UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

"Revisão taxonômica e análise filogenética de Heteroponerinae (Hymenoptera, Formicidae)"

Rodrigo dos Santos Machado Feitosa

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO – SP

2011

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

"Revisão taxonômica e análise filogenética de Heteroponerinae (Hymenoptera, Formicidae)"

Rodrigo dos Santos Machado Feitosa

Orientador: Prof. Dr. Carlos Roberto Ferreira Brandão

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO – SP

2011

FICHA CATALOGRÁFICA

Feitosa, Rodrigo dos Santos Machado

Revisão taxonômica e análise filogenética de Heteroponerinae (Hymenoptera, Formicidae), XIII + 297 p.

Tese de Doutorado – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Entomologia.

Orientador: Carlos Roberto Ferreira Brandão

1.Formigas 2. Heteroponerinae 3. Taxonomia 4. Filogenia

Comissão Julgadora:

_____
Prof(a). Dr(a).

_____
Prof(a). Dr(a).

_____
Prof(a). Dr(a).

_____
Prof(a). Dr(a).

_____
Prof. Dr. Carlos Roberto F. Brandão
Orientador

Esta tese é dedicada aos meus pais, Maria de Fátima dos Santos e Carlos Alberto Machado Feitosa, que me trouxeram até aqui.

“I had a bug period like every kid. I just never outgrew mine.”

Edward O. Wilson

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Carlos Roberto F. Brandão, meu orientador e exemplo, por sua confiança, incentivo e preciosos ensinamentos.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa concedida (proc. 07/01310-2), sem a qual não seria possível realizar este trabalho.

Aos colegas pesquisadores e curadores de diversas coleções, cujos nomes são mencionados nesta tese, pelo empréstimo de material e/ou por me receberem em suas coleções. Agradeço aos doutores Fernando Fernández, John Lattke, Barry Bolton, Phil Ward e Christian Peeters pela gentileza e conselhos importantes na elaboração deste trabalho.

Ao Dr. Jacques Delabie, pela amizade e pelo apoio através do projeto PRONEX FAPESB-CNPq PNX 0011-2009.

Aos amigos de Ribeirão Preto, alunos do programa de pós-graduação em Entomologia da USP, em especial aos estudantes do laboratório de insetos aquáticos e de genética. Aos docentes do Programa de Pós-Graduação em Entomologia da FFCLRP-USP pela sabedoria compartilhada e importante participação nesta etapa da minha formação, em especial aos professores Dalton Amorim, Cláudio Froelich, Eliana Cancello, João Maria de Camargo (*in memorian*) e Zilá Simões. Ao meu porto seguro em Ribeirão, Renata Andrade Cavallari, secretária da Pós-graduação, pela eficiência, paciência e carinho imensuráveis com que sempre me tratou.

Aos amigos do Museu de Zoologia da USP pela convivência amigável e divertida e pela disposição constante em me ajudar no que fosse preciso: Antonio, Caio, Camila Conti, Camila Pereira, Eduardo Almeida, Eduardo Sanhudo, Fernando, Flávia Fernandes, Gabriel, Gláucia, Guilherme, Helen, Helena, Henrique, Júlia, Laura, Lívia Pinheiro, Lívia Pires, Lucas, Lucimara, Luísa, Lyncoln, Mônica, Nícolas, Rafaella, Ramon, Rodolfo e Tiago.

Os amigos Carolina Cuezzo, Maurício Martins, Kelli Ramos, Rodrigo Gonçalves e Simone Policena enriqueceram muito a parte de filogenia desta tese com importantes conselhos. Agradeço muito à Emília Albuquerque pela longa amizade e pela leitura crítica da versão final desta tese.

Meu talentoso amigo Ricardo Kawada é responsável pelas belas fotos apresentadas nesta tese. Carla Zandonadi foi fundamental no levantamento das

coordenadas e na preparação dos mapas de distribuição apresentados aqui.

Ao Dr. Rogério Rosa da Silva, pela amizade, pelo Victor e pela fiel companhia ao longo dos últimos 10 anos.

À Flávia Esteves, pela amizade e carinho sem os quais meus dias de pós-graduando teriam sido muito mais difíceis.

Aos amigos de longa data, em especial Marcelo Telles e meus irmãos de criação Fernando Lestra, Ricardo de Moura e Wilson Batista.

À toda minha família, incluindo minhas afilhadas, e à família da Claudia, em especial meus amados cunhados Raquel, Wanessa, Daniel e César por estarem ao meu lado.

À minha esposa Claudia, por ter feito parte de tudo.

RESUMO

Heteroponerinae Bolton (2003) compreende três gêneros de formigas: *Acanthoponera* Mayr, *Aulacopone* Arnol'di e *Heteroponera* Mayr. *Acanthoponera* é exclusivamente Neotropical, enquanto *Heteroponera* mostra uma distribuição disjunta nas Américas e Oceania. O gênero *Aulacopone*, de posição incerta na subfamília, é conhecido por uma única espécie representada por um par de rainhas coletadas por volta da década de 1930 em duas localidades no sudoeste da Ásia (Azerbaijão).

O presente estudo representa a primeira revisão taxonômica global de Heteroponerinae em nível específico e a primeira tentativa de se analisar as relações filogenéticas internas da subfamília com base em caracteres morfológicos externos de todos os táxons nela incluídos. O estudo dos terminais utilizados na análise filogenética resultou em uma matriz com 101 caracteres, sendo 50 destes empregados pela primeira vez em uma análise cladística envolvendo formigas.

A análise filogenética demonstra a monofilia de Heteroponerinae, com pelo menos quatro sinapomorfias sustentando esta hipótese. Os gêneros *Acanthoponera* e *Heteroponera* também são monofiléticos em todas as topologias aqui encontradas. As relações internas apontam para uma posição basal do gênero paleártico *Aulacopone*, que figura como grupo-irmão do clado *Acanthoponera* + *Heteroponera*. Ainda assim, devido à falta de caracteres que ofereçam maior suporte à inclusão de *Aulacopone* em Heteroponerinae, este gênero é mantido como *incertae sedis* na subfamília.

A relativa falta de resolução nas relações internas em *Acanthoponera* e nos ramos mais apicais de *Heteroponera* não impede o reconhecimento de algumas linhagens como evolutivamente independentes. A presença destas linhagens em pelo menos duas regiões biogeográficas e a proximidade filogenética encontrada entre grupos neotropicais e australianos revelam um interessante cenário biogeográfico a ser investigado.

Após o exame de 33 dos 36 espécimes-tipo designados para as espécies e subespécies de Heteroponerinae, seis espécies são reconhecidas para o gênero *Acanthoponera*, das quais duas são descritas como novas. *Heteroponera* apresenta 21 espécies (seis delas descritas aqui pela primeira vez), sete das quais restritas à Região Australiana (três novas) e 14 exclusivamente neotropicais (três novas). *Heteroponera flava* Kempf é sinonimizada sob *H. panamensis* (Forel) e *H. georgesi* Perrault passa a

ser sinônimo júnior de *H. microps* Borgmeier. Indivíduos de castas e sexos ainda não registrados (incluindo machos, gines e operárias) são aqui descritos pela primeira vez para diferentes espécies de Heteroponerinae. Novos registros de localidades expandem significativamente a distribuição conhecida para a maior parte das espécies.

Observações de campo aliadas a dados de rótulo de espécimes de museus fornecem importantes informações adicionais acerca da história natural do grupo. Larvas de Heteroponerinae são predominantemente predadoras, alimentando-se de pequenos artrópodes coletados pelas operárias. Ocasionalmente, adultos podem se alimentar dos líquidos (hemolinfa) resultantes das feridas provocadas no tegumento das presas caçadas por operárias e de exudatos vegetais no caso de espécies arborícolas. Os ninhos de *Heteroponera* são encontrados no solo ou na vegetação e podem abrigar colônias com algumas dezenas a poucas centenas de indivíduos, sendo que as operárias forrageiam preferencialmente no solo. *Acanthoponera* nidifica e forrageia exclusivamente em árvores. Com relação à estratégia reprodutiva, algumas espécies de *Heteroponera* podem apresentar gines ergatóides dividindo a função reprodutiva com as gines aladas na mesma colônia, enquanto em outras espécies as gines aladas foram completamente substituídas por ergatóides.

Como uma próxima etapa para a compreensão da história evolutiva deste grupo, sugere-se uma análise das relações internas dos gêneros através de ferramentas moleculares e um estudo dos padrões biogeográficos de Heteroponerinae.

Palavras-chave: *Acanthoponera*, *Aulacopone*, *Heteroponera*, distribuição disjunta, formigas, filogenia, sistemática.

ABSTRACT

Heteroponerinae Bolton (2003) comprises three ant genera: *Acanthoponera* Mayr, *Aulacopone* Arnol'di and *Heteroponera* Mayr. *Acanthoponera* is exclusively Neotropical, while *Heteroponera* shows a disjunct distribution in the Americas and Australia. The position of *Aulacopone* within the subfamily is uncertain as it is known by a single species represented by two gynes collected around the 1930s in two localities in Southeast Asia (Azerbaijan).

This study represents the first comprehensive taxonomic revision of Heteroponerinae at specific level and the first attempt to analyze the internal phylogenetic relationships of the subfamily based on the external morphology of all heteroponerine taxa. The study of the species used in the phylogenetic analysis resulted in a matrix with 101 characters, of which 50 are used for the first time in a cladistic analysis involving ants.

The phylogenetic analysis demonstrates the monophyly of Heteroponerinae with at least four synapomorphies supporting this hypothesis. The genera *Acanthoponera* and *Heteroponera* are also monophyletic in all topologies found here. The internal relationships indicate a basal position of the paleartic genus *Aulacopone*, which appears as sister group to the clade *Acanthoponera* + *Heteroponera*. Due to the lack of characters to provide robust support to the inclusion of *Aulacopone* within Heteroponerinae, this genus is considered as *incertae sedis* in the subfamily.

The relative low resolution of the internal relationships in *Acanthoponera* and in the apical branches of *Heteroponera* does not prevent the recognition of evolutionarily independent lineages. The presence of these lineages in at least two biogeographic regions and the phylogenetic proximity found between Neotropical and Australian groups reveal an interesting biogeographic scenario to be investigated.

After examining 33 out of the 36 type specimens designated for the species and subspecies of Heteroponerinae, six species are recognized in the genus *Acanthoponera*, two of which are here described as new. *Heteroponera* comprises 21 species, of which six are described as new; seven are restricted to the Australian Region (three newly described) and 14 are exclusively Neotropical (also three newly described).

Heteroponera flava Kempf is synonymized under *H. panamensis* (Forel) and *H. georgesi* Perrault becomes a junior synonym of *H. microps* Borgmeier. Individuals yet

not registered of castes and sexes (including males, gynes and workers) are here described for the first time for different species of Heteroponerinae. New records greatly expand the known distribution for most species.

Field observations allied to label data from museum specimens provide important additional information about the natural history of the group. Larvae of Heteroponerinae are predominantly predators, and workers are occasionally observed feeding on plant exudates. Nests can support colonies with a some dozens to a few hundred of individuals. *Heteroponera* can nest in soil and vegetation, but preferably forage in the soil, while *Acanthoponera* is exclusively arboreal. With respect to the reproductive strategy, some species of *Heteroponera* may present ergatoid gynes sharing the reproductive function with dealate gynes, while in other species the winged gynes were completely replaced by ergatoids.

As a next step to understand the evolutionary history of this group it is suggested an analysis of the internal relations within the heteroponerine genera using molecular tools and a study on the subfamily biogeographic patterns.

Keywords: *Acanthoponera*, *Aulacopone*, *Heteroponera*, disjunct distribution, ants, phylogeny, systematic

ÍNDICE

INTRODUÇÃO 1
MATERIAL E MÉTODOS 10
Obtenção da bibliografia 10
Aquisição de espécimes e instituições depositárias 10
Terminologia 14
Chaves de identificação 14
Descrições 15
Medidas 16
Ilustrações 17
Mapas de distribuição 18
Análise filogenética 18
Metodologia 18
Seleção dos táxons 20
Seleção e codificação dos caracteres 20
RESULTADOS 22
Taxonomia de Heteroponerinae 22
Heteroponerinae 22
Chave de identificação para gêneros 26
Acanthoponera 27
Sinopse taxonômica de *Acanthoponera* 32
Chave para espécies de *Acanthoponera* 33
Descrição das espécies de *Acanthoponera* 34
Acanthoponera goeldii 34
Acanthoponera minor 37
Acanthoponera mucronata 46
Acanthoponera peruviana 54
Acanthoponera sp. n. A 56
Acanthoponera sp. n. B 58
Acanthoponera spp. machos 60
Aulacopone 61
Aulacopone relicta 61
Heteroponera 67
Sinopse taxonômica de *Heteroponera* 77
Chave para espécies australianas de *Heteroponera* 79

Descrição das espécies australianas de *Heteroponera* 80
Heteroponera brounii 80
Heteroponera imbellis 85
Heteroponera leae 92
Heteroponera relicta 95
Heteroponera sp. n. A 99
Heteroponera sp. n. B 103
Heteroponera sp. n. C 105
Chave para espécies neotropicais de *Heteroponera* 108
Descrição das espécies neotropicais de *Heteroponera* 110
Heteroponera angulata 110
Heteroponera carinifrons 114
Heteroponera dentinodis 118
Heteroponera dolo 126
Heteroponera inca 137
Heteroponera inermis 141
Heteroponera mayri 146
Heteroponera microps 155
Heteroponera monticola 161
Heteroponera panamensis 165
Heteroponera robusta 174
Heteroponera sp. n. D 179
Heteroponera sp. n. E 181
Heteroponera sp. n. F 184
Análise filogenética de Heteroponerinae 187
Resultados da análise 187
Descrição dos caracteres 188
Cladogramas 220
DISCUSSÃO 222
REFERÊNCIAS 228
APÊNDICES 245
Matriz de caracteres 246
Pranchas de imagens 250
Mapas de distribuição 284

INTRODUÇÃO

As formigas constituem uma das famílias de insetos mais comuns e melhor estudadas quanto à sua biologia e sistemática (Davidson *et al*., 2003; Wilson & Hölldobler, 2005; Ward, 2007). Desde sua origem, há cerca de 120 milhões de anos, as formigas tornaram-se o mais especioso e ecologicamente diverso grupo de insetos sociais do planeta (Hölldobler & Wilson, 1990; Grimaldi & Engel, 2005). Ao lado dos cupins, as formigas representam cerca de 2% das aproximadamente 900.000 espécies de insetos descritas até hoje, mas compreendem mais de 50% da biomassa de insetos nas florestas tropicais do globo (Wilson & Hölldobler, 2005).

