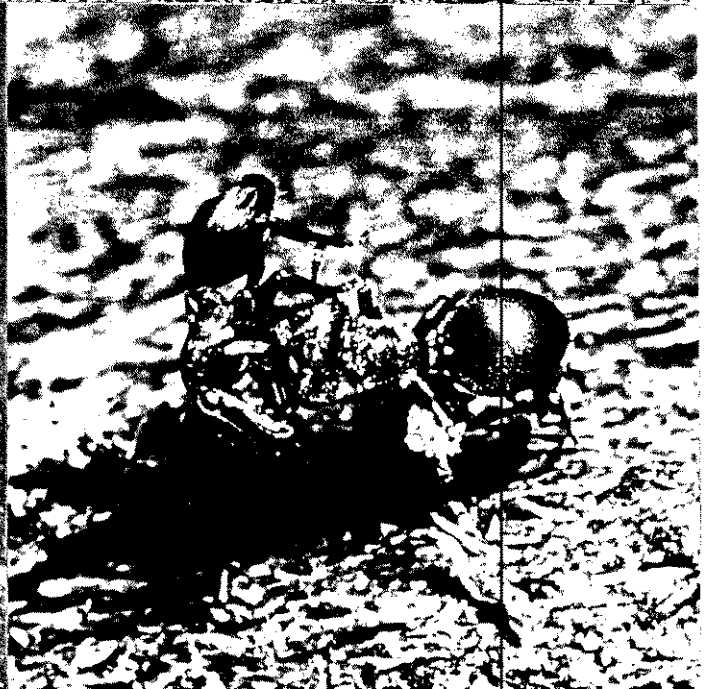
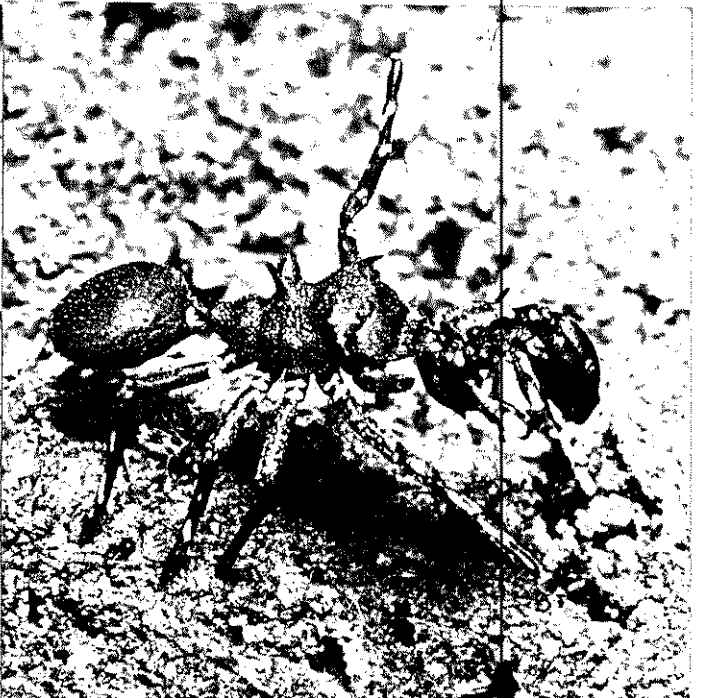


operárias ataquem, a aranha abandona a folha saltando, e fica pendurada por um fio durante alguns minutos, retornando ao ramo em seguida. Isto foi observado em cativeiro, logo após a captura de uma operária *Z. pusillus* por *A. rogersi*, que ao ser atacada por uma operária saltou da folha juntamente com as duas formigas, que caíram no chão. A aranha permaneceu pendurada por um fio durante três minutos, antes de retornar à planta.

Todos os cadáveres de formigas predadas por *Aphantochilus rogersi* foram examinados em estereomicroscópio após serem abandonados pelas aranhas. Nenhum dos cadáveres possuía qualquer ferimento visível no exoesqueleto, que se apresentava totalmente ôco. É possível que *A. rogersi* libere enzimas digestivas no interior do corpo das presas, em seguida sugando o líquido digerido através das juntas do exoesqueleto da formiga. Este tipo de comportamento alimentar foi mencionado por TURNBULL (1973) para algumas espécies de aranhas, sendo particularmente vantajoso para *A. rogersi*, no sentido de possibilitar ao mímico utilizar a sua presa como "escudo" quando de encontros com outras formigas, bem como simular, por um considerável período de tempo, o comportamento de uma formiga carregando uma companheira.

Indivíduos maiores de *Aphantochilus rogersi*, bem como outro aphantochilídeo do gênero *Bucranium* sp., são extremamente semelhantes a *Cephalotes atratus* (Fig. 24), e também se alimentam de seus modelos (BRISTOWE, 1941). Um indivíduo grande de *A. rogersi*, coletado num arbusto de *Solanum asperum* em Manaus (com o primeiro par de patas mu-

FIGURA 26 - Fêmea pequena de *Aphantochilus rogersi* aprisionando pelo pecíolo uma operária de *Zacryptocerus pusillus* (a), a presa já morta sendo carregada pela cabeça por *A. rogersi* (b), a mesma aranha capturando pela cabeça um soldado de *Zacryptocerus clypeatus* (c), operária de *Z. pusillus* carregando uma companheira morta (d).



tilado), foi colocado num viveiro contendo um ramo desta planta e oito operárias do modelo *Cephalotes atratus*. A interação entre o mímico e os modelos foi observada durante 4 h. As formigas concentravam-se no ápice do ramo do *S. asperum*, onde cuidavam de membracídeos. Eventualmente, algumas operárias separavam-se do grupo e andavam pelas folhas inferiores do ramo, local onde repousava o mímico. Em duas ocasiões, quando de encontros súbitos entre o mímico e as operárias de *C. atratus*, foi observado que a aranha saltou da folha e ficou pendurada por um fio, durante alguns segundos. Em todos os outros encontros provocados pelas formigas, *A. rogersi* refugiou-se na face oposta da folha. Em treze ocasiões, o mímico dirigiu-se ao grupo de operárias no ápice do ramo, retornando rapidamente após o alarme das formigas. Em cinco destas vezes, a aranha chegou a tocar nas formigas, sendo que numa ocasião o mímico capturou uma operária pela cabeça, mas as outras formigas se alarmaram e a aranha libertou a presa, afastando-se rapidamente para as folhas inferiores do ramo. Muito provavelmente, o fracasso nas tentativas de predação de *C. atratus* por este indivíduo de *A. rogersi* se deva à ausência do primeiro par de patas de aranha, já que estas desempenham um papel importante no ataque e aprisionamento das formigas.

