



**Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Zoologia**

**MIRMECOFAUNA ASSOCIADA A CARCAÇAS DE PORCOS (*SUS SCROFA*
LINNAEUS, 1758) EM DUAS ÁREAS DE CERRADO NO DISTRITO FEDERAL**

Alexandre Ariel da Fonseca de Souza

Orientador: Prof. Dr. José Roberto Pujol Luz

Brasília – DF

Março de 2020



**Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Zoologia**

**MIRMECOFAUNA ASSOCIADA A CARCAÇAS DE PORCOS (*SUS SCROFA*
LINNAEUS, 1758) EM DUAS ÁREAS DE CERRADO NO DISTRITO FEDERAL**

Alexandre Ariel da Fonseca de Souza

Orientador: Prof. Dr. José Roberto Pujol Luz

Dissertação de Mestrado apresentada ao
programa de Pós-Graduação em Zoologia da
Universidade de Brasília, como requisito para
a obtenção de título de Mestre em Zoologia.

Brasília – DF

Março de 2020

Agradecimentos

Agradeço à minha família, especialmente minha mãe Luciana e avô Ariel, pelo carinho e por todo o apoio ao longo de todos os anos em que estou na UnB. Sem vocês a aspiração de me tornar biólogo e concluir um mestrado seria ainda mais dificultosa.

Ao meu orientador, Prof. Dr. José Roberto Pujol Luz, muito obrigado por todos os ensinamentos, conversas, por me receber de portas abertas no laboratório e me encorajar a estudar formigas, grupo pelo qual adquiri enorme apreço.

A todos os amigos do Laboratório de Diversidade de Insetos do Cerrado e do Departamento de Zoologia, obrigado pela companhia durante as longas horas no laboratório, os almoços, conversas, sugestões e ajuda em campo. Bárbara Ramos, Bruno Padilha, Isabela Motta, Lara Piau, Marina Longaray, Giovanna Morgado, Louise Flôres, Luíz Lira, Karine Brenda e Aída Giozza vocês foram determinantes nessa fase da minha vida. Agradecimentos especiais ao Joshua Cavalcanti e Ana Paula Roniak pelo auxílio na triagem do material coletado neste projeto.

A todos meus amigos que não estão mais na UnB, muito obrigado pelo afeto e compressão nos períodos em que estive mais ausente. À minha grande amiga Letícia Turra, que sempre me apoiou em perseguir meus interesses e prosseguir nos estudos em formigas que iniciamos juntos, muitíssimo obrigado. Sua ajuda também foi crucial pelas conversas acerca do planejamento de diversas questões referentes ao projeto e pelo grande apoio em campo, mesmo após a conclusão de sua graduação.

Ao Prof. Dr. Rodrigo dos Santos Machado Feitosa e a todos os amigos que conheci no curso de sistemática e biologia de formigas e no simpósio de mirmecologia, obrigado pelos ótimos momentos e pela troca de conhecimentos que, sem dúvida alguma, contribuíram em muito à minha formação.

À administração da Fazenda Miunça pela generosa doação de todas as carcaças utilizadas neste trabalho, obrigado.

À Emely Siqueira, do Laboratório de Morfologia e Ecologia Funcional de Formigas (Museu Paraense Emílio Goeldi) e Aline Machado de Oliveira, do Laboratório de Sistemática e Biologia de Formigas (Universidade Federal do Paraná), obrigado pela ajuda na identificação de algumas das espécies de formigas coletadas neste projeto.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. Agradeço também o apoio fornecido pelo Programa de Pós-Graduação em Zoologia da Universidade de Brasília e pelas agências de fomento CNPq e FAP/DF.

SUMÁRIO

RESUMO.....	6
ABSTRACT	7
LISTA DE TABELAS.....	8
LISTA DE FIGURAS.....	9
Introdução	12
Material e Métodos.....	18
Área de estudo.....	18
Delineamento amostral.....	19
Armadilha de queda epigeica.....	20
Armadilha de queda hipogeica	21
Coleta ativa	22
Análise de dados.....	23
Lista de formigas associadas a carcaças de vertebrados no Brasil	24
Resultados	25
Lista de formigas associadas a carcaças de vertebrados no Brasil	35
A ação das formigas no processo de decomposição	40
Necrofagia	40
Predação	45
Discussão	48
Referências Bibliográficas	62

RESUMO

A decomposição de carcaças é fundamental na ciclagem de nutrientes nos ecossistemas e é mediada, em grande parte, por insetos que exercem a quebra física da matéria orgânica. Entre os de ação mais conspícua nesse processo estão as formigas, que podem explorar ampla diversidade de recursos. Esses insetos estão entre os primeiros a encontrar um animal morto e podem estar presentes em todos os estágios de decomposição se alimentando da carcaça, ou da fauna associada. Entretanto, a maior parte dos trabalhos sobre a decomposição de matéria orgânica animal focam em outros táxons, enquanto Formicidae carece de estudos nesse contexto. Este trabalho buscou explorar o papel das formigas no processo de decomposição, assim como o efeito da disponibilidade de carcaças de vertebrados na comunidade desses insetos em duas áreas de cerrado com diferentes graus de urbanização, nas estações seca e chuvosa. Foram utilizadas armadilhas de queda epigeicas e hipogeicas em 12 pontos onde foram instaladas carcaças de porcos domésticos e em controles. Além disso, foi realizada coleta ativa e observação do comportamento das formigas associadas à essas carcaças. Ao todo foram encontradas 146 espécies de Formicidae, entre essas, 13 novos registros de ocorrência de espécies para o DF. O comportamento de 25 espécies associadas às carcaças foi observado e descrito. Os resultados sugerem que a presença de carcaças tem efeito no aumento da riqueza de Formicidae. Também foram encontradas espécies de diversas guildas ecológicas de formigas agindo nas carcaças como necrófagas, predadoras e onívoras, utilizando diferentes recursos ao longo da decomposição.

Palavras-chave: armadilha *pitfall*; carcaças de vertebrados; decomposição; fauna subterrânea; Formicidae.

ABSTRACT

Carrion decomposition is an essential process for nutrient cycling in ecosystems, of which one of its main drivers are insects that aid in the physical breakdown of organic matter. Ants, dominant insects in terrestrial ecosystems, that display complex social organization, high local abundance and can exploit a wide diversity of resources, are among those of most conspicuous effect on carrion breakdown. They are one of the first insects to find a dead animal and can be encountered in every decomposition stage feeding on carrion or preying on the associated fauna. However, there are few studies on carrion associated ants, most focusing on other taxa in which Formicidae receives secondary role. This study explored the role of ants in carrion decomposition, and the effects of vertebrate carcass availability on the ant communities at two cerrado areas with distinct levels of urbanization, during the dry and wet seasons. Sampling was conducted with the use of epigaeic and hipogaeic pitfall traps in 12 swine carrion addition sites and compared with control sites. In total, 146 species of Formicidae were found, of which 13 are new occurrence records for the state. The behaviour of 25 carrion associated ants was observed and described. The results suggest that carcass addition has effect on the increase of species richness of ants. Species belonging to various ecological guilds were found acting on carcasses as necrophages, predators and omnivores, exploiting different resources along the decomposition process.

Keywords: decomposition; Formicidae; pitfall trap; subterranean fauna; vertebrate carcasses.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Composição de espécies de Formicidae coletadas no CRAD e na FAL, nos pontos amostrais com carcaças e controles. Os valores indicam o número de pontos amostrais em que a espécie ocorreu e os valores entre parênteses são referentes à abundância.

Tabela 2. Lista das espécies coletadas nas armadilhas hipogeicas e suas abundâncias nas armadilhas subterrâneas e de superfície nos pontos amostrais com carcaças e controles.

Tabela 3. Modelo linear de efeito misto (LME) usado para testar o efeito das variáveis explicativas tratamento (carcaça ou controle), área (CRAD ou FAL), dias decorridos do experimento (1 a 7), período de coleta (seco ou chuvoso) e as suas interações com o tratamento na variável resposta riqueza de espécies de formigas. A significância dos fatores foi verificada com um teste *F*.

Tabela 4. Análise de similaridade (ANOSIM), com base no índice de Jaccard, entre a composição de espécies de formigas em pontos amostrais controle e pontos onde foram posicionadas carcaças de *Sus scrofa*, em duas áreas de cerrado (FAL e CRAD) em dois períodos (seco e chuvoso).

Tabela 5. Lista das espécies de formigas associadas a carcaças de vertebrados encontradas em trabalhos conduzidos no Brasil. Também são apresentadas as espécies das carcaças em que as espécies já foram registradas, o grupo trófico à que a formiga se enquadra quando associada à carcaça (necrofagia, predação ou onivoria) e os estados onde a amostragem dos trabalhos foi realizada.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Áreas de estudo (CRAD e FAL) distantes entre si por cerca de 20 km (linha branca).

Figura 2. Mapas das áreas de estudo no CRAD (A) e FAL (B). O quadrado amarelo delimita a área contendo os pontos amostrais. Paisagens próximas a pontos de coleta no CRAD (C) e na FAL (D).

Figura 3. Ponto amostral contendo carcaça de *Sus scrofa*. Em destaque, dimensões da gaiola de proteção contra interferência por vertebrados e distância entre *pitfall* epigeico e a carcaça. Ao lado do suíno, *pitfall* hipogeico enterrado a profundidade de 12 cm (círculo preto). As armadilhas foram dispostas da mesma forma nos pontos controle, excetuando-se a presença do porco e da gaiola.

Figura 4. Novos registros de espécies para a região Centro-Oeste: (A) *Pheidole* (gr. Tachigaliae) sp. Estado de Goiás: (B) *Pheidole cyrtostela* (C) *Oxyepoecus rastratus*. Distrito Federal: (D) *Oxyepoecus vezenyii* (E) *Octostruma iheringi* (F) *Strumigenys lilloana*.

Figura 5. Novos registros de espécies para a região Centro-Oeste: (A) *Nesomyrmex argentinus*. Distrito Federal: (B) *Centromyrmex brachychola* (C) *Labidus mars*. Estado de Goiás: (D) *Mycetophylax lectus*.

Figura 6. Valores médios da riqueza de espécies de formigas por dia de coleta e tratamento no CRAD (A) e FAL (B). Barras de erro representam o erro padrão.

Figura 7. Número e proporção (%) de espécies de formigas exclusivas e compartilhadas (intersecções) entre duas áreas de cerrado no Distrito Federal (A) e entre pontos amostrais controle e com carcaças no CRAD (B) e FAL (C).

Figura 8. Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) da assembleia de formigas coletadas em carcaças de *Sus Scrofa* e em pontos controle no CRAD (Δ) e na FAL (\blacktriangle).

Figura 9. Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) da assembleia de formigas coletadas em pontos amostrais controle (\blacktriangle) e contendo carcaças de *Sus scrofa* (Δ) em duas áreas de cerrado no Distrito Federal (CRAD e FAL), em dois períodos do ano (seco e chuvoso).

Figura 10. Número, por estado e tipo de ambiente (nativo ou urbano), de publicações acerca de formigas associadas a carcaças de vertebrados no Brasil.

Figura 11. Operárias de *Crematogaster evallans* (A-B) cobrindo carcaça de *Sus scrofa* e se alimentando em ferimento. As mordidas de operárias de *Camponotus crassus* (C) e de *Camponotus (Myrmaphaenus) sp. 4* (D) causaram lesões superficiais na pele. As operárias de *Cephalotes atratus* (E) se agruparam em volta dos orifícios naturais e ingeriram sangue que havia escorrido.

Figura 12. Operárias de *Tranopelta gilva* que estavam agrupadas sob uma carcaça de *Sus scrofa*, cobrindo toda a superfície do corpo que estava em contato com o solo. A região dominada por essas formigas apresentou lesões superficiais (círculo preto) de coloração rosada, semelhantes a queimaduras ou ferimentos abrasivos.

Figura 13. Operárias de *Camponotus (Myrmaphaenus) sp. 4* removendo material seco em parte esqueletizada da pata de uma carcaça de *Sus scrofa*.

Figura 14. (A) Operárias de *Atta laevigata* e *Camponotus rufipes* mordendo carcaça de *Sus scrofa*. (B) *Camponotus rufipes* com pedaço de carne removido do suíno. (C–D) Carcaça onde *A. laevigata* e *C. rufipes* foram encontradas em maior abundância. Após 48 horas de exposição (C) marcas de mordida podem ser observadas sobre o corpo e os ossos

das patas estão expostos. Após 72 horas (D) várias partes do esqueleto já estavam expostas.

Figura 15. Formigas predando imaturos de Diptera em carcaças de *Sus scrofa*. (A) *Crematogaster evallans* (seta preta) carregando ovos (massa de ovos circulada em preto). (B) *Pheidole* sp.8 (circulada em preto) carregando ovos de Diptera. (C) Operárias de *Pheidole gertrudae* capturando em grupo uma larva de Diptera. (D) *Camponotus* (*Tanaemyrmex*) sp.1 capturando individualmente larva de Diptera.

Figura 16. (A) Operária média de *Atta laevigata* mordendo larva de *Chrysomya albiceps* (seta branca). (B) Larva de *C. albiceps* enrolada no mesossoma de *A. laevigata*. (C) Operária de *Neoponera verenae* carregando larva de *C. albiceps*. (D) Larva de *C. albiceps* sendo predada por *Labidus praedator*.

INTRODUÇÃO

A decomposição de matéria orgânica é um processo essencial para a ciclagem de carbono e nutrientes, fazendo parte do fluxo de energia nos ecossistemas (Moore *et al.*, 2004; Gessner *et al.*, 2010; Barton *et al.*, 2013a). Um animal morto é um recurso de alta qualidade, efêmero, esparso e imprevisível, representando um pulso concentrado de carbono e nutrientes como sódio, fósforo e nitrogênio que se inserem no solo e na cadeia trófica local (Carter *et al.*, 2007).

As carcaças de vertebrados passam por várias alterações químicas e físicas ao longo da decomposição que, apesar de ser um processo contínuo, é tradicionalmente dividida em estágios a fim de facilitar o seu estudo. Esses estágios são arbitrários e tem função descritiva (Schoenly & Reid, 1987), de forma que o nome e número dessas divisões variam entre autores, com trabalhos que apresentam de quatro a seis estágios de decomposição (Reed, 1958; Bornemissza, 1957; Payne, 1965).

A matéria orgânica animal é mais rica em nutrientes e se decompõe mais rapidamente que a matéria vegetal morta (Carter *et al.*, 2007; Parmenter & MacMahon, 2009). O processo de decomposição de um animal promove a formação de uma ilha de fertilidade que exerce profundo impacto na microbiota, no solo e na flora locais, além de atrair uma ampla diversidade de animais vertebrados e invertebrados que, ao utilizar os recursos ali disponíveis, contribuem para a quebra física da carcaça (Carter *et al.*, 2007; Beasley *et al.*, 2015; Merritt & DeJong, 2015). Entre os invertebrados associados a esse processo, os que exercem maior efeito são os insetos, cuja ação pode consistir na utilização da carcaça como fonte de alimento ou sítio de desenvolvimento de seus imaturos, ou na predação e parasitismo da fauna associada à decomposição. Dessa forma, podem então ser classificados como necrófagos, predadores, parasitas ou, caso se

alimentem tanto da carcaça quanto da fauna associada, onívoros. Aqueles que são encontrados no sítio de decomposição ao acaso, pois este se encontra em seu habitat, costumam ser classificados como eventuais ou visitantes (Miranda *et al.*, 2013). Os insetos com associação mais próxima às carcaças são as moscas (Diptera) e besouros (Coleoptera) necrófagos, pois seus ciclos reprodutivos dependem do acesso à matéria em decomposição. Essas ordens são, portanto, as mais estudadas nesse contexto (Catts & Goff, 1992), recebendo mais atenção do que Hymenoptera, ordem a qual pertencem as formigas, abelhas e vespas.

As formigas (Hymenoptera, Formicidae) são insetos quase ubíquos nos ecossistemas terrestres, podendo ser encontrados em todos os continentes, exceto na Antártica. Constituem um dos grupos de insetos dominantes, com uma das maiores taxas de diversidade local e abundância, representando a maior parte da biomassa animal na maioria dos ambientes que ocupam (Fittkau & Klinge, 1937; Hölldobler & Wilson, 1990). O modo de vida eussocial e o complexo sistema de divisão de tarefas apresentado por Formicidae permite que esses insetos empreguem diversas estratégias de forrageamento e explorem eficientemente uma grande variedade de recursos. As formigas estão entre os principais predadores de invertebrados, herbívoros e granívoros, estando envolvidas em diversos processos ecossistêmicos, como a dispersão de sementes, polinização, ciclagem de nutrientes no solo e a decomposição (Wilson, 1987; Hölldobler & Wilson, 1990; Folgarait, 1998; Del Toro *et al.*, 2012; Del-Claro *et al.*, 2019).

Com a capacidade de utilizar oportunisticamente uma ampla variedade de recursos alimentares, as formigas estão entre os primeiros insetos a acessar um animal morto e são encontradas ao longo de toda a decomposição. Nesse processo, podem consumir a carcaça e preda outros artrópodes (Bornemissza, 1957; Payne, 1965; Eubanks *et al.*, 2019). A remoção de biomassa por meio de mordidas, não só contribui diretamente

para a quebra física da carcaça, como também pode aumentar o número de áreas propícias à oviposição de moscas necrófagas (Paula *et al.*, 2016). Além disso, formigas como as do gênero *Solenopsis*, capazes de realizar o recrutamento massivo de operárias e monopolizar um recurso, podem preda grandes quantidades de imaturos de moscas necrófagas e potencialmente alterar a taxa de decomposição e o padrão de sucessão em carcaças (Wells & Greenberg, 1994; Stoker *et al.*, 1995; Pereira *et al.*, 2017).

A entomologia forense consiste no estudo de insetos e outros artrópodes em associação a diversas questões criminais, servindo como ferramenta auxiliar, por exemplo, em investigações de crimes contra pessoas vítimas de morte violenta (Miranda *et al.*, 2013). Os insetos que são tradicionalmente considerados como de maior interesse forense são as moscas e os besouros necrófagos que utilizam a carcaça como sítio reprodutivo. Esses insetos podem chegar rapidamente a um cadáver exposto e, a partir do conhecimento acerca do seu ciclo de desenvolvimento, pode-se inferir a quanto tempo eles estão atuando no corpo, possibilitando estimativas de intervalo pós-morte mínimo (IPM-min), isto é, o tempo decorrido entre a morte e o momento em que o cadáver foi encontrado (Catts & Haskell, 1990; Catts & Goff, 1992).

No contexto forense, as formigas são responsáveis por artefatos que podem interferir em investigações de cena de crime. A utilização do cadáver como alimento resulta em marcas de mordidas que podem ser confundidas com lesões *ante mortem* ou *perimortem* como cortes, perfurações e queimaduras. Essas lesões também podem ocultar vestígios relevantes à investigação, como contusões decorrentes de estrangulamento (Byard, 2005; Campobasso *et al.*, 2009; Viero *et al.*, 2019; Bonacci *et al.*, 2019). A remoção de imaturos de Diptera, consequência da ação predatória das formigas, pode atrasar o processo de colonização de um corpo e, conseqüentemente, enviesar estimativas de IPM-min (Wells & Greenberg, 1994). Além disso, formigas cortadeiras do gênero *Atta*

já foram registradas em cena de crime cortando as vestimentas do cadáver de uma vítima de homicídio, o que poderia sugerir, equivocadamente, que houve luta ou abuso previamente à morte, ou até resultar na perda de vestígios importantes que poderiam estar nas roupas, como marcas de objetos perfurocortantes e resíduos de pólvora (De Souza *et al.*, 2020).

Apesar da importância das formigas no processo de decomposição e do seu potencial impacto em investigações criminais, existem poucos trabalhos dessa natureza com foco em Formicidae. Muito do que se conhece sobre a diversidade de formigas que visitam carcaças de vertebrados é proveniente de listas de espécies em trabalhos cujo foco é em outros grupos taxonômicos (Eubanks *et al.*, 2019). Além disso, a maior parte das publicações que focam em formigas nesse contexto tratam da listagem das espécies e do seu papel na decomposição, mas há uma escassez ainda maior de trabalhos que investigaram o efeito da adição desse recurso na comunidade desses insetos (Barton *et al.*, 2013a, 2013b).

A inserção concentrada de umidade e nutrientes no solo, decorrente da decomposição, exerce profundo efeito na fauna subterrânea, promovendo aumento na diversidade de alguns invertebrados que vivem nesse estrato (Braig & Perotti, 2009). Durante o processo de putrefação ocorre o extravasamento de fluidos por orifícios e ferimentos do cadáver, que se acumulam sobre o solo e formam a chamada ilha de decomposição cadavérica (IDC) (Carter *et al.*, 2007). A IDC se espalha horizontalmente na superfície e penetra o solo, podendo-se encontrar material infiltrado a profundidades de até 14 cm sob pequenas carcaças de suínos pesando apenas 620 g (Bornemissza, 1957), e até 1,5 m sob carcaças de elefante com mais 1.600 kg, a depender do tipo de solo sob o corpo (Coe, 1978). Entretanto, não existem estudos que investigaram a diversidade de formigas no subsolo sob carcaças. No estrato subterrâneo há uma grande diversidade

inexplorada de formigas de hábito exclusivamente hipogeico, representando a parcela da biodiversidade de Formicidae que mais carece de estudos (Andersen & Brault, 2010; Martins *et al.*, 2020).

