# Comportamento predatório de operárias de *Odontomachus bauri* (Hymenoptera: Formicidae) sobre *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae)

Hugo Ribeiro Moleiro<sup>1</sup>, Edilberto Giannotti<sup>1</sup> & Viviani Cristina Tofolo<sup>2</sup>

Correspondência: Edilberto Giannotti, Departamento de Biodiversidade, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil. E-mail: edilberto.giannotti@unesp.br

Recebido: Junho 01, 2022 Aceito: Junho 24, 2022 Publicado: Agosto 01, 2022

#### Resumo

O elemento mais característico da morfologia de *Odontomachus* são as mandíbulas de fechamento rápido, adaptações para capturar presas eficientemente. Embora facilmente encontrada, existem poucos estudos sobre o comportamento predatório de *O. bauri*. As presas utilizadas neste experimento foram larvas e adultos de *H. illucens*. Este trabalho comparou a frequência dos comportamentos de predação de *O. bauri* sobre larvas e adultos de *H. illucens* e analisou a sequência em que ocorrem. Foram coletados dois ninhos de *O. bauri* e as formigas foram transferidas para ninhos artificiais. Na arena de forrageamento, ao lado do ninho, foram oferecidas as presas vivas. Os comportamentos foram filmados e as suas frequências foram calculadas para montagem de um etograma e descrição da sequência comportamental. Os cálculos foram feitos separadamente para cada tipo de presa. Registrou-se 81 atos comportamentais agrupados em 14 categorias, sendo "inspecionar" a mais comum. Na predação sobre adultos houve maior variação comportamental do que sobre larvas. Repertório e sequência comportamental de predação de *O. bauri* não diferem muito de outras espécies do gênero. Operárias tiveram maior interesse em predar adultos, enquanto as larvas não foram utilizadas como alimento. O fechamento rápido das mandíbulas foi utilizado na mutilação de partes do corpo da presa, algo ignorado em estudos anteriores.

Palavras-chave: Etograma, Larvas de mosca, Moscas adultas, Poneromorfa

## **Abstract**

The most characteristic element of morphology of *Odontomachus* are the jaws of quick closing, adjustments to capture prey efficiently. Although easily found, there are few studies on the predatory behavior of *O. bauri*. The preys used in this experiment were larvae and adults of *H. illucens*. This study compared the frequency of behaviors of predation of *O. bauri* on larvae and adults of *H. illucens* and examined the sequence in which they occur. Two nests of *O. bauri* were collected and the ants were transferred to artificial nests. In the foraging arena, beside the nest, were offered the prey alive. The behaviors were filmed and their frequencies were calculated for building an ethogram and description of behavioral sequence. The calculations were made separately for each type of prey. Registered 81 behavioral acts grouped into 14 categories, and "inspect" the prey was the most common. In predation on adults was higher behavioral variation than on larvae. The behavioral repertory and sequence of predation of *O. bauri* do not differ much from other species of the genus. Workers had a greater interest in preying adult flies, but larvae were not used as food. The quick closing of the jaws was used in mutilation of body parts of the prey, something ignored in previous studies.

Keywords: Ethogram, Adult flies, Fly larvae, Poneromorpha

## Resumen

El elemento más característico de la morfología de Odontomachus son las mandíbulas de cierre rápido, adaptaciones para capturar presas de manera eficiente. Aunque es fácil de encontrar, existen pocos estudios sobre

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Departamento de Biodiversidade, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Centro de Estudos de Insetos Sociais, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil

el comportamiento depredador de O. bauri. Las presas utilizadas en este experimento fueron larvas y adultos de H. illucens. Este trabajo comparó la frecuencia de los comportamientos de depredación de O. bauri sobre larvas y adultos de H. illucens y analizó la secuencia en que ocurren. Se recolectaron dos nidos de O. bauri y las hormigas se trasladaron a nidos artificiales. En la arena de forrajeo, junto al nido, se ofrecían presas vivas. Se filmaron los comportamientos y se calcularon sus frecuencias para crear un etograma y describir la secuencia de comportamiento. Los cálculos se realizaron por separado para cada tipo de presa. Hubo 81 actos de comportamiento agrupados en 14 categorías, siendo "inspeccionar" el más común. En la depredación de adultos, hubo una mayor variación de comportamiento que en las larvas. El repertorio y la secuencia conductual de depredación de O. bauri no difieren mucho de otras especies del género. Los trabajadores estaban más interesados en depredar a los adultos, mientras que las larvas no se usaban como alimento. El cierre rápido de las mandíbulas se utilizaba en la mutilación de partes del cuerpo de las presas, algo ignorado en estudios previos.

Palabras clave: Etograma, Larva de mosca, Mosca adulta, Poneromorfo

## 1. Introdução

Formigas do gênero *Odontomachus*, assim como outros membros do grupo das Poneromorfas (agrupamento das subfamílias Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae) possuem como característica marcante o fato de serem predominantemente predadoras, contando com espécies tanto generalistas quanto especialistas quanto à alimentação, além de possuírem um ferrão funcional (Brown-Jr, 1976; Bolton, 2003; Samung et al. 2022).

Este é um gênero cuja distribuição se estende por toda a região tropical do planeta, principalmente em regiões onde as chuvas são frequentes, embora algumas espécies possam ser encontradas em ambientes semidesérticos (Brown-Jr, 1976; Azevedo Filho et al., 2021). São formigas que tendem a fazer ninhos no solo. Em regiões mais florestadas são frequentemente encontrados próximos a raízes ou galhos caídos, com partes do ninho se estendendo até o interior das raízes. Também é comum nidificarem na serrapilheira e em húmus (Brown-Jr, 1976). *Odontomachus* tende a apresentar ninhos de pequeno porte e forrageamento solitário. Geralmente são tidas como predadoras generalistas, coletando desde artrópodes vivos até insetos recém-mortos, néctar extrafloral (Blüthgen et al., 2003) e exsudato de insetos (Carrol & Janzen, 1973), além de frutos e sementes ricos em proteínas e lipídios (Pizo & Oliveira, 2001; Passos & Oliveira, 2003).

O elemento mais característico da morfologia deste gênero são as mandíbulas, as quais podem ser abertas em um ângulo de 180° e fechadas quase totalmente (Patek et al., 2006). Estas estruturas são consideradas adaptações para a captura de artrópodes pequenos com cutícula pouco espessa (Dejean & Bashingwa, 1985), presença de defesas químicas (Ehmer & Hölldobler, 1995) ou fuga rápida de predadores (De La Mora et al., 2008), embora possa ser utilizada também para defesa (Carlin & Gladstein, 1989). A utilização desta ferramenta, conhecida como *trap-jaw*, na captura de presas foi especialmente observada por Ehmer & Hölldobler (1995) durante a predação sobre cupins.

As formigas utilizavam suas mandíbulas para golpear a presa e deixá-la atordoada. Neste caso, as operárias nunca se utilizavam de ferroadas para paralisar a presa, demonstrando que no caso de insetos de corpo mais leve e macio, como os cupins, o golpe com as mandíbulas pode ser um mecanismo eficiente para anulá-los, principalmente aqueles que apresentam defesas químicas (Brown- Jr, 1976). Essa técnica permite que *O. bauri* explore recursos alimentares em geral indisponíveis para muitas espécies de formigas e evita o uso de ferroadas para paralisar a presa, uma vez que a produção de veneno e seu uso durante a ferroada, pode acarretar um custo metabólico muito alto, além de representar um gasto energético considerável para a operária que realiza a ferroada (De La Mora et al., 2008).