Como um grupo ecologicamente dominante em qualquer ecossistema da Terra, da tundra às florestas tropicais (Kaspari, 2005), as formigas mantêm interações com muitos outros organismos e, consequentemente, são fundamentais nos processos funcionais dos ecossistemas (Hölldobler & Wilson, 1990; Wagner, 1997), tais como a regulação da abundância de outros artrópodes, a dispersão de sementes e a promoção de modificações na estrutura física dos ambientes (Folgarait, 1998).

De acordo com o último catálogo taxonômico publicado por Bolton *et al.*, (2006), Formicidae soma 21 subfamílias atuais e quatro extintas, englobando aproximadamente 12.700 espécies descritas em cerca de 300 gêneros viventes até o ano de 2011. Contudo, estes números são constantemente alterados. Por um lado, enquanto o conhecimento taxonômico acerca das formigas aumenta, muito dos nomes específicos e subespecíficos propostos mostram-se redundantes (sinônimos). Por outro lado, é evidente que há muitas espécies a serem descobertas e/ou descritas. Em trabalhos taxonômicos recentes, o número de espécies sinonimizadas tem sido sempre menor que o número de espécies descritas, em alguns casos por uma ampla margem (Bolton, 2000; Wilson, 2003; Bolton & Fisher, 2011). Estimativas sugerem que o número total de espécies de formigas atuais supere 25.000, sendo que a maior parte do contingente ainda não descrito concentra-se nas florestas tropicais (Fernández & Ospina, 2003; Lach *et al*., 2010).

Assim como em outras áreas de estudo dos seres vivos, o paradigma atual da Mirmecologia é que seus sistemas classificatórios sejam concordantes com a evolução dos grupos biológicos, de tal forma que uma classificação seja a forma mais rápida de

acesso a uma fonte de dados imensa sobre a morfologia, fisiologia, biologia, biomoléculas, comportamento, ecologia, etc.

A primeira proposta filogenética para a classificação de formigas foi publicada por Brown (1954) que, apesar de apresentar caracteres de grande utilidade nos estudos subsequentes, não demonstrou de forma inequívoca a monofilia de Formicidae (Fig. 01). Baroni Urbani, em 1989, desenvolveu uma análise filogenética utilizando caracteres morfológicos e comportamentais, apresentando uma proposta de classificação em que comprovava a monofilia do grupo com base em sinapomorfias bastante consistentes. Contudo, mesmo com os progressos da Mirmecologia no campo da sistemática filogenética, as relações internas de Formicidae ainda estão longe de serem satisfatoriamente conhecidas, representando uma importante fonte de discussão na literatura e, consequentemente, causando instabilidade na taxonomia dos níveis superiores deste grupo (Bolton, 1990a,b,c; Ward, 1990; Hashimoto, 1991a,b; Baroni Urbani *et al*., 1992; Shattuck, 1992; Grimaldi *et al*., 1997; Sullender, 1998).

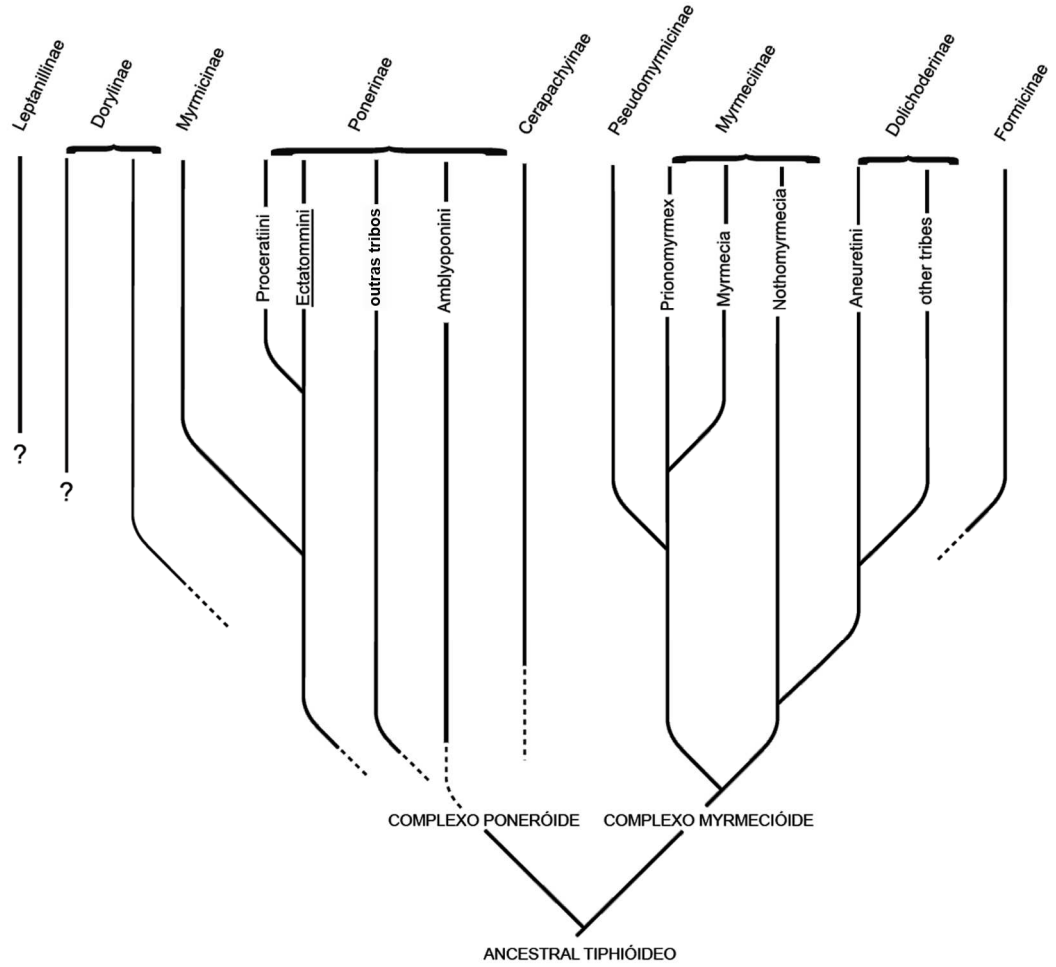

Figura 01. Relações filogenéticas das subfamílias de Formicidae segundo Brown, 1954. (Modificado de Keller, 2011)

O conhecimento das relações filogenéticas em Formicidae apresentou avanços importantes na última década, sendo que muitos fatores contribuíram para isso: uma nova classificação taxonômica de formigas baseada na reavaliação de evidências morfológicas (Bolton, 2003; Keller, 2011), uma série de estudos filogenéticos com dados moleculares empregando múltiplos genes nucleares (Astruc *et al*., 2004; Moreau *et al*., 2006; Ouellette *et al*., 2006; Brady *et al*., 2006; Rabeling *et al*., 2008; Schultz & Brady, 2008) e novas descobertas de fósseis (Dlussky *et al.*, 2004; Engel & Grimaldi, 2005; Grimaldi & Agosti, 2000; Nel *et al*., 2004; Perrichot *et al*., 2008a; Perrichot *et al*.,2008b; Aria *et al*., 2011). Por mais que os progressos recentes tenham trazido luz ao conhecimento sobre as relações entre as principais linhagens de formigas em um nível abrangente, muito ainda está por ser compreendido acerca da filogenia interna de boa parte das subfamílias, tribos ou mesmo gêneros. Este é o caso da subfamília Heteroponerinae. Até recentemente, as formigas desta subfamília eram consideradas como pertencentes à tribo Ectatommini que, juntamente com outras tribos, formavam um táxon muito abrangente e heterogêneo, a subfamília Ponerinae (Bolton, 1994; Bolton, 1995a).

Brown (1958a) apresentou a primeira proposta de classificação para Ectatommini. Neste trabalho, uma série extensiva e bem justificada de sinonímias genéricas reduziu um imenso e confuso arranjo de nomes a apenas nove gêneros (*Acanthoponera*, *Aulacopone*, *Discothyrea*, *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, *Heteroponera*, *Paraponera*, *Proceratium* e *Rhytidoponera*). Apesar de não ter realizado uma análise cladística, Brown comparou a morfologia de Ectatommini e diversos outros grupos de Ponerinae, concluindo que Ectatommini apresentava os gêneros mais basais, sendo *Acanthoponera* o gênero que reunia o maior número de características ancestrais e do qual se derivava diretamente *Heteroponera* que, por sua vez, seria mais intimamente relacionado à *Aulacopone*, *Discothyrea*, *Gnamptogenys*, *Proceratium* e *Rhytidoponera*, enquanto *Ectatomma* e *Paraponera* formariam uma linhagem distinta.

Taylor (1980) conduziu um estudo morfológico detalhado do enigmático gênero *Aulacopone* sob microscopia eletrônica de varredura. Neste trabalho, Taylor considerou *Aulacopone* intimamente relacionado à *Heteroponera* e discutiu as relações entre os membros da tribo Ectatommini, chegando às mesmas conclusões de Brown (1958a).

Em 1991, Kugler descreveu o aparelho de ferrão dos membros da tribo Ectatommini (exceto *Aulacopone*, *Heteroponera* e *Rhytidoponera*) e empregou os caracteres observados em uma análise filogenética, a primeira para a tribo. Os

resultados de Kugler indicaram que *Acanthoponera* é o grupo-irmão de um clado formado por *Ectatomma* e *Gnamptogenys*, que aparece separado de um segundo clado formado por *Discothyrea* e *Proceratium*. Kugler também concluiu que o gênero *Paraponera* não era relacionado aos demais e que provavelmente não pertencia à Ectatommini.

Após três anos sem alterações na classificação de Ectatommini, Lattke (1994) apresentou uma análise filogenética para a tribo utilizando um conjunto abrangente de caracteres de morfologia externa. Em seu estudo, Lattke demonstrou que Ectatommini era um grupo polifilético e propôs uma nova classificação para os gêneros que o compõem, revalidando as tribos Paraponerini, com *Paraponera* como único membro e Proceratiini, englobando *Discothyrea* e *Proceratium*. Os demais gêneros foram mantidos em Ectatommini, que passou a ser representada por dois clados, sendo um deles formado por *Acanthoponera* e *Heteroponera* (grupo *Heteroponera*), enquanto o segundo englobava *Ectatomma*, *Gnamptogenys* e *Rhytidoponera* (grupo *Ectatomma*). Contudo, Ectatommini permaneceu um grupo polifilético, uma vez que os clados que a compunham não compartilhavam o mesmo ancestral em nenhuma das topologias obtidas por Lattke (Fig. 02A). Ainda assim, é válido ressaltar que, apesar de não utilizar caracteres do aparelho de ferrão, Lattke obteve resultados muito semelhantes aos de Kugler (1991). A proposta de Lattke foi também apoiada pelos resultados de Perrault (1999) que, após um estudo comparativo detalhado da região promesotorácica em formigas, ofereceu suporte aos grupos *Heteroponera* e *Ectatomma*. Os dados de Perrault também apoiaram a revalidação de Proceratiini e sua separação de Ectatommini.

No entanto, os resultados de Lattke foram duramente contestados por Keller (2000) que afirmou que a classificação proposta por este autor era cladisticamente inconsistente, já que a tribo Ectatommini era polifilética e suas análises foram baseadas em propostas filogenéticas antigas e irrelevantes para a escolha dos grupos externos. Keller então ampliou a matriz de Lattke com novos táxons e caracteres e desenvolveu uma nova análise filogenética (Fig. 02B). Seus resultados confirmaram a distância entre *Paraponera* e os demais gêneros e também a monofilia dos grupos *Heteroponera* e *Ectatomma*. Contudo, surpreendentemente, o grupo *Heteroponera* aparece como grupo-irmão de um clado formado por membros de outras subfamílias de formigas (Apomyrminae e Cerapachyinae) e que também inclui o grupo *Ectatomma*. Estes resultados contrastam drasticamente com o observado em todos os estudos anteriores, colaborando com a instabilidade nas classificações de Ectatommini.