As aranhas mímicos de cefalotinos foram encontradas próximas a ninhos de seus modelos. Um indivíduo pequeno de *A. rogersi* foi observado predando *Z. pusillus* na superfície de um cupinzeiro que englobava um ramo seco, onde havia um ninho desta Cephalotini (IVAN SAZIMA, comu-

nicação pessoal e Fig. 26). Uma fêmea grande desta espécie de aranha foi coletada enquanto cuidava de seu ovo numa plântula a 2 m de distância de uma árvore de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. (Leguminosae), sobre a qual havia muitos indivíduos de *C. stratus* caminhando (THOMAS M. LEWINSOHN, comunicação pessoal).

IVAN SAZIMA (comunicação pessoal) observou um indivíduo cativo de *Aphantochilus rogersi* aproximou-se por trás de uma operária de *Camponotus crassus*, tocá-la no abdome com os palpos e afastar-se prontamente. Em seguida, aproximou-se, também, por trás, de uma operária de *Z. pusillus*, que foi predada. Provavelmente, a aranha aproximou-se de *C. crassus* guiada por estímulos visuais, rejeitando este tipo de presa em seguida à discriminação tátil (o abdome de *C. crassus* é bem mais piloso e mole que o abdome de cefalotinos). *A. rogersi* também não predou *Camponotus blandus* em cativeiro e, a qualquer aproximação da formiga, a aranha afastava-se rapidamente. Outras presas potenciais, como moscas do gênero *Drosophila* e ninfas de membracídeos, foram também rejeitadas por *A. rogersi*, em condições de laboratório. Parece existir uma forte tendência de *A. rogersi* para predação somente de formigas da tribo Cephalotini. É possível que este tipo de formiga seja presa preferencial, senão única, independentemente da sua coloração, uma vez que uma operária castanha de *Z. pusillus* e várias operárias e soldados de *Z. clypeatus* (amarela) foram também predadas em cativeiro. Possivelmente, o reconhecimento da "presa correta" seja feito atra

vés de estímulos visuais e táteis.

III - A natureza adaptativa de mirmecomorfismo nos animais estudados.

I - O mimetismo de himenópteros em geral.

Sendo o mimetismo de formigas um fenômeno tão generalizado em artrópodos (insetos e aranhas), surge imediatamente a questão "por quê" desse mimetismo ou, em outras palavras: Quais são os agentes seletivos responsáveis pela evolução do mirmecomorfismo em artrópodos? As diversas tentativas de responder a esta pergunta estão baseadas muito mais em especulações de que propriamente em observações de campo e/ou abordagens experimentais controladas, como foi feito intensivamente no estudo de mimetismo em lepidópteros (ver revisões de WICKLER, 1968; PETTENMEYER, 1970 e EDMUNDS, 1974 a esse respeito).

Himenópteros em geral possuem mecanismos de defesa contra predação altamente eficientes (BROWER, 1971; MATTHEWS & MATTHEWS, 1978; ALCOCK, 1979). Secreções venenosas associadas com o ferrão, bem como substâncias ácidas expelidas pelo orifício anal, são alguns dos métodos usados por formigas não apenas na defesa contra seus inimigos, mas também na subjugação de presas (EISNER, 1970).

Abelhas, mamangavas e vespas são impalatáveis para várias espécies de pássaros; o ferrão é a fonte inicial de impalatabilidade, mas a dureza do corpo e o gosto ruim desses himenópteros também contribuem para a

sua rejeição por pássaros (MOSTLER, 1935 *apud* EDMUNDS , 1974).

BROWER & BROWER (1962, 1965) demonstraram que anuros (*Bufo terrestris* Bonnaterre) efetivamente aprendem a rejeitar visualmente abelhas (*Apis mellifera* Linné), bem como as moscas Syrphidae que as imitam, após haverem experimentado em cativeiro alguns desses himenópteros. Estes autores mostraram ainda que o ferrão e o zumbido das asas dos modelos são componentes fundamentais para o processo de educação e subsequente rejeição das abelhas por parte dos anuros (BROWER & BROWER, 1965).

Estudos em condições naturais com abelhas e vespas forneceram evidências de que estes insetos nocivos formam complexos de espécies semelhantes que atuam como mímicos müllerianos; espécies impalatáveis de cada complexo "ajudam-se mutuamente" na educação de pássaros insetívoros, os quais posteriormente rejeitam também diferentes espécies de moscas palatáveis que se associam por mimetismo batesiano a cada um dos anéis müllerianos (WALDBAUER & SHELDON, 1971; WALDBAUER *et al.*, 1977; ver também BROWN & BENSON, 1974 para casos similares com borboletas e LINSLEY *et al.*, 1961 para besouros).

Já foi demonstrado que pequenos vertebrados insetívoros como pássaros (SCHMIDT, 1958 e 1960, MORRELL & TURNER, 1970), lagartos (SEXTON, 1960; BOYDEN, 1976) e anuros (BROWER & BROWER, 1965) são capazes de generalizar os estímulos recebidos através de experiências com itens

alimentares impalatáveis. Esses predadores, através de aprendizagem e memorização, passam a evitar, em maior ou menor grau, qualquer item alimentar (impalatável ou não) que emita sinais semelhantes àqueles associados com suas experiências desagradáveis anteriores.

Provavelmente, espécies de formigas com aparência semelhante, que vivam nas mesmas áreas, atuem também como mímicos müllerianos. Seus predadores poderiam generalizar o estímulo após algumas experiências e evitar indiscriminadamente as diferentes espécies de formigas, bem como seus mímicos batesianos. Parece ser este o caso das várias espécies pretas de *Camponotus*, que são tão semelhantes entre si que até mesmo um especialista só consegue distingui-las após um exame minucioso das formigas sob este reomicroscópio. Diversas destas espécies foram observadas forrageando na vegetação e no chão das áreas de estudo; todas possuem colônias muito populosas, sendo o padrão de movimentação bem como a agressividade das operárias bastante semelhantes em todas as espécies pretas de *Camponotus* estudadas.

As características inócuas dos vários mímicos de formigas estudados, sugerem fortemente que o mimetismo seja de natureza batesiana. Todavia, as pequenas diferenças existentes entre as várias associações miméticas observadas tornam necessária uma análise mais detalhada de cada um dos casos.