Embora se saiba da eficiência deste mecanismo sobre a predação de presas de corpo mole ou com defesas químicas ainda é necessário estudar se ela se repete em relação a presas que apresentam cutículas de proteção. Um ataque a altas velocidades, como o realizado por essas formigas, pode ser fundamental para aumentar o nível de sucesso na predação, assim como demonstrado por Langley (1994) em mamíferos e Hasegawa & Taniguchi (1996) em répteis.

Odontomachus bauri tem por hábito forragear de maneira individual na superfície do solo (Oliveira & Hölldobler, 1989), sendo aparentemente capaz de aprender quais os melhores locais para coleta de alimento, uma vez que forrageadoras já foram observadas retornando repetidas vezes a locais onde haviam previamente coletado alimento (Ehmer & Hölldobler, 1995). Estudos anteriores demonstraram uma capacidade visual considerável nesta espécie. Este sentido pode ser utilizado tanto para a localização e captura da presa (Carlin &

Gladstein, 1989), quanto para orientação espacial (Oliveira & Hölldobler, 1989).

Embora seja muito comum de ser encontrada, existem poucos estudos a respeito do comportamento predatório de *O. bauri*, principalmente quando se trata da flexibilidade desse comportamento em relação a presas que apresentam diferentes mecanismos de defesa. Por esta razão as presas utilizadas no seguinte experimento foram formas larvais e adultos de *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae), uma espécie utilizada na entomologia forense para estimativas de intervalo pós-morte em corpos em avançado estágio de decomposição (Lord et al., 1994) em diversas partes do mundo, incluindo o Brasil (Pujol-Luz et al., 2008; Duarte et al., 2019).

Estes insetos também são importantes decompositores de matéria vegetal e de fezes de animais, podendo auxiliar no manejo de resíduos de criações de animais domésticos (Newton et al., 2005) e de dejetos humanos em locais onde não há coleta de esgoto (Banks et al., 2014). Além de poder ser utilizado como alimento rico em proteínas e lipídios na criação de animais (Bondari & Sheppard, 1987; Newton et al., 2005). Mesmo sendo indivíduos da mesma espécie, as larvas e adultos de *H. illucens* apresentam morfologia e mecanismos de defesa bastante diferenciados. Enquanto as primeiras se utilizam principalmente da capacidade de debater o corpo vertical e horizontalmente e rolar no substrato a fim de dificultar sua captura, o adulto, tem a capacidade de voo como principal mecanismo de defesa contra a predação por formigas.

Esta espécie de mosca se encontra dentro dos limites de tamanho de presas capturadas por *O. bauri* (Ehmer & Hölldobler, 1995). Suas larvas atingem cerca de 25 mm, enquanto os adultos tem de 13-20 mm (May, 1961). Algumas espécies de formigas poneromorfas já foram observadas coletando *H. illucens* em ambientes urbanos, é o caso de *Pachycondyla striata* (Giannotti & Machado, 1992). Ademais, outras espécies de mosca de interesse forense também já foram observadas sendo predadas por poneromorfas (Gomes et al., 2009). Neste trabalho foi observada e analisada através de um etograma a frequência dos comportamentos relacionados à predação de formigas da espécie *Odontomachus bauri* sobre larvas e adultos da mosca *Hermetia illucens*. Além disso, foi observada qual a sequência preferencial em que esses comportamentos ocorrem.

#### 2. Material e Métodos

#### Coleta dos ninhos

Foram coletados dois ninhos de *O. bauri* em uma área aberta da Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (UNESP) em Rio Claro, SP, sendo o primeiro no mês de março de 2013 e o segundo em maio de 2014. Os ninhos foram localizados a partir de observações prévias, onde foram coletadas também algumas operárias para identificação. Estes exemplares foram preservados em 70% e identificados pelo Dr. Jacques Hupert Charles Delabie, do Centro de Pesquisa do Cacau (CEPEC) do Laboratório de Mirmecologia UESC/CEPLAC, município de Ilhéus, Bahia, por meio de chaves de identificação. Os exemplares coletados foram depositados no mesmo laboratório.

Ambos os ninhos se encontravam adjacentes a troncos cortados, inclusive em um deles podiam ser observadas operárias locomovendo-se entre as cavidades do tronco. Para a coleta foi realizada uma escavação a cerca de 30 cm da base do tronco para provocar a saída das operárias e facilitar sua captura. As operárias foram coletadas junto com larvas e pupas. No primeiro ninho foram coletadas 342 operárias e uma pupa, no segundo foram 250 operárias, 7 pupas e 3 larvas. Porém, os ninhos apresentavam ainda mais operárias já que nem todas foram coletadas.

## Transferência da colônia

Os indivíduos coletados foram transferidos para o laboratório do Biotério do Instituto de Biociências, e abrigados em ninhos artificiais formados por dois blocos de gesso contendo três câmaras circulares cada, unidos por túneis. Os blocos de gesso foram colocados dentro de cubas de vidro posicionadas em cima de placas de Petri contendo água e detergente a fim de evitar a entrada de potenciais predadores. As paredes da cuba foram revestidas com PTFE (politetrafluoretileno), impedindo assim a saída de operárias de seu interior. Os ninhos foram cobertos com papel-celofane vermelho para simular um ambiente escuro. As formigas, como grande parte dos insetos, não tem a capacidade de enxergar o comprimento de luz correspondente à cor vermelha (Briscoe & Chittka, 2001). Dessa maneira as operárias estavam em condições mais semelhantes ao seu habitat. Na arena de forrageamento, ao lado do ninho, foram oferecidas as presas utilizadas no experimento. A temperatura do laboratório foi mantida próxima de 25 °C e a umidade relativa do ar próxima dos 70%. Os ninhos permaneceram sob regime natural de luz sendo que as observações dos comportamentos foram realizadas sempre no período diurno.

## Oferecimento das presas

Foram oferecidas como presas larvas dos últimos instares, com tamanho de  $17.1 \pm 1.1$  mm e adultos vivos com tamanho de  $17.0 \pm 1.5$  mm da mosca *Hermetia illucens*. Estas foram colocadas na arena de forrageamento a um raio de 20 cm da entrada do ninho. A cuba foi coberta com tampa de vidro transparente para que os indivíduos adultos de *H. illucens* não escapassem da arena de forrageamento. Além disso, o PTFE espalhado pelas laterais da cuba impedia que a presa ficasse pousada nelas, o que a deixaria longe do alcance das operárias forrageadoras.

#### Métodos de observação

Foram realizadas 24 observações utilizando a larva como presa e 22 com o adulto, totalizando 89 horas de observação, sempre realizando apenas uma vez por dia. Os comportamentos foram registrados com o uso de uma filmadora e analisados pela visualização das filmagens. O intervalo de análise dos comportamentos foi desde a detecção da presa na arena por parte das operárias até o descarte dos restos de alimento, ou até serem completados 120 minutos de observação. Também, foi observado em qual parte do corpo da presa cada ato comportamental ocorria. No caso das moscas adultas foram consideradas como partes do corpo: cabeça, tórax, abdome, asas, antenas e pernas. No caso das larvas considerou-se a divisão dos segmentos do corpo. A larva de *H. illucens* possui 11 segmentos além da cabeça (Greene, 1956). Os três primeiros segmentos do corpo e mais a cabeça foram denominados "segmentos anteriores", os quatro seguintes são os "segmentos médios" e os quatro últimos, "segmentos posteriores".