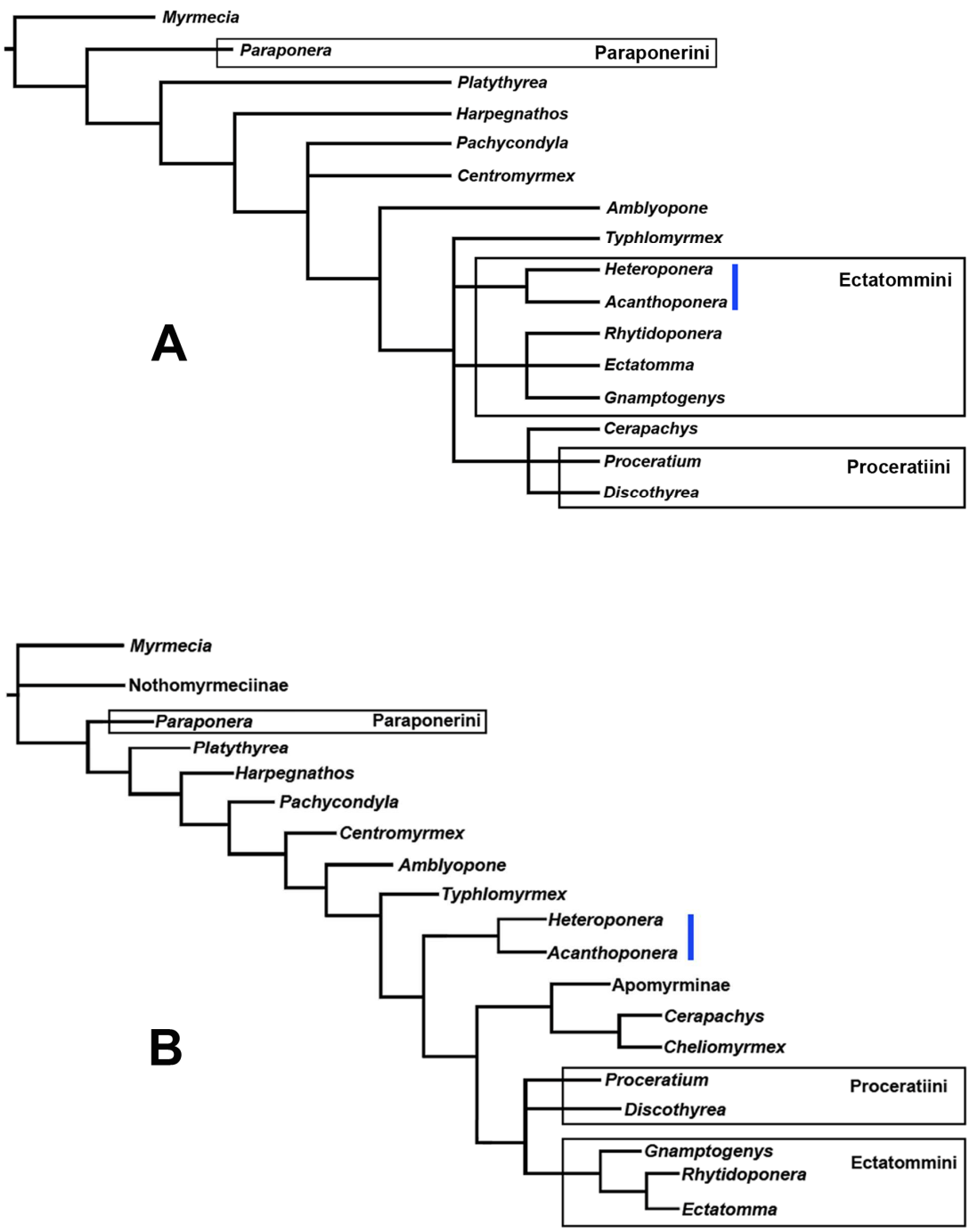

Figura 02. Relações entre os gêneros de Ectatommini com as propostas para a reclassificação da tribo segundo (A) Lattke (1994) e (B) Keller (2000). A barra azul mostra a posição dos gêneros heteroponeríneos incluídos nas análises.

Dadas as evidências de que Ectatommini e mesmo Ponerinae constituíam agrupamentos artificiais, Bolton (2003) desenvolveu um estudo morfológico minucioso e extremamente abrangente e decidiu dividir Ponerinae em seis subfamílias: Amblyoponinae, Ectatomminae, Heteroponerinae, Paraponerinae, Ponerinae e Proceratiinae, que se somaram às demais 15 subfamílias existentes. Os gêneros que até

então formavam a tribo Ectatommini agora se encontram divididos nas subfamílias Ectatomminae (*Ectatomma*, *Gnamptogenys*, *Rhytidoponera* e *Typhlomyrmex*), Heteroponerinae (*Acanthoponera*, *Aulacopone* e *Heteroponera*) e Proceratiinae (*Discothyrea*, *Probolomyrmex* e *Proceratium*).

No mesmo trabalho, Bolton (2003) considerou as subfamílias originadas do desmembramento de Ponerinae como membros de um agrupamento informal, o qual chamou de "poneromorfas". Este termo teve aceitação por algum tempo e apareceu com frequência na literatura dos anos seguintes ao trabalho de Bolton. No entanto, filogenias recentes utilizando dados moleculares demonstraram que as "poneromorfas" formam na verdade uma assembleia artificial, com um grupo monofilético (o complexo poneróideo), excluindo-se as subfamílias Ectatomminae e Heteroponerinae que juntas formam o complexo ectaheteromorfo e, ao lado de Formicinae e Myrmicinae, compõem o atual clado formicóide (Moreau *et al*., 2006; Ouellette *et al*., 2006; Brady *et al*., 2006; Rabeling *et al*., 2008) (Fig. 03).

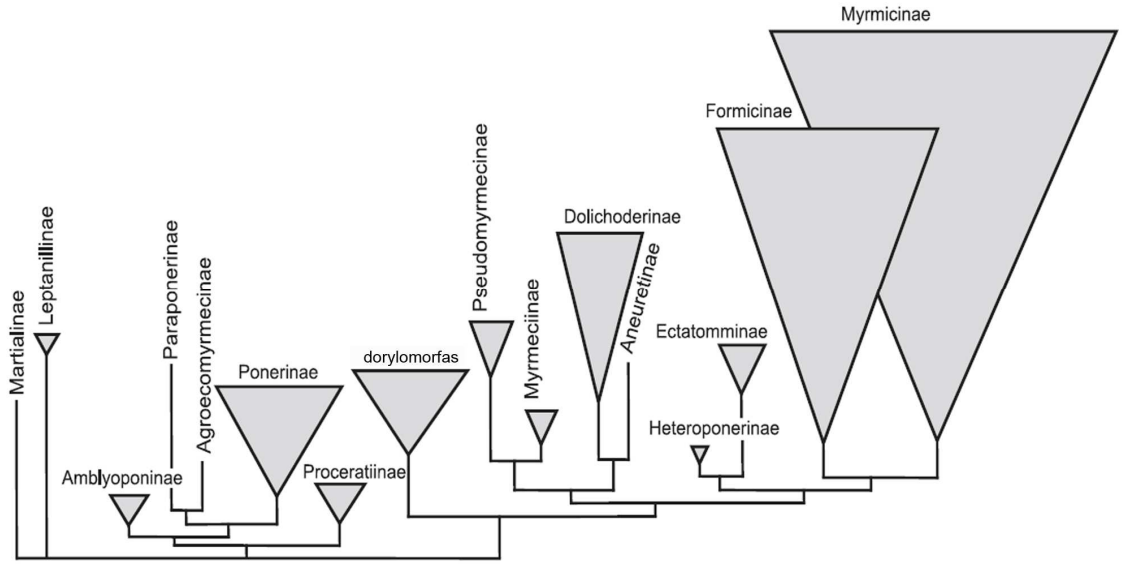

Fig. 03. Sumário das relações filogenéticas entre subfamílias de formigas reconstruídas com base em dados moleculares. Representado segundo Moreau *et al*. (2006), Brady *et al*. (2006) e Rabeling *et al*., (2008). (Modificado de Keller, 2011)

Mais recentemente, Keller (2011) publicou uma das análises filogenéticas mais abrangentes já feitas para formigas, utilizando exclusivamente caracteres morfológicos, com ênfase nos grupos incluídos no complexo "poneromorfo" de Bolton (2003). Apesar das grandes divergências deste trabalho com as propostas recentes que utilizaram dados

moleculares, a proposta de Keller comprova a parafilia do complexo “poneromorfo” e a relação de grupo-irmão entre Ectatomminae e Heteroponerinae (grupo ectaheteromorfo).

Pelo conceito atual de subfamílias de formigas, Heteroponerinae ainda engloba os três gêneros nela combinados por Bolton (2003): *Acanthoponera* Mayr, 1862; *Aulacopone* Arnol’di, 1930 (*incertae sedis*) e *Heteroponera* Mayr, 1887, todos reunidos em uma única tribo, Heteroponerini. São formigas de tamanho médio que, apesar de não estarem entre os elementos mais conspícuos da mirmecofauna, podem ser consideradas relativamente comuns. Morfologicamente, caracterizam-se principalmente pela presença de uma carena cefálica longitudinal mediana conspícua, que vai da margem anterior ou posterior do clípeo ao vértice da cabeça; clípeo largamente inserido entre as inserções antenais; antena com 12 artículos; sutura promesonotal presente e flexível e meso e metatíbias com um único esporão cada. Quanto à biologia, sabe-se que são espécies predominantemente predadoras, com importante papel ecológico. Os ninhos são encontrados tanto no solo quanto na vegetação e podem conter algumas dezenas a poucas centenas de indivíduos (Lattke, 2003; Longino, 2005).

Acanthoponera compreende até hoje quatro espécies com distribuição restrita à Região Neotropical, caracterizadas principalmente pela presença de escrobos antenais profundos, olhos muito desenvolvidos, espinhos propodeais longos e ápice do pecíolo terminando em um espinho muito desenvolvido. São formigas robustas que possuem hábitos noturnos e nidificam exclusivamente na vegetação, tanto em florestas úmidas quanto em bosques isolados (Lattke, 2003; Longino, 2005).

Aulacopone é representada por uma única espécie (*A. relicta*), conhecida apenas por duas gines aladas coletadas na Região Paleártica, mais precisamente no Azerbaijão. Estas formigas apresentam o dorso cefálico excepcionalmente convexo, área mediana do clípeo elevada e fortemente projetada sobre as mandíbulas e escrobos antenais profundos. Virtualmente nada é conhecido a respeito de sua história natural. Apesar das semelhanças evidentes com os demais gêneros de Heteroponerinae, a posição de *Aulacopone* na subfamília é considerada incerta (Taylor, 1980; Bolton, 2003).

Heteroponera é o gênero-tipo e o que abriga o maior número de espécies na subfamília; são quatro espécies conhecidas para a Região Australiana e 12 para a Região Neotropical, distribuídas do sul do México ao centro-sul do Chile. São caracterizadas principalmente pela clava antenal de três segmentos, ausência do lobo basal nas garras tarsais e pela redução dos espinhos propodeais. Os ninhos são

normalmente encontrados na serapilheira de florestas úmidas, sob pedras, em troncos decompostos ou em cavidades de plantas vivas. Algumas espécies possuem fêmeas ergatóides (Françoso, 1995; Lattke, 2003; Borges *et al.*, 2004; Longino, 2005).

Embora os trabalhos de Brown (1958a), Lattke (1994) e Bolton (2003) tenham nos permitido elucidar muitos aspectos das relações de parentesco entre os membros do complexo ectaheteromorfo, as relações filogenéticas internas de Heteroponerinae seguem insatisfatoriamente conhecidas. A situação agrava-se quando consideramos a taxonomia alfa do grupo, que sofreu poucas alterações desde o trabalho de Brown (1958a). Entre os últimos trabalhos em que foram abordados aspectos da taxonomia dos gêneros heteroponeríneos, está o de Kempf (1962), que oferece alguns retoques à classificação das espécies neotropicais de *Heteroponera*. Desde o trabalho de Brown (1958a), nenhuma revisão do gênero *Acanthoponera* foi realizada.

Grande parte das espécies de Heteroponerinae foi descrita a partir de material coletado por naturalistas europeus no século XIX e início do século XX, sendo que para muitas delas os dados sobre a localidade de coleta dos tipos são bastante incompletos. Algumas espécies foram descritas com base em poucos ou em um único exemplar, o que evidencia a necessidade de estudos sobre a eventual variação intraespecífica.