2. Os hemípteros mirmecomórficos.

As ninfas de *Hyalymenus tarsatus* e *H. limbati-ventris* comprovadamente gozam de uma certa proteção contra ataques de alguns insetos predadores, como o mantídeo *Oxyopsis media*. O comportamento alimentar típico de mantídeos consiste da detecção visual da presa, aproximação do predador, abdução das patas raptorais, captura e ingestão da presa (GELLERIN, 1968). O estímulo para o desencadeamento do ataque é visual, sendo tanto maior quanto mais conspícuos forem os movimentos da presa e menor a distância entre esta e o predador. O grau de responsividade do mantídeo é dependente do seu estado nutricional (HOLLING, 1966). *Oxyopsis media* esteve privado de alimentação por mais de três dias, quando experimentou contatos consecutivos (em duas sessões diferentes) com uma ninfa mimética e um *H. limbati-ventris* adulto, e em ambas as ocasiões o predador evitou o mímico e atacou o adulto. Nestes dois experimentos, o predador não apenas demonstrou aversão ao mímico (afastando-se a qualquer aproximação deste), como também permaneceu imóvel numa ocasião em que a ninfa ficou por dez segundos parada a 1 cm de suas patas raptorais. O fato do mantídeo haver predado um califorídeo indica que a rejeição das ninfas pelo predador não foi consequência de um estado nutricional elevado. Por outro lado, o mesmo não se pode afirmar a respeito da ausência de predação da ninfa e do adulto de *H. limbati-ventris* por *Apiomerus lanipes*, que se encontra privado de alimentação por 30 h. Isto porque outro indivíduo de *A. lanipes* predou um adulto de *H. limbati-ventris* após cinco dias de privação alimentar.

Resta saber, portanto, se as ninfas miméticas são também rejeitadas por *A. lanipes*, quando este se encontra desprovido de alimento por um tempo maior.

Apesar de nos três experimentos realizados com *O. media*, o predador tenha experimentado encontros com formigas (algumas das quais chegaram a mordê-lo nas patas), é desconhecido se a posterior aversão do mantídeo às ninfas miméticas deriva de aprendizado decorrente de experiências anteriores do predador com formigas. O mesmo pode-se dizer em relação a eventuais experiências prévias com formigas por parte de *A. lanipes* em condições naturais. Não é conhecido também se insetos predadores, como mantídeos e reduviídeos, possuem uma aversão inata à formigas, e nem se essa aversão é reforçada ao longo da vida desses predadores, à medida que experimentem sucessivos contatos com formigas. GELPERIN (1968) encontrou evidências de que mantídeos apresentam uma diminuição na responsividade a presas impalatáveis, como decorrência de aprendizagem em experiências consecutivas com estas.

Muito provavelmente EDMUNDS (1974) está correto quando afirma que poucos vertebrados comem regularmente formigas, e que pássaros devem ter sido os principais agentes seletivos responsáveis pela evolução de mirmecomorfnismo em hemípteros. Entretanto, resta uma comprovação experimental com anuros, lagartos e principalmente pássaros, para se avaliar até que ponto a suposição de Edmunds é correta e, caso seja, qual o grau de proteção oferecido pelo mimetismo às ninfas de *Hyalymenus* spp.

Supondo que pássaros insetívoros exerçam pressão de seleção sobre as ninfas de *Hyalymenus* estudadas, pode-se interpretar a menor variabilidade na cor dos mímicos (maior predominância de mímicos pretos) da Agricultura Ecológica em Manaus, quando comparada com as outras populações estudadas, em especial a Estação Experimental de Silvicultura Tropical, como consequência do fato de haver uma maior probabilidade de se encontrar uma formiga preta em qualquer arbusto de *Solanum asperum* da Agricultura Ecológica do que num arbusto da Estação de Silvicultura Tropical (altamente significativo segundo o teste Mann-Whitney). Sendo assim, um pássaro que se alimente na Agricultura Ecológica, encontra com muito mais frequência modelos pretos do que amarelos e, através de generalização, o predador tenderá a evitar todas as *Camponotus* pretas, bem como *Ectatomma quadridens* e, com maior frequência, as ninfas pretas de *H. limbiventris* que mimetizam estas formigas. Por outro lado, na Estação de Silvicultura Tropical, um pássaro tem uma menor probabilidade de encontrar uma formiga preta do que na Agricultura Ecológica, deparando-se com maior frequência (em relação à Agricultura Ecológica) com modelos amarelos ou marrom claros. Desse modo, o predador generalizará estímulos recebidos por estas duas categorias de cores dos modelos, evitando formigas pretas e amarelas, bem como ninfas miméticas dessas duas cores.

Parece razoável supor que na Agricultura Eco-

lógica exista um complexo mülleriano de formigas pretas (*Camponotus* spp. e *E. quadridens*), havendo seleção para mímicos pretos nesta área. Por outro lado, na Estação de Silvicultura Tropical a seleção natural parece favorecer um polimorfismo na população dos mímicos, uma vez que nesta área existem possivelmente dos complexos müllerianos: um formado pelas espécies pretas de *Camponotus*, e outro formado por espécies amarelas, como *Pheidole biconstricta*, *Camponotus latangulus*, *C. pittieri* e *Ectatomma tuberculatum*, que são bem mais comuns na Estação de Silvicultura, devido a proximidade da clareira com a mata de terra firme, onde a presença destas espécies amarelas é marcadamente alta.

Segundo BENSON (1977), um polimorfismo estável balanceado só deve ocorrer com seleção dependente de frequência num mímico palatável. Desse modo, pode-se interpretar as diferenças, nas proporções de mímicos pretos e marrom claros entre a Agricultura Ecológica e a Estação de Silvicultura Tropical, como resultado de seleção dependente de frequência em ambas as áreas, mas com pontos de equilíbrio diferentes.

Além do componente batesiano (ação de seleção por predadores potenciais), o mimetismo nas ninfas de *Hyalymenus* pode ter também evoluído como resposta a pressões de seleção efetuadas pelos próprios modelos das ninfas. As espécies de *Hyalymenus* são fitófagas e se alimentam de substâncias açucaradas de plantas, que por sua vez tam-

bem fazem parte da dieta de várias espécies de formigas , bem como de homópteros. Esse fato implica em que os mímicos fiquem próximos aos seus modelos durante a alimentação. Sabendo-se que várias espécies de formigas defendem suas fontes de alimento contra outros fitófagos (WAY , 1963; BENTLEY, 1976 e 1977), parece razoável supor que a relativa imunidade das ninfas miméticas em relação a ataques de seus modelos seja devida à pressões de seleção destes sobre populações dos mímicos, resultando um mimetismo mais refinado e na "tolerância" dos modelos em relação à presença de seus mímicos nas mesmas fontes de alimento.

Possivelmente, a presença de membracídeos nas plantas facilite também a convivência pacífica entre mímicos e modelos, uma vez que estes homópteros atraem formigas e "monopolizam" a atenção destas por considerável período de tempo (foi observada, no campo, uma ninfa preta alimentando-se durante 15 minutos de um mesmo fruto de *Solanum asperum* no qual havia também uma *Camponotus crassus* cuidando de membracídeos jovens). As observações de campo comprovaram que formigas do gênero *Camponotus* são bem mais "tolerantes" em relação à presença de ninfas miméticas nos frutos de *Solanum* spp., do que outras formigas como *Crematogaster* spp. e *E. quadridens*, que são bem mais agressivas em relação a intrusos nas suas fontes de alimento.