## Organização dos dados

A frequência de cada ato comportamental foi contabilizada através da visualização das filmagens realizadas durante a atividade de predação das operárias, tendo como base o total de atos comportamentais realizados individualmente por cada operária. As frequências de transição entre atos comportamentais foram calculadas da mesma forma. Atos comportamentais que possuíam funções semelhantes dentro do contexto de predação foram agrupados em uma mesma categoria comportamental. As frequências relativas de todo o repertório de comportamentos foram calculadas para a montagem de um etograma em forma de tabela e um etograma de setas para representar a sequência em que eles ocorrem.

Para efeito de comparação e pelas diferenças morfológicas nítidas entre larvas e adultos de *H. illucens*, os cálculos de frequência foram feitos de maneira separada para cada tipo de presa. O mesmo ocorreu com relação ao local em que os comportamentos ocorreram. Foi feito um cálculo de frequência para os comportamentos ocorridos na arena de forrageamento e outro para o interior do ninho, partindo da premissa de que o etograma de cada um seria distinto em relação às frequências e aos atos comportamentais realizados.

## Análise estatística

Foi utilizado teste de qui-quadrado para comparar as frequências de cada categoria comportamental entre a predação de larvas e adultos. Para a análise entre locais (arena x interior do ninho) foi utilizado Teste-*t* pareado. Para ambos os testes foi utilizado o programa BioStat 2007.

#### 3. Resultados

Foram registrados 81 atos comportamentais distintos agrupados em 14 categorias. Uma descrição detalhada de cada categoria comportamental observada pode ser vista a seguir.

Inspecionar (INS): Tocar com as antenas ou com o aparato bucal as diversas partes da presa. Quando realizado com as antenas, este movimento de toque pode ser realizado de maneira rápida e repetidas vezes em um curto intervalo de tempo, ou de maneira lenta com um ou poucos toques. Quando feito com as mandíbulas não se notou este padrão de movimentação rápida e repetida. Apesar da diferença, ambas as maneiras de encostar na presa aparentam possuir a função de inspecioná-la antes de realizar os comportamentos subsequentes, uma vez que este foi, de longe, o mais comum comportamento inicial das sequências de predação, apesar de poder ocorrer durante toda a sequência.

Dar "Bote" Sem Sucesso (BOT): Tentativa da operária em morder a presa, acompanhada da fuga desta, voando, caminhando ou dando pequenos saltos. Foi observada apenas na predação de moscas adultas, as quais apresentam movimentação muito mais rápida do que as larvas.

Morder (MOR): Segurar a presa usando as mandíbulas sem movê-la. Pode ser utilizada como preparação para a ferroada ou para o processo de transporte da presa. Este também é o comportamento realizado na captura das presas que ainda estão em condições de tentar escapar do ataque das operárias.

Ferroar (FER): A operária, enquanto morde a presa, curva o seu corpo projetando o gáster com o ferrão na direção da mosca, liberando veneno com o intuito de imobilizá-la.

Virar a Presa (VIR): A operária se aproxima da presa, morde-a e, utilizando as mandíbulas como uma alavanca, gira a presa em 180° com intuito de colocar a face dorsal ou ventral para cima. É possível que este comportamento seja realizado numa tentativa de auxiliar na manipulação, captura ou transporte da presa. Este comportamento foi pouco frequente e, no caso da presa ser um adulto, foi realizado apenas quando este já se encontrava imobilizado.

Bater as mandíbulas (BAT): Fechamento rápido das mandíbulas contra o corpo da presa. Por ser um movimento rápido demais para ser captado pelo tipo de câmera utilizado neste trabalho, considerou-se que este comportamento ocorria quando se ouvia o estalo característico desse movimento, ou quando se observava o efeito de propulsão resultante no corpo da operária fazendo com que ela fosse jogada para trás pelo impacto, fosse por poucos milímetros, sem necessariamente sair do chão; ou por distâncias maiores, chegando a levantar a alguns centímetros do chão da arena de forrageamento.

Além do uso citado por outros trabalhos na captura e atordoamento da presa, neste trabalho observou-se também que se trata de um comportamento fundamental na mutilação de partes da presa adulta não utilizadas como alimento (antenas, asas e pernas). Para isso, a operária realizava repetidas vezes esse movimento, geralmente na porção mais basal dessas partes da mosca, a fim de arrancá-las. Na predação sobre larvas, aparentemente é realizado como um comportamento exploratório do corpo da presa ou de defesa, como colocado por Carlin & Gladstein (1989).

Transporta (TRA): Mover a presa de um local a outro segurando-a pelas mandíbulas. O transporte pode ocorrer com a presa sendo arrastada, erguida acima da cabeça da operária ou colocada entre as pernas desta. O transporte pode ocorrer entre pontos distintos da arena de forrageamento, da arena para o interior do ninho, ou de um local para outro dentro do ninho.

Mutilar (MUT): Arrancar partes da presa. Estas partes podem ser aquelas que serão descartadas, ou então o abdome das moscas adultas para facilitar LAM. Tanto BAT (com mais frequência) quanto PUX (mais raramente) eram comportamentos utilizados no processo de mutilação. Pode-se considerar, portanto, que esta talvez não seja uma categoria comportamental no rigor da palavra, mas uma consequência de um conjunto de comportamentos em sequência. Entretanto, foi contabilizado da mesma forma que as outras categorias, para se averiguar como, quando e com que frequência esse processo ocorre dentro da sequência de predação.

Transportar Partes Mutiladas (TRAM): Similar ao TRA, porém ocorre com as partes do corpo já mutiladas pelas operárias. Ao término das observações era possível notar que estas partes eram levadas ao depósito de lixo do ninho, onde ficavam junto com restos de itens alimentares e de operárias mortas.

Parar Transporte (PTR): Interromper o transporte da presa ou das partes mutiladas permanecendo imóvel, mas mantendo-a entre as mandíbulas. Parece se tratar de um momento de descanso para a operária que está realizando o transporte ou uma reavaliação da direção a ser tomada ou de quais serão os comportamentos subsequentes.

Puxar Sem Mover (PUX): A operária morde a presa e tenta iniciar um movimento para arrastá-la que é possível notar pelo movimento que esta faz com as pernas contra o solo e com a cabeça como se fizesse força para deslocá-la.

"Manipular" (MAN): Erguer a presa segurando-a com as mandíbulas por sobre a cabeça ou colocando-a entre as pernas sem realizar TRA.

"Manipular" Partes Mutiladas (MANM): Similar a MAN, porém com partes do corpo já mutiladas pelas operárias.

Lamber (LAM): A operária se aproxima da presa sempre com as mandíbulas abertas, protrai a glossa e inicia movimentos semelhantes a lambidas contra o corpo da presa ou em seus órgãos internos e hemolinfa caso esta tenha sido mutilada. Este comportamento pode ser visto como o processo de alimentação em si, mas é possível que seja também um último comportamento exploratório antes de se alimentar, já que algumas vezes, pernas, asas e antenas também foram lambidas antes de serem retiradas e transportadas para o depósito de lixo.