Técnicas recentes de extração de formigas de serapilheira, aplicadas principalmente em levantamentos quantitativos, têm proporcionado um aumento substancial da representatividade das espécies de Heteroponerinae (em especial do gênero *Heteroponera*) em coleções de formigas. Dentre os projetos recentes que contribuíram para esse acúmulo de exemplares, destacam-se "Riqueza e Diversidade de Hymenoptera e Isoptera ao Longo de um Gradiente Latitudinal na Mata Atlântica – A Floresta Pluvial do Leste do Brasil", do Programa Biota-Fapesp, coordenado pelo Dr. Carlos Roberto F. Brandão do Museu de Zoologia da USP e os projetos ALAS (*Arthropods of La Selva*, Costa Rica) e LLAMA (*Leaf Litter Arthropods of Mesoamerica*), nos quais o levantamento de formigas é coordenado pelo Dr. John T. Longino da Evergreen State College, Washington State, EUA (Longino, 2005), atualmente na University of Utha em Salt Lake City. Tais projetos e expedições de coleta não só têm contribuido para o aumento do número de espécimes depositados em acervos, como também vêm possibilitando o registro de novos táxons e a expansão dos limites de distribuição conhecidos para diversas espécies.

Considerando o que foi exposto acima, o objetivo do presente trabalho é a revisão taxonômica e sistemática mundial de Heteroponerinae, a partir dos seguintes

subprojetos: (1) testar a monofilia de cada um dos gêneros e da subfamília como um todo, apresentando uma hipótese para as suas relações filogenéticas internas; (2) elaborar o estudo taxonômico da subfamília através do reconhecimento dos táxons e da variação na morfologia externa dos exemplares obtidos; (3) comparação das morfoespécies reconhecidas com os espécimes-tipo, revisão das questões nomenclaturais, redescrição das espécies conhecidas, descrição das espécies novas e elaboração de uma chave de identificação para gêneros e espécies; (4) mapear e ilustrar a ocorrência de todas as espécies aqui descritas, atualizando o conhecimento acerca dos limites de distribuição conhecidos para a subfamília e (5) sumarizar os dados acerca da história natural de Heteroponerinae através das informações obtidas durante a elaboração deste trabalho.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção da bibliografia

A bibliografia referente ao histórico taxonômico de Heteroponerinae e dos gêneros e espécies que a compõem foi localizada através do *Bolton's Catalogue of Ants of the World: 1758–2005* (Bolton *et al*., 2006), atualizado anualmente. As referências foram então reunidas através de consultas a duas fontes principais: o banco internacional de dados sobre estudos em sistemática de Formicidae, *AntBase* (Agosti & Johnson, 2005) e a biblioteca do Laboratório de Hymenoptera do Museu de Zoologia da USP.

Duas dissertações de mestrado investigaram aspectos da sistemática de Heteroponerinae: Françoso (1995) e Sandoval (2009). Contudo, em ambos os casos os autores não tiveram acesso à grande parte do material reunido para o presente estudo e adotaram um tratamento taxonômico distinto do que é utilizado aqui. Considerando que estas dissertações não podem ser consideradas publicações formais, optei por não adotar as decisões taxonômicas derivadas de ambos os estudos. No entanto, as informações sobre a biologia das espécies heteroponeríneas disponíveis naquelas dissertações foram aqui consideradas.

Aquisição de espécimes e instituições depositárias

Foram examinados cerca de 5.000 exemplares de Heteroponerinae, além de espécimes de outros grupos de formigas utilizados na análise filogenética (grupos externos). Dos 36 espécimes-tipo designados para as espécies e subespécies de Heteroponerinae, 33 foram examinados no presente estudo; os demais não foram localizados ou não puderam ser examinados. O material aqui reunido é proveniente de 16 instituições nacionais e 29 estrangeiras, listadas abaixo e seguidas dos nomes dos curadores responsáveis pelos empréstimos. Os acrônimos seguem, sempre que possível, Arnett *et al.*, (1993) e Brandão (2000), exceto para as coleções particulares; neste caso, são utilizadas as iniciais CP (coleção particular), seguidas pela abreviatura do nome do curador responsável.

- **ANIC** – Australian National Insect Collection, Cidade de Canberra, Canberra, Austrália; Dr. Steve Shattuck.
- **AMNH** – American Museum of Natural History, Nova York, NY, EUA; Dr. James M. Carpenter.
- **BMNH** – The Natural History Museum, Londres, Inglaterra; Dra. Suzanne Ryder.
- **CASC** – California Academy of Sciences, Califórnia, EUA; Dr. Brian Fisher.
- **CEUM** – Colección de Insectos Neotropicales, Universidad del Magdalena, Santa Marta, Colômbia; MSc. Roberto José Guerrero Flores.
- **CNMZ** – Canterbury Museum, Christchurch, Nova Zelândia; Dr. Simon Pollard
- **CPDC –** Centro de Pesquisas do Cacau, Itabuna, BA; Dr. Jacques H. C. Delabie.
- **CPAW** – Coleção particular do Dr. Alex L. Wild, Tucson, Arizona, EUA.
- **CPJL** – Coleção particular do Dr. John T. Longino, The Evergreen State College, Olympia, Washington, EUA.
- **CPMS** – Coleção particular da Dra. Maria Santina de C. Morini, Universidade Mogi das Cruzes, Mogi das Cruzes, SP, Brasil.
- **CPPW** – Coleção particular do Dr. Phillip S. Ward, The University of California, Davis, Califórnia, EUA.
- **CPWM** – Coleção particular do Dr. William P. Mackay, The University of Texas, El Paso, Texas, EUA.
- **DBAC** – Departamento de Biologia Animal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP, Brasil; Dr. André Victor Lucci Freitas.
- **DBEG** – Departamento de Biologia Celular, Embriologia e Genética, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, SC, Brasil; Dra. Josefina Steiner.
- **DECZ** – Departamento de Ecologia e Zoologia, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, SC, Brasil; Dr. Benedito Cortês Lopes.
- **DZUP** – Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR, Brasil; Dr. Gabriel Melo.
- **DZUO** – Department of Zoology, University of Oklahoma, Norman, Oklahoma; Dr. Michael E. Kaspari.
- **ICNC** – Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Santafé de Bogotá, Colômbia; Dr. Fernando Fernández Castiblanco.
- **IEME** – Institute for Evolution, Morphology, and Ecology of Animals, Moscou, Rússia; Dr. Lev Nikandrovich Medvedev.

- **IFML** – Instituto-Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina; Dra. Fabiana Cuezzo.
- **IHVL** – Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Santafé de Bogotá, Colômbia; Dra. Claudia Medina.
- **INBC** – Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Heredia, Costa Rica; Dr. Manuel Solís.
- **INPA** – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM, Brasil; Dr. Augusto L. Henriques.
- **MCSN** – Museo Civico de Storia Naturale "Giacomo Doria", Gênova, Itália; Dr. Roberto Poggi.
- **MCZC** – Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Boston, Massachusetts, EUA; Dr. Stefan Cover.
- **MHNG** – Museum d'Histoire Naturelle, Genebra, Suiça; Dr. Bernhard Merz.
- **MIZA** – Instituto de Zoologia Agricola, Facultad de Agronomia, Universidad Central de Venezuela, Maracay, Arágua, Venezuela; Dr. John E. Lattke.
- **MNHN** – Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, França; Dra. Claire Villemant.
- **MPEG** – Museu Paraense "Emílio Goeldi", Belém, PA, Brasil; Dra. Ana Y. Harada.
- **MUSM** – Museo de Historia Natural "Javier Prado", Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Peru; Dr. Gerardo Lamas Muller.
- **MVMA** – Museum of Victoria, Abbotsville, Victoria, Austrália; Dr. Ken Walker.
- **MZSP** – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP, Brasil; Dr. Carlos Roberto F. Brandão.
- **NHMW** – Naturhistorisches Museum, Viena, Áustria; Dra. Dominique Zimmermann.
- **QCAZ** – Museo de Zoología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Equador; Sr. David Donoso.
- **UECE** – Universidade Estadual do Ceará, Fortaleza, CE, Brasil; Dr. Yves P. Quinet.
- **UEFS** – Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, BA, Brasil; Dr. Gilberto Mendonça.

- **UFGD** – Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, Brasil; Dr. Rogério Silvestre.
- **UFJF** – Departamento de Zoologia, Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, MG, Brasil; Dra. Juliane Floriano Lopes.
- **UFU** – Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, MG, Brasil; Dr. Heraldo Luis de Vasconcelos.
- **UFV** – Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil; Dr. José Henrique Schoereder.
- **UNAB** - Facultad de Agronomía de Bogotá, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia; Dr. Francisco Javier Serna Cardona.
- **UNESP** – Laboratório de Vespas Sociais, Departamento de Zoologia e Botânica - UNESP, São José do Rio Preto, SP, Brasil; Dr. Fernando Barbosa Noll.
- **USNM** – National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, EUA. Dr. Ted R. Schultz.
- **ZMAS** – Zoological Institute of the Russian Academy of Science, São Petersburgo, Rússia. Dr. Vladimir Tobias.
- **ZMHB** – Museum fur Naturkunde der Humboldt Universitat, Berlim, Alemanha. Dr. Frank Koch.

A maior parte do material foi recebida por empréstimo ao MZSP, via correio. Visitas foram realizadas a duas instituições brasileiras (CPDC e INPA), das quais os exemplares de Heteroponerinae foram emprestados para exame comparativo no MZSP. Ainda, foram realizadas visitas a três museus no exterior (MCZC, MHNG e NHMW) com objetivo de examinar espécimes-tipo não obtidos por empréstimo.

Uma lista detalhada do material examinado é apresentada após a descrição ou redescrição de cada espécie. Nesta lista são apresentados os dados de rótulos dos exemplares estudados (exceto os referentes ao material tipo, listados à parte no histórico taxonômico e imediatamente antes da lista de material examinado). As séries de espécimes examinados são separadas por ponto e vírgula e o material é listado em ordem alfabética na seguinte sequência: país (em letras maiúsculas e negrito), estado/departamento/província (em negrito), cidade/municipalidade, localidade, coordenadas geográficas, altitude (quando especificada), data de coleta, coletor(es),

código dos espécimes (quando especificado), número de exemplares por casta e sexo (entre parênteses) e instituição depositária (entre colchetes).

Alguns exemplares foram considerados estudados, apesar de não terem sido examinados presencialmente, por terem sido representados por imagens de alta resolução disponíveis na internet, o que permitiu um estudo morfológico comparável ao realizado com os exemplares efetivamente observados. Neste caso, foram incluídas na lista do material examinado as devidas menções aos detentores dos direitos das imagens, além da citação da fonte consultada.

Terminologia

Para a morfologia externa das formas adultas foram empregadas as terminologias propostas por Bolton (1994, 2000) e Keller (2011). Os termos para esculturação superficial do tegumento seguem Harris (1979). As descrições de morfologia e orientação de pêlos seguem o trabalho de Wilson (1955). Os nomes das estruturas que compõem o aparelho de ferrão seguem Kugler (1978). A terminologia para venação alar segue a proposta de Yoshimura & Fisher (2011).

As fêmeas reprodutivas são aqui chamadas “gines”, termo mais adequado que “rainha” (Feitosa & Brandão, 2008). Algumas espécies do gênero *Heteroponera* podem apresentar gines permanentemente sem asas e desprovidas da musculatura de vôo, o que causa a simplificação da morfologia do tronco, como observado nas operárias. Estas gines ápteras são aqui chamadas “ergatóides” (Peeters, 2011).

Todas as menções referentes à topografia de determinadas localidades feitas ao longo do texto levam em consideração a altitude em relação ao nível do mar.

Chaves de identificação

Quatro chaves dicotômicas de identificação são aqui apresentadas, sendo uma para os gêneros de Heteroponerinae, uma para as espécies de *Acanthoponera* e as duas restantes para as espécies australianas e neotropicais de *Heteroponera*, respectivamente. As chaves foram inicialmente preparadas para as operárias da subfamília, embora possam ser úteis também para a identificação das gines (especialmente as ergatóides). Dada a escassez de espécimes machos para a maior parte das espécies heteroponeríneas, optou-se por não elaborar uma chave de identificação para este sexo.

Procurou-se utilizar caracteres morfológicos de fácil reconhecimento nas chaves, para que interessados sem maior familiaridade com o grupo possam utilizá-las sem grandes dificuldades. Sempre que um passo apresenta caracteres com maior grau de subjetividade, uma figura é citada na tentativa de ajudar o leitor a fazer sua escolha com maior precisão. Menções ao tamanho corporal e de estruturas morfológicas são sempre seguidas por valores de medidas e/ou índices entre parênteses. Ainda em uma tentativa de auxiliar o leitor durante as identificações, sempre que um passo das chaves leva ao nome de um gênero ou espécie, uma breve menção à distribuição geográfica conhecida para aquele táxon é apresentada.

Descrições

Assumindo que formigas são insetos prognatos, os caracteres descritos são apresentados de acordo com a orientação do corpo, ou seja, a partir da mandíbula até a porção distal do gáster. As descrições seguem ordem alfabética e ambos os sexos e as duas castas de fêmeas disponíveis para cada espécie, quando disponíveis, são descritas. Sinapomorfias da subfamília não são repetidas nas descrições de gênero; da mesma forma, as sinapomorfias genéricas não aparecem nas descrições das espécies.

Nas descrições de espécies novas não são atribuídos epítetos específicos e nem designados espécimes-tipo, uma vez que dissertações e teses não atendem aos critérios formais de nomenclatura, de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (4ª Edição, Capítulo 3, Artigo 8). Para a identificação destas espécies são utilizadas letras maiúsculas, de maneira provisória, até que o presente estudo seja formalmente publicado.