O hábito predominantemente noturno das for-

mas adultas de *Hyalymenus* spp. parece ter evoluído, pelo menos em parte, como defesa contra predadores visualmente orientados, bem como devido à dificuldade que esses percevejos não miméticos encontram para se alimentar durante o dia junto com formigas. Esta hipótese é reforçada pelo fato das formas adultas dos *Hyalymenus* terem sido atacadas em cativeiro por insetos predadores, bem como por *Campnotus crassus* e *C. blandus*.

3. O mirmecomorfismo nas aranhas

Os dados limitados obtidos sobre o hábito alimentar das aranhas dos gêneros *Zuniga* (dípteros), *Synemosyna* (dípteros, ver PECKHAN, 1889 sobre *Synemosyna formica*), *Myrmecium* (artrópodos diminutos), *Sphecotypus* (aranhas), *Castianeira* (dípteros) e *Myrmecotypus* (gafanhotos, dípteros), somados às características inócuas das espécies destes gêneros, bem como à aversão dos mímicos em relação aos seus modelos impalatáveis, fornecem fortes evidências de que essas aranhas sejam mímicos Batesianos de formigas. Muito embora não se tenha dados concretos sobre a dieta das espécies de *Apochinomma* estudadas, parece que estas aranhas não predam seus modelos, sendo também mímicos batesianos.

Pássaros, lagartos e anuros são tidos como os principais agentes seletivos responsáveis pela evolução de mirmecomorfismo batesiano em aranhas (MORLEY, 1955; EDMUNDS, 1974; REISKIND, 1977). Entre os invertebrados,

vespas caçadoras de aranhas possivelmente atuaram também como operadores na evolução desse mimetismo em algumas espécies de aranhas (EDMUNDS, 1974; REISKIND, 1977). PECKHAM & PECKHAM (1905) relatam que vespas evitam de maneira bastante evidente encontros com formigas, e EDMUNDS (1974) sugere que alguns desses himenópteros possivelmente cacem utilizando uma imagem de procura. A maioria das aranhas caçadoras possui excelente visão (TURNBULL, 1973), e BRISTOWE (1941) demonstrou que algumas evitam atacar aranhas mirmecomórficas.

O polimorfismo genético em animais miméticos é frequentemente associado com mimetismo Batesiano (BENSON, 1977), sendo uma consequência da predação dependente de densidade sobre os mímicos palatáveis (ver RETTENMEYER, 1970 para exemplos de polimorfismo mimético em borboletas; e OPLER, 1981 para neurópteros mímicos de vespas).

Algumas das aranhas estudadas apresentam polimorfismo mimético (*Synemosyna aurantiaca*, *Myrmecium bifasciatum*), outras associam-se a diferentes modelos de acordo com o sexo do mímico (*Zuniga magna*, *Apochinomma* cf. *armatum*), enquanto que outras ainda mudam de modelo ao longo dos seus diferentes estágios de desenvolvimento (*Zuniga magna*, *Sphecotypus niger*, *Myrmecium* cf. *gounellei*, *Apochinomma* cf. *armatum* e *Apochinomma* cf. *formicum*). Todas essas estratégias miméticas são funcionais do ponto de vista da adaptação individual num contexto populacio -

nal, pois possibilitam uma maior sobrevivência e a existência de populações mais numerosas de aranhas miméticas, sem que estas sejam tão abundantes em relação a seus modelos. Obviamente, o fato dos modelos serem insetos sociais e formarem anéis müllerianos de várias espécies, faz com que a proporção entre mímicos e modelos (mesmo havendo convergência entre diferentes espécies de mímicos) dificilmente ultrapasse um limite que coloque em risco a educação dos predadores, fator esse de fundamental importância para que funcione o mimetismo batesiano.

Segundo MANN (1916), o corpo espinhoso e duro de *Cephalotes atratus* poderia efetivamente proteger essas formigas contra predadores. Essas adaptações defensivas de *C. atratus* são compartilhadas por todas as espécies de cefalotinos, o que faz supor que essas formigas atuem entre si como mímicos müllerianos em relação a predadores generalizados de artrópodos. Provavelmente, *Aphantochilus rogersi* recebe proteção batesiana como consequência de sua semelhança com estas formigas. SEXTON (1960) mostrou que mímicos batesianos, que vivem nas proximidades de seus modelos, tendem a ser quase idênticos a estes na aparência, uma vez que o predador pode discriminar, por comparação, o mímico do modelo como resultado de encontrá-los sempre juntos. *A. rogersi* foi observado nas proximidades de ninhos de cefalotinos pretos e, talvez, a grande semelhança na disposição dos espinhos dorsais da aranha e dos modelos seja consequência da capacidade discriminatória (e consequente ação seletiva) de predadores de ara-

nhas (principalmente vespas e pássaros). Por outro lado, as similaridades entre *A. rogersi* e cefalotinos pretos no que se refere à pilosidade e textura das patas e do corpo (e talvez de odor), possivelmente são consequência de seleção dos próprios modelos. Ao entrar em contato com os modelos, para capturar uma formiga, qualquer mímico imperfeito corre um alto risco de ser prontamente identificado como um predador e, conseqüentemente atacado pelos modelos. A rejeição, por parte de *A. rogersi*, a presas que não cefalotinos (moscas e *Camponotus* spp.) indica uma tendência do mímico para predação dos seus próprios modelos, embora a aranha seja também capaz de alimentar-se de cefalotinos amarelos (que não servem de modelos). A especialização alimentar de *A. rogersi*, a extrema semelhança da aranha com suas presas, assim como a tática de ataque (e posteriormente de defesa contra as operárias alarmadas), sugerem a existência de um componente agressivo, além do batesiano, no mirmecomorfismo de *A. rogersi*.

CONCLUSÕES

O mimetismo de formigas por outros artrópodos é um fenômeno que implica em detalhadas adaptações morfológicas e comportamentais por parte dos mímicos. O refinamento do mimetismo, nos diversos animais estudados, indica que os agentes seletivos possuem boa acuidade visual. A pressão seletiva conjunta de pássaros, lagartos, anuros, bem como de invertebrados predadores e, em alguns casos, dos próprios modelos, resulta numa semelhança bastante precisa dos mímicos com formigas.

O padrão morfológico repetitivo de formicídeos em geral, adicionado à sua impalatabilidade à maioria dos animais insetívoros, possibilita que espécies de formigas com padrões de coloração similares atuem como mímicos müllerianos em relação aos seus predadores.