Destas categorias apenas sete foram realizadas contra larvas, além de 17 atos comportamentais. Todos estes foram observados na arena de forrageamento enquanto no interior do ninho foram apenas cinco atos, todos pertencentes à categoria INS.

Quando as presas eram moscas adultas todas as categorias foram observadas na arena de forrageamento, enquanto no interior do ninho foram observadas 11 delas. FER e BOT, típicas do início da sequência de predação que ocorre sempre na arena de forrageamento, e VIR, raramente observada independentemente do tipo de presa e do local, não foram registradas no interior do ninho. Além disso, 76 atos comportamentais foram observados na arena de forrageamento perante presas adultas, contra 59 no interior do ninho (Tabela 1).

# Predação de larvas

A categoria comportamental mais observada foi INS (90,93% de todos os comportamentos ocorridos na arena de forrageamento em larvas), inclusive nos comportamentos ocorridos dentro do ninho esta foi a única categoria observada. Por esse motivo interpretamos que não houve necessidade de comparar estatisticamente as diferenças entre a predação de larvas na arena em relação ao interior do ninho. BAT e MOR foram, em seguida, as categorias mais comuns (7,22% e 1,30% respectivamente, na arena de forrageamento). A ausência de certos comportamentos como LAM e MUT demonstra que não ocorreu predação de larvas de *H. illucens* (Tabela 1).

A sequência de comportamentos ocorridos apresenta um padrão bastante simplificado (Figura 1). Em 99,9% dos casos a sequência se inicia com INS, geralmente feito com toques antenais. A sequência pode se encerrar somente com esse comportamento ou ser seguida por MOR e BAT. Quando a presa é mordida ela é arrastada até o ninho ou até outro local da própria arena, nesse último caso a sequência terminava com a presa sendo abandonada. No caso de serem levadas até o ninho as operárias sempre entravam nele caminhando para trás, puxando a presa. Uma vez dentro do ninho a larva era inspecionada e abandonada pelas operárias. Depois do período de 120 minutos de experimento era possível observar que muitas vezes a larva permanecia dentro do ninho parecendo não causar preocupação alguma as operárias. Outras vezes ela era transportada para fora do ninho. Essas larvas eram sempre retiradas da cuba de vidro antes de realizar a próxima observação a fim de não causar nenhuma influência no comportamento das formigas.

# Predação de adultos

A predação de moscas adultas foi mais abrangente e complexa em comparação com a de larvas. Embora o comportamento mais frequente ainda tenha sido INS, este foi menos frequente que no uso de larvas como presa (74,88% do total de comportamentos realizados na predação de adultos na arena de forrageamento e 71,74% no interior do ninho). As categorias mais comuns em seguida foram BAT e LAM (7,75% e 6,50% respectivamente, na arena de forrageamento, e 5,81 e 18,93% no interior do ninho) (Tabela 1). As categorias MOR, TRA, PTR e PUX também foram significativamente mais frequentes na arena de forrageamento em comparação com os ataques sobre larvas (Tabela 2). Sem falar que BOT, FER, MUT, TRAM, MAN, MANM e LAM foram categorias vistas exclusivamente no ataque sobre moscas adultas, demonstrando uma maior dificuldade, mas também maior motivação e agressividade por parte das operárias em capturar este tipo de presa. Dessa forma admite-se concluir que elas realmente são utilizadas como alimento pelas formigas.

Quando comparamos apenas o local onde ocorreram os comportamentos em presas adultas é interessante notar a já esperada ausência de FER e BOT no interior do ninho, categorias essencialmente utilizadas, na tentativa de captura e imobilização da presa. Isso nos permite afirmar que, mesmo na ausência de imaturos, ovos, pupas ou indivíduos reprodutores, o transporte da presa adulta ao ninho só se dá quando esta já tem não tem mais possibilidade de lutar ou escapar a fim de garantir a integridade da colônia. A maioria dos comportamentos realizados em ambos os locais não diferiram significativamente em relação à frequência. Apenas INS, MOR e TRA foram mais comuns na arena de forrageamento do que no interior do ninho. Por outro lado, LAM foi mais comum dentro do ninho. Isso mostra que a alimentação em si tende a ocorrer no interior do ninho permitindo as operárias que ali se encontram a acessar o alimento ao mesmo tempo que as forrageadoras (Tabela 3).

A sequência de predação sobre moscas adultas também é mais complexa e repleta de diferentes possibilidades (Figura 2). Ela pode ser sintetizada da seguinte forma: a mosca, após ser detectada, é inspecionada com antenas e, mais raramente, com as mandíbulas. Em geral essa primeira inspeção acaba provocando a fuga da presa que vem a ser capturada mais adiante. A captura acontece com um movimento repentino de mordida. É possível que este movimento seja acompanhado de outros bastante particulares desse momento de captura da presa, entretanto não foi possível captá-los com o tipo de câmera utilizada devido a alta velocidade em que eles ocorrem. Assim que é capturada, quase instantaneamente a mosca é ferroada, na maioria das vezes no tórax (que é a sua região motora), uma ou mais vezes.

Logo após, a formiga permanece segurando a mosca entre as mandíbulas até que ela fique imobilizada. Até esse momento, é mais comum que apenas uma operária esteja atacando a presa ou algumas vezes pequenos grupos de duas ou três simultaneamente. Assim que a presa para de se mover, devido ao efeito do veneno, a(s) operária(s) que mordia(m) a presa a solta(m) e se afasta(m). A sequência é retomada em seguida com uma nova inspeção, desta vez com a mosca já imobilizada, ali mesmo algumas operárias podem começam a lamber a vítima para alimentar-se, enquanto outras operárias começam o processo de mutilação das asas, antenas e pernas. Estas partes serão transportadas pela operária, que as carrega erguendo-as sobre a cabeça, até o depósito de lixo do ninho, posicionado nos cantos da cuba de vidro que estão mais distantes do ninho. Embora seja menos comum, é possível que, em vez de ser mutilada e lambida a presa seja arrastada diretamente para o ninho. Vale ressaltar que em qualquer passo dessa sequência pode ocorrer interrupção e abandono da presa por alguns minutos, sendo retomada, em geral, com a inspeção da presa.

A entrada no ninho transportando a mosca pode ser feita com a operária caminhando para frente ou para trás, na mesma proporção. Uma vez ali dentro, a presa é transportada, sendo arrastada também, para uma das câmaras. Ali ela é solta pela operária e a sequência é retomada com a chegada das companheiras de ninho que já estavam ali dentro. Estas inspecionam a presa antenando-a e utilizando as mandíbulas. No caso de a presa não ter sido mutilada na arena de forrageamento, isto será feito neste momento. Durante a tentativa de mutilação da presa ela é inspecionada novamente, seguidas vezes, com antenas e mandíbulas, ao mesmo tempo algumas operárias começam a lambê-la e mordê-la. A finalidade da mordida nesse momento não está clara. Pode ser uma tentativa de algumas operárias transportarem a presa para um outro local do ninho, que logo é interrompido pela grande quantidade de formigas que há ao redor da operária e da presa nesse momento, podendo chegar a 15 operárias realizando algum destes comportamentos simultaneamente. Aqui também as partes mutiladas são erguidas e transportadas para o depósito de lixo na parte externa do ninho.