No Brasil, os trabalhos a respeito de formigas associadas a carcaças mostram uma grande riqueza de espécies e diversidade de grupos funcionais, com formigas generalistas, predadoras especialistas e até cultivadoras de fungos exercendo algum tipo de função no processo de decomposição (Andrade-Silva *et al.*, 2015; Fonseca *et al.*, 2015; Paula *et al.*, 2016). Inventários de fauna conduzidos no Cerrado evidenciam a diversidade do bioma, com trabalhos que reportam até 277 espécies de Formicidae em uma única área de estudo (Camacho & Vasconcelos, 2015). Entretanto, mais da metade da vegetação nativa do Cerrado já foi alterada por conta da atividade agropecuária e da acelerada urbanização pela qual o Planalto Central do Brasil passou nas últimas décadas (Myers *et al.*, 2000; Klink & Machado, 2005). Essas transformações resultam em fragmentação e perda de habitat, sendo um importante fator de ameaça à biodiversidade, com potenciais efeitos como a alteração da estrutura de comunidades biológicas, e redução na riqueza de espécies quão mais urbanizada é a área (McKinney, 2002, 2008). Em locais sob maior pressão antrópica, a alteração na comunidade de formigas pode se dar pela substituição da fauna nativa por espécies dominantes e generalistas, capazes de tolerar ou até se beneficiar da atividade humana (McKinney & Lockwood, 1999; Buczkowski & Richmond, 2012; Sobrinho *et al.*, 2003).

Desta forma, o presente trabalho tem como objetivos fazer um inventário das espécies de formigas epigeicas e hipogeicas associadas à decomposição de carcaças de porcos domésticos (*Sus scrofa* L., 1758) no Cerrado e investigar o papel dessas espécies no processo de decomposição. Buscou-se também explorar o efeito da presença de carcaças na comunidade de formigas em duas áreas de cerrado, uma inserida em matriz

urbana outra em matriz natural, por meio da comparação da riqueza e composição de espécies entre essas duas áreas, além da influência de variáveis como período do ano e tempo de decomposição.

MATERIAL E MÉTODOS

Áreas de estudo

A coleta de dados foi realizada em duas áreas de Cerrado *stricto sensu* no Distrito Federal. Na classificação de Köppen-Geiger, o clima da região é caracterizado como Aw (Peel *et al.*, 2007), com período seco de abril a setembro e úmido de outubro a março. A precipitação média anual é de 1.500 mm e as temperaturas médias mensais variam entre 22 e 27 °C (Klink & Machado, 2005).

As áreas de estudo distam entre si por cerca de 20 km (Figura 1) e diferem quanto ao tipo de matriz em que estão inseridas. Uma está inserida em matriz natural e é localizada na Fazenda Água Limpa (FAL) da Universidade de Brasília (15°56'46.0"S, 47°55'08.9"O). A FAL é uma fazenda experimental com 4.500 hectares, parte da Área de Proteção Ambiental das Bacias do Gama e Cabeça de Veado (Lacerda, 2007; FAL, 2019). Está situada a 25 km do Plano Piloto de Brasília e possui áreas nativas de Cerrado abrangendo diferentes fitofisionomias. A área de proteção ambiental em que está localizada é uma zona contínua de Cerrado nativo, com cerca de 25 mil hectares e aproximadamente 80% de sua vegetação preservada (Felfili, 2007; Lacerda, 2007). A outra área, inserida em matriz urbana, é um fragmento de cerrado com cerca de 12 ha, próximo ao Centro de Referência em Conservação da Natureza e Recuperação de Áreas Degradadas (CRAD), no Campus Universitário Darcy Ribeiro da Universidade de Brasília (15°46'22.3"S, 47°52'05.1"O). Essa área de estudo é localizada na Asa Norte, no centro da cidade de Brasília e é cercada por edificações e vias pavimentadas (Figura 2).



Figura 1. Áreas de estudo (CRAD e FAL) distantes entre si por cerca de 20 km (linha branca).

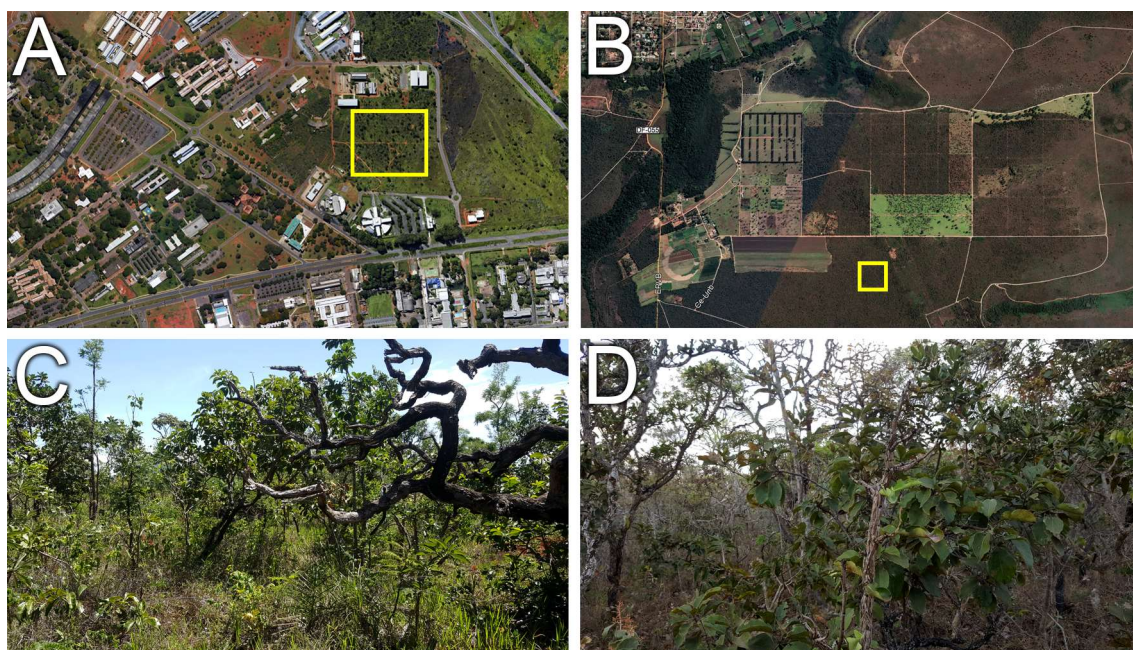


Figura 2. Mapas das áreas de estudo no CRAD (A) e FAL (B). O quadrado amarelo delimita a área contendo os pontos amostrais. Paisagens próximas a pontos de coleta no CRAD (C) e na FAL (D).

Delineamento amostral

Nas duas áreas de estudo a coleta de dados foi realizada entre agosto e setembro de 2018 (estação seca) e entre janeiro e fevereiro de 2019 (estação chuvosa), totalizando quatro amostragens. Cada amostragem consistiu em coletas em seis pontos, três onde foram instaladas carcaças de suínos (*Sus scrofa* L., 1758) e três controles, onde não houve

a colocação de carcaças. Os pontos distaram entre si por pelo menos 60 metros. Ao todo, foram utilizadas 12 carcaças pesando entre 1.382 g e 2.246 g (Média \pm DP = 1.734 g \pm 277,2 g) que foram adquiridas frescas, armazenadas em freezer e posteriormente descongeladas em temperatura ambiente quando necessárias para a realização das coletas.

Para a escolha dos pontos amostrais, foi feita uma busca por trilhas ou ninhos de formigas próximos ao local a fim de evitar a instalação das carcaças imediatamente ao lado ou sobre colônias que poderiam rapidamente monopolizá-las. Para isso, além da busca ativa, adotou-se a metodologia apresentada por Paula *et al.* (2016) em que foram colocadas sobre o solo iscas de sardinha e mel em diferentes pontos, e aqueles onde as iscas foram encontradas por formigas nos primeiros cinco minutos da busca não foram escolhidos. As carcaças foram posicionadas sobre o solo em decúbito lateral e, com o objetivo de evitar a interferência por vertebrados sem limitar o acesso de pequenos artrópodes, foram envolvidas por gaiolas de malha de arame (3 cm de diâmetro de malha) de medidas 50 cm x 50 cm x 30 cm, fixadas ao solo por meio de estacas de metal.

Foram realizadas visitas diárias aos pontos de coleta nas manhãs dos sete primeiros dias de exposição das carcaças e, posteriormente, uma visita no 13º dia. Os métodos de coleta utilizados foram: coleta ativa e armadilhas de queda (*pitfall*) epigeicas e hipogeicas. As armadilhas foram empregadas da mesma maneira e trocadas com a mesma periodicidade nos pontos controle e com carcaça, como descrito a seguir (Figura 3).

Armadilha de queda epigeica

Esta armadilha é capaz de coletar dados continuamente ao longo do dia e é efetiva na amostragem da fauna de formigas epigeicas (Bestelmeyer *et al.*, 2000). Além de ser um dos métodos de coleta mais utilizados em inventários da fauna de Formicidae, também

é frequentemente empregado em estudos de sucessão em carcaças (Cruz & Vasconcelos, 2006; Barton *et al.*, 2013b).

Em cada ponto amostral foram instaladas quatro armadilhas que consistiram em recipientes plásticos com 9 cm de diâmetro interno e capacidade de 500 ml, preenchidos parcialmente por água e duas gotas de detergente, enterrados de modo que a boca do recipiente ficasse alinhada ao nível do solo. Há um efeito conhecido como *digging-in effect*, em que é observado um viés de altas taxas de captura de formigas logo após a escavação para a montagem de armadilhas *pitfall* (Greenslade, 1973), portanto, essas armadilhas foram instaladas seis dias antes e mantidas fechadas até o início da amostragem. Foram substituídas diariamente com o objetivo de se obter dados referentes a cada dia em que a carcaça estava exposta. Essa reposição foi realizada com cautela, a fim de minimizar a interferência no substrato adjacente ao buraco onde o recipiente era inserido.

Armadilha de queda hipogeica

O modo de funcionamento desta armadilha é similar ao de sua versão epigeica, mas é destinada à coleta de organismos presentes no estrato subterrâneo, podendo ser enterrada a diferentes profundidades. O emprego de *pitfall* hipogeico na captura de formigas que habitam o ambiente sob o solo possibilita acesso a uma fauna conspicuamente diferente da encontrada na superfície (Schmidt & Solar, 2010), sendo encontradas algumas espécies exclusivamente hipogeicas já nos primeiros 12,5 cm de profundidade (Wilkie *et al.*, 2007).

Este método de coleta foi utilizado com o objetivo de amostrar formigas de hábito hipogeico que viessem a acessar a carcaça por via subterrânea, ou se alimentar da matéria orgânica infiltrada no solo sob a ilha de decomposição cadavérica. Em cada ponto amostral foi instalada uma armadilha hipogeica que consistiu em recipientes cilíndricos,

com 12,5 cm de altura, 8 cm de diâmetro e quatro orifícios laterais (2,5 cm de diâmetro), que foram enterrados de forma que esses orifícios ficassem a cerca de 12 cm de profundidade. Os recipientes foram preenchidos parcialmente por água e detergente, não ultrapassando a altura da margem inferior dos orifícios, e foram removidos após sete dias de exposição das carcaças.

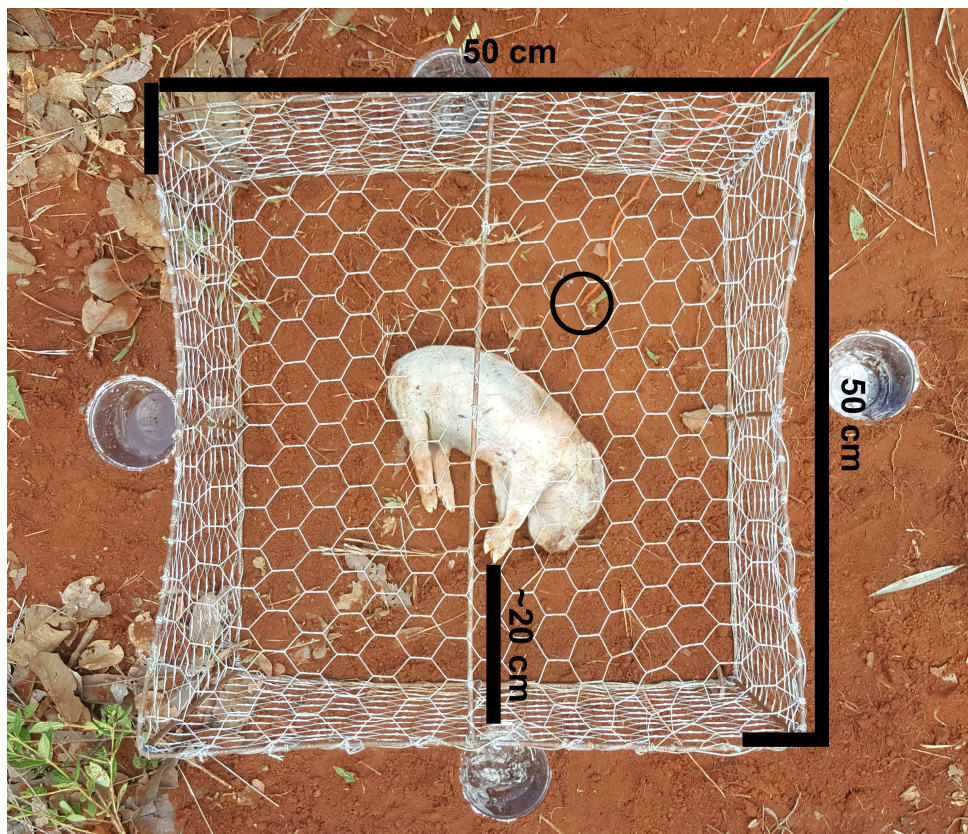


Figura 3. Ponto amostral contendo carcaça de *Sus scrofa*. Em destaque dimensões da gaiola de proteção contra interferência por vertebrados e distância entre *pitfall* epigeico e a carcaça. Ao lado do suíno, *pitfall* hipogéico enterrado a profundidade de 12 cm (círculo preto). As armadilhas foram dispostas da mesma forma nos pontos controle, excetuando-se a presença do porco e da gaiola.

Coleta ativa

Diariamente, precedendo a troca das armadilhas, cada carcaça foi observada por cerca de 15 minutos buscando-se registrar a interação das formigas com a matéria em decomposição e com outros elementos da fauna. Foram feitos registros por meio de vídeos, fotografias e a descrição dos comportamentos observados foi gravada em áudio. Os espécimes associados aos registros foram coletados e armazenados em tubos plásticos contendo álcool etílico 70% previamente numerados. Também se tomou nota do estado

de decomposição de cada carcaça, às categorizando nos estágios fresco, inchamento, decomposição ativa, decomposição avançada, seco e restos seguindo a classificação de Payne (1965).

Todas as formigas coletadas foram levadas ao Laboratório de Diversidade de Insetos do Cerrado (LADIC-UnB) onde foram identificadas no nível de espécie ou separadas em morfoespécies com o uso do Guia para os Gêneros de Formigas do Brasil (Baccaro *et al.*, 2015) e revisões taxonômicas dos gêneros coletados (e.g. DeAndrade & Urbani, 1999; Longino & Fernández. 2007; Albuquerque & Brandão, 2009; Mackay & Mackay, 2010; Johnson, 2015). Quando possível, foi feita a comparação com espécimes disponíveis na Coleção Entomológica do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília (DZUB), onde uma parcela representativa de cada espécie e morfoespécie foi depositada em via seca.

Análise de dados

Para as análises estatísticas foram utilizados apenas os dados dos sete primeiros dias coletados com as armadilhas epigeicas. Os dados das quatro armadilhas colocadas em cada ponto foram agrupados, devido à proximidade entre elas. Todas as análises estatísticas foram realizadas no software R versão 3.6.1 (R Core Team, 2019) com os pacotes VEGAN versão 2.5-6 (Oksanen *et al.*, 2019) e NLME versão 3.1-143 (Pinheiro *et al.*, 2017). Para a verificação do efeito causado pela presença de carcaças na riqueza de espécies de formiga, além de sua interação com o tempo de decomposição, área e períodos de coleta, foi ajustado um modelo linear de efeito misto (LME). A variável resposta foi a riqueza de espécies de Formicidae, os fatores fixos foram as variáveis explicativas tratamento (Carcaça ou Controle), dias de exposição da carcaça ao ambiente (1 a 7), área (CRAD ou FAL), período (Seca ou Chuva) e a interação dessas variáveis com o tratamento, enquanto os pontos amostrais foram usados como fatores aleatórios. A

significância dos fatores incluídos no modelo foi verificada com um teste *F*. Por fim, o modelo foi validado pela inspeção dos resíduos.

Para a comparação da composição de espécies entre os tratamentos nas diferentes áreas amostrais e períodos de coleta, foi utilizada uma análise de similaridade (ANOSIM) com o índice de Jaccard a partir de dados de presença e ausência das espécies. Para a visualização das diferenças foi utilizado o Escalonamento Multidimensional não Métrico (NMDS) a partir do índice de Jaccard, baseado em uma matriz de presença e ausência de espécies.

Lista de formigas associadas a carcaças de vertebrados no Brasil

Para a compilação de uma lista atualizada das espécies de formigas associadas a carcaças de vertebrado no Brasil, foram utilizados os registros do presente trabalho, dados da literatura e espécimes depositados na DZUB provenientes de trabalhos que amostraram em carcaças de vertebrados. A busca na literatura foi realizada na base de dados *Web of Science* e na ferramenta de busca *Google Scholar*, utilizando diferentes combinações dos termos “Formicidae”, “ants”, “Brazil”, “carrion”, “vertebrate carcass”, “cadaver” e “Forensic entomology”. Foram selecionados apenas trabalhos conduzidos no Brasil, com carcaças de vertebrado ou cadáveres humanos, desconsiderando-se aqueles que utilizaram apenas iscas de carne ou partes de animais. Foram considerados somente os registros no nível de espécie, exceto nos casos em que uma morfoespécie fosse o único registro para o gênero. Ao todo foram utilizadas 22 publicações para a compilação da lista (Moura *et al.*, 1997; Cruz & Vasconcelos, 2006; Moretti & Ribeiro, 2006; Gomes *et al.*, 2007, 2009a, 2009b; Moretti *et al.*, 2008; Souza *et al.*, 2008; Bitar *et al.*, 2013; Celino, 2014; Andrade-Silva *et al.*, 2015; Fonseca *et al.*, 2015; Maciel *et al.*, 2015, 2016; Ries & Blochtein, 2015; Paula *et al.*, 2016; Sales *et al.*, 2016; Pereira *et al.*, 2017; Faria *et al.*, 2018; Júnior *et al.*, 2019; Mendonça *et al.*, 2019; Somavilla *et al.*, 2019).

RESULTADOS

Todas as carcaças, ao fim do sétimo dia de exposição, haviam chegado ao estágio seco de decomposição, restando apenas material seco como pele, ossos e pelo. Foram coletados insetos das ordens Diptera, Orthoptera, Lepidoptera, Blattaria, Hymenoptera e Hemiptera, entre os quais, os de presença mais conspícua foram as moscas (Diptera), besouros (Coleoptera), cupins (Blattaria) e formigas (Hymenoptera).

Todas as carcaças foram colonizadas por moscas necrófagas, principalmente das famílias Calliphoridae e Sarcophagidae, cujos imaturos se acumularam inicialmente nos orifícios naturais (olhos, narinas, boca e anus) e posteriormente podiam ser encontrados em todas as partes do corpo. Na FAL, duas iscas utilizadas no período chuvoso tiveram a maior parte de sua biomassa removida por besouros necrófagos da espécie *Coprophaneus ensifer* (Germar, 1821). Após 24 horas do início do experimento, elas foram encontradas enterradas e os besouros foram observados sob a pele removendo pedaços de carne. A atividade de vertebrados interferiu em apenas um dos pontos amostrais no CRAD, durante a estação seca, onde as patas traseiras do suíno foram removidas no primeiro dia de amostragem. Cupins também foram elemento conspícuo em ambas áreas de estudo, sendo encontrados nas seis carcaças colocadas na FAL e em três no CRAD, onde podiam ser observados sobre o animal morto, se aglomerando sob o corpo e construindo túneis de terra em direção à vegetação adjacente. Ao fim do experimento, os cupins podiam ser encontrados sob a crosta formada pela ilha de decomposição seca e duas carcaças tiveram seus ossos envolvidos por uma camada de terra decorrente da atividade desses insetos.

As formigas foram encontradas em todos os dias de amostragem, em todos os pontos e foram os insetos mais abundantes nas armadilhas de queda. Ao todo, foram coletados 48.468 espécimes de Formicidae, 38.001 nos pontos com carcaças e 10.467 nos

controles, distribuídos em 146 espécies, 47 gêneros e oito subfamílias (Tabela 1). Os gêneros que apresentaram maior número de espécies foram *Pheidole* (29 espécies), *Camponotus* (18), *Pseudomyrmex* (7) e *Solenopsis* (7). Entre as espécies coletadas, sete são novos registros de ocorrência para o Distrito Federal, três, além de novas para o DF, nunca haviam sido coletadas no estado de Goiás e três são novas para a região Centro-Oeste do Brasil, totalizando em 13 novos registros de espécies, cinco encontrados nas amostras do CRAD, seis na FAL e dois em ambas as áreas (Figuras 4–5).

As espécies que ocorreram no maior número dos 24 pontos amostrais foram *Brachymyrmex* sp. 1 (23 pontos), *Pheidole gertrudae* (22), *Camponotus crassus* (21), *Camponotus (Myrmaphaenus)* sp. 4 (21) e *Camponotus (Myrmaphaenus)* sp. 1 (20). As mais abundantes nas carcaças foram *Labidus praedator* (10.916 indivíduos), *Atta laevigata* (4.936), *Atta sexdens* (2.713) e *Pheidole gertrudae* (1.874), enquanto nos controles foram *Atta sexdens* (2.453), *Pheidole gertrudae* (1.786), *Pheidole* (gr. Diligens) sp.2 (470) e *Pheidole* sp.8 (355).