Todos os mímicos, aqui estudados, seguramente

recebem alguma proteção batesiana contra animais predadores, que aprenderam a evitar seus modelos, bem como contra animais que possuam uma aversão inata a formigas.

Provavelmente, as ninfas mirmecomórficas de *Hyalymenus* spp. gozam de uma certa proteção contra ataques de alguns de seus modelos (*Camponotus* spp.) uma vez que não são atacadas por estes enquanto se alimentam nas plantas, talvez pela pressão seletiva dos próprios modelos. Além disso, a presença de membracídeos nas plantas possivelmente facilita a convivência pacífica entre as ninfas miméticas e espécies de *Camponotus*, já que estas formigas passam grande parte do tempo cuidando desses homópteros.

As formas adultas de *Hyalymenus* spp. provavelmente adquiriram o hábito noturno como resposta a pressões seletivas de predadores diurnos visualmente orientados, bem como de formigas que dificultam a alimentação diurna desses percevejos nas plantas.

O mirmecomorfismo nas aranhas implica em modificações acentuadas no comportamento (simulação de antenas com o primeiro par de patas, redução no comportamento de pular dos salticídeos e deslocamento rápido em "zigue-zague") e na morfologia (constricções do cefalotórax simulado cabeça e tronco separados, falsa segmentação no gáster, corpo e patas estreitos).

As espécies de aranhas que supostamente são

mímicos exclusivamente batesianos de formigas evitam encontros com seus modelos de maneira bem evidente, não apresentando um mimetismo tão refinado no que se refere à pilosidade e escultura do corpo. Por outro lado, *Aphantochilus rogersi*, que parece também ser um mímico agressivo de cefalotinos, possui diversas adaptações comportamentais e estruturais (textura do tegumento) que possivelmente o protegem contra ataques de seus modelos, já que a aranha parece ser um predador especializado nesta tribo de formigas e necessariamente entra em contato íntimo com as suas presas no momento da captura.

Finalmente, a conclusão mais geral desde estudo pode ser resumida nas palavras de Edward B. Poulton, estudioso do mimetismo que dedicou grande parte de seu trabalho à defesa das idéias de Charles Darwin: "Quando um inseto assemelha-se a uma formiga através de alterações superficiais do formato de seu corpo (.....), e quando o efeito desses resultados é reforçado por hábitos e movimentos apropriados, nós somos forçados a acreditar que existe algo vantajoso na semelhança com uma formiga, e que a seleção natural esteve operando" (POULTON, 1898).

RESUMO

Foram estudados alguns hemípteros Alydidae (ninfas de *Hyalymenus*) e aranhas (Salticidae, Clubionidae e Aphantochilidae) mirmecomórficos do norte e sudeste brasileiros. As ninfas de *Hyalymenus* mimetizam espécies de formigas de diferentes cores e tamanhos de acordo com seus estádios. As adaptações morfológicas mais importantes, para o mimetismo de formigas, nas ninfas de *H. limbiventris* e *H. tarsatus*, são: (1) região cervical e "cintura" finas; (2) corpo, patas e antenas estreitos; (3) abdome globoso e constricto anteriormente e (4) tegumento brilhante e piloso. O deslocamento rápido em "zigue-zague", a constante agitação das antenas e o comportamento de elevar e abaixar o abdome são as semelhanças mais evidentes entre as ninfas destes hemípteros e seus modelos. As ninfas miméticas foram observadas tanto de dia como à noite alimentando-se, junto com formigas, sobre frutos de algumas plantas. *Hyalymenus* adultos, que possuem a morfologia típica de hemípteros, são encontrados alimentando-se nas plantas principalmente à noite, e foram atacados por *Camponotus* spp. em cativeiro. Por outro lado, as ninfas miméticas não foram atacadas por estas formigas, tanto em cativeiro como no campo. Experimentos em laboratório mostraram que as ninfas miméticas gozam de uma certa proteção contra ataques de insetos predadores, como mantídeos e reduviídeos. Entretanto, *Hyalymenus* adultos foram atacados por estes predadores, nas mesmas condições. É sugerido que o mimetismo nas ninfas de *Hyalymenus* seja de natureza batesiana, tendo evoluído principalmente em resposta à pressões seleti

vas de vertebrados insetívoros, bem como de insetos predadores, que evitam formigas devido às características nóxias desses himenópteros. Propõe-se também, que alguma ação de seleção, para mirmecomorfismo nas ninfas de *Hyalymenus*, tenha sido efetuada por formigas do gênero *Camponotus*, uma vez que estes modelos e os mímicos foram observados diversas vezes alimentando-se "pacificamente" sobre frutos de *Solanum* spp.

Entre as aranhas, as principais adaptações morfológicas, para o mimetismo de formigas, são: (1) corpo e patas estreitos; (2) constrictões e bandas de pêlos no cefalotórax e abdome, que simulam, respectivamente, cabeça e tórax separados e gáster segmentado; (3) pedicelo alongado, que simula o pecíolo de formigas; (4) palpos achatados e proeminentes simulando mandíbulas, ou mesmo a cabeça dos modelos. A simulação de antenas é efetuada pela elevação e movimentação do primeiro par de patas das aranhas. O deslocamento rápido em "zigue-zague" dos mímicos é bastante semelhante àquele dos modelos. É sugerido, baseado nos dados sobre dieta e interação com os modelos, que os salticídeos e clubionídeos estudados, sejam mímicos batesianos de formigas. O dimorfismo sexual e o polimorfismo mimético, observados em algumas destas aranhas, reforça esta hipótese. O fato das aranhas mimetizarem diferentes espécies de formigas, ao longo das diferentes fases de desenvolvimento, possibilita aos mímicos receberem proteção batesiana desde a fase jovem até a fase adulta. O mimetismo envolvendo a aranha *Aphantochilus rogersi* e formigas da tribo Cephalotini parece estar baseado em dois componentes: um batesiano e um agressivo. Os prováveis agentes seletivos responsáveis pela evolução do mimetis

mo batesiano, nas aranhas estudadas, são pequenos vertebrados (pássaros, anuros e lagartos), bem como invertebrados predadores de aranhas (principalmente vespas e aranhas caçadoras) que evitam formigas.