Logo abaixo do nome da espécie é apresentado um histórico taxonômico sinóptico, incluindo adições bibliográficas às descrições originais, novas combinações, referências para o táxon e eventuais sinonímias, nesta ordem. A combinação de estados de caracteres que diferencia um táxon dos demais é brevemente apresentada nas diagnoses e pormenorizada nas descrições. As medidas e índices morfométricos são apresentados no início de cada descrição.

Nas descrições propriamente ditas, caracteres de coloração, pilosidade e esculturação do tegumento são apresentados nesta ordem e em um único parágrafo. Na sequência, cabeça, mesossoma e metassoma são descritos em um parágrafo cada, sempre da extremidade anterior à posterior.

Após cada descrição são apresentadas informações sobre a origem dos epítetos específicos das espécies previamente descritas (etimologia), comentários sobre a taxonomia das espécies, distribuição e história natural, devidamente separadas em tópicos.

Na lista do material examinado de cada espécie não foram considerados os registros da literatura (levantamentos, listas regionais e catálogos *on-line*, etc) de espécimes não examinados por mim. Esta medida foi tomada para evitar imprecisões na distribuição das espécies provenientes de erros de identificação.

Medidas

Para este trabalho foram tomadas as medidas tradicionalmente empregadas em revisões taxonômicas mirmecológicas, assim como aquelas que expressem proporções possíveis de serem utilizadas na distinção das espécies e na definição de estados de caracteres, sempre apresentadas em milímetros. Os valores dos índices adotados são apresentados na forma de proporções.

As medidas foram tomadas com o auxílio de um retículo micrométrico fixado a uma lente ocular de 16 aumentos, acoplada a um estereomicroscópio binocular Leica MZ95®, sob aumento padronizado de acordo com as dimensões do espécime e/ou da estrutura morfológica medida.

Na descrição das espécies são apresentados os valores mínimos e máximos das medidas, exceto para as espécies representadas por um único indivíduo ou para medidas que apresentem valores idênticos para diferentes espécimes.

Foram medidos indivíduos de todas as castas e sexos disponíveis para cada espécie. Para as espécies com maior número de indivíduos foram medidos até três exemplares de cada localidade em que a espécie foi registrada. No caso de espécies com menos de 30 exemplares disponíveis, todos os indivíduos foram medidos.

Abaixo são listadas as siglas para as medidas e índices utilizados, seguidos por sua respectiva descrição.

CC – Comprimento da cabeça: em vista frontal, tomado entre o ponto médio da margem vertexal da cabeça e a borda anterior do clípeo.

LC – Largura máxima da cabeça: em vista frontal, tomada entre as margens laterais da cabeça, na altura da borda inferior dos olhos compostos.

CM – Comprimento da mandíbula: tomado entre um ponto médio da linha imaginária que une a borda externa das bases da mandíbula e o ponto mais distal do dente apical (com as mandíbulas fechadas).

CE – Comprimento do escapo antenal, excluindo-se o côndilo basal.

CO – Comprimento do olho no maior diâmetro.

CMS – Comprimento do mesossoma: em vista lateral, tomada ao longo do eixo que liga o ponto médio da curva ascendente do pronoto até o ângulo póstero-inferior da metapleura.

CEP – Comprimento dos espinhos propodeais: em vista lateral, tomado do ápice do espinho até sua base, na porção póstero-dorsal do propódeo.

CP – Comprimento do pecíolo: em vista lateral, desde a inserção do pedúnculo no propódeo até a junção com o gáster.

CG – Comprimento do gáster: em vista lateral, desde o limite posterior do pecíolo até o ápice do segundo segmento gastral, excluindo-se os segmentos terminais.

CT – Comprimento total. A soma aritmética de CM, CC, CMS, CP e CG.

IC – Índice cefálico. LC x 100, dividido pelo CC.

IE – Índice escapular. CE x 100, dividido pela LC.

IO – Índice ocular. CO x 100, dividido pela LC.

Ilustrações

Todas as espécies aqui descritas são ilustradas em pranchas de imagens digitais em alta resolução, obtidas através do sistema de sobreposição de imagens em múltiplo foco, originalmente desenvolvido pela empresa *Syncroscopy* através do programa AutoMontage®. Esta técnica é hoje bastante difundida e permite que detalhes não visíveis em desenhos esquemáticos e micrografias (como coloração, por exemplo) sejam fielmente representados.

Para o presente estudo, as imagens iniciais (múltiplo foco) foram obtidas sob um estereomicroscópio Leica M205C® acoplado a uma câmera Leica DFC 295®. Na sequência, as imagens foram combinadas através do programa Leica Application Suite V3.Ink®. Finalmente, as imagens finais foram editadas no programa PhotoShop CS3® (Microsoft), apenas para ajustes nos parâmetros de brilho, contraste e uniformização do plano de fundo.

Imagens de *Aulacopone relicta* e da ergatóide de *Heteroponera brounii*, obtidas com a mesma técnica mencionada acima, são aqui apresentadas graças à gentil permissão do detentor dos seus direitos, Dr. Brian L. Fisher (CASC), as mesmas encontram-se disponíveis na página da internet www.antweb.org.

As figuras 01 a 05 (cladogramas) são apresentadas logo após suas respectivas citações, em meio ao texto, enquanto as imagens 06 a 51 (pranchas de fotos e mapas de distribuição) são apresentados na seção "Apêndices", logo após as referências bibliográficas.

Mapas de Distribuição

As coordenadas geográficas das localidades em que foram coletadas espécies de Heteroponerinae foram obtidas a partir de informações contidas nos rótulos de exemplares e consultas ao Google Earth 6.0.2® e ao Global Gazetteer Version 2.2 (http://www.fallingrain.com/world). Em seguida, as coordenadas foram devidamente convertidas e exportadas ao programa Quantum GIS 1.5.0® (Tethys) que gerou os mapas de distribuição. A edição final dos mapas foi feita no PhotoShop CS3® (Microsoft).

Somente exemplares examinados neste trabalho foram representados nos mapas; tal medida foi adotada para evitar eventuais imprecisões na distribuição das espécies provenientes de erros de identificação.

Análise Filogenética

Metodologia

A hipótese de parentesco entre os membros de Heteroponerinae foi formulada com base na metodologia cladística, inicialmente proposta por Hennig (1966) e cujas bases teóricas e metodológicas foram sintetizadas por diferentes autores (por exemplo, Wiley, 1981; Kitching *et al*., 1998 e Amorim, 2002). A parcimônia foi o método adotado para inferir a filogenia do grupo através do teste de congruência dos caracteres.

A elaboração e edição da matriz de caracteres morfológicos foram feitas no programa Mesquite (Maddison & Maddison, 2009). As análises cladísticas foram realizadas no programa TNT (Goloboff *et al.*, 2003), com a função de busca heurística no modo *Traditional Search* (algoritmo TBR). Como parâmetros foram estabelecidas

1000 replicações e 20 árvores salvas por replicação. A distribuição dos caracteres e edição das árvores foram feitas no Winclada (Nixon, 2002), utilizando-se a opção não ambígua para a otimização dos caracteres.

Os dados ausentes (*missing data*) e os dados inaplicáveis (*inapplicable data*) foram codificados como (?) e (-), respectivamente. Apesar do TNT tratá-los da mesma forma, esta opção permite que a matriz seja considerada uma base de dados mais fidedigna das descrições dos táxons.

Foram utilizados dois tipos de pesagem nas análises, a que atribui pesos iguais aos caracteres e a que utiliza pesos implícitos. Na pesagem implícita, o grau de homoplasia de cada caráter é utilizado como indicador do peso que este deverá receber na análise. Ou seja, quanto menos congruente (quanto maior o grau de homoplasia), menor o peso do caráter (Goloboff, 1993). Este critério é semelhante ao que ocorre na pesagem sucessiva. A opção pela pesagem implícita foi feita devido ao fato de que nela o cálculo do peso dos caracteres homoplásticos é feito simultaneamente à busca pelas árvores mais parcimoniosas, seguida pela seleção das árvores de menor ajuste (*fit*). Este processo permite que a escolha das árvores e o cálculo dos pesos de caracteres sejam realizados dentre um conjunto muito amplo de possibilidades. No presente estudo, a análise com pesagem implícita foi realizada com a constante de concavidade padrão do programa TNT (K=3).

As análises iniciais no programa TNT foram realizadas através do aumento gradual do número de réplicas, até que o número encontrado de árvores mais parcimoniosas e suas topologias se estabilizasse. Este resultado foi alcançado a partir de 70 réplicas, que geravam sempre as mesmas árvores de comprimento equivalente.

Ainda que a árvore de consenso estrito não possa ser considerada uma hipótese filogenética, ela pode ser vista como um resumo de toda a informação obtida em uma análise (Nixon & Carpenter, 1996). Sendo assim, após a obtenção da topologia da árvore de consenso estrito, os caracteres foram rastreados para a determinação de quais deles suportavam cada clado.

Para verificar o suporte dos clados, foi utilizado o índice de Bremer absoluto (Bremer, 1993). Este índice mede o número de passos adicionais necessários para que ocorra o colapso de um determinado clado no consenso estrito de cladogramas sub-ótimos (Kitching *et al*., 1998). Os índices de cada clado foram calculados no TNT a partir de árvores geradas com os mesmos parâmetros descritos acima, mas salvando-se

as árvores sub-ótimas no *buffer* do programa. Foram salvas as árvores com até 10 passos a mais do que as árvores mais parcimoniosas.

Seleção dos táxons

Foram analisados 33 táxons, representando as 28 espécies conhecidas para Heteroponerinae (inclusive as descritas aqui pela primeira vez) e cinco representantes de grupos externos. Os grupos externos foram selecionados com base em estudos prévios sobre a sistemática de Formicidae, em especial os que tratam dos grupos filogeneticamente relacionados à Heteroponerinae (Lattke, 1994; Keller, 2000; Bolton, 2003; Brady *et al.*, 2006; Keller, 2011).

Em todos estes estudos, Heteroponerinae e Ectatomminae formam um clado, o grupo ectaheteromorfo, o que motivou a escolha de representantes de gêneros ectatommíneos para a composição dos grupos externos da presente análise. Desta forma, foram selecionadas as espécies *Ectatomma tuberculatum*, *Gnamptogenys striatula* e *Rhytidoponera metallica*. Apenas um gênero de Ectatomminae foi desconsiderado para este estudo, *Typhlomyrmex*, cujos membros apresentam reduções morfológicas drásticas devido ao hábito críptico. A inclusão deste gênero nas análises poderia dificultar o levantamento e a codificação de caracteres tornando-se fonte potencial de erros de interpretação.

Os estudos que apresentam filogenias de formigas com base em dados moleculares (por exemplo, Moreau *et al*., 2006; Ouellette *et al*., 2006; Brady *et al*., 2006) sugerem que Heteroponerinae pertence ao complexo formicóide, do qual foi selecionada a espécie *Pogonomyrmex naegelli* (Myrmicinae, Myrmicini). Trabalhos com dados morfológicos, em geral, sugerem que Heteroponerinae seria relacionada aos grupos do chamado complexo poneróide (Lattke, 1994; Keller, 2000; Bolton, 2003), do qual foi escolhida a espécie *Paraponera clavata* (Paraponerinae) como terminal. Esta espécie é utilizada para o enraizamento das árvores por sua morfologia generalizada e posição basal nos estudos prévios.

Seleção e codificação de caracteres

Com relação à escolha de caracteres para a análise filogenética, foram selecionados aqueles tradicionalmente empregados em estudos morfológicos propostos para Formicidae (Baroni Urbani et al., 1992; Ward, 1990; Bolton, 2003; Brady & Ward, 2005), em especial os que tratam dos grupos relacionados à Heteroponerinae (Lattke,

1994; Keller, 2000; Lattke, 2004; Keller, 2011). Adicionalmente, novos caracteres foram propostos com base no estudo morfológico dos exemplares examinados no presente estudo.

O levantamento dos caracteres foi realizado respeitando-se a correspondência topográfica, a independência e a hierarquia dos potenciais caracteres e estados (Hawkins *et al*. 1997). Na maioria dos casos, optou-se por utilizar a denominada construção contingente (ver Forey & Kitching, 2000) em detrimento da codificação de caracteres multi-estados. O primeiro tipo de construção beneficia a formação de grupos mais inclusivos que a construção de multi-estados, a qual tende a formar grupos mais restritos e comparativamente menos informativos.

Neste estudo foram empregados principalmente caracteres discretos de morfologia externa de fêmeas adultas, em especial da casta de operárias, uma vez que gines e machos não são conhecidos para todas as espécies e possuem morfologia muito particular. Sempre que possível, diferentes exemplares de cada espécie foram examinados quanto à presença ou ausência de cada estado de caráter proposto, a fim de verificar a variação intraespecífica e a presença de caracteres polimórficos. Caracteres comportamentais e de estratégia reprodutiva foram também utilizados na tentativa de agregar mais informações à análise.

Poe e Wiens (2000) fizeram um levantamento dos critérios de seleção de caracteres em artigos de 23 periódicos publicados entre 1986 e 1997 e concluíram que os principais critérios para a exclusão dos caracteres foram a variação dentro dos táxons terminais (polimorfismo), dados não aplicáveis (desconhecidos ou não codificáveis), caracteres com variação contínua, polaridade não conhecida e alto nível de homoplasia. Os autores então discutem que nenhum destes critérios justifica a exclusão dos caracteres, dada a perda drástica de informação filogenética.