Tabela 1. Composição de espécies de Formicidae coletadas no CRAD e na FAL, nos pontos amostrais com carcaças e controles. Os valores indicam o número de pontos amostrais em que a espécie ocorreu e os valores entre parênteses são referentes à abundância.

Espécie	CRAD		FAL		Total
	Controle	Carcaça	Controle	Carcaça	
Amblyoponinae					
<i>Prionopelta punctulata</i>	–	1(6)	–	–	1
Dolichoderinae					
<i>Azteca</i> sp.	–	–	1(2)	2(2)	3
<i>Dorymyrmex</i> sp.	4(128)	5(234)	–	–	9
<i>Forelius brasiliensis</i>	3(9)	4(176)	–	–	7
<i>Forelius</i> sp.	–	3(50)	1(2)	–	4
<i>Linepithema</i> sp.1	3(98)	5(136)	3(83)	5(97)	16
<i>Linepithema</i> sp.2	–	–	2(115)	4(101)	6
<i>Tapinoma</i> sp.	1(1)	2(4)	–	–	3
Dorylinae					
<i>Acanthostichus brevicornis</i>	–	–	–	2(31)	2
<i>Eciton</i> sp.	–	–	–	1(1)	1
<i>Labidus coecus</i>	–	–	–	2(1700)	2
<i>Labidus mars</i> *	1(60)	–	–	–	1
<i>Labidus praedator</i>	–	–	2(7)	4(10916)	6
<i>Labidus spininodis</i> *	–	–	2(124)	1(17)	3
<i>Neivamyrmex</i> sp.	–	–	–	1(4)	1
Ectatomminae					
<i>Ectatomma edentatum</i>	–	–	3(8)	2(46)	5

Continuação Tabela 1. Composição de espécies de Formicidae coletadas no CRAD e na FAL, nos pontos amostrais com carcaças e controles. Os valores indicam o número de pontos amostrais em que a espécie ocorreu e os valores entre parênteses são referentes à abundância.

Espécie	CRAD		FAL		Total
	Controle	Carcaça	Controle	Carcaça	
<i>Ectatomma opaciventre</i>	1(2)	–	–	–	1
<i>Ectatomma permagnum</i>	–	–	1(11)	–	1
<i>Ectatomma planidens</i>	2(10)	–	–	–	2
<i>Ectatomma tuberculatum</i>	–	–	–	1(1)	1
<i>Gnamptogenys acuminata</i>	–	–	–	3(14)	3
<i>Gnamptogenys regularis</i>	1(1)	–	–	–	1
Formicinae					
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	6(230)	6(173)	5(46)	6(193)	23
<i>Brachymyrmex</i> sp.2	3(13)	2(6)	3(4)	4(6)	12
<i>Brachymyrmex</i> sp.3	3(5)	4(1522)	6(196)	5(151)	18
<i>Brachymyrmex</i> sp.4	–	–	1(9)	4(101)	5
<i>Brachymyrmex</i> sp.5	–	–	1(29)	3(4)	4
<i>Camponotus arboreus</i>	–	–	–	1(1)	1
<i>Camponotus atriceps</i>	–	–	–	1(135)	1
<i>Camponotus blandus</i>	6(154)	6(1180)	1(1)	2(3)	15
<i>Camponotus crassus</i>	4(28)	6(355)	5(101)	6(146)	21
<i>Camponotus personatus</i>	4(46)	3(30)	4(122)	5(66)	16
<i>Camponotus rufipes</i>	4(6)	3(178)	2(14)	3(45)	12
<i>Camponotus (Myrmaphaenus)</i> sp.1	5(42)	6(109)	5(27)	4(125)	20
<i>Camponotus (Myrmaphaenus)</i> sp.2	4(11)	2(4)	–	1(3)	7
<i>Camponotus (Myrmaphaenus)</i> sp.3	1(3)	1(1)	5(29)	6(99)	13
<i>Camponotus (Myrmaphaenus)</i> sp.4	4(42)	6(635)	5(25)	6(287)	21
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.1	5(66)	6(121)	3(12)	1(48)	19
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.2	5(7)	4(29)	2(10)	–	11
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.3	2(4)	2(30)	1(14)	3(7)	8
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.4	–	1(2)	–	–	1
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.5	2(3)	1(2)	–	–	3
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.6	2(4)	3(9)	–	–	5
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.7	–	–	–	1(1)	1
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.8	–	–	2(2)	2(4)	4
<i>Myrmelachista</i> sp.	1(1)	–	–	–	1
<i>Nylanderia</i> sp.	2(6)	2(2)	3(15)	6(98)	13
Myrmicinae					
<i>Acromyrmex landolti</i>	1(4)	–	–	–	1
<i>Acromyrmex</i> sp.1	1(3)	–	–	–	1
<i>Acromyrmex</i> sp.2	–	–	1(1)	–	1
<i>Apterostigma</i> sp.1	2(4)	–	1(9)	2(6)	5
<i>Apterostigma</i> sp.2	–	–	1(2)	1(1)	2
<i>Atta laevigata</i>	3(284)	4(4946)	–	–	7
<i>Atta sexdens</i>	3(2453)	3(44)	–	2(2669)	8
<i>Blepharidatta conops</i>	–	–	1(1)	1(8)	2
<i>Carebara</i> sp.1	–	5(80)	2(5)	1(7)	8
<i>Carebara</i> sp.2	4(26)	3(50)	1(9)	2(2)	10
<i>Cephalotes atratus</i>	2(19)	3(83)	–	1(1)	6
<i>Cephalotes betoi</i>	2(2)	3(4)	2(9)	2(2)	9
<i>Cephalotes minutus</i>	5(27)	1(12)	2(3)	4(53)	12
<i>Crematogaster evallans</i>	3(42)	4(722)	2(10)	5(943)	14
<i>Crematogaster victima</i>	–	1(3)	–	2(10)	3
<i>Crematogaster</i> sp.1	–	–	1(1)	–	1
<i>Crematogaster</i> sp.2	–	1(1)	–	–	1
<i>Cyatta abscondita</i>	–	–	2(6)	1(4)	3
<i>Cyphomyrmex transversus</i>	2(4)	–	–	–	2
<i>Cyphomyrmex</i> sp.1	1(1)	–	–	–	1

Continuação Tabela 1. Composição de espécies de Formicidae coletadas no CRAD e na FAL, nos pontos amostrais com carcaças e controles. Os valores indicam o número de pontos amostrais em que a espécie ocorreu e os valores entre parênteses são referentes à abundância.

Espécie	CRAD		FAL		Total
	Controle	Carcaça	Controle	Carcaça	
<i>Cyphomyrmex</i> sp.2	–	–	2(10)	1(1)	3
<i>Mycetagroicus</i> sp.	–	–	1(1)	–	1
<i>Mycetophylax lectus</i> **	–	–	3(8)	3(4)	6
<i>Mycocepurus goeldii</i>	3(7)	2(2)	4(18)	4(9)	13
<i>Mycocepurus smithii</i>	3(4)	–	2(2)	2(7)	7
<i>Mycocepurus</i> sp.	1(1)	1(1)	–	–	2
<i>Myrmicocrypta</i> sp.	–	–	1(1)	–	1
<i>Nesomyrmex argentinus</i> ***	–	–	1(1)	–	1
<i>Nesomyrmex spininodis</i>	–	–	1(1)	–	1
<i>Octostruma iheringi</i> *	–	–	–	1(1)	1
<i>Oxyepoecus vezenyii</i> *	–	1(1)	–	1(1)	2
<i>Oxyepoecus rastratus</i> **	–	–	2(4)	–	2
<i>Pheidole cyrtostela</i> **	4(77)	4(35)	–	–	8
<i>Pheidole gertrudae</i>	5(881)	5(565)	6(905)	6(1309)	22
<i>Pheidole jujuyensis</i>	2(19)	3(146)	–	–	5
<i>Pheidole oxyops</i>	5(196)	5(1434)	1(1)	1(3)	12
<i>Pheidole radoszkowskii</i>	3(87)	2(306)	2(58)	–	7
<i>Pheidole subarmata</i> *	4(198)	4(972)	–	–	8
<i>Pheidole triconstricta</i>	3(12)	2(4)	3(142)	2(94)	10
<i>Pheidole</i> pr. <i>valens</i>	–	–	1(4)	2(113)	3
<i>Pheidole</i> (gr. <i>Diligens</i>) sp.1	3(23)	1(18)	–	–	4
<i>Pheidole</i> (gr. <i>Diligens</i>) sp.2	3(202)	1(2)	4(268)	3(56)	11
<i>Pheidole</i> (gr. <i>Fallax</i>) sp.1	4(77)	4(46)	2(14)	4(130)	14
<i>Pheidole</i> (gr. <i>Fallax</i>) sp.2	5(109)	6(58)	3(16)	3(7)	17
<i>Pheidole</i> (gr. <i>Flavens</i>) sp.1	–	2(6)	–	–	2
<i>Pheidole</i> (gr. <i>Tachigaliae</i>) sp.***	2(8)	–	1(7)	–	3
<i>Pheidole</i> sp.1	1(6)	1(3)	–	1(43)	3
<i>Pheidole</i> sp.2	2(78)	4(72)	1(2)	–	7
<i>Pheidole</i> sp.3	–	2(24)	–	–	2
<i>Pheidole</i> sp.4	2(54)	1(52)	–	–	3
<i>Pheidole</i> sp.5	1(2)	1(376)	–	–	2
<i>Pheidole</i> sp.6	1(6)	–	–	1(1)	2
<i>Pheidole</i> sp.7	–	–	–	1(3)	1
<i>Pheidole</i> sp.8	–	–	3(355)	4(629)	7
<i>Pheidole</i> sp.9	–	1(1)	–	–	1
<i>Pheidole</i> sp.10	–	–	1(41)	–	1
<i>Pheidole</i> sp.11	–	–	3(18)	4(253)	7
<i>Pheidole</i> sp.12	–	–	2(40)	2(165)	4
<i>Pheidole</i> sp.13	–	–	4(280)	6(765)	10
<i>Pheidole</i> sp.14	1(3)	–	–	–	1
<i>Pheidole</i> sp.15	–	2(36)	–	–	2
<i>Pogonomyrmex naegelii</i>	2(5)	3(61)	–	–	5
<i>Rogeria</i> sp.	1(1)	1(1)	–	1(2)	3
<i>Solenopsis globularia</i>	–	–	2(27)	3(64)	5
<i>Solenopsis tridens</i>	–	1(217)	–	–	1
<i>Solenopsis</i> sp.1	4(19)	5(20)	2(7)	3(49)	14
<i>Solenopsis</i> sp.2	1(8)	2(34)	–	2(29)	5
<i>Solenopsis</i> sp.3	–	1(1)	6(36)	4(94)	11
<i>Solenopsis</i> sp.4	–	–	2(36)	2(10)	4
<i>Solenopsis</i> sp.5	–	1(3)	–	–	1
<i>Strumigenys lilloana</i> *	–	–	–	1(1)	1
<i>Strumigenys</i> sp.1	2(9)	1(2)	–	–	3
<i>Strumigenys</i> sp.2	–	–	1(4)	–	1

Continuação Tabela 1. Composição de espécies de Formicidae coletadas no CRAD e na FAL, nos pontos amostrais com carcaças e controles. Os valores indicam o número de pontos amostrais em que a espécie ocorreu e os valores entre parênteses são referentes à abundância.

Espécie	CRAD		FAL		Total
	Controle	Carcaça	Controle	Carcaça	
<i>Trachymyrmex</i> sp.1	2(4)	2(2)	–	–	4
<i>Trachymyrmex</i> sp.2	–	1(3)	–	–	1
<i>Tranopelta gilva</i>	1(125)	1(238)	1(183)	1(7)	4
<i>Wasmannia affinis</i> ***	3(253)	2(34)	–	–	5
<i>Wasmannia auropunctata</i>	2(261)	2(2)	–	2(14)	6
<i>Wasmannia lutzi</i>	2(9)	1(1)	2(2)	2(2)	7
<i>Wasmannia</i> sp.	–	–	–	1(14)	1
Ponerinae					
<i>Anochetus</i> sp.1	1(3)	–	–	–	1
<i>Centromyrmex brachycola</i> *	1(1)	–	–	–	1
<i>Neoponera verena</i>	3(16)	4(16)	1(2)	1(1)	9
<i>Neoponera villosa</i>	–	–	–	1(1)	1
<i>Odontomachus bauri</i>	–	1(5)	–	–	1
<i>Odontomachus meinerti</i>	1(1)	1(1)	–	–	2
<i>Odontomachus</i> sp.	–	–	3(8)	3(8)	6
<i>Pachycondyla harpax</i>	1(1)	–	–	1(6)	2
<i>Pachycondyla lenkoi</i>	1(1)	1(1)	–	2(6)	4
<i>Pachycondyla striata</i>	–	–	1(2)	2(4)	3
<i>Thaumatomyrmex mutilatus</i>	–	–	1(1)	–	1
Pseudomyrmicinae					
<i>Pseudomyrmex kuenckeli</i>	–	–	2(8)	–	2
<i>Pseudomyrmex tenuis</i>	–	–	–	1(1)	1
<i>Pseudomyrmex termitarius</i>	6(87)	6(164)	–	2(101)	14
<i>Pseudomyrmex</i> (gr. Pallens) sp.	3(54)	–	5(15)	3(9)	11
<i>Pseudomyrmex</i> (gr. Gracilis) sp.1	3(30)	–	–	3(3)	6
<i>Pseudomyrmex</i> (gr. Gracilis) sp.2	–	–	1(1)	1(3)	2
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	1(1)	–	–	–	1(1)

*Nova ocorrência para o Distrito Federal. **Nova ocorrência para Distrito Federal e Goiás. ***Nova ocorrência para a região Centro-Oeste.

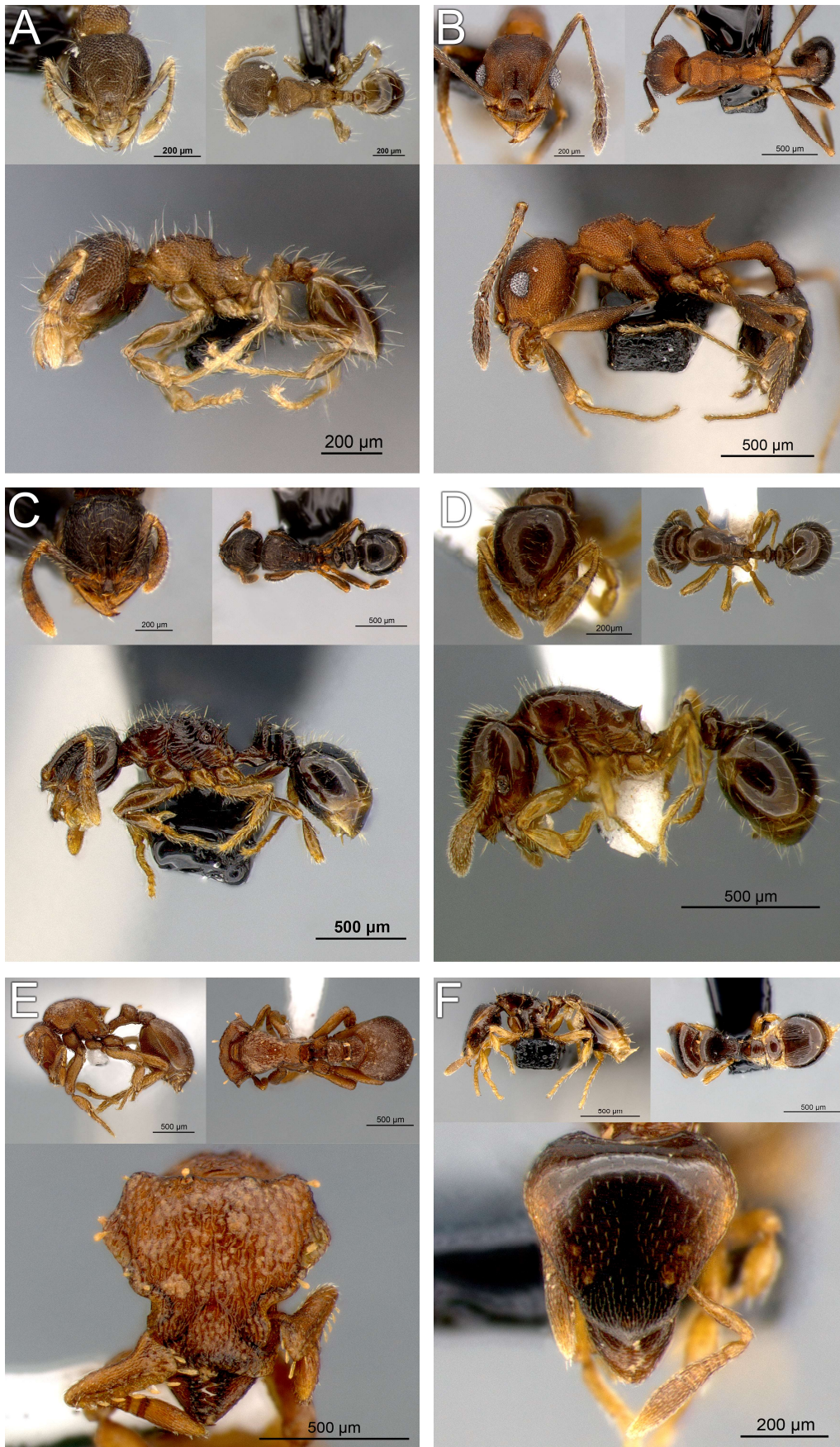


Figura 4. Novos registros de espécies para a região Centro-Oeste: (A) *Pheidole* (gr. *Tachigaliae*) sp. Estado de Goiás: (B) *Pheidole cyrtostela* (C) *Oxyepoecus rastratus*. Distrito Federal: (D) *Oxyepoecus vezenyii* (E) *Octostruma iheringi* (F) *Strumigenys lilloana*.

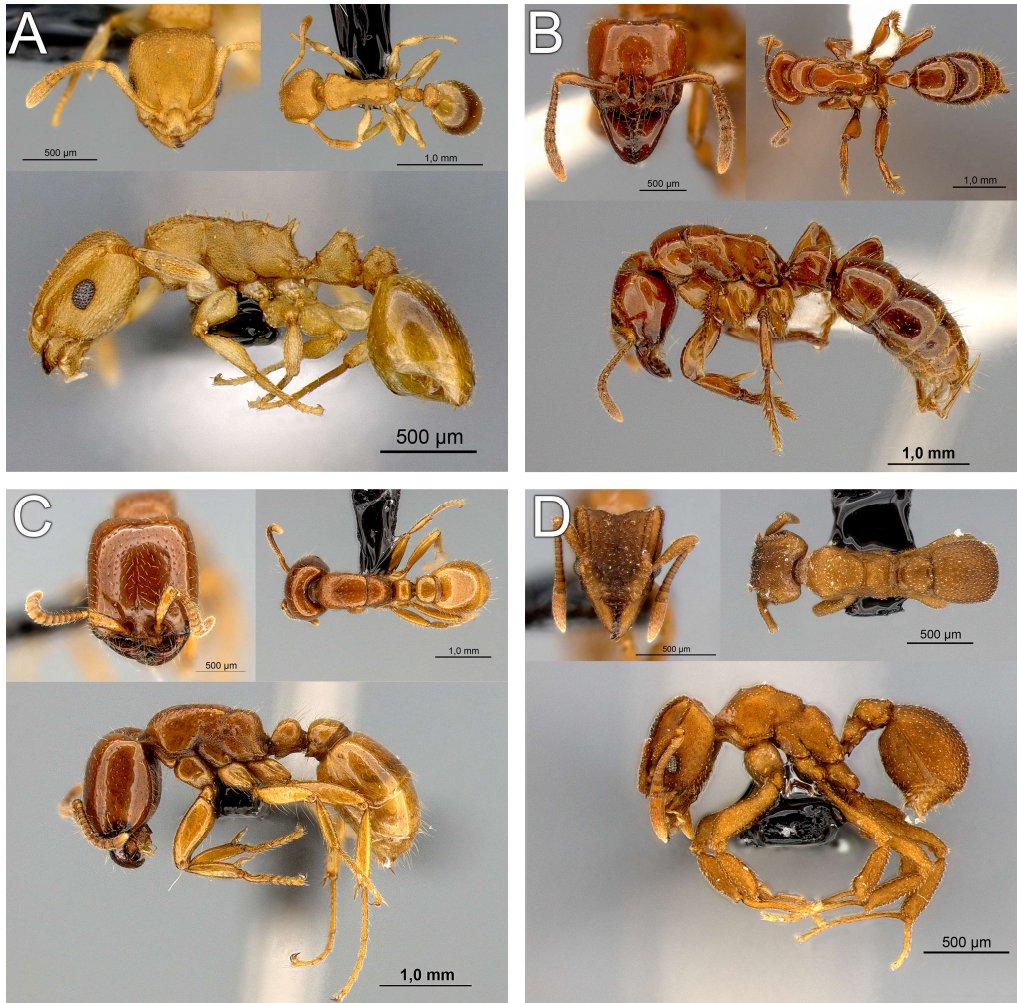


Figura 5. Novos registros de espécies para a região Centro-Oeste: (A) *Nesomyrmex argentinus*. Distrito Federal: (B) *Centromyrmex brachychola* (C) *Labidus mars*. Estado de Goiás: (D) *Mycetophylax lectus*.