Em duas observações (9,1% dos casos) a mosca chegou a ser detectada no início da observação, o que foi possível notar pelo intenso movimento de antenas das operárias que se aproximavam da presa, mas sequer foi inspecionada, sendo ignorada pelas formigas que forrageavam.

**Tabela 1.** Etograma completo da predação de *O. bauri* sobre larvas e adultos de *H. illucens*, com as frequências relativas de cada ato e categoria comportamental.

		Tipo o	de presa	
	Lar	vas	Adu	ltos
Categorias e atos comportamentais	Arena de forrageament o	Interior do ninho	Arena de forrageament o	Interior do ninho
INSPECIONAR	0,9093	1,0000	0,7488	0,7174
- a cabeça (segmentos anteriores) com as antenas	0,2426	0,3548	0,1344	0,1026
- o tórax (segmentos médios) com as antenas	0,2924	0,2258	0,1498	0,1386
- o abdome (segmentos posteriores) com as antenas	0,3317	0,2903	0,1361	0,1326
- as asas com as antenas	-	-	0,0389	0,0186
- as pernas com as antenas	-	-	0,0050	0,0014
- as antenas com as antenas	-	-	0,0012	0,0009
- a cabeça (segmentos anteriores) com o aparato bucal	0,0201	0,0968	0,0757	0,0884
- o tórax (segmentos médios) com o aparato bucal	0,0091	0,0323	0,0996	0,1282

- o abdome (segmentos posteriores) com o aparato bucal	0,0134	-	0,0661	0,0830
- as asas com o aparato bucal	-	-	0,0189	0,0144
- as pernas com o aparato bucal	-	-	0,0179	0,0067
- as antenas com o aparato bucal	-	-	0,0022	0,0019
DAR "BOTE" SEM SUCESSO	-	-	0,0050	-
- na cabeça (segmentos anteriores)	-	-	0,0007	-
- no tórax (segmentos médios)	-	-	0,0010	-
- no abdome (segmentos posteriores)	-	-	0,0010	-
- nas asas	-	-	0,0021	-
- nas pernas	-	-	0,0002	-
MORDER	0,0130	-	0,0586	0,0211
- a cabeça (segmentos anteriores)	0,0073	-	0,0094	0,0056
- o tórax (segmentos médios)	0,0015	-	0,0135	0,0058
- o abdome (segmentos posteriores)	0,0042	-	0,0121	0,0041
- as asas	-	-	0,0102	0,0029
- as pernas	-	-	0,0118	0,0021
- as antenas	-	-	0,0016	0,0006
FERROAR	-	-	0,0067	-
- a cabeça (segmentos anteriores)	-	-	0,0010	-
- o tórax (segmentos médios)	-	-	0,0030	-
- o abdome (segmentos posteriores)	-	-	0,0022	-
- as asas	-	-	0,0005	-
VIRAR A PRESA	0,0005	-	0,0005	-
BATER AS MANDÍBULAS	0,0722	-	0,0775	0,0581
- na cabeça (segmentos anteriores)	0,0267	-	0,0220	0,0167
- no tórax (segmentos médios)	0,0176	-	0,0182	0,0195
- no abdome (segmentos posteriores)	0,0279	-	0,0069	0,0099
- nas asas	-	-	0,0123	0,0058
- nas pernas	-	-	0,0165	0,0050
- nas antenas	-	-	0,0016	0,0012
TRANSPORTAR	0,0033	-	0,0186	0,0062

- arrastando-a pela cabeça (segmentos anteriores)	0,0020	-	0,0035	0,0011
- arrastando-a pelo tórax (segmentos anteriores)	-	-	0,0035	0,0018
- arrastando-a pelo abdome (segmentos posteriores)	0,0013	-	0,0014	0,0009
- arrastando-a pelas asas	-	-	0,0024	0,0004
- arrastando-a pelas pernas	-	-	0,0033	0,0006
- arrastando-a pelas antenas	-	-	0,0007	0,0001
- erguendo-a pela cabeça (segmentos anteriores)	-	-	0,0002	-
- erguendo-a pelo tórax (segmentos médios)	-	-	0,0003	0,0004
- erguendo-a pelo abdome (segmentos posteriores)	-	-	0,0014	0,0004
- erguendo-a pelas asas	-	-	0,0003	-
- erguendo-a pelas antenas	-	-	0,0002	-
- entre as pernas segurando-a pela cabeça (segmentos anteriores)	-	-	-	0,0001
- entre as pernas segurando-a pelo tórax (segmentos médios)	-	-	0,0009	-
- entre as pernas segurando-a pelo abdome (segmentos posteriores)	-	-	0,0005	0,0003
- entre as pernas segurando-a pelas antenas	-	-	-	0,0001
MUTILAR	-	-	0,0031	0,0014
- o abdome (segmentos posteriores)	-	-	0,0002	0,0001
- as asas	-	-	0,0012	0,0010
- as pernas	-	-	0,0014	0,0002
- as antenas	-	-	0,0003	0,0001
TRANSPORTAR PARTES MUTILADAS	-	-	0,0021	0,0009
- o abdome (segmentos posteriores) o arrastando	-	-	0,0002	-
- as asas arrastando-as	-	-	0,0002	0,0001
- as antenas arrastando-as	-	-	0,0002	-
- o abdome (segmentos posteriores) o erguendo	-	-	0,0002	-
- as asas erguendo-as	-	-	0,0002	0,0003
- as pernas erguendo-as	-	-	0,0009	0,0003
- as asas entre as pernas	-	-	0,0002	0,0002
PARAR TRANSPORTE	0,0005	-	0,0075	0,0019

Brazilian Journal of Science, 1(8), 7-23, 2022. ISSN: 2764-3417

DUVAD CEM MOVED	0.0013		0.0000	0.0026
PUXAR SEM MOVER	0,0012	-	0,0080	0,0026
- a cabeça (segmentos anteriores)	-	-	0,0017	0,0004
- o tórax (segmentos médios)	0,0010	-	0,0016	0,0004
- o abdome (segmentos posteriores)	-	-	0,0017	0,0006
- as asas	-	-	0,0014	0,0007
- as pernas	-	-	0,0014	0,0005
- as antenas	-	-	0,0002	-
"MANIPULAR"	-	-	0,0014	0,0002
- pelo tórax (segmentos médios) erguendo-a	-	-	0,0002	0,0001
- pelo abdome (segmentos posteriores) erguendo-a	-	-	0,0005	-
- pelo tórax (segmentos médios) colocando-a entre as pernas	-	-	0,0003	-
- pelo abdome (segmentos posteriores) colocando-a entre as pernas	-	-	0,0003	-
- pelas pernas colocando-a entre as pernas	-	-	-	0,0001
"MANIPULAR" PARTES MUTILADAS	-	-	0,0012	0,0007
- o abdome (segmentos posteriores) o erguendo	-	-	0,0002	-
- as asas erguendo-as	-	-	0,0002	0,0004
- as pernas erguendo-as	-	-	0,0009	0,0001
- as asas colocando-as entre as pernas	-	-	-	0,0002
LAMBER	-	-	0,0650	0,1893
- a cabeça (segmentos anteriores)	-	-	0,0205	0,0699
- o tórax (segmentos médios)	-	-	0,0316	0,0849
- o abdome (segmentos posteriores)	-	-	0,0121	0,0333
- as asas	-	-	0,0003	0,0004
- as pernas	-	-	0,0005	0,0006
- as antenas	-	-	-	0,0002
TOTAL	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000

Fonte: Moleiro et al. (2022).