Entre as categorias mencionadas no trabalho citado acima, somente os caracteres com variação contínua e aqueles com grande variação intraespecífica não foram utilizados na presente análise.

Caracteres contínuos foram descartados pelas dificuldades em escolher os diferentes métodos de conversão de dados contínuos em discretos, todos tidos como arbitrários (Rae, 1998), ou em utilizar os dados contínuos considerando-se a variação, conforme proposto por Goloboff *et al.* (2006).

RESULTADOS

TAXONOMIA DE HETEROPONERINAE

Heteroponerinae Bolton, 2003

Heteroponerinae Bolton, 2003: 46, 176. Gênero-tipo: *Heteroponera* Mayr, 1887.

Histórico taxonômico

Heteroponerini Jaffé, 1993: 8 [tribo de Ponerinae]. Nome inválido; proposto sem diagnose.

Heteroponerini Fernández *et al*., 1996: 362 [tribo de Ponerinae]. Nome inválido; proposto sem diagnose.

Heteroponerinae como subfamília poneromorfa de Formicidae: Bolton, 2003: 46, 176.

Heteroponerinae como subfamília formicóide de Formicidae: Ouelette *et al*., 2006: 365; Moreau *et al*., 2006: 102; Brady *et al*., 2006: 18173.

Heteroponerinae como subfamília formicóide ectaheteromorfa de Formicidae: Ward, 2007: 556.

Tribos em Heteroponerinae: Heteroponerini Bolton, 2003.

Gêneros em Heteroponerini: *Acanthoponera* Mayr, *Heteroponera* Mayr.

***Incertae sedis*:** *Aulacopone* Arnol'di.

Referências para a subfamília: Bolton, 2003: 46, 176 (diagnose e sinopse); Ouellette *et al.*, 2006: 359 (filogenia); Moreau *et al.*, 2006: 102 (filogenia de Formicidae); Brady *et al.*, 2006: 18173 (filogenia); Ward, 2007: 556 (classificação); Fernández & Arias-Penna, 2008: 31 (chave para os gêneros Neotropicais).

Diagnose (gines e operárias): Formigas de tamanho comparativamente pequeno a médio (CT 2,39-9,61); coloração amarelo-clara a negra; dorso cefálico com uma carena longitudinal mediana que se estende da margem anterior do clípeo até a margem vertexal da cabeça, exceto em *Aulacopone* cuja carena não recobre o clípeo; margem anterior do clípeo com uma projeção lamelar estreita; clípeo amplamente inserido entre as inserções antenais; fórmula palpal 6,4 a 3,2; tórulos não completamente fundidos aos lobos frontais; quando presentes, os lobos frontais são bem desenvolvidos, cobrindo total ou parcialmente as inserções das antenas; antenas com 12 segmentos; escrobos antenais normalmente presentes, superficiais a profundos; olhos compostos presentes, desde bem desenvolvidos a drasticamente reduzidos; suturas promesonotal e pronotomesepisternal presentes e flexíveis, de maneira que pronoto e mesonoto são capazes de se movimentar independentemente; cavidades metacoxais fechadas, com uma sutura no anulus ou inteiramente fundidas; orifício da glândula metapleural exposto, nunca inteiramente coberto por uma franja cuticular e dirigido posterior ou lateralmente; lobos propodeais reduzidos; meso e metatíbias cada uma com um único esporão relativamente curto; arólio ausente nas garras tarsais; cintura formada por um único segmento (pecíolo), separado do segmento abdominal III (gastral I) por uma constrição conspícua; pecíolo sem fusão tergo-esternal, laterotergitos presentes; hélcio projetando-se na altura média da face anterior do segmento abdominal III (gastral I); esternito do hélcio retraído, coberto pelo tergito e imperceptível em vista lateral; face anterior do segmento abdominal III (gastral I) geralmente com uma carena arqueada acima do hélcio (caráter perdido em algumas espécies de *Heteroponera*); processo ventral do segmento abdominal III (gastral I) com a face anterior vertical, formando um ângulo com a face ventral; segmentos abdominais III e IV (gastrais I e II) com fusão tergo-esternal; segmento abdominal IV (gastral II) com uma constrição conspícua entre pré-escleritos e pós-escleritos; estridulito ausente no pretergito do segmento abdominal IV (gastral II); espiráculos dos segmentos abdominais V-VII (gastrais III-V) cobertos pelas margens posteriores dos tergitos precedentes; ferrão presente e funcional.

Comentários: Até o momento, nenhuma apomorfia inequívoca é conhecida para Heteroponerinae, mas uma combinação de caracteres permite separá-la de todas as outras subfamílias conhecidas: presença da carena cefálica mediana contínua e bem destacada, escrobos antenais presentes, escapos antenais relativamente curtos, terceiro artículo antenal mais largo do que longo, junções promesonotal e pronotomesepisternal

livremente articuladas, presença do sulco mediano que divide o escudo do mesepisterno, carena arqueada dorsal no hélcio primariamente presente e esporões tibiais reduzidos.

Em algumas espécies do gênero *Proceratium* (Proceratiinae), uma carena longitudinal mediana pode estar presente no clípeo ou na porção anterior da cápsula cefálica, mas nunca nas duas regiões simultaneamente. Contudo, a maioria das espécies do gênero *Tetramorium* (Myrmicinae, Tetramoriini) possui uma carena longitudinal mediana ao da longo superfície dorsal da cabeça. Em adição, a lamela cuticular na margem anterior do clípeo presente em Heteroponerinae também pode ser encontrada em membros da subfamília Ectatomminae e em alguns Myrmicinae.

Algumas espécies de *Heteroponera* apresentam o hélcio projetado da porção mais inferior da face anterior do segmento abdominal III (gastral I), neste caso o segmento aparenta possuir uma face anterior relativamente alta, o que pode ser confundido com a condição característica observada em membros de Ponerinae.

Os membros de Heteroponerinae podem eventualmente ser confundidos com os representantes de menor tamanho de Ectatomminae, seu grupo-irmão. No entanto, Heteroponerinae é facilmente distinguível pelos caracteres diagnósticos listados acima.

Distribuição: A maior riqueza de espécies heteroponeríneas encontra-se na Região Neotropical, do sul do México ao centro-sul do Chile, onde 20 das 28 espécies conhecidas para a subfamília ocorrem. Na Região Australiana são encontradas sete espécies, sendo seis distribuídas em grande parte do território australiano e uma no norte da Nova Zelândia, especialmente em regiões de clima ameno e com áreas de floresta. Há ainda o gênero monotípico *Aulacopone* (*incertae sedis* em Heteroponerinae), conhecido de apenas duas localidades no Azerbaijão, Região Paleártica.

Os registros de altitude contidos nos rótulos dos exemplares examinados sugerem que uma parte das espécies de Heteroponerinae, em especial as neotropicais, apresenta seu pico de abundância em regiões montanhosas, ainda que não atinjam altitudes relativamente grandes. Esta hipótese é corroborada pela relativa baixa representatividade (em coleções entomológicas) de indivíduos provenientes de florestas de áreas mais baixas e pelos resultados obtidos em estudos de avaliação da riqueza de formigas ao longo de gradientes altitudinais (Rodríguez, 2005; Scott-Santos, 2009; Flávia de A. Esteves, em prep.).

Kean & Barlow (2004) apresentam um modelo para a classificação de táxons

segundo sua área de ocorrência e abundância local. Este trabalho foi desenvolvido na tentativa de padronizar a aplicação dos diversos conceitos de abundância e raridade encontrados na literatura. Segundo este modelo, Heteroponerinae pode ser considerada uma subfamília de distribuição esparsa, por apresentar distribuição geográfica ampla aliada a uma relativa baixa abundância local.

A presença da subfamília nas Regiões Neotropical e Australiana sugere uma origem gondwânica para Heteroponerinae, como observado para outros grupos de formigas (p.e. *Adelomyrmex, Eurhopalothrix* e *Rogeria*). No entanto, a espécie paleártica, a distribuição global atual de alguns grupos ectatommíneos e os fósseis de formigas ectaheteromorfas conhecidos do âmbar do Báltico, sugerem que a história biogeográfica deste grupo possa ser significativamente mais complexa e antigo do que se supunha anteriormente.

De acordo com o cenário proposto por Brown (1958a), as formigas ectaheteromorfas (ectatommíneas no conceito do autor) teriam habitado as massas continentais da Eurásia, América do Norte e possivelmente da África. Frente a fatores como extinções locais e deslocamento competitivo, várias linhagens deste grupo teriam se retraído sucessivamente na direção de áreas mais periféricas das massas continentais, como a América do Sul, Ásia e Oceania. Este modelo explicaria satisfatoriamente a atual distribuição de *Heteroponera* e do gênero ectatommíneo *Gnamptogenys*. Ainda segundo Brown, o período de extinção das ectaheteromorfas epigéicas em áreas como a América do Norte, África e Eurásia corresponderia ao período de maior diversificação de Myrmicinae, atualmente a maior e mais diversa subfamília de formigas. Myrmicinae, por sua vez, seria derivada de uma reserva ectatomminea ancestral.

A visão de Brown representa a influência exercida pelo livro então recém-publicado *The Zoogeography: The geographical distribution of animals*, escrito por seu colega em Harvard, Dr. Philip J. Darlington (1957). Este volume é hoje reconhecido como a última grande defesa da teoria da deriva pré-continental. Posteriormente, tanto Darlington quanto Brown reconheceram a importância da deriva continental e da dispersão austral na biogeografia do Hemisfério Sul, tanto que ambos "reverteram" muitas de suas hipóteses anteriores, incluindo a da distribuição periférica dos ectatommíneos.

História natural: A biologia das espécies desta subfamília é relativamente complexa e ainda pouco estudada, especialmente com relação às estratégias reprodutivas adotadas

pelos diferentes grupos. São formigas predominantemente predadoras, com importante papel no controle de artrópodes potencialmente prejudiciais a algumas espécies de plantas, mas que ocasionalmente alimentam-se de exsudatos vegetais. Os ninhos são encontrados tanto no solo quanto na vegetação e podem conter algumas dezenas de indivíduos (Lattke, 2003). Maiores detalhes sobre a biologia deste grupo são apresentados nas descrições dos gêneros e espécies.

Chave de identificação para gines e operárias dos gêneros de Heteroponerinae:

1. Porção mediana do clípeo elevada e subtriangular, projetada sobre as mandíbulas e sem uma carena longitudinal mediana; corpo uniformemente e densamente coberto por pêlos curtos e decumbentes; escrobos antenais profundamente impressos (Região Paleártica) (conhecido apenas por gines) ..... ***Aulacopone***

- Porção mediana do clípeo plana e suavemente convexa, não projetada sobre as mandíbulas e com uma carena longitudinal mediana conspícua; corpo coberto por pêlos de comprimento e densidade variáveis; escrobos antenais profundos a ausentes (Região Neotropical e Australiana) **2**

2. Fórmula palpal 6,4; garras tarsais com um lobo basal proeminente e um dente pré-apical conspícuo; propódeo armado com um par de espinhos bem desenvolvidos; pecíolo com uma projeção póstero-dorsal longa e aguda (Região Neotropical) .... ***Acanthoponera***

- Fórmula palpal 3,1 a 4,3; garras tarsais sem um lobo basal proeminente e com um dente submediano ou ausente; propódeo inerme ou com espinhos comparativamente mais curtos; projeção póstero-dorsal do pecíolo normalmente reduzida ou ausente (Região Neotropical e Australiana) ..... ***Heteroponera***

ACANTHOPONERA Mayr, 1862

Acanthoponera Mayr, 1862: 732 [subgênero de *Ectatomma*]. Espécie-tipo: *Ponera mucronata* (Roger, 1860), por designação de Wheeler, 1911: 158.

Histórico taxonômico

Acanthoponera em Pachycondylinae, Ectatommini: Ashmead, 1905: 382.

Acanthoponera em Ponerinae, Ectatommini: Emery, 1895: 767; Emery, 1911: 35; Forel, 1917: 236; Gallardo, 1918: 16; Wheeler, 1922: 643; e autores subsequentes.

Acanthoponera em Heteroponerinae, Heteroponerini: Bolton, 2003: 47, 177.

Acanthoponera como subgênero de *Ectatomma*: Mayr, 1862: 732; Roger, 1863: 17; Mayr, 1863: 394; Mayr, 1887: 540; Dalla Torre, 1893: 23; Wheeler, 1910: 135.

Acanthoponera como gênero: Emery, 1895: 346; Emery, 1911: 35; Forel, 1917: 236; Gallardo, 1918: 16; Wheeler, 1923: 179; Donisthorpe, 1943: 619; Kusnezov, 1956: 13; Brown, 1958a: 188; e autores subsequentes.

Referências para o gênero: Mayr, 1887: 540 (diagnose); Emery, 1911: 35 (diagnose e catálogo); Wheeler, 1923: 190 (chave para espécies); Brown, 1958a: 188 (revisão); Kempf, 1972: 9 (catálogo); Kugler, 1991: 155 (estudo do ferrão); Bolton, 1995a: 53 (catálogo); Guerrero & Olivero, 2007: 193 (novos registros); Arias-Penna & Fernández, 2008: 111 (chave para espécies).