A maior parte da riqueza de espécies e abundância foi coletada nas armadilhas de superfície. Nas amostras subterrâneas foram encontrados 2.111 espécimes, pertencentes a seis subfamílias, 14 gêneros e 32 espécies, entre as quais, apenas dez foram coletadas majoritariamente nesse estrato, enquanto as outras 22 foram mais representadas no estrato epigeico. Entre a dez espécies hipogeicas, nove (1.452 espécimes) foram coletadas sob carcaças e *Acanthostichus brevicornis*, *Labidus coecus*, *Labidus spininodis* e *Prionopelta punctulata* foram exclusivas destes pontos. Nas amostras controle foram encontradas seis espécies hipogeicas, apenas *Labidus mars* exclusiva (Tabela 2).

Tabela 2. Lista das espécies coletadas nas armadilhas hipogeicas e suas abundâncias nas armadilhas subterrâneas e de superfície nos pontos amostrais com carcaças e controles.

Espécie	Carcaça		Controle	
	Hipogeico	Epigeico	Hipogeico	Epigeico
Amblyoponinae				
<i>Prionopelta punctulata</i>	3	3	–	–
Dolichoderinae				
<i>Dorymyrmex</i> sp.1	6	228	–	128
<i>Linepithema</i> sp.1	1	232	9	172
Dorylinae				
<i>Acanthostichus brevicornis</i> *	25	6	–	–
<i>Labidus coecus</i> *	1009	691	–	–
<i>Labidus mars</i> *	–	–	60	–
<i>Labidus spininodis</i> *	17	–	–	–
Formicinae				
<i>Brachymyrmex</i> sp.1	3	363	–	276
<i>Brachymyrmex</i> sp.3	114	1559	5	196
<i>Camponotus blandus</i>	7	1176	–	155
<i>Camponotus (Myrmaphaenus)</i> sp.1	3	231	–	69
<i>Camponotus (Myrmaphaenus)</i> sp.4	4	918	–	67
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.1	3	166	–	78
<i>Camponotus (Tanaemyrmex)</i> sp.2	1	28	–	17
Myrmicinae				
<i>Carebara</i> sp.1 *	57	30	5	–
<i>Carebara</i> sp.2 *	51	1	32	3
<i>Crematogaster evallans</i>	3	1662	–	52
<i>Pheidole cyrtostela</i>	–	–	1	76
<i>Pheidole jujuyensis</i>	3	143	–	19
<i>Pheidole oxyops</i>	4	1433	–	197
<i>Pheidole radoszkowskii</i>	1	305	–	145
<i>Pheidole subarmata</i>	3	969	–	198
<i>Pheidole</i> (gr. <i>Flavens</i>) sp.1	1	5	–	–
<i>Pheidole</i> sp.4 *	51	1	52	2
<i>Pheidole</i> sp.8	–	629	2	353
<i>Pheidole</i> sp.9 *	1	–	–	–
<i>Rogeria</i> sp.1 *	3	–	1	–
<i>Solenopsis tridens</i>	4	213	–	–
<i>Solenopsis</i> sp.1	11	58	2	24
<i>Solenopsis</i> sp.3	1	94	4	32
<i>Tranopelta gilva</i> *	239	6	308	–
Pseudomyrmicinae				
<i>Pseudomyrmex termitarius</i>	1	264	–	87

*Espécies coletadas majoritariamente nas armadilhas subterrâneas.

As variáveis explicativas que exerceram efeito na riqueza de espécies foram tratamento (carcaça ou controle), dias do experimento (1 a 7) e período de coleta (seca ou chuva) (Tabela 3). Os valores médios de riqueza por dia de coleta mostram maior média de espécies nos pontos com carcaças e as flutuações entre os dias parecem seguir padrão semelhante entre as áreas e tratamentos (Figura 6), questão reforçada pelo fato da interação entre tratamento e dia não ter sido significativa no modelo.

Nas duas áreas de estudo foram encontradas 52 espécies em comum. Na FAL, foram coletadas 103 espécies, 51 exclusivas, enquanto no CRAD foram coletadas 95 espécies, 43 exclusivas. Os pontos, controle e carcaça, compartilharam 55% das espécies na FAL e 62% no CRAD (Figura 7). As análises de similaridade (Tabela 4) e ordenação mostraram separação entre a fauna de formigas encontrada nas duas áreas, tanto nos pontos com carcaças, quanto nos controles (Figura 8). Há também separação entre tratamento e controle nas áreas e períodos de coleta (Figura 9), mas com valores de R menores do que os encontrados na comparação entre áreas.

Tabela 3. Modelo linear de efeito misto (LME) usado para testar o efeito das variáveis explicativas tratamento (carcaça ou controle), área (CRAD ou FAL), dias decorridos do experimento (1 a 7), período de coleta (seco ou chuvoso) e as suas interações com o tratamento na variável resposta riqueza de espécies de formigas. A significância dos fatores foi verificada com um teste *F*.

Variáveis explicativas	<i>F</i>	g.l.	<i>P</i>
Tratamento	10.79	1	0.0041*
Dia	2.82	6	0.0130*
Período de coleta	5.72	1	0.0278*
Área	0.83	1	0.3741
Tratamento x Dia	1.06	6	0.3867
Tratamento x Área	0.64	1	0.4355
Tratamento x Período de coleta	0.12	1	0.7332

* $P \leq 0.05$

Tabela 4. Análise de similaridade (ANOSIM), com base no índice de Jaccard, comparando a composição de espécies de formigas em pontos amostrais controle e pontos onde foram posicionadas carcaças de *Sus scrofa*, em duas áreas de cerrado (FAL e CRAD) em dois períodos (seco e chuvoso).

Grupos comparados	Valor de R	<i>P</i>
Carcaças: CRAD x FAL	0.65	0.001
Controles: CRAD x FAL	0.59	0.001
FAL seca: carcaça x controle	0.35	0.0005
FAL chuva: carcaça x controle	0.29	0.0005
CRAD seca: carcaça x controle	0.32	0.001
CRAD chuva: carcaça x controle	0.23	0.0005

O valor de R representa a razão entre a dissimilaridade interna aos grupos e entre os grupos testados. A dissimilaridade entre os grupos é maior o quão mais próximo de 1 é R. *P* é significativo para $\alpha \leq 0.05$.

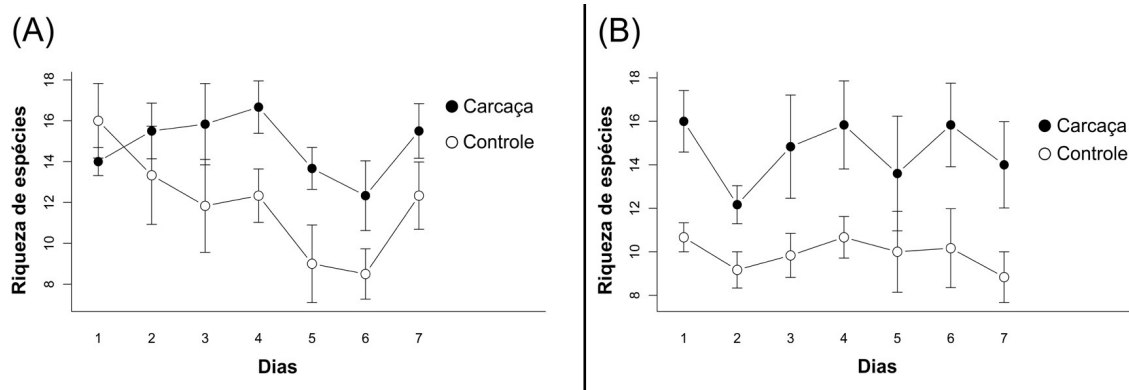


Figura 6. Valores médios da riqueza de espécies de formigas por dia de coleta e tratamento no CRAD (A) e FAL (B). Barras de erro representam o erro padrão.

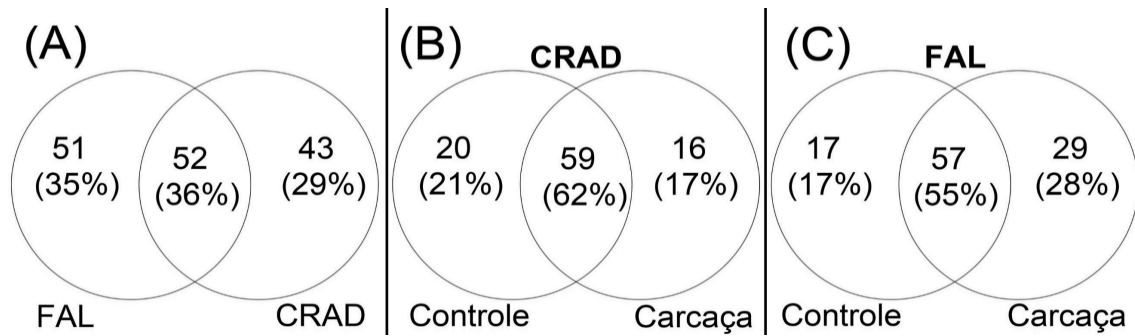


Figura 7. Número e proporção (%) de espécies de formigas exclusivas e compartilhadas (intersecções) entre duas áreas de cerrado no Distrito Federal (A) e entre pontos amostrais controle e com carcaças no CRAD (B) e FAL (C).

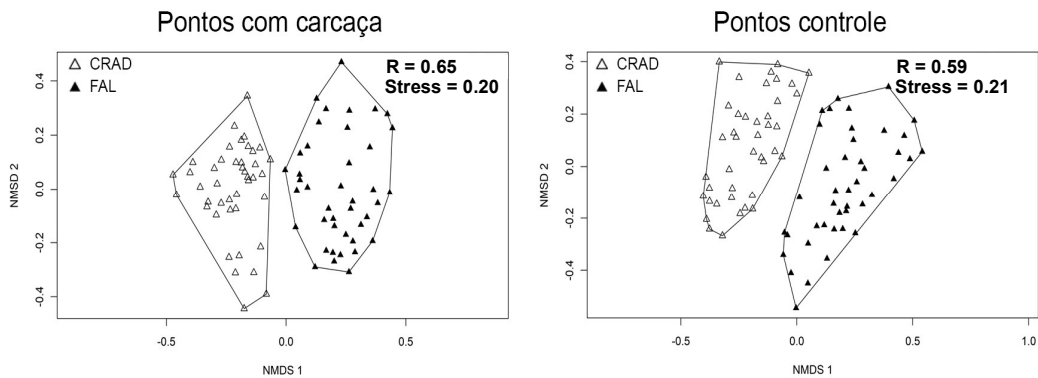


Figura 8. Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) da assembleia de formigas coletadas em carcaças de *Sus Scrofa* e em pontos controle no CRAD (Δ) e na FAL (\blacktriangle).

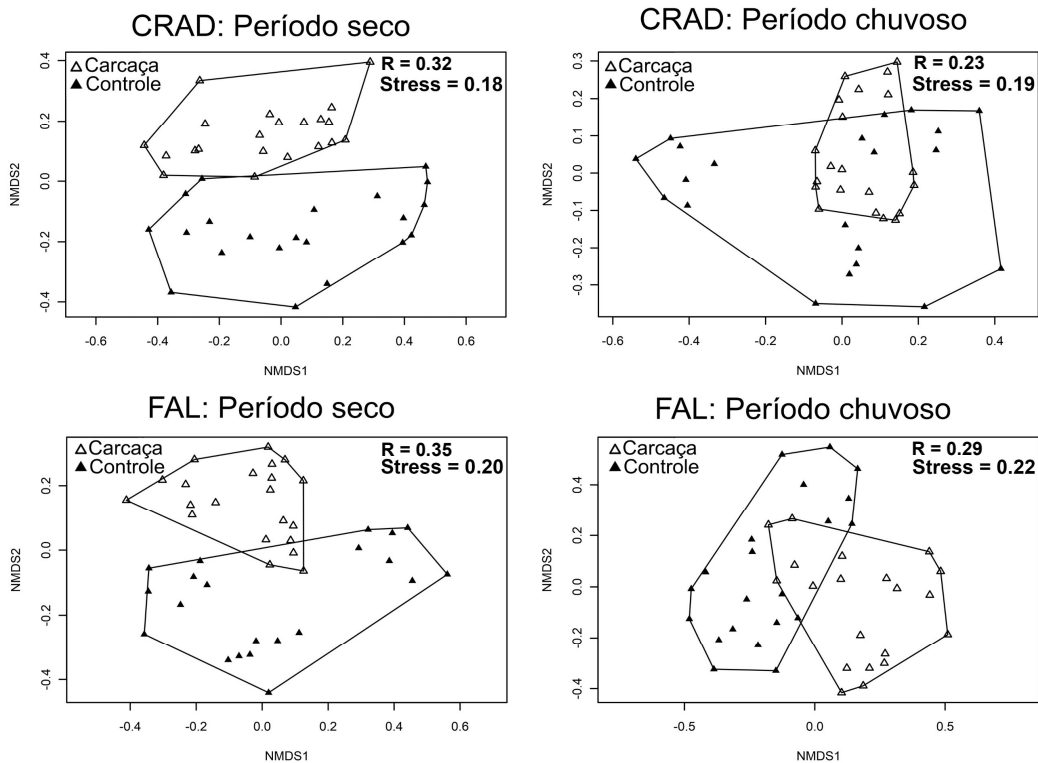


Figura 9. Escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) da assembleia de formigas coletadas em pontos amostrais controle (\blacktriangle) e contendo carcaças de *Sus scrofa* (Δ) em duas áreas de cerrado no Distrito Federal (CRAD e FAL), em dois períodos do ano (seco e chuvoso).

Lista de formigas associadas a carcaças de vertebrados no Brasil

No Brasil já foram registradas 115 espécies, 49 gêneros e 9 subfamílias de formigas associadas a carcaças de vertebrados. Entre essas, 22 foram classificadas como onívoras, 15 predadoras e 12 necrófagas (Tabela 5). O presente trabalho e os espécimes da DZUB contribuíram com 46 destes registros.

Os estados com o maior número de trabalhos reportando a presença de formigas em carcaças são Minas Gerais e São Paulo, e a maioria dos experimentos foram conduzidos em áreas urbanas (Figura 10). A maioria dos trabalhos se refere apenas às formigas que foram observadas realizando predação ou necrofagia, não classificando espécies como eventuais ou visitantes. Portanto, como a maior parte das espécies coletadas neste trabalho não foram observadas nos períodos de coleta ativa e sua atuação não pôde ser classificada, foram utilizadas apenas as categorias necrofagia, predação e onivoria na lista.

Tabela 5. Lista das espécies de formigas associadas a carcaças de vertebrados encontradas em trabalhos conduzidos no Brasil. Também são apresentadas as espécies das carcaças em que as formigas foram registradas, o grupo trófico à que a formiga se enquadra quando associada à carcaça (necrofagia, predação ou onivoria) e os estados onde a amostragem dos trabalhos foi realizada.

Espécie	Tipo de carcaça	Grupo trófico na carcaça	Estado
Amblyoponinae			
<i>Prionopelta punctulata</i> Mayr, 1866*	<i>Sus scrofa</i>		DF
Dorylinae			
<i>Acanthostichus brevicornis</i> Emery, 1894*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Eciton</i> sp.*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Labidus coecus</i> (Latreille, 1802)	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	MS DF
<i>Labidus mars</i> (Forel, 1912)	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	MS
<i>Labidus praedator</i> (Smith, 1858) †	<i>Rattus norvegicus</i>	Predação	MG DF
<i>Labidus spininodis</i> (Emery, 1890)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Neivamyrmex</i> sp.*	<i>Sus scrofa</i>		DF
Dolichoderinae			
<i>Azteca</i> sp.	<i>Sus scrofa</i>	Predação	MS DF
<i>Dolichoderus lutosus</i> (Smith, 1858)	<i>Sus scrofa</i>	Necrofagia	MA
<i>Dolichoderus validus</i> (Kempf, 1959)	<i>Rattus norvegicus</i>		MG
<i>Dorymyrmex brunneus</i> Forel, 1908	<i>Sus scrofa</i>		MA

Continuação Tabela 5. Lista das espécies de formigas associadas a carcaças de vertebrados encontradas em trabalhos conduzidos no Brasil. Também são apresentadas as espécies das carcaças em que as formigas foram registradas, o grupo trófico à que a formiga se enquadra quando associada à carcaça (necrofagia, predação ou onivoria) e os estados onde a amostragem dos trabalhos foi realizada.

Espécie	Tipo de carcaça	Grupo trófico na carcaça	Estado
<i>Forelius brasiliensis</i> (Forel, 1908)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Linepithema humile</i> (Mayr, 1868)	<i>Sus scrofa</i>		MG
<i>Linepithema pulex</i> Wild, 2007	<i>Sus scrofa</i>	Predação	MS
<i>Tapinoma</i> sp.*	<i>Sus scrofa</i>		DF
Ectatomminae			
<i>Ectatomma brunneum</i> (Smith, 1858)	<i>Sus scrofa</i>	Predação	DF SP MA
<i>Ectatomma edentatum</i> Roger, 1863	<i>Sus scrofa</i>		DF MT PE
<i>Ectatomma opaciventre</i> (Roger, 1861)	<i>Sus scrofa</i>		MT
<i>Ectatomma permagnum</i> Forel, 1908*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Ectatomma tuberculatum</i> (Olivier, 1792)	<i>Sus scrofa</i>		DF MS MA PE
<i>Gnamptogenys acuminata</i> (Emery, 1896)	<i>Sus scrofa</i>	Predação	DF MS
<i>Gnamptogenys haenschi</i> (Emery, 1902)	<i>Sus scrofa</i>		MS
<i>Gnamptogenys striatula</i> Mayr, 1884	<i>Rattus norvegicus</i>	Predação	MS MG
Formicinae			
<i>Brachymyrmex heeri</i> Forel, 1874	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	MS
<i>Brachymyrmex patagonicus</i> Mayr, 1868	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	MS
<i>Camponotus abdominalis</i> (Fabricius, 1804)	<i>Mus musculos;</i> <i>Rattus norvegicus</i>		SP
<i>Camponotus ager</i> (Smith, 1858)	<i>Rattus norvegicus</i>		MG
<i>Camponotus arboreus</i> (Smith, 1858)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Camponotus atriceps</i> (Smith, 1858)	<i>Rattus norvegicus</i>	Necrofagia	DF MG
<i>Camponotus blandus</i> (Smith, 1858) †	<i>Rattus norvegicus;</i> <i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF MG MA
<i>Camponotus crassus</i> (Mayr, 1862) †	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF MG
<i>Camponotus femoratus</i> (Fabricius, 1804)	<i>Sus scrofa</i>		AM
<i>Camponotus lespesii</i> Forel, 1886	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	MS
<i>Camponotus leydigi</i> Forel, 1886*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Camponotus melanoticus</i> Emery, 1894	<i>Coturnix coturnix;</i> <i>Didelphis aurita;</i> <i>Mus musculus;</i> <i>Rattus norvegicus;</i> <i>Sus scrofa</i>	Necrofagia	DF MA MG
<i>Camponotus novogranadensis</i> Mayr, 1870*	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF
<i>Camponotus personatus</i> Emery, 1894*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Camponotus renggeri</i> Emery, 1894*	<i>Sus scrofa</i>	Necrofagia	DF
<i>Camponotus rufipes</i> (Fabricius, 1775)	Cadáver humano; <i>Didelphis aurita;</i> <i>Rattus norvegicus;</i> <i>Sicalis flaveola;</i> <i>Sus</i> <i>scrofa;</i> <i>Turdus</i> <i>rufiventris</i> <i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF AM PR MA MG RS
<i>Camponotus senex</i> (Smith, 1858)	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	MA

Continuação Tabela 5. Lista das espécies de formigas associadas a carcaças de vertebrados encontradas em trabalhos conduzidos no Brasil. Também são apresentadas as espécies das carcaças em que as formigas foram registradas, o grupo trófico à que a formiga se enquadra quando associada à carcaça (necrofagia, predação ou onivoria) e os estados onde a amostragem dos trabalhos foi realizada.