**Tabela 2.** Categorias comportamentais comuns à predação de larvas e adultos de *Hermetia illucens*, na arena de forrageamento.

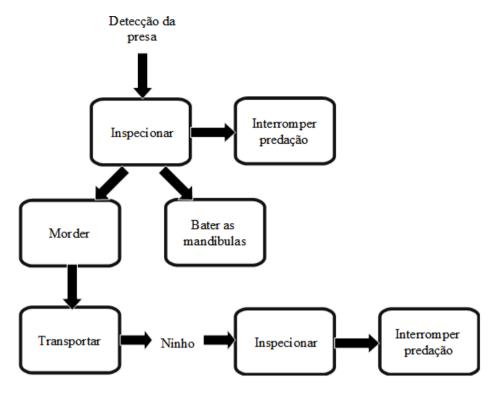
	Arena de forrageamento			
Categorias comportamentais	Larvas	Adultos		
Inspecionar*	0,9093	0,7448		
Morder*	0,0130	0,0586		
Virar a presa	0,0005	0,0005		
Bater as mandíbulas	0,0722	0,0775		
Transportar*	0,0033	0,0186		
Parar transporte*	0,0005	0,0075		
Puxar sem mover*	0,0012	0,0080		

<sup>\* =</sup> categorias comportamentais que apresentaram frequências com diferença significativa em relação ao tipo de presa (p<0,05), segundo teste de qui-quadrado. Fonte: Moleiro et al., (2022).

**Tabela 3.** Categorias comportamentais que ocorreram tanto na arena de forrageamento quanto no interior do ninho, na predação sobre adultos de *Hermetia illucens*.

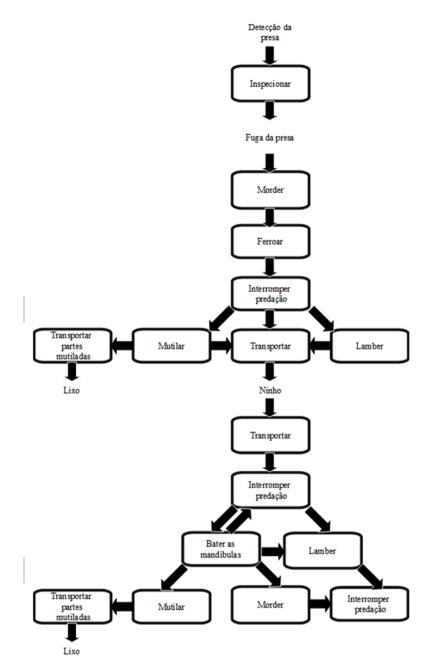
	Adultos		
Categorias comportamentais	Arena de forrageamento	Interior do ninho	
Inspecionar*	0,7448	0,7174	
Morder*	0,0586	0,0211	
Bater as mandíbulas	0,0775	0,0581	
Transportar*	0,0186	0,0062	
Mutilar	0,0031	0,0014	
Transportar partes mutiladas	0,0021	0,0009	
Parar transporte	0,0075	0,0019	
Puxar sem mover	0,0080	0,0026	
"Manipular"	0,0014	0,0002	
Lamber*	0,0650	0,1893	
"Manipular" partes mutiladas	0,0012	0,0007	

<sup>\* =</sup> categorias comportamentais que apresentaram frequências com diferença significativa em relação ao local onde ocorreram (p<0,05), segundo teste-*t* pareado. Fonte: Moleiro et al. (2022).



**Figura 1.** Etograma de setas indicando a sequência mais comum no comportamento de predação de larvas de *Hermetia illucens*.

Fonte: Moleiro et al., (2022).



**Figura 2.** Etograma de setas indicando a sequência mais comum no comportamento de predação de adultos de *Hermetia illucens*.

Fonte: Moleiro et al., (2022).

# 4. Discussão

Foram observadas diferenças consideráveis, tanto em relação a frequência quanto a composição do repertório comportamental, entre a predação de adultos e larvas de *H. illucens*. Na primeira fica evidente a maior variação de comportamento, fugindo do padrão de meramente inspecionar a presa como foi observado contra as larvas. Ainda na predação sobre moscas adultas há algumas notáveis mudanças de comportamento quando esta já se encontra no interior do ninho, como o considerável aumento no ato de lamber a presa para alimentar-se e a diminuição de INS, MOR e TRA, o primeiro por se tratar de um comportamento exploratório usado principalmente no começo da sequência de predação como um primeiro contato da operária ou para averiguar o estado da presa. MOR e TRA, por sua vez não seriam necessários no interior do ninho, primeiro pelo fato da presa já estar imóvel, portanto, não precisa ser agarrada com as mandíbulas; segundo pelo ninho ser pequeno e

todas as operárias poderem facilmente acessar a presa não havendo necessidade de transportá-la até outras câmaras do ninho. Em geral, TRA só ocorre no interior do ninho quando a operária está vindo da arena de forrageamento carregando a presa e entra no ninho ainda transportando-a. Locher et al. () também observaram que as operárias de *Ectatomma brunneum* carregam a presa morta para dentro do ninho e a deixam para que as larvas e adultos se alimentem dela, sem a transportarem de um lugar para outro.

O motivo que levou *O. bauri* a rejeitar as larvas de *H. illucens* como presa ainda deve ser melhor investigado. Esperava-se que por se encaixar nos limites de capacidade de transporte desta espécie e possuir características morfológicas e mecanismos de defesa que, aparentemente, não dificultariam a captura dela pelas operárias, ela fosse ser utilizada como alimento. Fato é que as larvas oferecidas como presas foram criadas e armazenadas enterradas em substrato à base de laranja em decomposição dentro de um recipiente tampado. Este substrato pode ter tornado o odor ou sabor das larvas pouco atrativas para as formigas. Waller (1982) concluiu que as características físicas do alimento, tais como a forma, a mobilidade, os sons emitidos pela presa, e também sua cor, resitência da cutícula, palatividade e odor podem ser importantes na escolha do alimento. Os adultos, por sua vez, ao emergirem das pupas permaneciam voando acima do substrato sempre juntos a tampa do recipiente, o que poderia deixá-los livres da impregnação desse odor. Operárias de *Ectatomma opaciventre* se comportaram de maneira similar quando expostas a essas mesmas larvas (observação pessoal) reforçando a hipótese de que a ausência de predação sobre elas se deve a algum fator inerente a presa. Albino et al. (2008) verificaram em *E. brunneum* que as operárias podem rejeitar presas de acordo com seu tamanho, sendo que larvas grandes de *Tenebrio molitor* foram rejeitadas mais frequentemente do que as larvas pequenas e médias.