SUMMARY

Some myrmecomorphic Alydidae hemipterans (nymphs of *Hyalymenus*) and spiders (Salticidae, Clubionidae and Aphantochilidae) from north and southeast Brazil were studied. Nymphs of *Hyalymenus* mimic ant species of different colors and sizes according to their instars. The main morphological adaptations for ant-mimicry in nymphs of *H. limbiventris* and *H. tarsatus* are the following: (1) cervical region and waist are narrow; (2) thin body, legs and antennae; (3) globose and anteriorly constricted abdomen; (4) shiny and pilose integument. The rapid "zig-zag" locomotion, the constantly agitating antennae and the behavior of moving up and down the abdomen are the most evident resemblances between mimetic nymphs and their models. Mimetic nymphs were observed both day and night feeding on fruits of some plants in the company of ants. Adult *Hyalymenus*, which have the typical hemipteran morphology, are found mainly at night feeding on plants, and were attacked by *Camponotus* spp. under captivity. However, mimetic nymphs were not attacked by these ants both under captivity and in the field. Laboratory experiments showed that mimetic nymphs gain some protection against attacks of predatory insects such as mantids and reduviids. On the other hand, adult *Hyalymenus* were attacked by these predators under the same conditions. It's suggested that mimicry in young *Hyalymenus* is batesian in nature, having evolved as a response to selective pressures of insectivorous vertebrates and predatory insects, which avoid ants as a result of the noxious traits of these hymenopterans. It's also suggested that some selective

action for myrmecomorphy in young *Hyalymenus* had been exerted by *Camponotus* ants, as models and mimics were observed several times feeding "peacefully" on fruits of *Solanum* spp.

Among spiders, the main morphological adaptations for ant-mimicry are the following: (1) thin body and legs; (2) constrictions and hair bands on cephalothorax and abdomen which simulate respectively separate head and thorax and segmented gaster; (3) lengthened pedicel simulating the ant's petiole; (4) flattened and prominent palps simulating mandibles or even the model's head. The simulation of antennae is achieved by raising and moving about the spider's first pair of legs. The rapid "zig-zag" locomotion of the mimics is very similar to that of the models. It's suggested, based on data of diet and interaction with model ants, that the observed salticids and clubionids are batesian ant-mimics. The sexual dimorphism and mimetic polymorphism, observed in some spiders, support this hypothesis. Mimicking different ant species, according to life stages, allows the mimics to gain batesian protection through their whole lives. The mimicry involving the spider *Aphantochilus rogersi* and ants of the tribe Cephalotini seems to be based in two components: a batesian and an aggressive. The probable selective agents responsible for the evolution of batesian mimicry, in the spiders studied, are small vertebrates (birds, toads and lizards), as well as invertebrate spider-predators (mainly wasps and hunting spiders) which avoid ants.

BIBLIOGRAFIA

01. AKRE, R. D. & W. RETTENMEYER. 1966. Behavior of Staphylinidae associated with army ants. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 39:745-782.
02. ALCOCK, J. 1975. *Animal behavior. An evolutionary approach.* Sinauer Associates, Sunderland.
03. BATES, H. W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera : Heliconidae. *Transactions of the Linnean Society of London*, 23: 495-556.
04. BENSON, W. W. 1972. Natural selection for müllerian mimicry in *Heliconius erato* in Costa Rica. *Science*, 176:936-939.
05. BENSON, W. W. 1977. On the supposed spectrum between batesian and müllerian mimicry. *Evolution*, 31:464-465.

06. BENTLEY, B. L. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: Inter-habitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology*, 54:815-820.

07. BENTLEY, B. L. 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8:407-427.

08. BORROR, D. J. & D. M. DELONG. 1969. *Introdução ao estudo dos insetos*. Edgar Blücher, São Paulo.

09. BOYDEN, T. C. 1976. Butterfly palatability and mimicry: Experiments with *Ameiva* lizards. *Evolution*, 30:73-81.

10. BRISTOWE, W. S. 1939-1941. *The comity of spiders*. Vols. I & II. Ray Society, London.

11. BROWER, J. V. Z. 1958. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part 1. The monarch *Danaus plexippus*, and viceroy *Limenitis archippus archippus*. *Evolution*, 12:32-47.

12. BROWER, J. V. Z. & L. P. BROWER. 1962. Experimental studies of mimicry. 6. The reaction of toads (*Bufo terrestris*) to honey bees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis vinetorum*). *The American Naturalist* 96:297-307.

13. BROWER, J. V. Z. & L. P. BROWER. 1965. Experimental studies of mimicry. 8. Further investigations of

- honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis* spp.). *The American Naturalist*, 99:173-187.
14. BROWER, L. P. 1971. Prey coloration and predator behavior. In: *Topics in the study of life: The BIO source book, Section 6, Animal behavior*. Harper & Row, New York, pp. 66-76.
15. BROWN, K. S. & W. W. BENSON. 1974. Adaptive polymorphism associated with multiple müllerian mimicry in *Heliconius numata* (Lep. Nymph.). *Biotropica*, 6:205-228.
16. BROWN, W. L. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. In *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review*. B.J. Meggers, E. Ayensu & W.D. Duckwoeth, Eds. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 161-185.
17. CARROLL, C. R. 1974. The structure of tropical arboreal ant communities. Tese de Doutorado, Universidade de Chicago, 150 pp.
18. CHEW, R. M. 1974. Some ecological characteristics of the ants of a desert-shrub community in southeastern Arizona. *The American Midland Naturalist*, 98:33-49.
19. CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. 1981. Comments on the nature of deception. *Biological Journal of the*

Linnean Society, 16:11-14.

- 20. CONCEIÇÃO, P. N. da. 1977. Alguns aspectos eco-fi
siológicos da floresta úmida de terra firma. *Acta*
Amazonica, 7:157-178.
- 21. COTT, H. B. 1940. *Adaptive coloration in animals*.
Methuen, London.
- 22. DONISTHORPE, H. St. J. K. 1908. A few notes on
myrmecophilous spiders. *The Zoologist*, 12:419-425.
- 23. EBERHARD, W. G. 1977. Aggressive chemical mimicry
by a bola's spider. *Science*, 198:1173-1175.
- 24. EDMUNDS, M. 1972. Defensive behaviour on Ghanaian
praying mantids. *Zoological Journal of the Linnean*
Society, 51:1-32.
- 25. EDMUNDS, M. 1974. *Defence in Animals*. Longman,
Harlow.
- 26. EDMUNDS, M. 1976. The defensive behaviour of Ghanaian
praying mantids with a discussion of territoriality.
Zoological Journal of the Linnean Society, 58:1-37.
- 27. EDMUNDS, M. 1978. On the association between *Myrma-*
rachne spp. (Salticidae) and ants. *Bulletin of*
the British Arachnological Society, 4:109-110.
- 28. EISNER, T. 1970. Chemical defence against predation
in arthropods. In: *Chemical ecology*. E. Sondheim
& J.B. Simeone, Eds. Academic Press, New York, pp.
157-217.

29. EITEN, G. 1971. Habitat flora of Faz. Campininha, São Paulo, Brazil. In: *Simpósio sobre o cerrado* (II) EDUSP, São Paulo. pp. 157-202.