Espécie	Tipo de carcaça	Grupo trófico na carcaça	Estado
<i>Camponotus sericeiventris</i> (Guérin-Ménéville, 1838)	<i>Rattus norvegicus</i>	Necrofagia	MG
<i>Camponotus vittatus</i> (Forel, 1904)	<i>Sus scrofa</i>		MG
<i>Myrmelachista</i> sp.	<i>Sus scrofa</i>		MS
<i>Nylanderia</i> sp.	<i>Rattus norvegicus</i> ; <i>Sus scrofa</i>		DF MG
Myrmicinae			
<i>Acromyrmex coronatus</i> (Fabricius, 1804)	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	MS
<i>Acromyrmex rugosus</i> (Smith, 1858)	<i>Sus scrofa</i>		MA
<i>Acromyrmex subterraneus</i> (Forel, 1893)	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	MT
<i>Apterostigma</i> sp.*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Atta laevigata</i> (Smith, 1858)	<i>Sus scrofa</i>	Necrofagia	DF MS
<i>Atta sexdens</i> (Linnaeus, 1758) †	<i>Mus musculos</i> ; <i>Rattus norvegicus</i>	Necrofagia	DF MG SP
<i>Blepharidatta conops</i> Kempf, 1967*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Cardiocondyla</i> sp. Emery, 1869*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Carebara</i> sp.*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Cephalotes atratus</i> (Linnaeus, 1758)	Cadáver humano	Necrofagia	DF AM
<i>Cephalotes clypeatus</i> (Fabricius, 1804)	<i>Mus musculus</i> ; <i>Rattus norvegicus</i>	Necrofagia	MG; MS SP
<i>Cephalotes depressus</i> (Klug, 1824)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Cephalotes pusillus</i> (Klug, 1824)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Crematogaster acuta</i> (Fabricius, 1804)	<i>Sus scrofa</i>	Necrofagia	MS
<i>Crematogaster carinata</i> Mayr, 1862	<i>Sus scrofa</i>		AM
<i>Crematogaster evallans</i> Forel, 1907*	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF
<i>Crematogaster victima</i> Smith, 1858	<i>Sus scrofa</i>		DF MA
<i>Cyatta abscondita</i> Sosa-Calvo <i>et al.</i> , 2013*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Cyphomyrmex</i> sp.*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Megalomyrmex</i> sp.	<i>Sus scrofa</i>		MS
<i>Monomorium floricola</i> (Jerdon, 1851)	<i>Sus scrofa</i>		MS
<i>Mycetophylax lectus</i> (Forel, 1911)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Mycocepurus goeldii</i> (Forel, 1893)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Mycocepurus smithii</i> (Forel, 1893)	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF MS
<i>Octostruma iheringi</i> (Emery, 1888)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Oxyepoecus vezenyii</i> (Forel, 1907)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Pheidole alienata</i> Borgmeier, 1929	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	MS
<i>Pheidole cyrtostela</i> Wilson, 2003*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Pheidole fallax</i> Mayr, 1870	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	MS
<i>Pheidole flavens</i> Roger, 1863	<i>Sus scrofa</i>	Predação	MS
<i>Pheidole gertrudae</i> Forel, 1886*	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF
<i>Pheidole jujuyensis</i> Forel, 1913*	<i>Sus scrofa</i>		DF

Continuação Tabela 5. Lista das espécies de formigas associadas a carcaças de vertebrados encontradas em trabalhos conduzidos no Brasil. Também são apresentadas as espécies das carcaças em que as formigas foram registradas, o grupo trófico à que a formiga se enquadra quando associada à carcaça (necrofagia, predação ou onivoria) e os estados onde a amostragem dos trabalhos foi realizada.

Espécie	Tipo de carcaça	Grupo trófico na carcaça	Estado
<i>Pheidole midas</i> Wilson, 2003	<i>Sus scrofa</i>	Predação	MS
<i>Pheidole oxyops</i> Forel, 1908*	<i>Sus scrofa</i>	Predação	DF
<i>Pheidole radoszkowskii</i> Mayr, 1884	<i>Rattus norvegicus</i> ; <i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF MS MA MG
<i>Pheidole subarmata</i> Mayr, 1884*	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF
<i>Pheidole synarmata</i> Wilson, 2003	<i>Sus scrofa</i>		MA
<i>Pheidole triconstricta</i> Forel, 1886*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Pogonomyrmex naegelii</i> Emery, 1878*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Rogeria</i> sp.*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Solenopsis globularia</i> (Smith, 1858)	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF MA
<i>Solenopsis invicta</i> Buren, 1972	<i>Rattus norvegicus</i>		MG
<i>Solenopsis saevissima</i> (Smith, 1855)	<i>Didelphis aurita</i> ; <i>Euphractus sexcinctus</i> ; <i>Sicalis flaveola</i> ; <i>Sus scrofa</i> ; <i>Volatinia jacarina</i>	Onivoria	MA; MG PA
<i>Solenopsis tridens</i> Forel, 1911*	<i>Sus scrofa</i>	Onivoria	DF
<i>Strumigenys lilloana</i> (Brown, 1950)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Trachymyrmex</i> sp.	<i>Sus scrofa</i>		DF MS
<i>Tranopelta gilva</i> Mayr, 1866*	<i>Sus scrofa</i>	Necrofagia	DF
<i>Wasmannia affinis</i> Santschi, 1929*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Wasmannia lutzi</i> Forel, 1908*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Wasmannia</i> sp.	<i>Coturnix coturnix</i>	Necrofagia	MG
Paraponerinae			
<i>Paraponera clavata</i> (Fabricius, 1775)	<i>Sus scrofa</i>		MT
Ponerinae			
<i>Cilindromyrmex</i> sp.	<i>Sus scrofa</i>		MG
<i>Dinoponera gigantea</i> (Perty, 1833)	<i>Sus scrofa</i>		MT
<i>Neoponera apicalis</i> (Latreille, 1802)	<i>Sus scrofa</i>		PE
<i>Neoponera obscuricornis</i> (Emery, 1890)	<i>Sus scrofa</i>	Predação	PE; SP
<i>Neoponera verenae</i> Forel, 1922	<i>Sus scrofa</i>	Predação	DF MS
<i>Neoponera villosa</i> (Fabricius, 1804)	<i>Sus scrofa</i>	Predação	DF MS
<i>Odontomachus bauri</i> Emery, 1892	<i>Sus scrofa</i>		DF MA
<i>Odontomachus chelifer</i>	<i>Sus scrofa</i>	Predação	MS
<i>Odontomachus meinerti</i>	<i>Sus scrofa</i>	Predação	DF MS
<i>Pachycondyla harpax</i> (Fabricius, 1804)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Pachycondyla lenkoi</i> Kempf, 1962*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Pachycondyla striata</i> Smith, 1858	<i>Rattus norvegicus</i> ; <i>Sus scrofa</i>	Predação	DF MG PE

Continuação Tabela 5. Lista das espécies de formigas associadas a carcaças de vertebrados encontradas em trabalhos conduzidos no Brasil. Também são apresentadas as espécies das carcaças em que as formigas foram registradas, o grupo trófico à que a formiga se enquadra quando associada à carcaça (necrofagia, predação ou onivoria) e os estados onde a amostragem dos trabalhos foi realizada.

Espécie	Tipo de carcaça	Grupo trófico na carcaça	Estado
<i>Platythyrea</i> sp.	<i>Sus scrofa</i>		PE
Pseudomyrmecinae			
<i>Pseudomyrmex schuppi</i> Forel, 1901	<i>Sus scrofa</i>		MA
<i>Pseudomyrmex tenuis</i> (Fabricius, 1804)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Pseudomyrmex termitarius</i> (Smith, 1855)*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Pseudomyrmex</i> (gr. <i>Gracilis</i>) sp.*	<i>Sus scrofa</i>		DF
<i>Pseudomyrmex</i> (gr. <i>Pallens</i>) sp.*	<i>Sus scrofa</i>		DF

*indica espécies cujo registro de associação a carcaças foi feito pela primeira vez no presente trabalho.

† indica espécies que já haviam sido reportadas associadas a carcaças, mas cujo grupo trófico nesse contexto foi atualizado pelo presente trabalho.

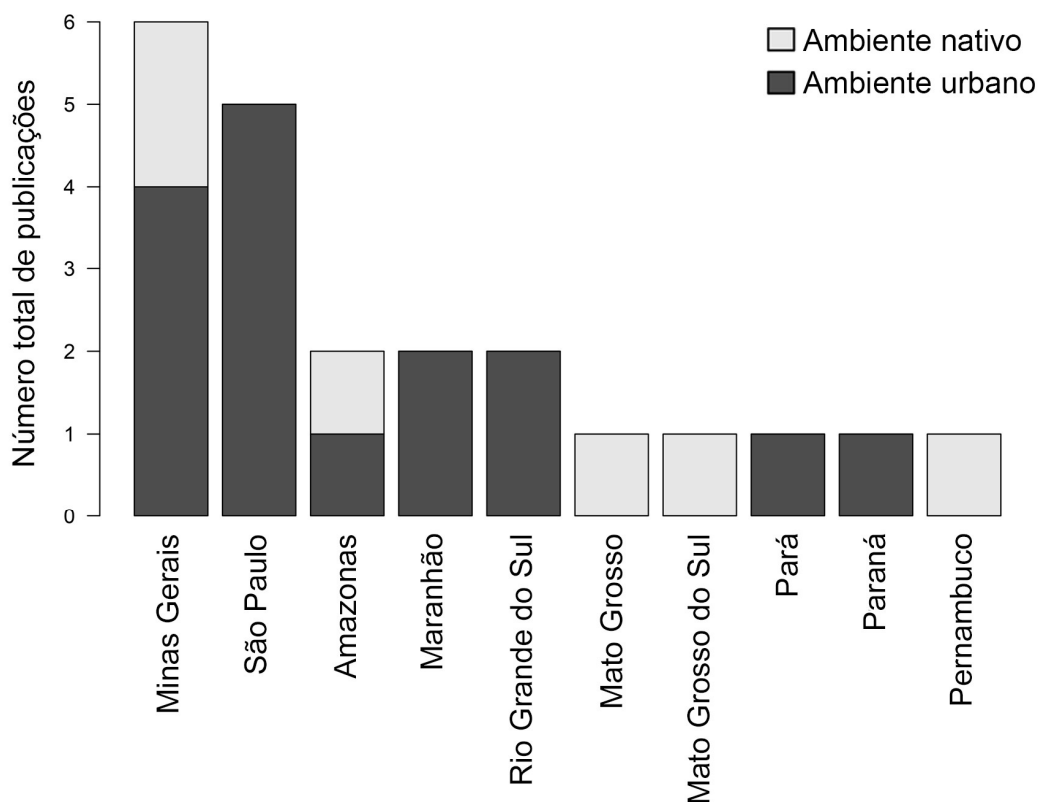


Figura 10. Número, por estado e tipo de ambiente (nativo ou urbano), de publicações acerca de formigas associadas a carcaças de vertebrados no Brasil.

A ação das formigas no processo de decomposição

Nos pontos amostrais com carcaças foram coletados 38.001 espécimes de formigas pertencentes a 120 espécies ou morfoespécies, 39 gêneros e oito subfamílias. Durante os períodos de coleta ativa foram observadas 36 espécies, mas foi possível categorizar apenas 25 quanto ao modo de associação ao processo de decomposição, seis se alimentaram exclusivamente da carcaça, 11 apenas predaram outros insetos e oito utilizaram os dois recursos. Apesar da separação dessas formigas em necrófagas, predadoras e onívoras, espécies diferentes dentro da mesma categoria trófica exploraram os recursos disponíveis de formas distintas.

Necrofagia

Durante os estágios fresco e inchamento, operárias de *Brachymyrmex* sp. 3, *Crematogaster evallans*, *Pheidole gertrudae* e *Pheidole radoszkowskii* foram observadas cobrindo a maior parte de algumas carcaças, mordendo a superfície da pele, as dobras entre as patas e se agrupando sob o porco. Enquanto isso, *Cephalotes atratus*, *Camponotus blandus*, *Camponotus crassus*, *Camponotus (Myrmaphaenus)* sp.1 e *Camponotus (Myrmaphaenus)* sp.4, menos abundantes, foram encontradas em grupos de 2 a 20 operárias concentradas em ferimentos onde havia sangue acumulado e nos orifícios naturais. As mordidas de *Camponotus* e *Pheidole* resultaram em pequenas lesões circulares com margens irregulares, devido à retirada de tecido (Figura 11).

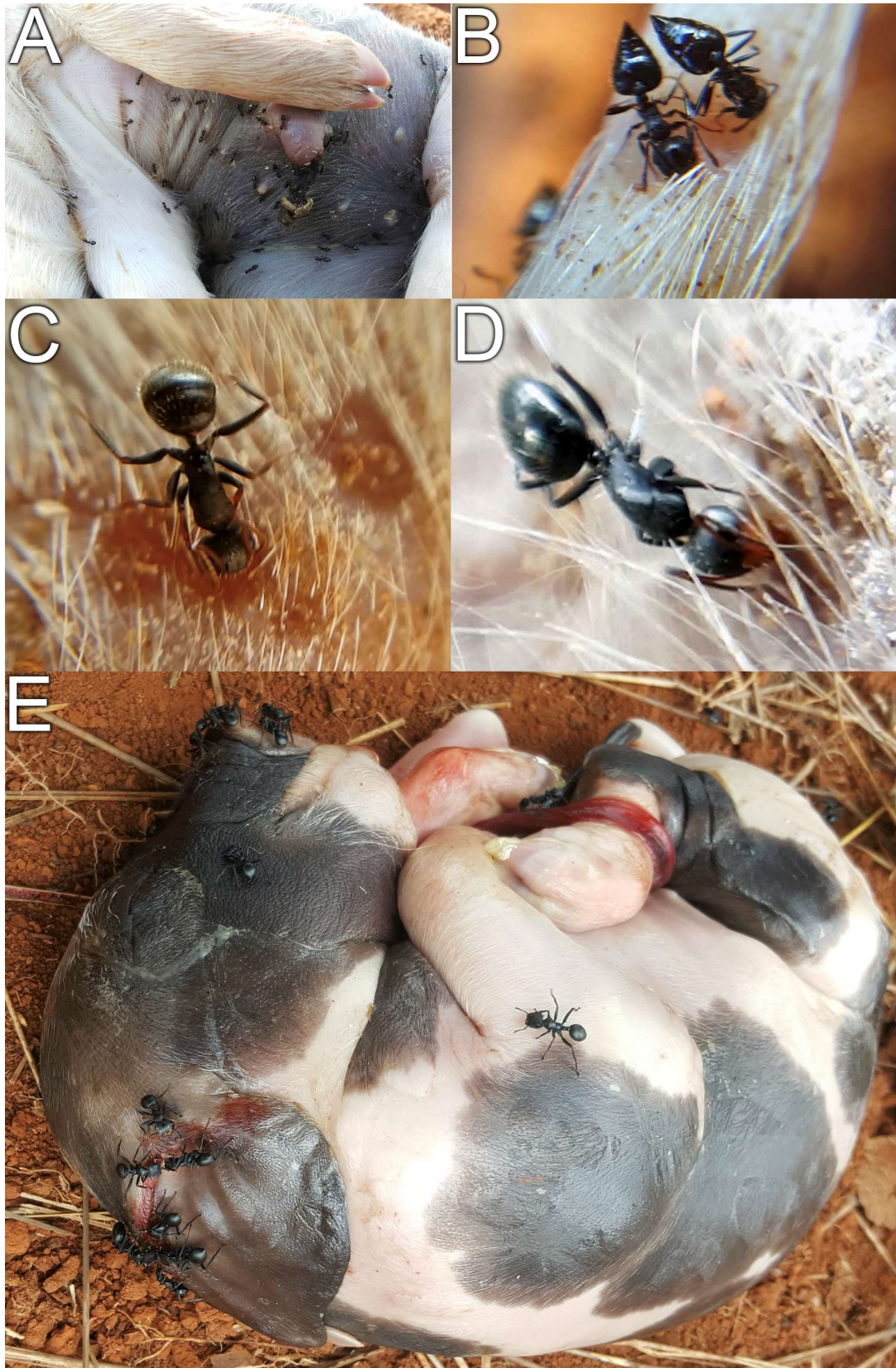


Figura 11. Operárias de *Crematogaster evallans* (A-B) cobrindo carcaça de *Sus scrofa* e se alimentando em ferimento. As mordidas de operárias de *Camponotus crassus* (C) e de *Camponotus (Myrmaphaenus) sp.4* (D) causaram lesões superficiais na pele. As operárias de *Cephalotes atratus* (E) se agruparam em volta dos orifícios naturais e ingeriram sangue que havia escorrido.

No decorrer dos experimentos, com a formação da ilha de decomposição cadavérica, algumas formigas começaram a coletar o material úmido acumulado no solo. As mesmas espécies de *Cephalotes* e *Camponotus* que estavam se alimentando sobre a carcaça foram observadas lambendo o solo, enquanto espécies de *Brachymyrmex*, *Crematogaster* e *Pheidole* carregavam grumos de terra úmida para seus ninhos. Operárias de *Tranopelta gilva* ficaram restritas à área sob a carcaça, cobrindo toda a superfície que estava em contato com a região mais úmida do solo. A área coberta por essas formigas apresentou lesões superficiais de coloração rosada, semelhantes a queimaduras ou ferimentos abrasivos (Figura 12).



Figura 12. Operárias de *Tranopelta gilva* que estavam agrupadas sob uma carcaça de *Sus scrofa*, cobrindo toda a superfície do corpo que estava em contato com o solo. A região dominada por essas formigas apresentou lesões superficiais (círculo preto) de coloração rosada, semelhantes a queimaduras ou ferimentos abrasivos.

Com a redução de biomassa associada aos estágios finais da decomposição, a necrofagia passou a se limitar à pele e à raspagem de material seco aderido aos ossos, como a cartilagem presentes em articulações. Esse comportamento foi realizado por *Atta laevigata*, *Atta sexdens*, *Crematogaster evallans*, *Camponotus blandus* e *Camponotus (Myrmaphaenus) sp.4* (Figura 13).



Figura 13. Operárias de *Camponotus (Myrmaphaenus)* sp.4 removendo material seco em parte esqueletizada da pata de uma carcaça de *Sus scrofa*.

Em um dos pontos amostrais no CRAD, *Atta laevigata* e *Camponotus rufipes* foram as espécies dominantes, cobrindo todo o corpo e carregando para seus ninhos pedaços de pele e carne que foram removidos individualmente por suas operárias. A remoção de tecido mole realizada por essas formigas foi mais conspícua do que a observada para outras espécies coletadas neste trabalho e, já no primeiro dia de amostragem, resultou em profundas lesões ao longo de toda a carcaça. As mordidas não se limitaram aos orifícios naturais e, após 48 horas de experimento, parte das patas já estava esqueletizada, após mais 24 horas, pouca pele restava sobre o esqueleto (Figura 14).

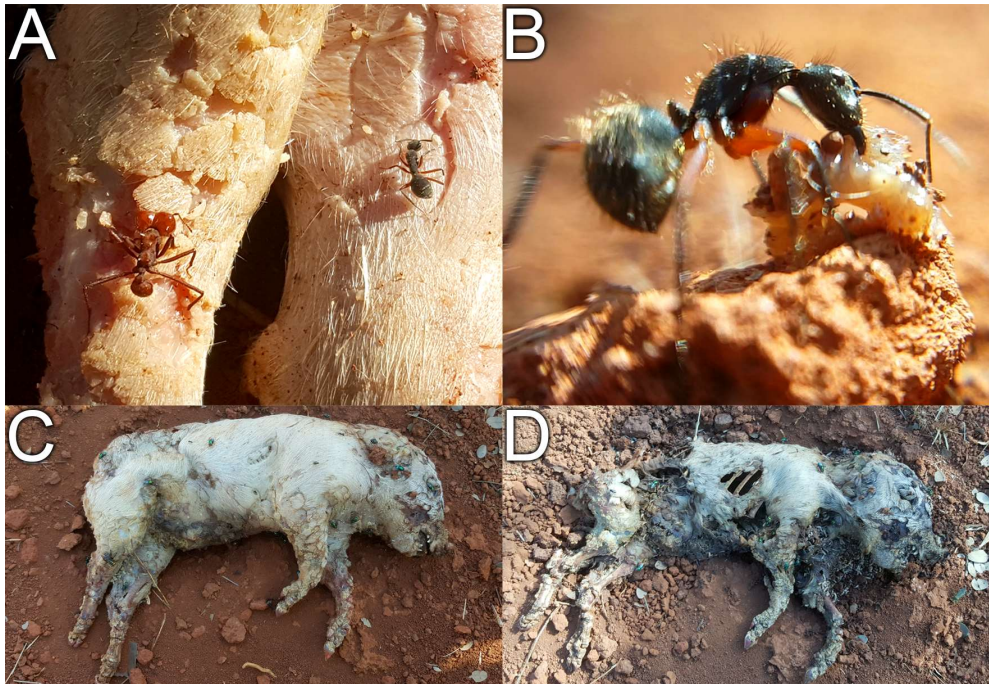


Figura 14. (A) Operárias de *Atta laevigata* e *Camponotus rufipes* mordendo carcaça de *Sus scrofa*. (B) *Camponotus rufipes* com pedaço de carne removido do suíno. (C–D) Carcaça onde *A. laevigata* e *C. rufipes* foram encontradas em maior abundância. Após 48 horas de exposição (C) marcas de mordida podem ser observadas sobre o corpo e os ossos das patas estão expostos. Após 72 horas (D) várias partes do esqueleto já estavam expostas.

A maioria das formigas observadas não demonstrou reação à presença de operárias de outras espécies, mesmo ao se tocarem ou tentarem acessar a mesma parte da carcaça, contudo, *Atta laevigata* e *Camponotus rufipes* interagiram agonisticamente. Foram registradas duas ocorrências em que uma operária avançou rapidamente em direção à outra que, em resposta, se afastou e buscou outra parte da carcaça para morder. Esse comportamento foi realizado uma vez por uma operária maior de *C. rufipes* e outra por uma operária média de *A. laevigata*. Em um terceiro momento, uma operária menor de *C. rufipes* avançou e segurou entre suas mandíbulas, por mais de um minuto, o escapo da antena de uma operária média de *A. laevigata*.

Entre estas espécies, também foi observada competição direta pelo recurso, em que operárias de *Camponotus rufipes* tentaram remover pedaços de carne que estavam entre as mandíbulas de *Atta laevigata*. Nas três ocorrências observadas desse comportamento, ambas formigas puxaram o pedaço de carne para si, mas *A. laevigata*

conseguiu manter o recurso e, em um dos casos, o carregou com a operária competidora ainda presa ao alimento.