Em alguns momentos a larva pode ter sido encarada como uma possível ameaça ao ninho, o que explicaria o uso de BAT contra elas, talvez uma tentativa de se defender de um possível ataque, embora não possa ser descartado que este comportamento possa servir também como um mecanismo de exploração e inspeção das características do invasor. Já a ocorrência de TRA no repertório comportamental contra larvas é de mais difícil compreensão. Talvez se trate de uma discrepância entre a avaliação individual realizada pela operária que a transportou para o ninho em relação a avaliação coletiva das companheiras de ninho, ou seja, enquanto a primeira pode ter caracterizado a larva como um alimento em potencial o mesmo não se pode dizer do restante das operárias.

Tanto a detecção da presa quanto a imobilização das moscas se deu quase sempre de maneira individual. Geralmente, apenas quando a presa já havia sido ferroada é que outras operárias se aproximavam dela para realizar outros comportamentos. Contudo, não é possível precisar o que foi capaz de atrair as operárias até o local onde se encontravam as presas, se os movimentos e sons provocados pela luta entre formiga e mosca, a possível liberação de feromônios por parte das operárias (Oliveira & Hölldobler, 1989), ou até mesmo odores liberados pela própria presa.

De modo geral tanto o repertório quanto a sequência comportamental de *O. bauri*, apesar de bastante diversos, não diferem radicalmente do que foi constatado na predação realizada por outras espécies de *Odontomachus* contra certos tipos de presa. Por exemplo, *O. opaciventris* predando *T. molitor* e moscas Tephritidae (De La Mora et al., 2008) e *O. troglodytes* predando *T. molitor* (Dejéan & Bashingwa, 1985). É semelhante também ao encontrado em outras formigas poneromorfas como *Plectroctena minor* predando *T. molitor* (Schatz et al., 2001), *Ectatomma bruneum* e *E. opaciventre* predando moscas Calliphoridae (Gomes et al., 2009; Tofolo & Giannotti, 2009).

Assim como nos trabalhos citados acima, aqui também se observou FER como parte constante do repertório comportamental de *O. bauri* durante a predação, não apenas por se tratar de uma presa grande, maior do que a própria formiga (operárias de *O. bauri* atingem cerca de 9 mm de comprimento), mas também pelo fato dos adultos de *H. illucens* apresentarem considerável capacidade de fuga. Isso permite compreender melhor que nestas situações o uso dessa ferramenta para paralisar a presa é imprescindível e compensaria o gasto energético envolvido na captura e produção de veneno. Entretanto, é raro ver operárias dessa espécie coletando presas deste tamanho em ambiente natural, ainda mais estando vivas. Sabe-se que elas têm preferência por presas menores, como cupins (Ehmer & Hölldobler, 1995), mas não pode ser descartada a possibilidade desse tipo de presa ser capturada em ambientes onde sua densidade seja alta como em carcaças de animais ou resíduos orgânicos. Isso pode tornar *O. bauri* e trabalhos como esse, relevantes para a entomologia forense nos estudos de sucessão e exclusão de espécies que ocupam carcaças (Lindgrem et al., 2011).

Algumas variações nos comportamentos encontrados neste e outros trabalhos que objetivaram compreender como se dá o processo de captura e alimentação deste grupo de formigas, podem ser fruto dos diferentes níveis de detalhamento, enfoque dos trabalhos ou maneira como os comportamentos foram agrupados ou separados pelos autores. Entretanto, algumas nuances podem ser ressaltadas sobre este trabalho, como as diferenças entre os comportamentos realizados no interior e na parte externa do ninho, o comportamento das operárias perante as

larvas de *H. illucens*, praticamente resumindo-se apenas a inspeção, e o uso das mandíbulas de fechamento rápido não apenas como um intuito de subjugar a presa, mas como uma ferramenta que auxilia na retirada de partes da presa não utilizadas na alimentação das formigas. Esta função para as *trap-jaws* vinha sendo ignorada pelos trabalhos que investigam o uso desse mecanismo em *Odontomachus* e em outros grupos de formigas com esse tipo de mandíbula.

Analisando a bibliografia existente, percebe-se que o repertório comportamental de predação de *Odontomachus* se mostra bastante diverso em relação às estratégias utilizadas, variando principalmente de acordo com tamanho, mecanismos de defesa da presa, risco e dificuldades envolvidas na captura da presa. Adaptações que contribuem para que este grupo ocupe uma grande variedade de ecossistemas e habitats, e amplie sua capacidade de monopolizar e coletar itens alimentares.

#### 5. Conclusões

Operárias de *O. bauri* utilizaram adultos de *H. illucens*, enquanto as larvas foram rejeitadas como alimento. Como se trata de uma mosca maior que a formiga, ela obrigatoriamente precisa ferroar a presa para imobilizá-la e transporta-la para o ninho, onde será mutilada e devorada pelas larvas e pelos adultos. Como *H. illucens* é uma mosca que se alimenta de carcaças de animais e resíduos orgânicos, esses dados podem ser relevantes em estudos de entomologia forense.

#### 6. Agradecimentos

Ao Programa Institucional de Bolsas de Iniciação Científica, Reitoria pelo Financiamento, a João Paulo Reato Nascimento pelo auxílio na coleta dos ninhos e Daniela da Costa Matsuda, Mateus Aparecido Clemente, Marcos Rogério Simões, Gabriela de Almeida Locher, Adolfo da Silva Melo e Camila Reis pelos cuidados com as formigas quando foi necessário e pelas dicas e auxílios.

#### 7. Referências

- Albino, E., Tofolo, V. C. & Nomura, E. 2008. Influence of Prey Size on the Predatory Behavior of *Ectatomma brunneum* (Hymenoptera: Formicidae) Under Laboratory Conditions. *Sociobiology*, 52(1), 55-66.
- Azevedo-Filho, P. A., Vasconcelos, F. R., Santos, R. C. G. & Morais, S. M. 2021. Cuticular hidrocarbons from ants (Hymenoptera: Formicidae) *Odontomachus bauri* (Emery) from the tropical forest of Maranguape, Ceará, Brazil. *Research, Society and Development*, 10(8). https://dx.doi.org/10.33448/rsd-v10i8.17119.
- Banks, I. J., Gibson, W. T. & Cameron, M. M. (2014). Growth rates of black soldier fly larvae fed on fresh human faeces and their implication for improving sanitation. *Tropical Medicine & International Health*, 19(1), 14-22.
- Blüthgen, N., Gebauer, G. & Fiedler, K. (2003). Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community. *Oecologia*, 137(3), 426-435. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1347-8.
- Bolton, B. (2003). Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute*, 71, 1–370.
- Bondari, K. & Sheppard, D. C. (1987) Soldier fly, *Hermetia illucens* L., larvae as feed for channel catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque), and blue tilapia, *Oreochromis aureus* (Steindachner). *Aquaculture Research*, 18(3), 209-220. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1987.tb00141.x.
- Bradley, G. H. (1930). Hermetia illucens L. A Pest in sanitary Privies in Louisiana. Journal of Economic Entomology, 23, 1012-1013.
- Briscoe, A. D. & Chittka, L. (2001). The evolution of color vision in insects. *Annual Review of Entomology*, 46(1), 471-510. DOI: 10.1146/annurev.ento.46.1.471.
- Brown-Jr, W. L. (1976). Contributions toward a reclassification of the Formicidae. Part VI. Ponerinae, Tribe Ponerini, subtribe Odontomachiti. Section A. Introduction, subtribal characters, genus Odontomachus. *Studia Entomologica*, 19, 67–171.
- Carlin, N. F. & Gladstein, D. S. (2009). The "bouncer" defense of *Odontomachus ruginodis* and other odontomachine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, 96, 1-20. DOI: 10.1155/1989/96595 Corpus ID:

- 143165148.
- Couzin, I. D. (2009). Collective cognition in animal groups. *Trends in Cognitive Sciences*, 13(1), 36-43. DOI: 10.1016/j.tics.2008.10.002
- Dejean, A. & Bashingwa, E. P. (1985). La predation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae, Ponerinae). *Insect Sociaux*, 31, 23-42. DOI: 10.1007/BF02233224.
- Delabie, J. H. C., Feitosa, R. M., Serrão, J. E., Mariano, C. S. F. & Majer, J. D. (2015). As formigas Poneromorfas do Brasil Introdução. In: As formigas Poneromorfas do Brasil. Delabie, J. H. C., Feitosa, R. M., Serrão, J. E., Mariano, C. S. F. & Majer, J. D. Ilhéus, BA: Editus, 2015. 477p. ISBN: 978-85-7455-398-6.
- De La Mora, A., Pérez-Lachaud, G. & Lachaud; J. P. (2008). Mandible strike: The lethal weapon of *Odontomachus opaciventris* against small prey. *Behavioural Processes*, 78(1), 64–75. https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.01.011.
- Duarte, B. F., Micheluttiab, K. B., Antonialli-Junior, W. F. & Cardoso, C. A. L. 2019. Effect of temperature on survival and cuticular composition of three different ant species. Journal of Thermal Biology, 80, 178-189.
- Ehmer, B. & Hölldobler, B. (1995). Foraging behavior of *Odontomachus bauri* on Barro Colorado Island, Panama. *Psyche*, 102, 215-224. https://doi.org/10.1155/1995/27197.
- Giannotti, E. & Machado, V. L. L. (1992). Notes on the foraging of two species of ponerinae ants: food resources and daily hunting activities (Hymenoptera, Formicidae). *Bioikos*, 6(1), 7-17.
- Gomes, L., Desuó, I. C., Gomes, G., Giannotti, E. (2009). Behavior of *Ectatomma brunneum* (Formicidae: Ectatomminae) Preying on Dipterans in Field Conditions. *Sociobiology*, 53(3), 913-926.
- Greene, C. T. (1956). Dipterous larvae parasitic on animals and man and some dipterous larvae causing myiasis in man. *Transactions of the American Entomological Society*, 17-34.
- Hasegawa, M. & Taniguchi, Y. (1996). Behavioral Discrimination of Prey with Various Defense Mechanisms by the Lizard *Eumeces okadae*. *Journal of Ethology*, 14, 89-97. DOI: 10.1007/BF02348866.
- Langley, W. M. (1994). Comparison of predatory behaviors of deer mice (Peromyscus maniculatus) and grasshopper mice (Onychomys leucogaster). *Journal of Comparative Psychology*, 108, 394–400. https://doi.org/10.1037/0735-7036.108.4.394.
- Lindgren, N. K., Bucheli, S. R., Archambeault, A. D. & Bytheway, J. A. (2011). Exclusion of forensically important flies due to burying by the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) in southeast Texas. *Forensic Science International*, 204, 1-3, E1-E3. DOI: 10.1016/j.forsciint.2010.05.016.
- Locher, G. A., Giannotti, E. & Tofolo, V. C. (2009). Brood Care Behavior in *Ectatomma brunneum* (Hymenoptera)
- Formicidae, Ectatomminae) Under Laboratory Conditions. Sociobiology, 54(2), 573-587.
- Lord, W. D., Lee Goff, M., Adkins, T. R. & Haskell, N. H. (1994). The black soldier fly *Hermetia illucens* (Diptera: Stratiomyidae) as a potential measure of human post- mortem interval: observations and case histories. *Journal of Forensic Sciences*, 39(1), 215-222. DOI: 10.1520/JFS13587J.
- May, B. M. (1961) The occurrence in New Zealand and the life-history of the soldier fly *Hermetia illucens* (L.) (Diptera: Stratiomyidae). *New Zealand Journal of Science*, 4, 55-65.
- Newton, G. L., Sheppard, D. C., Watson, D. W., Burtle, G. J., Dove, C. R., Tomberlin, J. K. & Thelen, E. E. (2005). The black soldier fly, Hermetia illucens, as a manure management/resource recovery tool. In: SYMPOSIUM ON THE STATE OF THE SCIENCE OF ANIMAL MANURE AND WASTE MANAGEMENT, 2005. Proceedings... San Antonio: National Center for Manure and Animal Waste Management. http://tinyurl.com/klzomvn.
- Oliveira, P. S. & Hölldobler, B. (1989). Orientation and communication in the neotropical ant Odontomachus bauri Emery (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). *Ethology*, 83(2), 154–166. https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1439-0310.1989.tb00525.x.
- Passos; L. & Oliveira, P. S. (2003). Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19, 261-270. DOI:10.1017/S0266467403003298.
- Patek, S. N., Baio, J. E., Fisher, B. L. & Suares, A. V. (2006). Multifunctionality and mechanical origins: ballistic jaw propulsion in trap-jaw ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 12787-12792. DOI:

- 10.1073/pnas.0604290103.
- Pizo, M. A. & Oliveira, P. S. (2001). Size and lipid content of nonmyrmecochorous diaspores: effects on the interaction with litter-foraging ants in the Atlantic rain forest of Brazil. *Plant Ecology*, 157(1), 37-52. DOI:10.1023/A:1013735305100
- Pujol-Luz, J. R., Francez, P. A. C., Ururahy-Rodrigues, A. & Constantino R. (2008). The black soldier-fly, Hermetia illucens (Diptera, Stratiomyidae), used to estimate the postmortem interval in a case in Amapá state, Brazil. *Journal of Forensic Sciences*, 53(2), 476–478. https://doi.org/10.1111/j.1556-4029.2008.00659.x.
- Samung, Y., Chaiphongpachara, T., Ruangsittichai, J., Sriwichai, P., Phayakkaphon, A., Jaitrong, W., Dujardin, J.P. & Sumruayphol, S. 2022. Species Discrimination of Three *Odontomachus* (Formicidae: Ponerinae) Species in Thailand Using Outline Morphometrics. *Insects*, 13(3), 287. Doi: 10.3390/insects13030287.
- Schatz, B., Suzzoni, J. P., Corbara, B. & Dejean, A. (2001). Selection and capture of prey in the African ponerine ant *Plectroctena minor* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Oecologica*, 22(1), 55-60.
- Tofolo, V. C. & Giannotti, E. (2009) Comportamento predatório de Ectatomma opaciventre (Hymenoptera: Formicidae) sobre a mosca varejeira Chrysomya albiceps (Diptera: Calliphoridae). In: SIMPÓSIO DE MIRMECOLOGIA, 19, 2009. Anais... Ouro Preto: Universidade Federal de Ouro Preto.
- Waller, D. A. 1982. Leaf-cutting ants and live oaks: the role of leaf toughness in seasonal and intraspecific host choice. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 32, 146-152.

## **Copyrights**

Copyright for this article is retained by the author(s), with first publication rights granted to the journal.

This is an open-access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution license (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).