30. ELZINGA, R. J. 1978. *Fundamentals of entomology*. Prentice-Hall, New Jersey.

31. FISHER, R. A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.

32. GALIANO, M. E. 1964a. Salticidae (Araneae) formiciformes. I. Revision del genero *Mantella* Peckham, 1892. *Physis.*, 24:353-363.

33. GALIANO, M. E. 1964b. Salticidae (Araneae) formiciformes. II. Revision del genero *Zuniga* Peckham, 1892. *Acta Zoologica Lilloana*, 20:67-79.

34. GALIANO, M. E. 1965. Salticidae (Araneae) formiciformes. IV. Revision del genero *Sarinda* Peckham, 1892. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto de Investigacion de las Ciencias Naturales*, 1:267-312.

35. GALIANO, M. E. 1966. Salticidae (Araneae) formiciformes. V. Revision del genero *Synemosyna* Hentz, 1846. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto de Investigacion de las Ciencias Naturales*, 1:339-380.

36. GALIANO, M. E. 1969. Salticidae (Araneae) formiciformes. VII. El genero *Myrmarachne* MacLeay, 1839,

- en America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto de Investigacion de las Ciencias Naturales*, 3:107-148.
37. GELPERIN, A. 1968. Feeding behaviour of the praying mantis: A learned modification. *Nature*, 219:399-400.
38. GIBBS, P. E. & H. F. LEITÃO Fº. 1978. Floristic composition of an area of gallery forest near Mogi-Guaçu, State of São Paulo, SE, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 1:151-156.
39. GIBBS, P. E.; H. F. LEITÃO Fº & G. J. SHEPHERD. Quantitative studies on the floristic composition of cerrado areas in the State of São Paulo. I. The cerrado reserve at Mogi-Guaçu. *Flora* ~~Revista Brasileira de Botânica~~, no prelo.
40. HINGSTON, R. W. G. 1928. Field observations on spider mimics. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1927(4):841-858.
41. HÖLDOBLER, B. 1971. Communication between ants and their guests. *Scientific American*, 224:86-93.
42. HOLLING, C. S. 1956. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memorials of the Entomological Society of Canada*, 48:1-85.
43. IMMS, A. D. 1965. A general textbook of entomology. Methuen, London.

44. 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*, 91:248-251.
45. JANZEN, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20:249-275.
46. KEMPF, W. W. 1951. A taxonomic study on the ant tribe Cephalotini (Hymenoptera - Formicidae). *Revista de Entomologia*, 22:1-244.
47. KEMPF, W. W. 1960. Estudos sobre *Pseudomyrmex*. I. *Revista Brasileira de Entomologia*, 9:5-32.
48. KEMPF, W. W. 1970. Levantamento das formigas da mata Amazônica, nos arredores de Belém do Pará, Brasil. *Studia Entomologica*, 13:321-344.
49. KEMPF, W. W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. *Studia Entomologica*, 15:2-234.
50. KLINGE, H.; W. A. RODRIGUES; E. BRUNIG & J. PETTKAU. 1975. Biomass and structure in a Central Amazonian rain forest. In: *Tropical Ecological Systems*. F. B. Golley & E. Medina, Eds. Springer, New York. pp. 115-122.
51. KUMAR, R. 1966. Studies on the biology, immature stages, and relative growth of some Australian bugs

- of the superfamily Coreoidea (Heteroptera). *Australian Journal of Zoology*, 14:895-991.
52. LENKO, K. 1964. Sobre o mimetismo do cerambycídeo *Pertya sericea* (Perty, 1830) com *Componotus sericeiventris* (Guérin, 1830). *Papéis Avulsos de Departamento de Zoologia, São Paulo*, 16:89-95.
53. LIMA, A. da C. 1920. Nota sobre o mimetismo da nympha do *Alydus (Megalotomus) pallescens* com formiga e considerações relativas à espécie *Galeotus formicarius*. *Arquivos da Escola Superior de Agricultura, Medicina e Veterinária, Niterói*, 4:5-8.
54. LIMA, A. da C. 1940. *Insetos do Brasil*. 2º tomo. Hemípteros. Imprensa Nacional, Rio de Janeiro.
55. LINSLEY, E. G. 1959. Mimetic form and coloration in the Cerambycidae (Coleoptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 52:125-131.
56. LINSLEY, E. G.; T. EISNER & A. B. KLOTS. 1961. Mimetic assemblages of sibling species of lycid beetles. *Evolution*, 15:15-29.
57. MANN, W. W. 1916. The ants of Brazil. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 60:399-490.
58. MATHEW, A. P. 1934. The life-history of the spider (*Myrmarachne plataleoides*) (Cambr.). *Journal of the Bombay Natural History Society*, 37:369-374.

59. MATTHEWS, R. W. & J. R. MATHEWS. 1978. *Insect behavior*. John Wiley & Sons, New York.
60. MELLO-LEITÃO, C. F. 1932. Notas sobre o gênero *Myrmecium* Latr. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 4:149-160.
61. MELLO-LEITÃO, C. F. 1946. Arañas del Paraguay. *Notas del Museo de La Plata (Zool.)*, 11:17-50.
62. MELLO-LEITÃO, C. F. 1947. Aranhas do Paraná e Santa Catarina das coleções do Museu Paranaense. *Arquivos do Museu Paranaense*, 6:231-304.
63. MORAIS, H. C. de. 1980. Estrutura de uma comunidade de formigas arborícolas em vegetação de cerrado. *Dissertação de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas.*
64. MORLEY, D. W. 1955. *The ant world*. Penguin Books, Baltimore.
65. MORRELL, G. M. & J. R. G. TURNER. 1970. Experiments on mimicry: I. The response of wild birds to artificial prey. *Behaviour*, 36:116-130.
66. MYERS, J. C. & G. SALT. 1926. The phenomenon of myrmecoidy, with new examples from Cuba. *Transactions of the Entomological Society of London*, 74:427-436.
67. NICHOLSON, A. J. 1927. A new theory of mimicry in insects. *The Australian Zoologist*, 5:10-104.