Diagnose: Formigas de tamanho médio; fórmula palpal 6,4; clavas antenais com quatro segmentos; escrobos antenais relativamente profundos; propódeo armado com um par de espinhos bem desenvolvidos; garras tarsais com dentes pré-apicais conspícuos e um lobo basal; pecíolo com um longo espinho na região posterior da face dorsal; laterotergitos do pecíolo delineados por suturas.

Operária: Tamanho mediano (CT 4,98-9,61). Coloração amarelo-clara a marrom-escura. Corpo normalmente coberto por pêlos finos, curtos e decumbentes, especialmente no gáster, além pêlos médios a longos e suberetos, variavelmente distribuídos; margem anterior do clípeo com pêlos curtos nas laterais que se tornam mais longos em direção à região mediana, sendo que os maiores ultrapassam a metade do comprimento das mandíbulas; mandíbulas esparsamente cobertas por pêlos médios e curvados na direção

das margens mastigatórias. Corpo predominantemente coberto por esculturação rugo-foveolada, exceto pelo gáster que é opaco e geralmente coberto por pontuações de tamanho variável; mandíbulas lisas e brilhantes esparsamente cobertas por pontuações pilígeras.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga; margens laterais convexas; margem vertexal ligeiramente côncava, com as bordas occipitais anguladas. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com sete dentes decrescentes do ápice para a base. Margem anterior e disco central do clípeo ligeiramente convexos. Antenas com clava apical de quatro segmentos. Escrobos antenais profundos. Olhos convexos e bem desenvolvidos, localizados acima da metade anterior da cabeça.

Em vista dorsal, margens laterais do mesossoma convergindo na direção do pecíolo. Pronoto com as margens laterais anguladas na região umeral, em vista dorsal; processo proesternal unilobulado. Sutura metanotal variavelmente impressa. Face dorsal do propódeo longa; espinhos propodeais bem desenvolvidos; abertura dos espiráculos propodeais arredondada a alongada, voltada para trás em um ângulo de cerca de 45º em relação ao eixo do corpo; lobos propodeais curtos e arredondados.

Pecíolo de formato bastante variável, sempre apresentando um longo espinho na região posterior da face dorsal; processo subpeciolar bem desenvolvido com uma projeção posterior aguda e normalmente apresentando áreas translúcidas; laterotergitos do pecíolo delineados por suturas. Gáster robusto, com o primeiro segmento podendo ou não ser separado do segundo por uma forte constrição.

Aparelho de ferrão (segundo Kugler, 1991): Placa quadrada robusta, com o apódema apresentando os lobos mediano e lateral bem desenvolvidos. Placa anal subtriangular. Placa oblonga sem braços fulcrais e com apódema anterior curto e agudo. Gonóstilo relativamente largo, com uma pequena incisão apical. Placa triangular robusta com tubérculo mediano conspícuo. Lanceta bem esclerotizada e aguda; porção caudal levemente voltada para cima. Ferrão longo, agudo, bem esclerotizado e levemente voltado para cima. Placa espiracular e fúrcula desconhecidos (perdidos na preparação).

<u>Gine:</u> Com a maior parte dos caracteres das operárias e ligeiramente maiores que estas. Ocelos conspícuos e dispostos na forma de triângulo. Escuto arredondado; notáulices fracamente impressos a indistinguíveis; linhas parapsidiais vestigiais; parápsides obsoletas; tégulas subtriangulares e translúcidas. Pré-escutelo estreito; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar bem demarcado. Escutelo plano, no

mesmo nível ou pouco abaixo do nível do escuto. Sutura entre anepisterno e katepisterno variavelmente impressa. Face dorsal do propódeo abaixo do nível do escutelo. Espinhos propodeais menos desenvolvidos que nas operárias.

Asas anteriores com venação completa; estigma pigmentado; veia R+subcostal (Sc) pigmentada até a junção com a veia costal (C) na região do estigma; veia anal (A) estendendo-se após a junção com cu-a, mas não atingindo a veia cubital (Cu) na porção inferior mediana da asa; Cu estendendo-se quase até a margem inferior da asa, curvando-se na direção da margem externa, sendo que nesta região ela se torna nebulosa; veia mediana (M) estendendo-se bem além da junção com a veia 2rs-m, aproximando-se da borda externa da asa como uma veia nebulosa.

Asas posteriores com venação bem desenvolvida; veia M+Cu pigmentada na região da inserção da asa, claramente visível desde sua origem na base; veia anal (A) estendendo-se aproximadamente até metade da distância entre a junção com cu-a e a margem inferior da asa; veia cubital (Cu) bem desenvolvida, quase atingindo a margem inferior da asa; veia mediana (M) curta, estendendo-se pouco além da junção com 1rs-m; setor radial (RS) estendendo-se brevemente após a junção com 1rs-m, não atingindo a borda externa da asa; lobo jugal ausente; cerca de oito a 13 hâmulos submedianos presentes.

Macho: Coloração amarelada a negra, com apêndices mais claros. Mandíbulas com pilosidade densa; antenas cobertas por uma fina pubescência, sem pêlos eretos; mesossoma com pêlos finos, curtos a médios, suberetos a subdecumbentes, mais densos no katepisterno e na metapleura; pecíolo coberto por pêlos finos, médios a longos e subdecumbentes; tergitos gastrais apresentando pilosidade subdecumbente a subereta, sendo os pêlos dos segmentos terminais mais longos do que os dos segmentos anteriores; margens laterais dos esternitos gastrais com grupos de pêlos longos e filiformes.

Cabeça e mesossoma variavelmente esculpidos, cobertos principalmente por fóveas e rugas longitudinais irregulares; pecíolo irregularmente foveolado; primeiro tergito gastral com fóveas irregulares, especialmente no terço anterior, tornando-se gradativamente liso e brilhante posteriormente; tergitos gastrais II-VI predominantemente lisos e brilhantes

Cabeça, excluindo-se os olhos, tão longa quanto ou mais longa do que larga. Mandíbulas curtas com cinco a seis dentes; dentes apicais bem mais desenvolvidos que

os demais. Disco central do clípeo arredondado e convexo e com a linha média conspícua. Carenas frontais obsoletas (inserções antenais totalmente expostas).
Escapos curtos com cerca de duas vezes o comprimento do pedicelo; segmentos antenais III-XIII quase iguais em comprimento, sendo o apical ligeiramente mais longo. Olhos ocupando a maior parte das margens laterais da cabeça e com uma reentrância na altura das inserções antenais.

Pronoto com uma projeção subtriangular ântero-inferior. Escuto alongado; notáulices bem demarcados; linhas parapsidiais fracas, porém visíveis; parápsides lateralmente arredondadas; tégulas obsoletas. Pré-escutelo estreito; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar profundo. Escutelo convexo. Mesopleura distintamente dividida em anepisterno e katepisterno por uma sutura bem demarcada. Face dorsal do propódeo relativamente larga e convexa; espiráculos propodeais elípticos e voltados para trás, afastados da margem declive do propódeo; propódeo inerme ou armado com um par de dentículos vestigiais; lobos propodeais arredondados.

Pecíolo brevemente pedunculado; face anterior inclinada e convexa; ápice peciolar com uma pequena projeção voltada para trás; face posterior reta a ligeiramente côncava; processo subpeciolar bem desenvolvido, sub-retangular e com extensas áreas translúcidas. Gáster alongado; primeiro esternito gastral com uma projeção anterior; primeiro e segundo segmentos gastrais separados por uma forte constrição; face ventral do gáster fortemente deprimida.

Asas com o mesmo padrão de venação das gines, mas com as veias consideravelmente menos pigmentadas.

Etimologia: *Acanthos* (L.), *akanthos* (G.) = espinho e *poneros* (G.) = maligno, doloroso. O termo "*ponera*" (feminino) é amplamente utilizado na nomenclatura mirmecológica e normalmente faz referência às formigas predadoras do antigo "complexo poneromorfo" (Bolton, 2003), com ferrão funcional e veneno potente. Dr. Gustav Mayr certamente nomeou este gênero com base nas longas e agudas projeções do propódeo e do pecíolo.

Comentários: As espécies deste gênero são facilmente diferenciadas das demais na subfamília pela combinação de pecíolo com um longo espinho na região posterior da face dorsal e garras tarsais apresentando dentes pré-apicais conspícuos e um lobo basal. Os caracteres morfológicos mais importantes na distinção das espécies de

Acanthoponera são o padrão de pilosidade, o grau de desenvolvimento e a orientação dos espinhos propodeais, o formato do pecíolo em vista lateral e a profundidade da constrição que separa os dois primeiros segmentos do gáster.

Brown (1958a) publicou o primeiro estudo revisionário para o gênero *Acanthoponera*, então considerado membro da tribo Ectatommini de Ponerinae. Apesar de examinar um número relativamente pequeno de exemplares (21), Brown reduz os oito nomes acumulados na literatura (entre espécies, subespécies e variedades) a apenas cinco espécies nominais. No entanto, Brown comenta em seu trabalho: "*It should be emphasized, however, that no real idea of species variability or species limits can be securely gained from such limited material. It is possible that all 21 specimens belong to one or two species only*".

Nos anos seguintes a esta publicação, o número de exemplares de *Acanthoponera* em coleções entomológicas aumentou consideravelmente e, ao contrário do que supunha Brown, estes exemplares enquadravam-se quase que perfeitamente entre as cinco espécies que ele havia proposto. Com um número maior de exemplares em mãos, Kempf & Brown (1968) realizaram um estudo taxonômico menos abrangente para espécies de diferentes gêneros de formigas neotropicais e sinonimizaram *Acanthoponera crassa* Brown sob *A. minor* Forel, reduzindo o número de espécies conhecidas para quatro. Desde então, nenhum outro estudo taxonômico teve este gênero como objetivo, de maneira que entre o material acumulado nos últimos 33 anos foi possível reconhecer duas novas espécies, descritas aqui, e ampliar o conhecimento atual sobre as espécives previamente descritas.

Operárias e gines de *Acanthoponera* apresentam elevado grau de variação intraespecífica, mas ainda assim suas espécies podem ser identificadas com relativa facilidade com base nos caracteres diagnósticos. O mesmo não pode ser afirmado com relação aos machos. Exceto pelos machos de *Acanthoponera mucronata*, que são negros e bem característicos, é virtualmente impossível distinguir os machos das demais espécies do gênero apenas com base na morfologia externa. Estes machos diferem dos de *A. mucronata* no tamanho ligeiramente menor e na coloração amarelo-pálida, idêntica para todos os espécimes estudados. Caracteres como venação alar, esculturação do tegumento e mesmo a comparação das peças expostas da genitália, não permitem a distinção entre as espécies e tão pouco a associação com as fêmeas do gênero. Desta forma, se os machos destas espécies não forem capturados em associação com os demais membros da colônia, sua identificação em nível específico não será possível

apenas pela observação da morfologia. No presente estudo foram examinados 10 exemplares machos não associados a fêmeas, coletados por armadilhas luminosas ou de interceptação de vôo, provenientes de diferentes localidades da Região Neotropical e que aqui não são associados a nenhuma espécie.

Uma característica que merece atenção especial nos machos de *Acanthoponera* é a forte concavidade da face ventral dos segmentos gastrais. Este caráter não é observado em nenhum outro membro de Heteroponerinae ou mesmo em outra ectaheteromorfa e pode constituir uma sinapomorfia deste gênero.

Distribuição: *Acanthoponera* é o único gênero de Heteroponerinae restrito exclusivamente à Região Neotropical, ocorrendo do sul do México ao norte da Argentina. O local com maior riqueza de espécies do gênero é, aparentemente, a Floresta Atlântica do Sudeste brasileiro, onde três das seis espécies conhecidas ocorrem, preferencialmente em áreas de maior altitude.

História natural: Todas as espécies conhecidas para o gênero são exclusivamente arborícolas e apresentam hábitos predominantemente noturnos, com alguns poucos registros de indivíduos ativos durante o dia (Kempf & Brown, 1968; Arias-Penna & Fernández, 2007). As operárias podem ser vistas ocasionalmente forrageando solitariamente sobre as folhas na vegetação. As colônias são encontradas preferencialmente em árvores maduras de florestas úmidas, embora haja registros de populações em bosques secos e mesmo em regiões urbanas (Lattke, 2003; R. Feitosa obs. pess.).

Sinopse taxonômica das espécies de *Acanthoponera*:

Acanthoponera goeldii Forel, 1912. Argentina e Brasil.

A. minor (Forel, 1899). Belize, Brasil, Colômbia, Costa Rica, Equador, Guatemala, Honduras, México, Panamá, Trinidad e Venezuela.