As únicas outras ocorrências de interações agonísticas ocorreram em uma das carcaças no CRAD que estava coberta por *Pheidole gertrudae*. Duas operárias de *Atta laevigata* e uma de *Camponotus (Myrmaphaenus) sp.1* receberam mordidas nas pernas e escapo das antenas logo após subirem na carcaça. As cortadoras de folhas se afastaram, mas posteriormente, mesmo com a chegada de mais operárias de *Atta*, não foram observados outros embates.

Predação

As presas mais visadas pelas formigas foram formas imaturas de Diptera. Desse modo, entre as 19 espécies observadas predando insetos, apenas *Camponotus (Myrmaphaenus) sp.1*, *Crematogaster evallans*, *Labidus praedator*, *Pheidole* (gr. Fallax) sp.1 e *Pheidole* sp.8 não se limitaram às moscas, também predando cupins. A estratégia usada na captura das presas variou de acordo com a espécie de Formicidae e com o estágio de desenvolvimento das moscas presentes na carcaça.

Nos estágios iniciais de decomposição foram observadas operárias de *Crematogaster evallans*, *Pheidole gertrudae* e *Pheidole* sp.8 removendo ovos de Diptera que estavam acumulados nos orifícios naturais, dobras da pele e sob a carcaça. Larvas de primeiro instar foram capturadas por *Brachymyrmex* sp.3, *Camponotus crassus*, *Crematogaster evallans*, *Linepithema* sp.2, *Pheidole gertrudae*, *Pheidole oxyops*, *Pheidole radoskowski*, *Pheidole subarmata* e *Pheidole* (gr. Fallax) sp.2. Larvas maiores foram capturadas por *Camponotus crassus*, *C. (Myrmaphaenus) sp.4* e *C. (Tanaemyrmex) sp.1*, que carregaram individualmente as presas mesmo quando essas se aproximavam ao comprimento total da formiga, enquanto operárias menores de *Pheidole gertrudae* adotaram a captura em grupo para predação dessas larvas mais desenvolvidas (Figura 15).

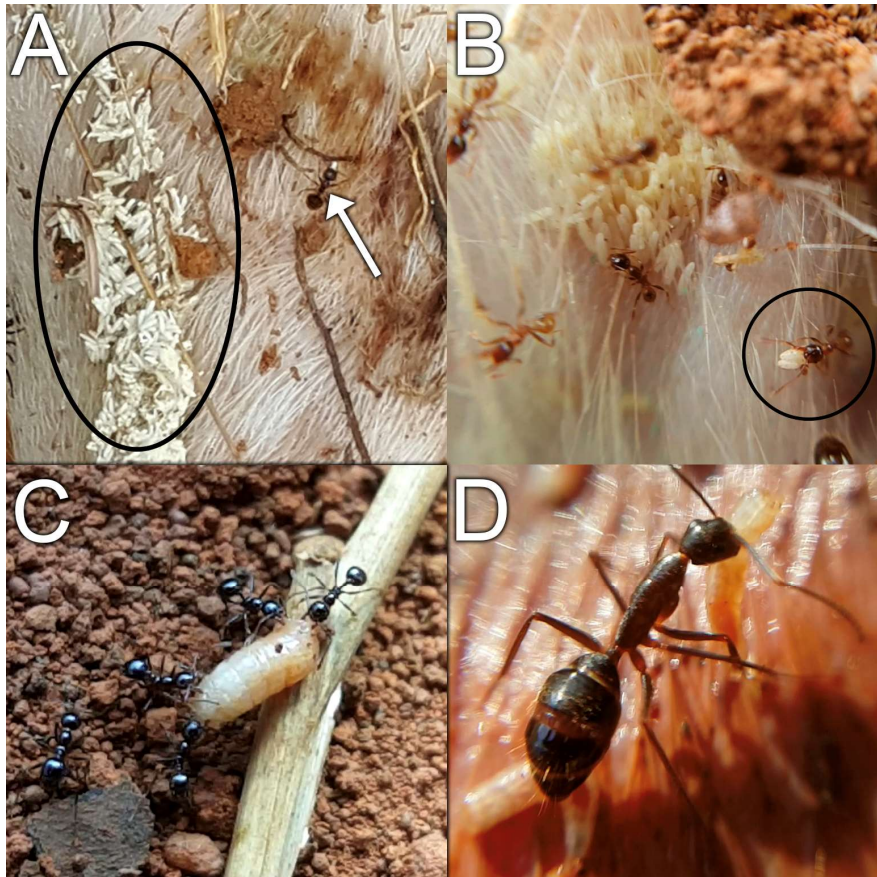


Figura 15. Formigas predando imaturos de Diptera em carcaças de *Sus scrofa*. (A) *Crematogaster evallans* (seta branca) carregando ovos (massa de ovos circulado em preto). (B) *Pheidole* sp.8 (circulado em preto) carregando ovos de Diptera. (C) Operárias de *Pheidole gertrudae* capturando em grupo uma larva de Diptera. (D) *Camponotus (Tanaemyrmex)* sp.1 capturando individualmente larva de Diptera.

Larvas de segundo e terceiro ínstar de *Chrysomya albiceps* foram observadas sendo predadas apenas em uma coluna de forrageamento de *Labidus praedator* e por uma operária de *Neoponera verenae* que prendeu entre suas mandíbulas uma das larvas que estava sob a carcaça e a carregou até seu ninho em uma árvore a seis metros do sítio de decomposição. Operárias médias de *Atta laevigata* tentaram carregar larvas de terceiro ínstar de *C. albiceps*, mas essas conseguiram se desvencilhar das mandíbulas das formigas e, em um dos casos, a larva se prendeu ao mesossoma da operária que a largou e se afastou (Figura 16). Três operárias de *Camponotus blandus* foram observadas lambendo material proveniente da ilha de decomposição que estava aderido à superfície de larvas de *C. albiceps*, sem tentar capturá-las. Os únicos registros de formigas predando moscas adultas ocorreram no 13º dia decomposição, em que adultos recém emergidos, ainda incapazes

de voar, foram predados por *Camponotus blandus* e *Neoponera verenae* que estavam forrageando na ilha de decomposição.

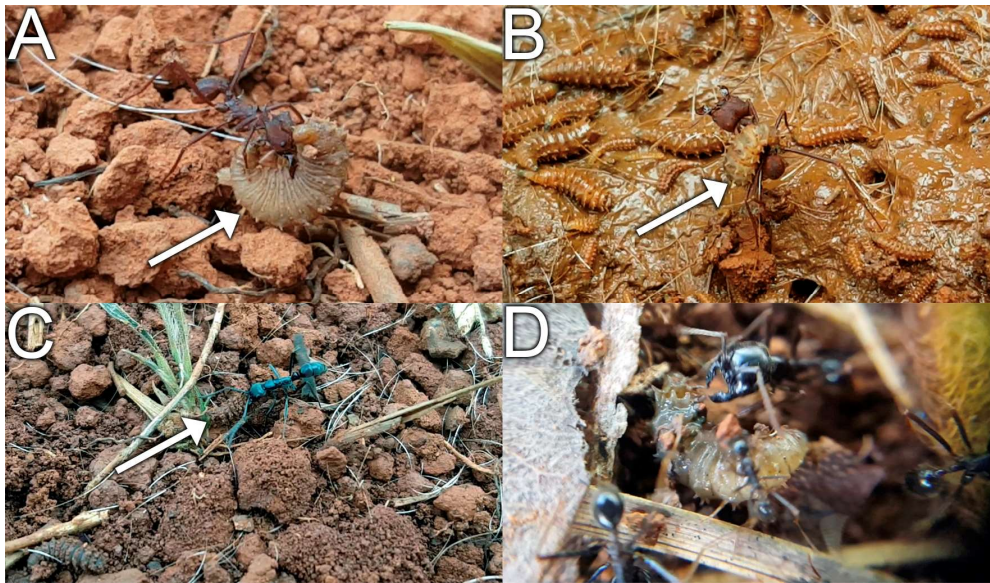


Figura 16. (A) Operária média de *Atta laevigata* mordendo larva de *Chrysomya albiceps* (seta branca). (B) Larva de *C. albiceps* (seta branca) enrolada no mesossoma de *A. laevigata*. (C) Operária de *Neoponera verenae* carregando larva de *C. albiceps* (seta branca). (D) Larva de *C. albiceps* sendo predada por *Labidus praedator*.

Neste trabalho, foram coletadas sete espécies da subfamília Dorylinae, das quais duas foram observadas durante a coleta ativa predando outros insetos. Na FAL, em uma das carcaças que estava coberta de terra devido à ação de besouros necrófagos, foram observadas operárias de *Labidus coecus* capturando larvas de Diptera sob a carcaça. Essas formigas estavam cobrindo todo o corpo, mas não foi encontrada uma coluna de forrageamento na superfície. Em dois pontos amostrais na FAL, foram observadas colunas de *Labidus praedator* se deslocando em volta das gaiolas, a uma distância de cerca de 50 cm, sem entrar em contato com as carcaças. Algumas larvas de Diptera estavam sendo carregadas e um cupim foi capturado por essas formigas. Nos dias em que *L. praedator* foi observada, não houve redução na riqueza de espécies coletadas nas armadilhas, mas nenhuma outra espécie de formiga foi encontrada no sítio de decomposição durante a coleta ativa desses dias.

DISCUSSÃO

A coleta de 146 espécies de Formicidae, com o registro de espécies nunca encontradas no Distrito Federal, demonstrou a importância de inventários da fauna de formigas no Cerrado do Planalto Central. Ainda que diversos trabalhos já tenham conduzido extensivas amostragens em algumas áreas de Cerrado no DF (e.g. Silvestre *et al.*, 2003; Maravalhas & Vasconcelos, 2014), algumas na FAL (Ribas *et al.*, 2003; Gallego-Roperro *et al.*, 2013; Vasconcelos *et al.*, 2014), os 13 novos registros de espécies encontrados neste estudo indicam que são necessários mais esforços no inventário da mirmecofauna da região.

A riqueza de 95 espécies no CRAD supera a encontrada em diversos trabalhos conduzidos em zonas urbanas, incluindo aqueles realizados em parques (Oliveira & Campos-Farinha, 2005; Santos *et al.*, 2017). Tamanha riqueza e a coleta de espécies como *Pheidole cyrtostela*, cuja biologia é pouco conhecida e que só havia sido encontrada no Mato Grosso (Wilson, 2003) e Paraguai (Wild, 2007), evidencia a importância que deve ser dada a estudos em biodiversidade urbana. As cidades abrigam grande diversidade (Melo & Delabie, 2017) e parcela ainda inexplorada da biodiversidade de Formicidae, podendo ser consideradas importantes alvos de conservação. Essa questão foi exemplificada recentemente pela descrição de *Strumigenys ananeotes* baseada em uma coleta feita no jardim de uma casa no centro da cidade de Salt Lake City, região dos Estados Unidos onde esse gênero é raramente coletado (Longino & Booher, 2019).

O efeito da presença de carcaças no aumento da riqueza de espécies é similar ao observado para besouros (Melis *et al.*, 2004), mas contrasta com um dos únicos trabalhos que mensuraram esse efeito em formigas, realizado em uma área dominada por gramíneas e com histórico de pastoreio de gado na Austrália (Barton *et al.*, 2013b). Os resultados

encontrados por Barton *et al.* (2013b) mostram aumento na abundância, mas não na riqueza de espécies de formigas, após a inserção de carcaças de canguru (*Macropus giganteus*). Esses autores sugerem que o resultado pode ser consequência da pouca capacidade de dispersão das operárias, de forma que o efeito da decomposição seria mais marcado em escala local para esses insetos, não atraindo aqueles que estão muito distantes.

O contraste entre os resultados aqui apresentados e os encontrados na Austrália podem ser decorrentes de diferenças na fauna de formigas, ou nas características das áreas de estudo. É possível que formigas que vivem em diferentes estratos do cerrado, como as espécies arborícolas de *Cephalotes* que foram encontradas nas carcaças, poderiam descer de árvores próximas ao sítio de decomposição para acessar seus recursos. Em uma área onde há o predomínio de gramíneas, sem um estrato arbóreo desenvolvido próximo aos pontos de coleta, isso seria menos provável de acontecer. Dado o pequeno número de trabalhos que mensuraram os efeitos das carcaças na comunidade de formigas, há necessidade de estudos posteriores que testem, por exemplo, a interação entre a complexidade estrutural dos ambientes e o efeito que a adição de carcaças de vertebrados pode ter na riqueza de espécies de formigas.

A diferença de riqueza entre as áreas de estudo foi pequena, com apenas oito espécies de Formicidae a mais na FAL (103) do que no CRAD (95), evidenciado pelo modelo estatístico ajustado neste trabalho, em que o fator área não foi uma variável explanatória significativa. Por outro lado, as análises de ordenação indicam marcada separação da fauna de formigas entre as áreas de coleta. A riqueza de espécies parece não ser um bom preditor dos distintos modos de uso da terra representados pelas duas áreas de estudo. Esse resultado corrobora o apresentado por Solar *et al.* (2016), que mostram que em um gradiente de antropização, a composição de espécies é mais sensível às

mudanças de uso da terra do que a riqueza de espécies de Formicidae, que muda drasticamente apenas quando foram comparadas paisagens muito diferentes.

A análise de similaridade sugere que as duas áreas apresentam assembleias de formigas distintas que participam do processo de decomposição de carcaças e que a composição de espécies entre carcaças e controles também é diferente. Entretanto, não foi observado um padrão claro quanto a diferenças no hábito alimentar das formigas que foram mais comumente coletadas, visto que os gêneros mais frequentes foram os hiperdiversos e generalistas *Camponotus* e *Pheidole*. Alguns dos gêneros de formigas coletados exclusivamente no CRAD, como *Dorymyrmex*, *Forelius* e *Pogonomyrmex*, são típicos de ambientes áridos e abertos. Na FAL, foram encontradas algumas espécies de hábito mais especializado, como *Octostruma iheringi* e *Thaumatomyrmex mutilatus*, além das espécies de hábito nômade da subfamília Dorylinae, que foram coletadas quase exclusivamente nessa área (Baccaro *et al.*, 2015). Entretanto, esses grupos não ocorreram com tanta frequência quanto os generalistas e não foram observados exercendo efeito tão conspicuo nas carcaças.

A variação na riqueza de Formicidae entre os dias de coleta não foi explicada pela presença da matéria orgânica animal em decomposição, possivelmente sendo influenciada por outros fatores não mensurados neste trabalho. Em estudos com outros insetos, como moscas, é proposto um processo de sucessão influenciado por questões como a facilitação, em que insetos pioneiros na carcaça causam modificações no substrato, permitindo então a colonização por outros membros da fauna cadavérica (Forbes & Carter, 2016). Esse processo parece não se aplicar da mesma forma à Formicidae, pois esses insetos são capazes de explorar uma ampla diversidade de recursos (Hölldobler & Wilson, 1990), podendo flexibilizar as suas estratégias de obtenção de alimento de acordo com a disponibilidade no sítio de decomposição, como observado em

Pheidole gertrudae que predou larvas pequenas individualmente e larvas maiores em grupo, e *Camponotus (Myrmaphaenus) sp.4* que no início da decomposição se alimentou de carne fresca e sangue e, ao fim, foi observada raspando material seco. As formigas podem então acessar a carcaça a qualquer momento da sucessão e lá se manter até que os recursos tenham se exaurido.

A relação observada entre o período do ano e a riqueza de Formicidae já foi encontrado em outros trabalhos (Paula, 2014). Ligação entre a diversidade de formigas e condições abióticas são conhecidas, com trabalhos que apontam para maior riqueza em alguns ambientes mais úmidos (Levings, 1983) e aumento na atividade de forrageamento de algumas espécies em ambientes mais quentes (Vogt *et al.*, 2003; Dunn *et al.*, 2007). A não significância da interação entre tratamento e período do ano ($F = 0,12$; $P = 0,7332$) sugere que as carcaças são recursos utilizados pelas formigas independentemente das possíveis flutuações sazonais na disponibilidade de alimento.

Apesar de existirem 13.684 espécies válidas de Formicidae (Bolton, 2020), a biologia e história natural de várias dessas é pouco conhecida, com seus registros de ocorrência aparecendo apenas em inventários de fauna e nos trabalhos em que são descritas. A diversidade de modos com os quais as formigas podem se associar a carcaças de vertebrados e o reduzido número de trabalhos com este enfoque, propiciam que estudos em decomposição, para além de seus objetivos principais, também contribuam na exploração da história natural das formigas observadas.

Esse tipo de contribuição é evidenciado, por exemplo, na observação de *Tranopelta gilva*, espécie de hábito hipogeico raramente encontrada forrageando na superfície e pertencente a um gênero cuja biologia é muito pouco conhecida. Com o presente trabalho, sabe-se agora que, assim como elas utilizam o espaço sob cascas de troncos apodrecidos em florestas úmidas como sítio de nidificação (Baccaro *et al.*, 2015),

também se aglomeram sob carcaças de vertebrados no estágio mais úmido de decomposição. As marcas presentes na pele onde essas formigas se agruparam sugerem a utilização da carcaça como alimento. O mesmo se aplica à *Solenopsis tridens*, espécie registrada em poucos trabalhos (Antmaps, 2020; Janicki *et al.*, 2016) cuja biologia é pouco conhecida (Trager, 1991) e que foi observada predando larvas de Diptera e se alimentando de uma das carcaças.

Espécies frequentemente coletadas no Cerrado, como *Crematogaster evallans*, *Pheidole gertrudae*, *Pheidole oxyops* e *Pheidole subarmata*, nunca haviam sido registradas em carcaças, mas tiveram conspícua ação no sítio de decomposição, principalmente *C. evallans* e *P. gertrudae*, que recrutaram grande número de operárias e predaram moscas em diferentes estágios de desenvolvimento. Outrossim, *Camponotus blandus* é comum em coletas conduzidas no Cerrado e tem vários aspectos de sua biologia já conhecidos (e.g. McClure *et al.*, 2008; Alves-Silva *et al.*, 2013; Gallego-Ropero & Feitosa, 2014). Não obstante, observou-se um comportamento não reportado anteriormente na literatura, em que operárias de *C. blandus* ingeriram exsudatos úmidos provenientes da ilha de decomposição que estavam aderidos à superfície de larvas de *Chrysomya albiceps*. Essas formigas provavelmente não seriam capazes de capturar individualmente essas larvas, dada sua motilidade, como foi observado nas tentativas falhas de *Atta laevigata* de predação dessa espécie de Diptera.

Diversos estudos categorizaram espécies de formigas em grupos funcionais ou guildas ecológicas, utilizando critérios como tamanho corporal, estratégias de forrageamento e grupo trófico (Silvestre *et al.*, 2003; Brandão *et al.*, 2012; Koch *et al.*, 2019). Neste trabalho foi encontrada uma grande diversidade desses grupos, com espécies que podem ser enquadradas como predadoras especialistas (ex. *Prionopelta punctulata*), predadoras generalistas (ex. *Neoponera verenae*), legionárias epigeicas (ex. *Labidus*

praedator), legionárias hipogeicas (ex. *Labidus coecus*), oportunistas de solo e vegetação (ex. *Brachymyrmex* spp), dominantes onívoras de solo (ex. *Pheidole gertrudae*), Camponotíneas patrulheiras generalistas (ex. *Camponotus blandus*), cultivadoras de fungo (ex. *Mycocepurus goeldii*) e cortadoras de folhas (ex. *Atta laevigata*).

As espécies mais frequentes nos pontos amostrais e que demonstraram ação mais conspicua nos períodos de observação, pertencem aos gêneros com maior riqueza de espécies – *Camponotus*, cuja maioria das espécies tende a ser categorizadas como formigas de hábito generalista, e *Pheidole* que tem a maior parte de suas espécies classificadas como onívoras dominantes de solo. Esses gêneros estão entre os mais comumente encontrados em trabalhos de sucessão em carcaças de vertebrados no Brasil (Andrade-Silva *et al.*, 2015; Fonseca *et al.*, 2015; Paula *et al.*, 2016). Ambos possuem espécies capazes de recrutar grande número de operárias para fontes de alimento e têm dieta bastante diversificada (Silvestre *et al.*, 2003), como observado nas carcaças onde elas exploraram diversos recursos e predaram moscas em diferentes estágios de desenvolvimento. Além disso, *Camponotus rufipes* e *Pheidole gertrudae* foram as únicas espécies observadas iniciando interações agonísticas com outras formigas, defendendo agressivamente carcaças próximas a seus ninhos. Isso pode ser um indicativo de que esses grupos de Formicidae podem ter papel relevante na estruturação da comunidade de insetos decompositores.

A maior parte das espécies de cultivadoras de fungos foram raramente coletadas, não observadas na coleta ativa e representaram pequena fração da abundância nas armadilhas *pitfall*, de forma que algumas espécies como *Apterostigma* sp.2, *Cyphomyrmex* sp.2 e *Mycocepurus* sp., das quais coletou-se apenas 1 ou 2 indivíduos, possivelmente foram capturas acidentais que não utilizaram a carcaça como recurso. Entretanto, as cortadoras de folhas do gênero *Atta* representaram a segunda maior

abundância nas armadilhas e demonstraram ser atraídas ao animal morto. Esse é um grupo de formigas com dieta extremamente especializada, que utilizam folhas para cultivar um fungo simbiote usado como alimento de seus imaturos (Weber, 1972). Ainda não se sabe qual o papel das carcaças de vertebrados no balanço nutricional de suas colônias. É possível que elas utilizem esse recurso como fonte alternativa de sal, visto que há espécies desse gênero que são atraídas para iscas de cloreto de sódio, especialmente em regiões mais afastadas da costa onde o sal é um recurso mais limitante (O'Donnell *et al.*, 2010). Além disso, formigas predominantemente herbívoras tendem a ser mais limitadas por esse recurso do que as de hábito predador (Kaspari *et al.*, 2008). Lachaud *et al.* (2019) levantaram a hipótese de que operárias de *Atta* coletam actinobactérias presentes na pele de diversos vertebrados, o que pode contribuir para a sua resistência contra patógenos.