68. NIMER, E. 1977. Clima. In: *Geografia do Brasil*. Vol. 1. Região Norte. IBGE, Rio de Janeiro. pp. 39-58.
69. OLIVEIRA, P. S. 1980. Mirmecomorfismo em ninfas de *Megalotomus pallescens* Stal, 1860 (Hemiptera: Coreidae). *Ciência e Cultura* (Supl.), 32:487.
70. OPLER, P. A. 1981. Polymorphic mimicry of polistine wasps by a neotropical neuropteran. *Biotropica*, 13: 165-176.
71. PAPAVERO, N. 1964. Notes on the myrmecomimicry of *Syringogaster rufa* Cresson, 1912 (Diptera, Acalyptraea, Megamerinidae). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia, São Paulo*, 16:89-95.
72. PECKHAM, E. G. 1889. Protective resemblances in spiders. *Occasional Papers of the Wisconsin Natural History Society*, 1:61-113.
73. PECKHAM, G. W. & E. G. PECKHAM. 1892. Ant-like spiders of the family Attidae. *Occasional Papers of the Wisconsin Natural History Society*, 2:1-84.
74. PECKHAM, G. W. & E. G. PECKHAM. 1905. *Wasps: Social and solitary*. Archibald Constable & Co., London.
75. PIANKA, E. R. 1973. The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:53-74.
76. PIZZA, S. de T. 1937. *Novas espécies de aranhas*

- myrmecomorphas do Brasil e considerações sobre o seu mimetismo. *Revista do Museu Paulista*, 23:307-319.
77. PLATT, A. P.; R. P. COPPINGER & L. P. BROWER. 1971. Demonstration of the selective advantage of mimetic *Limenitis* butterflies presented to caged avian predators. *Evolution*, 25:692-701.
78. POCKOCK, R. I. 1909. Mimicry in spiders. *Journal of the Linnean Society, Zoology*, 30:256-269.
79. PORTMANN, A. 1959. Animal camouflage. The University of Michigan Press, Ann Arbor.
80. POULTON, E. B. 1890. *The colours of animals*. Kegan Paul, Trench, Trübner & Co., London.
81. POULTON, E. B. 1898. Natural selection the cause of mimetic resemblance and common warning colours. *Journal of the Linnean Society, Zoology*, 26:558-612.
82. RADAMBRASIL, Projeto. 1977-1978. Levantamento dos recursos naturais (geologia, geomorfologia, pedologia, vegetação, uso potencial da terra). Vols. 16 e 17. Departamento de Pesquisas de Recursos Naturais, Brasil.
83. REISKIND, J. 1969. The spider subfamily Castianeirinae of North and Central America (Araneae: Clubionidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 138:163-325.

84. REISKIND, J. 1970. Multiple mimetic forms on an ant-mimicking clubionid spider. *Science*, 169:587-588.
85. REISKIND, J. 1972. Morphological adaptation for ant-mimicry in spiders. *V International Congress of Arachnology* (Brno, 1971):221-226.
86. REISKIND, J. 1976. *Orsima formica*: A Bornean salticid mimicking an insect in reverse. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 3:235-236.
87. REISKIND, J. 1977. Ant-mimicry in Panamanian clubionid and salticid spiders (Araneae:Clubionidae, Salticidae). *Biotropica*, 9:1-8.
88. REISKIND, J. & H. W. LEVI. 1967. *Anatea*, an ant-mimicking theridiid spider from New Caledonia (Araneae: Theridiidae). *Psyche*, 74:20-23.
89. REMINGTON, C. L. 1963. Historical backgrounds of mimicry. *Proceedings of the XVI International Congress of Zoology* (Washington, D. C.), 4:145-149.
90. RETTENMEYER, C. W. 1970. Insect mimicry. *Annual Review of Entomology*, 15:43-74.
91. ROBINSON, M. H. 1969. Defenses against visually hunting predators. In: *Evolutionary Biology* 3. T. Dobzhansky, M. K. Hecht & W. C. Steere, Eds. Meredith Corporation, New York, pp. 225-259.
92. SAZIMA, I. 1977. Possible case of aggressive mimicry

- in a neotropical scale-eating fish. *Nature*, 270: 510-512.
93. SCHAEFER, C. W. 1972. Clades and grades in the Alydidae. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 45:135-141.
94. SCHMIDT, R. S. 1958. Behavioural evidence on the evolution of batesian mimicry. *Animal Behaviour*, 6:129-138.
95. SCHMIDT, R. S. 1960. Predator behaviour and the perfection of incipient mimetic resemblances. *Behaviour*, 16:149-158.
96. SCHOENER, T. W. 1968. The *Anolis* lizards of Bimini: Resource partitioning in a complex fauna. *Ecology*, 49:704-726.
97. SEXTON, O. J. 1960. Experimental studies of artificial batesian mimics. *Behaviour*, 15:244-252.
98. SHARP, D. 1970. *Insects*. Vol. 2. Dover, New York.
99. SHELFORD, R. 1902. Observations on some mimetic insects and spiders from Borneo and Singapore. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 2: 230-284.
100. SILBERGLIED, R. E. & A. AIELLO. 1976. Defensive adaptations of some long-horned beetles (Coleoptera: Cerambycidae): Antennal-spines, Tergiversation, and

- double mimicry. *Psyche.*, 83:256-262.
101. SIMON, E. 1895-1897. *Histoire naturelle des araignées*. Vols. I & II. Encyclopédie Roret, L. Mulo, Paris.
102. SISSON, R. F. 1980. Deception: Formula for survival. *National Geographic Magazine*, 157:394-415.
103. SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF. 1969. *Biometry*. Freeman & Co., San Francisco.
104. SOUTHWOOD, T. R. E. 1956. The structure of the terrestrial Heteroptera and its relationship to the classification of the group. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 108:163-221.
105. STAL, C. 1870. *Enumeratio Hemipterorum*. *Kongliga svenska Vetenskaps-Akademien Handlingar*, 9:1-232.
106. TURNBULL, A. L. 1973. The ecology of the true spiders (Araneomorphae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18:305-348.
107. VANE-WRIGHT, R. I. 1976. A unified classification of mimetic resemblances. *Biological Journal of the Linnean Society*, 8:25-53.
108. VANE-WRIGHT, R. I. 1980. On the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 13:1-6.
109. WALDBAUER, G. P. & J. K. SHELDON. 1971. Phenological

- relationships of some aculeate Hymenoptera, their dipteran mimics, and insectivorous birds. *Evolution*, 25:371-382.
110. WALDBAUER, G. P.; J. G. STERNBURG & C. T. MAIER. 1977. Phenological relationships of wasps, bumblebees, their dipteran mimics and insectivorous birds in an Illinois sand area. *Ecology*, 58:583-591.
111. WASMANN, E. 1896. Os hóspedes das formigas e dos termites ("cupim") no Brasil. *Boletim do Museu Paraense de História Natural e Etnografia*, 3:273-324.
112. WASMANN, E. 1925. Die Ameisenmimikri. *Abhandlungen sur theoretischen Biologie*, 19:1-164.
113. WAY, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annual Review of Entomology*, 8:307-344.
114. WHEELER, W. M. 1910. *Ants: Their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York.
115. WHEELER, W. M. 1931. The ant *Camponotus* (*Myrmecopsis*) *sericeiventris* Guérin and its mimic. *Psyche*, 38:86-98.
116. WICKLER, W. 1968. *Mimicry in plants and animals*. McGraw-Hill, New York.
117. WILSON, R. O. 1971. *The insect societies*. Belknap Press, Cambridge.