A guilda das formigas de forrageamento legionário foi representada por sete espécies da subfamília Dorylinae, entre as quais se destacaram *Labidus coecus* e *Labidus praedator*, cuja associação às carcaças pôde ser observada. Essas formigas pertencem ao grupo popularmente conhecido no Brasil como “formigas de correição” e formam ninhos temporários de onde enviam incursões maciças com milhares de operárias em busca de alimento, predando uma ampla variedade de invertebrados em seu caminho (Gotwald, 1982). A ocorrência desse grupo em carcaças de vertebrados não é muito explorada na literatura, com poucos estudos sobre sucessão cadavérica reportando a presença dessas espécies (Eubanks *et al.*, 2019)

Labidus coecus é uma espécie de forrageamento predominantemente hipogeico, capaz de invadir colônias de outras formigas por via subterrânea (Perfecto, 1992), portanto, é possível que essas formigas tenham acessado a carcaça pelo estrato hipogeico, em vista de colunas de forrageamento não terem sido observadas na superfície. Esta é uma das poucas espécies de formigas de correição já registradas removendo pedaços de

carcaças de vertebrados (Paula *et al.*, 2016), mas seu comportamento no presente trabalho não pôde ser claramente observado, se limitando a dois registros de predação de larvas de Diptera, devida à grande quantidade de terra que foi depositava sobre a carcaça por besouros necrófagos.

A grande abundância de *Labidus praedator* coletada nas armadilhas (10.923 espécimes) pode ser explicada pela sua estratégia de buscar alimento em grupo. Não há evidências de que os recursos presentes no sítio de decomposição tenham exercido alguma atração à essas formigas. Essa é uma espécie predadora generalista capaz de remover até 75% dos invertebrados de solo por onde passam (Kaspari *et al.*, 2011). Entretanto, não foram observadas entrando em contato com as carcaças e capturaram apenas invertebrados que estavam indo em direção, ou se afastando do sítio de decomposição, a despeito da grande abundância de larvas de Diptera disponível a menos de 1 metro das colunas de forrageamento. Ainda assim, é possível que a presença dessas formigas possa exercer efeito no acesso de outros insetos à carcaça, como sugerido pela ausência de outras espécies de formigas no sítio de decomposição durante a passagem de *L. praedator*, em contraste com a riqueza encontrada nas armadilhas nesses mesmos dias. Nesse caso, a presença de *L. praedator* teria impossibilitado temporariamente a chegada de outras formigas ao recurso, situação revertida após a passagem da “correição” pelo local, constituindo então um possível efeito indireto no processo de decomposição das carcaças.

Apesar do pequeno número de espécies de hábito hipogeico que foram coletadas neste trabalho, a captura de *Tranopelta gilva* e *Labidus coecus*, e a observação de sua associação às carcaças, sugerem que a relação entre a mirmecofauna subterrânea e a decomposição representa uma lacuna de conhecimento com potencial a ser explorado. A maior parte das espécies de *Labidus*, assim como *Labidus coecus*, têm hábito

predominantemente subterrâneo (Baccaro *et al.*, 2015). Sua presença conspícua e ação predatória sugere que essas espécies hipogeicas podem ser um componente importante na estruturação da fauna de insetos necrófagos, mas que ainda não foi alvo de estudos em ecologia da decomposição. O mesmo pode ser dito sobre *Tranopelta gilva* que, com o recrutamento de grande abundância de operárias, monopolizou o espaço sob uma das carcaças.

Uma perspectiva futura no estudo do papel das formigas hipogeicas na decomposição de carcaças, seria a realização de experimentos com maior número de armadilhas subterrâneas e com carcaças maiores, o que permitiria a inserção de matéria orgânica à maiores profundidades no solo. Nesse âmbito, podem ser testados os efeitos de variáveis como composição e drenagem do solo, tamanho de carcaça e profundidade das armadilhas, na fauna dessas formigas.

A observação de competição por um recurso alimentar entre espécies com dietas tão distintas como *Atta laevigata* e *Camponotus rufipes* sugere que carcaças de vertebrados são um modelo útil ao estudo de interações ecológicas entre organismos que nem sempre são encontrados associados em outras situações. Durante o processo de decomposição há a disponibilidade de uma variedade de recursos, de forma que insetos com hábitos alimentares distintos são atraídos à um mesmo local buscando explorar oportunisticamente elementos do sítio de decomposição.

O comportamento de roubar comida realizado por operárias de *Camponotus rufipes* é uma forma de competição por interferência denominada cleptobiose. Esse caso, em que uma operária tenta remover alimento diretamente das mandíbulas da formiga competidora é classificado por alguns autores como *food robbing* (Hölldobler, 1986). É uma interação já registrada em algumas espécies, podendo ocorrer o roubo de presas, sementes ou até alimento líquido (Hölldobler, 1986; Perfecto & Vandermeer, 1993;

Yamaguchi, 1995; Richard *et al.*, 2004). Agressividade associada à defesa de alimento ou território é comumente observada em formigas e já foi registrada em *C. rufipes* (Del-Claro & Oliveira, 2000) e *Atta* (Fowler, 1977). Entretanto, esse é o primeiro registro de uma interação cleptobiótica entre essas espécies.

A partição de recursos é comum em comunidades de formigas, seja quanto ao tipo de dieta, ou pela separação espacial ou do período de atividade das diferentes espécies (Parr & Gibb, 2010). Desta forma, não é inesperado que espécies com dietas profundamente distintas, como a generalista *C. rufipes* e a cortadora de folhas *A. laevigata*, fossem encontradas forrageando no mesmo horário e local, visto que essas já estão separadas pelo tipo de dieta. Neste caso, mesmo que a competição não ocorra em recursos estáveis e que constituem grande parcela da dieta dessas formigas, como folhas no caso de *Atta* e acesso a insetos trofobiontes ou nectários extraflorais no caso de *Camponotus*, pôde ser observada em uma fonte efêmera e rica de recursos que é utilizada oportunisticamente pelas duas espécies.

Há uma estreita relação entre a entomologia forense e o conhecimento produzido pela ecologia da decomposição e a entomologia de forma geral (Catts & Goff, 1992). Com as observações da associação entre formigas e carcaças de vertebrados realizadas neste trabalho, é possível propor algumas espécies de potencial importância forense, para que sejam posteriormente estudadas nesse contexto. Entre as formigas coletadas, aquelas cuja ação na carcaça deixou marcas, poderiam, no âmbito forense, ocultar algum vestígio de crime ou agir como um fator de confusão na investigação de cena de crime. Com esse tipo de ação, *Atta laevigata* e *Camponotus rufipes* foram as mais conspícuas devido à intensa remoção de tecido realizada pelas suas operárias, causando múltiplas lesões por toda a pele da carcaça e rápida esqueletização das patas. Apesar de ser especializada no corte de folhas, *Atta laevigata* pode ser considerada uma das principais espécies

neotropicais de importância forense. Ela está presente em ambientes naturais, rurais e urbanos (Cherrett & Peregrine, 1976; Fowler *et al.*, 1989; Bueno & Campos, 2017) e, por possuir mandíbulas robustas adaptadas ao corte e colônias populosas (Weber, 1972; Hölldobler & Wilson, 1990), suas operárias podem causar profundas e abundantes lesões pós-morte, além de alterar cenas de crime por meio do corte de roupas de vítimas de homicídio (De Souza *et al.*, 2020).

Em contraste com as marcas das mordidas de *Atta laevigata* e *Camponotus rufipes*, as lesões causadas por outras espécies, como *Crematogaster evallans*, *Pheidole gertrudae* e *Camponotus* spp., resultaram em menor remoção de tecido e foram concentradas em algumas partes do corpo. Esses são padrões mais semelhantes aos encontrados na literatura, que em maior parte relata a ação de formigas de menor tamanho corporal (e.g. Ventura *et al.*, 2010; Bonacci & Vercillo, 2015; Bugelli *et al.*, 2015). Da mesma forma, as lesões causadas por *Tranopelta gilva* são similares às registradas para *Solenopsis saevissima*, outra espécie da tribo Solenopsidini, cuja ação resulta em marcas que se assemelham mais a ferimentos abrasivos ou queimaduras, do que a lesões perfurantes (Pereira *et al.*, 2017). O padrão das injúrias pós-morte causadas por formigas parece então depender das características morfológicas de cada espécie. Entretanto, essa é uma questão que carece de estudos mais profundos, com apenas uma publicação que associa a identificação de uma espécie de Formicidae à padrões de lesões analisadas histologicamente (Bonacci & Vercillo, 2015).

Outro fator que atribui importância forense às formigas é a predação de imaturos de insetos necrófagos. Entretanto, é necessário cautela ao utilizar esse comportamento como critério para que se afirme que determinadas espécies tenham importância na investigação de cenas de crime, ou no andamento da decomposição. Todas as carcaças foram colonizadas por moscas e chegaram ao estágio seco de decomposição após o

mesmo número de dias. Além disso, comparando ao número de ocorrências necrofagia, foram observadas poucas formigas predando larvas de moscas. Essas observações sugerem que a ação predatória das formigas não exerceu impacto na fauna necrófaga a ponto de causar atraso à decomposição.

Na literatura, os registros de formigas alterando o padrão de sucessão de insetos necrófagos, ou impedindo a colonização por Diptera, são restritos a observações em carcaças colocadas próximas a ninhos de espécies do gênero *Solenopsis*. Essas são formigas agressivas, capazes de monopolizar o corpo antes que insetos necrófagos o colonizem, em alguns casos utilizando estratégias como bloquear os orifícios do corpo com terra (Lindgren *et al.*, 2011; Maciel *et al.*, 2015). O conhecimento a respeito da biologia das formigas é de especial importância nesse contexto. Mesmo que nenhuma das espécies encontradas no experimento tenham impedido a colonização das carcaças por insetos necrófagos, é possível que aquelas que realizam recrutamento massivo de operárias, como *Crematogaster evallans* e *Pheidole gertrudae*, sejam capazes de excluir competitivamente esses insetos, a depender de fatores como maturidade e proximidade dos ninhos. Por outro lado, espécies que têm colônias pouco populosas, como as de *Neoponera verena* (Gobin *et al.*, 2003), ou que forrageiam solitariamente, dificilmente seriam tão efetivas quanto as Myrmicinae de recrutamento massivo em alterar o processo de sucessão de insetos necrófagos.

As condições para que a ação predatória das formigas tenha impacto no processo de sucessão em carcaças de vertebrado parecem ser mais restritas do que as da necrofagia, em que qualquer injúria pós-morte é um potencial fator que pode gerar equívocos em perícias (Campobasso *et al.*, 2009). Portanto, ainda são necessários estudos focados em mensurar o efeito da predação realizada por espécies de formiga que não sejam do gênero *Solenopsis*, para que se elucide quais as espécies que exercem maior impacto por meio da

remoção de insetos necrófagos e em quais condições isto pode ser de interesse da área forense.

O conhecimento dos padrões de distribuição de espécies de insetos também pode ser aplicado pela entomologia forense, como em casos onde a origem de carregamentos de drogas traficadas internacionalmente pode ser averiguada pela presença de insetos associados às amostras (Crosby *et al.*, 1986; Macedo *et al.*, 2013). Portanto, a ampliação do conhecimento da biodiversidade, representada neste trabalho pelos 13 novos registros de espécies para a região, e o contínuo desenvolvimento da taxonomia de Formicidae que possibilita a correta identificação dos espécimes coletados, também contribuem para a construção do corpo de conhecimento utilizado pelas ciências forenses.

A revisão mais atual sobre formigas associadas a carcaças de vertebrados utilizou 15 publicações para o Brasil (Eubanks *et al.*, 2019). O presente estudo aumenta esse número para 22 publicações e as coletas em campo resultaram em 47 novos registros de espécies de Formicidae em carcaças. Esse elevado número pode ser decorrente da ausência de estudos dessa natureza conduzidos no Distrito Federal. Há uma escassez de trabalhos em ecologia da decomposição e entomologia forense com um enfoque em Formicidae e a maior parte desses foi realizada na região sudeste.

Outro fator é o método de coleta adotado. Nos pontos com carcaças, a coleta ativa resultou em apenas 36 espécies, nenhuma exclusiva a esse método, enquanto a amostragem com armadilhas de queda encontrou 120, superando o número de espécies encontradas em carcaças de vertebrado em outros trabalhos publicados no país, que em sua maioria utilizaram métodos de coleta ativa (e.g. Gomes *et al.*, 2009; de Faria *et al.*, 2018). Apenas cinco estudos também coletaram com armadilhas de queda, mas utilizando menor número de carcaças. O que encontrou maior riqueza foi o de Fonseca *et al.* (2015), que encontrou 23 espécies em quatro carcaças de *Rattus norvegicus*. Apesar da maior

diversidade amostrada pela coleta passiva, a maioria das formigas encontradas com esse método não foram observadas na carcaça, não sendo possível classificá-las quanto à sua ação no processo de decomposição. Isso é mais evidente quando a observação é limitada a apenas um período do dia, como neste trabalho, em decorrência da partição temporal em comunidades de formigas (Parr & Gibb, 2010).

Mesmo que a coleta passiva tenha o potencial de amostrar de forma mais ampla a diversidade presente no sítio de decomposição, é de fundamental importância que trabalhos que busquem entender o papel das formigas nesse contexto utilizem também a coleta ativa e a observação do comportamento desses insetos, preferencialmente em distintos períodos do dia. Algumas espécies, como *Ectatomma edentatum* e *Forelius brasiliensis*, que não estavam presentes durante as observações, foram coletadas mais abundantemente nas armadilhas próximas a carcaças do que nos controles. Portanto, é possível que algum elemento no sítio de decomposição tenha atraído essas espécies, o que resultou no recrutamento de operárias, mas não permite o exame preciso da sua associação à carcaça e à fauna decompositora.

O uso de diferentes metodologias de amostragem tem potencial para contribuir na exploração de uma série de lacunas de conhecimento ainda presentes em um campo tão pouco explorado como as formigas associadas à decomposição de carcaças de vertebrados. As carcaças se mostraram recursos amplamente utilizados por diversas guildas de formigas e podem ser utilizadas em estudos que contribuam para o conhecimento da distribuição, história natural, comportamento e ecologia de formigas, além de fornecer subsídios para as ciências forenses.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albuquerque, N.L. & Brandão, C.R.F., 2009. A revision of the Neotropical Solenopsidini ant genus *Oxyepoecus* Santschi, 1926 (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). 2. Final. Key for species and revision of the *Rastratus* species-group. *Papéis Avulsos de Zoologia* 49, 289–309.
- Alves-Silva, E., Bächtold, A., Barônio, G.J. & Del-Claro, K., 2013. Influence of *Camponotus blandus* (Formicinae) and flower buds on the occurrence of *Parrhasius polibetes* (Lepidoptera: Lycaenidae) in *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae). *Sociobiology* 60, 30–34.
- Andersen, A.N. & Brault, A., 2010. Exploring a new biodiversity frontier: Subterranean ants in northern Australia. *Biodiversity and Conservation*. 19, 2741–2750.
- Anderson, G.S., 2015. Human Decomposition and Forensics, **In:** Benbow, M.E., Tomberlin, J.K. & Tarone, A.M. (Orgs.), *Carrion Ecology, Evolution and their Applications*. CRC: Press, Boca Raton, pp. 541–560.
- Andrade-Silva, J., Pereira, E.K.C., Silva, O., Santos, C.L.C., Delabie, J.H.C. & Rebêlo, J.M.M., 2015. Ants (Hymenoptera: Formicidae) associated with pig carcasses in an Urban Area. *Sociobiology* 62, 527–532.
- Antmaps., 2015. Disponível em <<http://antmaps.org/>>. Acessado em 31 de janeiro de 2020.
- Baccaro, F.B., Feitosa, R.M., Fernandez, F., Fernandes, I.O., Izzo, T.J., Souza, J.L.P. & Solar, R., 2015. **Guia para os gêneros de formigas do Brasil**. Editora INPA, Manaus.
- Barton, P.S., Cunningham, S.A., Lindenmayer, D.B. & Manning, A.D., 2013a. The role of carrion in maintaining biodiversity and ecological processes in terrestrial

- ecosystems. *Oecologia* 171, 761–772.
- Barton, P.S., Cunningham, S.A., Macdonald, B.C.T., McIntyre, S., Lindenmayer, D.B. & Manning, A.D., 2013b. Species Traits Predict Assemblage Dynamics at Ephemeral Resource Patches Created by Carrion. *PLoS One* 8, 1–9.
- Beasley, J.C., Olson, Z.H. & DeVault, T.L., 2015. Ecological role of vertebrate scavengers, **In:** Benbow, M.E., Tomberlin, J.K. & Tarone, A.M. (Orgs.), Carrion Ecology, Evolution and their Applications. CRC: Press, Boca Raton, pp. 107–128.
- Bestelmeyer, B.T., Agosti, D., Alonso, L.E., Brandão, C.R.F., Brown Jr, W.L., Delabie, J.H.C. & Silvestre, R., 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants, **In:** Agosti, D., Majer, J.D., Alonso, L.E. & Schultz, T.R. (Orgs.), *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C, pp. 122–144.
- Bitar, P.D.R., Rodrigues, T.F.S. & Geiser, G.C., 2013. Ocorrência da família Sarcophagidae (Insecta, Diptera) em carcaças de *Sus scrofa* Linnaeus (Suidae) em Belém-PA: colonização da carcaça e sua relação com o tempo de morte do animal. *Revista Brasileira de Criminalística* 2, 24–31.
- Bolton, B., 2020. An online catalog of the ants of the world. Disponível em <<http://antcat.org>>. Acessado em 31 de janeiro de 2020.
- Bonacci, T. & Vercillo, V., 2015. Outdoor post-mortem bite injuries by *Tapinoma nigerrimum* (Hymenoptera, Formicidae) on a human corpse: Case report. *Journal of Forensic and Legal Medicine* 33, 5–8.
- Bonacci, T., Benecke, M., Scapoli, C., Vercillo, V. & Pezzi, M., 2019. Severe post mortem damages by ants on a human corpse. *Romanian Journal of Legal Medicine* 27, 169–271.
- Bornemissza, G.F., 1957. An analysis of arthropod succession in carrion and the effect of

- its decomposition on the soil fauna. *Australian Journal of Zoology* 5, 1–12.
- Braig, H.R. & Perotti, M.A., 2009. Carcasses and mites. *Experimental and Applied Acarology* 49, 45–84.
- Brandão, C.R.F., Silva, R.R. & Delabie, J.H.C., 2012. Neotropical Ants (Hymenoptera) Functional Groups: Nutritional and Applied Implications, **In:** Panizzi, A.R. & Parra, J.R.P. (Orgs.), *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management*. CRC: Press, Boca Raton, pp. 213–236.
- Buczowski, G. & Richmond, D.S., 2012. The effect of urbanization on ant abundance and diversity: A temporal examination of factors affecting biodiversity. *PLoS One* 7, 22–25.
- Bueno, O.C. & Campos, A.E.C., 2017. Formigas que vivem no ambiente urbano, **In:** Bueno, O.C., Campos, A.E.C. & Morini, M.S.C. (Orgs.), *Formigas em ambientes urbanos no Brasil*. Canal 6 Editora, Bauru, pp. 31–47.
- Bugelli, V., Forni, D., Bassi, L.A., Di Paolo, M., Marra, D., Lenzi, S., Toni, C., Giusiani, M., Domenici, R., Gherardi, M. & Vanin, S., 2015. Forensic Entomology and the Estimation of the Minimum Time Since Death in Indoor Cases. *Journal of Forensic Sciences* 60, 525–531.
- Byard, R.W., 2005. Autopsy problems associated with postmortem ant activity. *Forensic Science, Medicine and Pathology* 1, 37–40.
- Camacho, G.P. & Vasconcelos, H.L., 2015. Ants of the Panga Ecological Station, a Cerrado reserve in Central Brazil. *Sociobiology* 62, 281–295.
- Campobasso, C.P., Marchetti, D., Introna, F. & Colonna, M.F., 2009. Postmortem artifacts made by ants and the effect of ant activity on decompositional rates. *American Journal of Forensic Medicine and Pathology* 30, 84–87.
- Carter, D.O., Yellowlees, D. & Tibbett, M., 2007. Cadaver decomposition in terrestrial

- ecosystems. *Naturwissenschaften* 94, 12–24.
- Catts, E.P. & Haskell, N.H., 1990. **Entomology and Death: A Procedural Guide.** Joyce's Print Shop, Inc., Clemson.
- Catts, E.P. & Goff, M.L., 1992. Forensic entomology in criminal investigations. *Annual Review of Entomology* 37, 253–272.
- Celino, T.B., 2014. Atividade de formigas e suas implicações forenses em um ecossistema dinâmico – o corpo em decomposição. Dissertação de Mestrado (Biologia Animal). Rio de Janeiro, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.
- Cherrett, J.M. & Peregrine, D.J., 1976. A review of the status of leaf-cutting ants and their control. *Annals of Applied Biology* 84, 124–128.
- Coe, M., 1978. The decomposition of elephant carcasses in the Tsavo (East) National Park, Kenya. *Journal of Arid Environments* 1, 71–86.
- Crosby, T.K., Watt, J.C., Kistemaker, A.C. & Nelson, P.E., 1986. Entomological Identification of the Origin of Imported *Cannabis*. *Journal of the Forensic Science Society* 26, 35–44.
- Cruz, T.M. & Vasconcelos, S.D., 2006. Entomofauna de Solo Associada à Decomposição de Carcaça de Suíno em um Fragmento de Mata Atlântica de Pernambuco, Brasil. *Biociências* 14, 193–201.
- De Andrade, M.L. & Baroni Urbani, C., 1999. Diversity and adaptation in the ant genus *Cephalotes*, past and present. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B (Geologie und Paläontologie)* 271, 1–889.
- De Faria, L.S., Paseto, M.L., Couri, M.S., Mello-Patiu, C.A. & Mendes, J., 2018. Insects Associated with Pig Carrion in Two Environments of the Brazilian Savanna. *Neotropical Entomology* 47, 181–198.
- De Souza, A.A.F., DeRosa, C.T.A., Arantes, L.C. & Pujol-Luz, J.R., 2020. Artifacts

- Caused by Leaf-Cutting Ants of the Genus *Atta* (Hymenoptera: Formicidae): Postmortem Bite Injuries and the Tearing of Clothes. *Journal of Forensic Sciences*, 1–4.
- Del-Claro, K. & Oliveira, P.S., 2000. Conditional outcomes in a neotropical treehopper-ant association: Temporal and species-specific variation in ant protection and homopteran fecundity. *Oecologia* 124, 156–165.
- Del-Claro, K., Rodriguez-Morales, D., Calixto, E.S., Martins, A.S. & Torezan-Silingardi, H.M., 2019. Ant pollination of *Paepalanthus lundii* (Eriocaulaceae) in Brazilian savanna. *Annals of Botany* 123, 1159–1165.
- Del Toro, I., Ribbons, R.R. & Pelini, S.L., 2012. The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 17, 133–146.
- Dunn, R.R., Parker, C.R. & Sanders, N.J., 2007. Temporal patterns of diversity: Assessing the biotic and abiotic controls on ant assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society* 91, 191–201.
- Eubanks, M.D., Lin, C. & Tarone, A.M., 2019. The role of ants in vertebrate carrion decomposition. *Food Webs* 18.
- FAL - Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília, 2020. Disponível em <<http://fal.unb.br/>>. Acessado em 31 de janeiro de 2020.
- Felfili, J.M., 2007. Subsídios ao plano de manejo da Estação Ecológica e ao plano diretor da Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília.
- Fittkau, E.J. & Klinge, H., 1973. On Biomass and Trophic Structure of the Central Amazonian Rain Forest Ecosystem. *Biotropica* 5, 2–14.
- Folgarait, P., 1998. Ant biodiversity to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation* 7, 1121–1244.

- Fonseca, A.R., Campos, R.B.F. & Silva, G.F., 2015. Formigas em Carcaças de *Rattus norvegicus* (Berkenhout) em uma Área de Cerrado no Sudeste do Brasil: Riqueza e Abundância. *EntomoBrasilis* 8, 74–78.
- Forbes, S.L. & Carter, D.O., 2015. Processes and Mechanisms of Death and Decomposition of Vertebrate Carrion, **In:** Benbow, M.E., Tomberlin, J.K. & Tarone, A.M. (Orgs.), *Carrion Ecology, Evolution and their Applications*. CRC: Press, Boca Raton, pp. 13–30.
- Fowler, H.G., 1977. Field response of *Acromyrmex crassispinus* (Forel) to aggression by *Atta sexdens* (Linn.) and predation by *Labidus praedator* (Fr. Smith) (Hymenoptera: Formicidae). *Aggressive Behavior* 3, 385–391.
- Fowler, H.G., Pagani, M.I., Da Silva, O.A., Forti, L.C., Da Silva, V.P. & De Vasconcelos, H.L., 1989. A pest is a pest is a pest? The dilemma of neotropical leaf-cutting ants: Keystone taxa of natural ecosystems. *Environmental Management* 13, 671–675.
- Gallego-Ropero, M.C., Feitosa, R.M. & Pujol-Luz, J.R., 2013. Formigas (Hymenoptera, Formicidae) Associadas a Ninhos de *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Isoptera, Termitidae) no Cerrado do Planalto Central do Brasil. *EntomoBrasilis* 6, 97–101.
- Gallego-Ropero, M.C. & Feitosa, R.M., 2014. Evidences of Batesian mimicry and parabiosis in ants of the Brazilian Savanna. *Sociobiology* 61, 281–285.
- Gessner, M.O., Swan, C.M., Dang, C.K., McKie, B.G., Bardgett, R.D., Wall, D.H. & Hättenschwiler, S., 2010. Diversity meets decomposition. *Trends in Ecology and Evolution* 25, 372–380.
- Gobin, B., Heinze, J., Strätz, M. & Roces, F., 2003. The energetic cost of reproductive conflicts in the ant *Pachycondyla obscuricornis*. *Journal of Insect Physiology* 49, 747–752.
- Gomes, L., Gomes, G., Oliveira, H.G., Junior, J.J.M., Desuo, I.C., Queiroz, M.M.C.,

- Giannotti, E. & Von Zuben, C.J., 2007. Occurrence of Hymenoptera on *Sus scrofa* carcasses during summer and winter seasons in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 51, 394–396.
- Gomes, L., Desuo, I.C., Gomes, G. & Giannotti, E., 2009a. Behavior of *Ectatomma brunneum* (Formicidae: Ectatomminae) preying on dipterans in field conditions. *Sociobiology* 53, 913–926.
- Gomes, L., Gomes, G. & Desuó, C., 2009b. A preliminary study of insect fauna on pig carcasses located in sugarcane in winter in southeastern Brazil. *Medical and Veterinary Entomology* 23, 155–159.
- Gotwald, W.H., 1982. Army ants, **In**: Hermann, H.R. (Org.) Social Insects, Volume IV. Academic Press, New York, pp. 157–241.
- Greenslade, P.J.M., 1973. Sampling ants with pitfall effects. *Insectes Sociaux* 20, 343–353.
- Hölldobler, B., 1986. Food robbing in ants, a form of interference competition. *Oecologia* 69, 12–15.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O., 1990. **The Ants**. Belknap (Harvard University Press), Cambridge.
- Janicki, J., Narula, N., Ziegler, M., Guénard, B. & Economo, E.P., 2016. Visualizing and interacting with large-volume biodiversity data using client-server web-mapping applications: The design and implementation of antmaps.org. *Ecological Informatics* 32, 185–193.
- Johnson, R.A., 2015. A taxonomic revision of South American species of the seed-harvester ant genus *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). Part I. *Zootaxa* 4020, 1–142.
- Júnior, D.P.L., Dantas, E.S.O., Nascimento, D.C., Corrêa, H.S.D., Felipe, P.A.N., Pires,

- R.A.A., Ruiz, L.S., Melhem, M.S.C. & Paula, C.R., 2019. Action of fauna and flora on the cadaveric phenomena observed in the carcass of *Sus scrofa* (Linnaeus-Suidae) in the wild area Brazilian savannah of the central region-Brazil. *Forensic Research & Criminology International Journal* 7, 185–199.
- Kaspari, M., Powell, S., Lattke, J. & O'Donnell, S., 2011. Predation and patchiness in the tropical litter: Do swarm-raiding army ants skim the cream or drain the bottle? *Journal of Animal Ecology* 80, 818–823.
- Kaspari, M., Yanoviak, S.P. & Dudley, R., 2008. On the biogeography of salt limitation: A study of ant communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105, 17848–17851.
- Klink, C.A. & Machado, R.B., 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology*. 19, 707–713.
- Koch, E., Raimundo, J., Nascimento, I.C., Hubert, J. & Delabie, C., 2019. Comparative evaluation of taxonomic and functional diversities of leaf-litter ants of the Brazilian Atlantic Forest. *Turkish Journal of Zoology* 43, 437–456.
- Lacerda, M.P.C., Barbosa, I.O., Campos, P.M. & Papa, R.A., 2007. Utilização de sensoriamento remoto para o estabelecimento de relações entre vegetação nativa e classes de solos em mapeamento pedológico, Distrito Federal, **In:** Anais XIII Simpósio Brasileiro de Sensoriamento Remoto, Florianópolis, Brasil, pp. 3991-3996.
- Lachaud, J.P., Pérez-Flores, J. & Pérez-Lachaud., 2019. Opportunistic predation by leaf-cutting ants (Hymenoptera: Formicidae) on a wounded Baird's tapir (Mammalia: Perissodactyla: Tapiridae) in Mexico. *Florida Entomologist* 102, 251–253.
- Levings, S.C., 1983. Seasonal, Annual, and Among-site Variation in the Ground Ant Community of a Deciduous Tropical Forest: Some Causes of Patchy Species

- Distributions. *Ecological Monographs* 53, 435–455.
- Lindgren, N.K., Bucheli, S.R., Archambeault, A.D. & Bytheway, J.A., 2011. Exclusion of forensically important flies due to burying behavior by the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) in southeast Texas. *Forensic Science International* 204, 1–3.
- Longino, J.T. & Fernández, F., 2007. Taxonomic review of the genus *Wasmannia*. *Memoirs of the American Entomological Institute* 80, 271–289.
- Longino, J.T. & Booher, D.B., 2019. Expect the unexpected: a new ant from a backyard in Utah. *Western North American Naturalist* 79, 496–499.
- Macedo, M.P., Kosmann, C. & Pujol-Luz, J.R., 2013. Origins of samples of *Cannabis sativa* through insect fragments associated with compacted hemp drug in South America. *Revista Brasileira de Entomologia* 57, 197–201.
- Maciel, T.T., Castro, M.M., Barbosa, B.C., Fernandes, E.F., Santos-Prezoto, H.H. & Prezoto, F., 2015. Foraging behavior of fire ant *Solenopsis saevissima* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) in *Felis catus* Linnaeus (Carnivora: Felidae) carcass. *Sociobiology* 62, 610–612.
- Maciel, T.T., Barbosa, B.C., Santos-Prezoto, H.H. & Prezoto, F., 2016. Record and foraging behavior of ants (Hymenoptera, Formicidae) in vertebrate carcasses. *Acta Scientiarum* 38, 491–494.
- MacKay, W.P. & MacKay, E., 2010. **The systematics and biology of the New World ants of the genus *Pachycondyla*** (Hymenoptera: Formicidae). Edwin Mellen Press, Lewiston.
- Maravalhas, J. & Vasconcelos, H.L., 2014. Revisiting the pyrodiversity–biodiversity hypothesis: long-term fire regimes and the structure of ant communities in a Neotropical savanna hotspot. *Journal of Applied Ecology* 51, 1661–1668.
- Martins, M.F.O., Thomazini, M.J., Baretta, D., Brown, G.G., da Rosa, M.G., Zagatto,

- M.R.G., Santos, A., Nadolny, H.S., Cardoso, G.B.X., Niva, C.C., Bartz, M.L.C. & Feitosa, R.M., 2020. Accessing the subterranean ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) in native and modified subtropical landscapes in the neotropics. *Biota Neotropica* 20, 1–16.
- McClure, M., Chouteau, M. & Dejean, A., 2008. Territorial aggressiveness on the arboreal ant *Azteca alfari* by *Camponotus blandus* in French Guiana due to behavioural constraints. *Comptes Rendus - Biologies* 331, 663–667.
- McKinney, M.L., 2008. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosystems* 11, 161–176.
- McKinney, M.L., 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *Bioscience* 52, 883–890.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L., 1999. Taxonomic and ecological enhancement of homogenization. *Tree* 5347, 450–453.
- Melis, C., Teurlings, I., Linnell, J.D.C., Andersen, R. & Bordoni, A., 2004. Influence of a deer carcass on Coleopteran diversity in a Scandinavian boreal forest: A preliminary study. *European Journal of Wildlife Research* 50, 146–149.
- Melo, T.S. & Delabie, J.H.C., 2017. Ecologia e Conservação da Biodiversidade de Formigas em Ambientes Urbanos, **In**: Bueno, O.C., Campos, A.E.C. & Morini, M.S.C. (Orgs.), Formigas em ambientes urbanos no Brasil. Canal 6 editora, Bauru, pp. 189–240.
- Mendonça, R., Santos-Prezoto, H.H. & Prezoto, F., 2019. Actions of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) on a big-eared opossum carcass. *Florida Entomologist* 102, 435–437.
- Merritt, R.W. & De Jong, G., D., 2015. Arthropod Communities in Terrestrial Environments, **In**: Benbow, M.E., Tomberlin, J.K. & Tarone, A.M. (Orgs.), Carrion

- Ecology, Evolution and their Applications. CRC: Press, Boca Raton, pp. 65–92.
- Miranda, G.H.B., Costa, K.A. & Pujol-Luz, J.R., 2013. Vestígios Entomológicos, **In:** Velho, J.A., Costa, K.A. & Damasceno, C.T.M. (Orgs.), Locais de Crime. Millennium Editora, Campinas, pp. 125–150.
- Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., De Suiter, P.C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J. & Wall, D.H., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7, 584–600.
- Moretti, T.C. & Ribeiro, R.B., 2006. *Cephalotes clypeatus* Fabricius (Hymenoptera: Formicidae): Hábitos de Nidificação e Ocorrência em Carcaça Animal. *Neotropical Entomology* 35, 412–415.
- Moretti, T.C., Ribeiro, O.B., Thyssen, P.J. & Solis, D.R., 2008. Insects on decomposing carcasses of small rodents in a secondary forest in Southeastern Brazil. *European Journal of Entomology* 105, 691–696.
- Moura, M.O., Carvalho, C.J.B. & Monteiro-Filho, E.L.A., 1997. A preliminar analysis of insects of medico-legal importance in Curitiba, state of Paraná. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 92, 269–274.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853–858.
- O'Donnell, S., García-C., J.M., Beard, J., Chiwocha, T., Lewis, D., Liu, C., Phillips, H. & Williams, T., 2010. Leaf cutter ants (*Atta cephalotes*) harvest baits offering sodium chloride rewards. *Insectes Sociaux* 57, 205–208.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., & Wagner, H., 2013. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5-6.

- Oliveira, M.F. & Campos-Farinha, A.E.C., 2005. Formigas Urbanas do Município de Maringá-PR e suas implicações. *Arquivos do Instituto Biológico* 72, 33–39.
- Parmenter, R.R. & Macmahon, J.A., 2009. Carrion decomposition and nutrient cycling in a semiarid shrub-steppe ecosystem. *Ecological Monographs* 79, 637–661.
- Parr, C.L. & Gibb, H., 2010. Competition and the Role of Dominant Ants, **In**: Lach, L., Parr, C.L. & Abbott, K.L. (Orgs.), *Ant Ecology*, Oxford University Press, New York, pp. 77–96.
- Paula, M.C., 2014. Formigas associadas a carcaças de suínos (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) e seu papel na sucessão ecológica durante o processo de decomposição. Dissertação de Mestrado (Entomologia e Conservação da Biodiversidade). Mato Grosso, Universidade Federal da Grande Dourados.
- Paula, M.C., Morishita, G.M., Cavarson, C.H., Gonçalves, C.R., Tavares, P.R.A., Mendonça, A., Suárez, Y.R. & Antonialli, W.F., 2016. Action of ants on vertebrate carcasses and blow flies (Calliphoridae). *Journal of Medical Entomology* 53, 1283–1291.
- Payne, J.A., 1965. A summer carrion study of the baby pig *Sus Scrofa* Linnaeus. *Ecology* 46, 592–602.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions* 4, 439–473.
- Pereira, E.K.C., Andrade-Silva, J., Silva, O., Santos, C.L.C., Moraes, L.S., Bandeira, M.C.A., Silva, C.R.R. & Rebêlo, J.M.M., 2017. *Solenopsis saevissima* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae) activity delays vertebrate carcass decomposition. *Sociobiology* 64, 369–372.
- Perfecto, I., 1992. Observations of *Labidus coecus* (Latreille) underground raid in the

- central highlands of Costa Rica. *Psyche* 99, 214–221.
- Perfecto, I. & Vandermeer, J.H., 1993. Cleptobiosis in the ant *Ectatomma ruidum* in Nicaragua. *Insectes Sociaux* 40, 295–299.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team., 2017. nlme: Linear and nonlinear mixed effects models. R package version 3.1-143.
- R Development Core Team R., 2019. A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/>.
- Reed, H.B., 1958. A Study of Dog Carcass Communities in Tennessee, with Special Reference to the Insects. *The American Midland Naturalist* 59, 213–245.
- Ribas, C.R., Schoereder, J.H., Pic, M. & Soares, S.M., 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* 28, 305–314.
- Richard, F.J., Dejean, A. & Lachaud, J.P., 2004. Sugary food robbing in ants: A case of temporal cleptobiosis. *Comptes Rendus - Biologies* 327, 509–517.
- Ries, A.C. & Blochtein, B., 2015. Insect Fauna Associated with Exposed Pig Carcasses in Southern Brazil. *EntomoBrasilis* 8, 180–188.
- Sales, T.A., Daemon, E. & Lopes, J.F.S., 2016. Necrophagous or predators? The role of *Pheidole radoszkowskii* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) on *Rattus norvegicus* (Berkenhout) carcasses (Rodentia: Muridae). *Journal of Natural History* 50, 971–974.
- Santos-Silva, L., Vicente, R.E. & Feitosa, R.M., 2016. Ant species (Hymenoptera, Formicidae) of forest fragments and urban areas in a Meridional Amazonian landscape. *Check List* 12. 1–7.
- Santos, M.N., Delabie, J.H.C. & Queiroz, J.M., 2017. Parques Urbanos na Conservação da Diversidade de Formigas: Estudo de Caso no Rio de Janeiro, **In**: Bueno, O.C.,

- Campos, A.E.C. & Morini, M.S.C. (Orgs.), Formigas em ambientes urbanos no Brasil. Canal 6 editora, Bauru, pp. 337–361.
- Schmidt, F.A. & Solar, R.R.C., 2010. Hypogaeic pitfall traps: Methodological advances and remarks to improve the sampling of a hidden ant fauna. *Insectes Sociaux* 57, 261–266.
- Silvestre, R., Brandão, C.R.F. & Silva, R.R., 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los grêmios del Cerrado, **In**: Fernández, F. (Org.), Introducción a las Hormigas de la región Neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, pp. 113–148.
- Sobrinho, T.G., Schoederer, J.H., Sperber, C.F. & Madureira, M.S., 2003. Does fragmentation alter species composition in ant communities (Hymenoptera: Formicidae)? *Sociobiology* 42, 1–14.
- Solar, R.R.C., Barlow, J., Andersen, A.N., Schoederer, J.H., Berenguer, E., Ferreira, J.N., Gardner, T.A., 2016. Biodiversity consequences of land-use change and forest disturbance in the Amazon: A multi-scale assessment using ant communities. *Biological Conservation* 197, 98–107.
- Somavilla, A., Souza, J.L.P., Da Silva, A.O. & Keppler, R.L.F., 2019. Occurrence of Hymenoptera on pig carcasses in a tropical rainforest in Central Amazonia, Brazil. *Sociobiology* 66, 389–393.
- Souza, A.S.B., Kirst, F.D. & Krüger, R.F., 2008. Insects of forensic importance from Rio Grande do Sul state in southern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 52, 641–646.
- Stoker, R.L., Grant, W.E. & Vinson, S.B., 1995. *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) effect on invertebrate decomposers of carrion in central Texas. *Environmental Entomology* 24, 817–822.

- Trager, J.C., 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Journal of the New York Entomological Society* 99, 141–198.
- Vasconcelos, H.L., Frizzo, T.L.M., Pacheco, R., Maravalhas, J.B., Camacho, G.P., Carvalho, K.S., Koch, E.B.A. & Pujol-Luz, J.R., 2014. Evaluating sampling sufficiency and the use of surrogates for assessing ant diversity in a Neotropical biodiversity hotspot. *Ecological Indicators* 46, 286–292.
- Ventura, F., Gallo, M. & De Stefano, F., 2010. Postmortem skin damage due to ants. *The American Journal of Forensic Medicine and Pathology* 31, 120–121.
- Viero, A., Montisci, M., Pelletti, G. & Vanin, S., 2019. Crime scene and body alterations caused by arthropods: implications in death investigation. *International Journal of Legal Medicine* 133, 307–316.
- Vogt, J.T., Smith, W.A., Grantham, R.A. & Wright, R.E., 2003. Effects of temperature and season on foraging activity of red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in Oklahoma. *Environmental Entomology* 32, 447–451.
- Weber, N.A., 1972. The fungus-culturing behavior of ants. *Integrative and Comparative Biology* 12, 577–587.
- Wells, J.D. & Greenberg, B., 1994. Effect of the red imported fire ant (Hymenoptera, Formicidae) and carcass type on the daily occurrence of postfeeding carrion-fly larvae (Diptera, Calliphoridae, Sarcophagidae). *Journal of Medical Entomology* 31, 171–174.
- Wild, A.L., 2007. A catalogue of the ants of Paraguay (Hymenoptera: Formicidae). *Zootaxa* 55, 1–55.
- Wilkie, K.T.R., Mertl, A.L. & Traniello, J.F.A., 2007. Biodiversity below ground: Probing the subterranean ant fauna of Amazonia. *Naturwissenschaften* 94, 725–731.

Wilson, E.O., 1987. Causes of Ecological Success: The Case of the Ants. *Journal of Animal Ecology* 56, 1–9.

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

Yamaguchi, T., 1995. Intraspecific competition through food robbing in the harvester ant, *Messor aciculatus* (Fr. Smith), and its consequences on colony survival. *Insectes Sociaux* 42, 89–101.