= *A. crassa* Brown, 1958 (sinonímia por Kempf & Brown, 1968)

= *A. goeldii schwarzi* Wheeler, 1923 (sinonímia por Brown, 1958)

= *A. (Acanthoponera) spininodis* Weber, 1939 (sinonímia por Brown, 1958)

A. mucronata (Roger, 1860). Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Paraguai, Peru e Venezuela.

= *A. goeldii goyana* Borgmeier, 1939 (sinonímia por Brown, 1958)

= *A. plaumanni* Donisthorpe, 1938 (sinonímia por Brown, 1958)

= *A. wagneri* Santschi, 1921 (sinonímia por Brown, 1958)

A. peruviana Brown, 1958. Brasil, Equador, Guiana Francesa e Peru.

***A*. sp. n. A.** Brasil. **Espécie nova**

***A*. sp. n. B.** Uruguai. **Espécie nova**

Chave de identificação para as operárias e gines de *Acanthoponera*:

1. Primeiro tergito do gáster (abdominal III) separado do segundo (abdominal IV) por uma constrição profunda (Fig. 06) **2**

- Gáster sem constrições notórias entre os segmentos (Fig. 07) (amplamente distribuída na Região Neotropical, do México ao norte da América do Sul) .... ***A. minor* (Forel)**

2. Espinhos propodeais iguais ou mais curtos que o comprimento máximo dos olhos; tamanho corporal das operárias comparativamente pequeno (CT < 6,00mm) **3**

- Espinhos propodeais mais longos que o comprimento máximo dos olhos; tamanho corporal das operárias comparativamente grande (CT > 6,00mm) **5**

3. Corpo coberto por pêlos curtos e eretos; espinhos propodeais curtos a bem desenvolvidos; projeção peciolar estendendo-se posteriormente como uma continuação da face dorsal do pecíolo (Fig. 06) **4**

- Corpo coberto por pêlos longos e revoltos; espinhos propodeais reduzidos a dentículos; projeção peciolar estendendo-se apicalmente, diferenciando-se da face dorsal do pecíolo (Fig. 10) (Brasil: Regiões Sul e Sudeste) ..... ***A*. sp. n. A**

4. Coloração marrom-escura; espinhos propodeais reduzidos e rombudos; (Fig. 11) (Uruguai) .....***A*. sp. n. B**

- Coloração amarelada a marrom-clara; espinhos propodeais bem desenvolvidos e agudos (Fig. 06) (Brasil: Regiões Sul e Sudeste) ..... ***A. goeldii*** Forel

5. Abertura do espiráculo propodeal em forma de fenda, mais de 3 vezes mais alta do que larga. Face anterior do pecíolo encontrando a face dorsal em uma longa curvatura terminada em um largo e longo espinho posterior; processo subpeciolar quase inteiramente translúcido; gáster predominantemente opaco e foveolado (Fig. 09) (Brasil, Equador, Guiana Francesa e Peru) ..... ***A. peruviana*** Brown

- Abertura do espiráculo propodeal arredondada a elíptica, menos de 3 vezes mais alta do que larga. Face anterior do pecíolo encontrando a face dorsal em um ângulo bem definido ou em uma curvatura suave terminada em um espinho posterior comparativamente menor; processo subpeciolar apenas com a metade anterior translúcida; gáster predominantemente brilhante e coberto por pequenas pontuações (Fig. 08) (amplamente distribuída na América do Sul) ..... ***A. mucronata*** (Roger)

<u>Descrições das espécies</u>

Acanthoponera goeldii Forel, 1912
(Figs. 06 e 39)

Acanthoponera goeldii Forel, 1912: 34 (operária) Brasil.

Material tipo. BRASIL: Espírito Santo: s/ localidade, s/data, Goeldi col. (1 operária - Holótipo) [MHNG] (examinado).

Diagnose: Tamanho relativamente pequeno (CT 5,01-5,33); coloração amarelo-clara; pêlos predominantemente curtos e eretos; espinhos propodeais relativamente curtos e curvados para baixo; pecíolo com a face anterior apenas levemente inclinada, atingindo a face dorsal em um ângulo bem definido, face dorsal fracamente inclinada com o espinho posterior comparativamente curto; processo subpeciolar com a metade anterior translúcida; gáster coberto por fóveas no terço anterior do primeiro tergito; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição.

Descrição

Operária: CC 0,99-1,04; LC 0,92-0,96; CM 0,34-0,39; CE 0,60-0,65; CO 0,27-0,28; CMS 1,37-1,54; CEP 0,30-0,34; CP 0,46-0,51; CG 1,78-1,95; CT 5,01-5,33; IC 90,70-95,24; IE 65,00-67,50; IO 28,00-30,26. Tamanho pequeno. Coloração amarelo-clara. Corpo coberto por pêlos finos, curtos e decumbentes, especialmente no gáster, além pêlos longos e suberetos pouco mais esparsos. Cabeça, mesossoma e pecíolo densamente e quase inteiramente esculpidos, cobertos por rugas longitudinais irregulares, formando fóveas distintas em algumas áreas; gáster opaco, predominantemente coberto por pontuações fracas e grosseiras.

Sutura metanotal fracamente impressa. Em vista dorsal, espinhos propodeais em forma de "U" (levemente divergentes) e curvados para baixo; espiráculos propodeais com abertura arredondada.

Face anterior do pecíolo apenas levemente inclinada, atingindo a face dorsal em um ângulo bem definido; face dorsal fracamente inclinada com o espinho posterior no mesmo nível; processo subpeciolar com a metade anterior translúcida. Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral divergindo suavemente na direção do tergito II; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição.

Gine (primeira descrição): CC 1,08-1,11; LC 0,99-1,01; CM 0,41-0,43; CE 0,65-0,67; CO 0,33-0,34; CMS 1,71-1,81; CEP 0,19-0,22; CP 0,48-0,53; CG 2,07-2,17; CT 5,81-6,00; IC 91,11-93,13; IE 64,76-66,67; IO 32,86-33,33. Coloração, pilosidade e esculturação como nas operárias. Espinhos propodeais bem desenvolvidos e rombudos em vista dorsal.

Macho: Desconhecido (ver comentários).

Etimologia: Esta espécie foi originalmente descrita em homenagem ao naturalista e zoólogo suíço-alemão, Emílio Augusto Goeldi (var. Göldi, var. Émil August Goeldi) (1859 - 1917). Emílio Goeldi chegou ao Brasil em 1880 para trabalhar no Museu Nacional Brasileiro no Rio de Janeiro, indo posteriormente trabalhar no Museu Paraense (que depois receberia o nome de Museu Paraense Emílio Goeldi) em Belém, onde permaneceu de 1894 até 1907. O Dr. August Forel era um grande admirador do trabalho de Goeldi, tanto que descreveu 17 espécies de formigas em sua

homenagem, incluindo *Acanthoponera goeldii*.

Comentários: Esta espécie pode ser diferenciada das demais pelo tamanho relativamente pequeno, pilosidade curta e ereta, grau de desenvolvimento dos espinhos propodeais e pela conformação particular do pecíolo (ver comentários na descrição de *A.* sp. n. A).

Encontrei dois exemplares machos na mesma caixa em que estavam os espécimes de *A. goeldii* depositados no MZSP. Um deles coletado em 1952 em Papari, RN e o segundo coletado em 1959 no Oiapoque, AP. Como já mencionado, com exceção de *A. mucronata*, os machos das demais espécies de *Acanthoponera* são virtualmente indistinguíveis morfologicamente. Em adição, as localidades em que estes machos foram coletados (RN e AP) são consideravelmente distantes da área de ocorrência dos demais membros desta espécie (Argentina, Sul e Sudeste do Brasil). Desta forma, opto por não identificar estes machos como *A. goeldii* até que mais exemplares destas localidades (incluindo fêmeas) estejam disponíveis.

Distribuição: Na concepção adotada neste trabalho, *Acanthoponera goeldii* é encontrada exclusivamente no norte da Argentina (Missiones) e nas Regiões Sul e Sudeste do Brasil, mais precisamente em áreas de Mata Atlântica de Santa Catarina ao Espírito Santo, incluindo o sul de Minas Gerais.

História natural: Nada é conhecido sobre a biologia desta espécie raramente coletada. O último registro de *A. goeldii* havia sido feito em 1994 em uma floresta do município de Viçosa, MG, até que em 2009, a colega estudante de Doutorado do MZSP, Flávia de Araújo Esteves, coletou duas operárias atraídas a iscas de sardinha em uma área de Floresta Atlântica de Altitude do município de Sete Barras, na Serra do Mar paulista.

Material adicional examinado (12 operárias e 5 gines). ARGENTINA: Missiones: Loreto, 15.vi.1931, s/ coletor, n. 30 (1 operária) [IFML]; 27.ix.1933, Dr. A.A. Oglobin col. (1 gine) [IFML]; s/ data, Dr. A.A. Oglobin col. (1 gine) [IFML]; s/ data, Dr. A.A. Oglobin col. (1 operária) [IFML]; **Tucumán:** 11 km W Las Cejas, 1-16.xi.1967, C.C. Porter col. (1 operária) [MCZC]; 18.xi-4.xii.1967, C.C. Porter col. (1 gine) [MCZC]; 21.i-21.ii.1968, C.C. Porter col. (1 operária) [MCZC]; 27.v-14.viii.1968, C.C. Porter col. (1 operária) [MCZC]. **BRASIL: Santa Catarina:** Nova Teutônia (Seara), 300-

500m, 27º11S, 52º23'L, x.1962, Fritz Plaumann col., 3738 (1 gine) [MZSP]; vii.1959, Fritz Plaumann col., Coll. Kempf 3098 (1 operária) [MZSP]; viii.1957, Fritz Plaumann col., Coll. Kempf 3098 (1 operária) [MZSP]; **Minas Gerais:** Viçosa, ii.1994, Sperber, Louzada & Lopes col. (2 operárias) [UFV]; **Rio de Janeiro:** Represa Rio Grande, viii.1967, F.M. Oliveira col. (1 operária) [MZSP]; **São Paulo:** Sete Barras / P.E. Carlos Botelho, 400m, 24º12'04.3"S, 47º58'31.9"O, 03-06.iv.2009, F. Esteves et al., FAE 283 (2 operárias) [MZSP].

Acanthoponera minor (Forel, 1899)
(Figs. 07 e 40)

Ectatomma (*Acanthoponera*) *mucronatum* var. *minor* Forel, 1899: 9 (operária) México.
Kugler, 1991: 155 (aparelho de ferrão).
Acanthoponera minor Emery, 1896: 33. *Nomen nudum*, atribuído a Forel.
Combinação em *Acanthoponera*: Emery, 1911: 36.
Elevada a espécie: Brown, 1958a: 194.
= *Acanthoponera crassa* Brown, 1958a: 255, fig. 10 (operária) Equador. (sinonímia por Kempf & Brown, 1968: 90).
= *Acanthoponera goeldii* subsp. *schwarzi* Wheeler, 1923: 188, fig. 5 (operária) Guatemala. (sinonímia por Brown, 1958a: 194).
= *Acanthoponera* (*Acanthoponera*) *spininodis* Weber, 1939: 97, fig. 2 (operária) Trinidad. (sinonímia por Brown, 1958a: 194).

Material tipo. EQUADOR: Pichincha: 6 mi. W Santo Domingo de los Colorados, 23.ii.1955, E.I. Schlingler & E.S. Ross col., n. CAS 6888 (1 operária - Holótipo de *Acanthoponera crassa* Brown) [CASC] (examinado); mesmos dados (3 operárias - Parátipos de *Acanthoponera crassa* Brown) [CASC] (examinado). **GUATEMALA: Alta Vera Paz:** Cacao - Trece Aguas, Schwarz & Barber col., n. 30.3 / MCZC 203888 (1 operária - Cótipo de *Acanthoponera goeldii* subsp. *schwarzi* Wheeler) [MCZC] (examinado). **TRINIDAD (B.W.I):** s/ localidade, 15.xii.1934, N.A. Weber col., n. 296 / MCZC 32194 (1 operária - Cótipo de *Acanthoponera* (*Acanthoponera*) *spininodis* Weber) [MCZC] (examinado). **MÉXICO: Tabasco:** Teapa, s/ data, H.H. Smith col., n. 99804 (1 operária - Holótipo de *Ectatomma* (*Acanthoponera*) *mucronatum* var. *minor*

Forel) [BMNH] (examinado).

Diagnose: Tamanho relativamente pequeno (CT 4,98-5,99); coloração amarela a marrom; espinhos propodeais relativamente curtos, retos a ligeiramente curvados para baixo; processo subpeciolar quase totalmente translúcido; gáster coberto por pequenas pontuações; primeiro tergito gastral não separado do segundo por uma forte constrição; segundo tergito gastral mais estreito que o primeiro.

Descrição

Operária: CC 1,00-1,24; LC 0,90-1,08; CM 0,32-0,43; CE 0,63-0,82; CO 0,27-0,34; CMS 1,46-1,78; CEP 0,27-0,39; CP 0,46-0,60; CG 1,66-2,07; CT 4,98-5,99; IC 85,06-93,02; IE 65,00-77,91; IO 25,56-35,14. Tamanho pequeno. Coloração amarelo-clara a marrom. Corpo coberto por pêlos finos, curtos e decumbentes, especialmente no gáster, além pêlos médios a longos e suberetos pouco mais esparsos. Cabeça, mesossoma e pecíolo densamente esculpidos, cobertos por rugas longitudinais finas e irregulares mais densas nas regiões dorsais dos segmentos; faces laterais do pecíolo distintamente foveoladas; gáster predominantemente coberto por minúsculas pontuações pilígeras.

Sutura metanotal variavelmente impressa, desde profunda, separando o dorso do mesossoma em duas convexidades distintas, a completamente vestigial, de maneira que o perfil dorsal do mesossoma é contínuo. Em vista dorsal, espinhos propodeais em forma de “U” (levemente divergentes) e bem desenvolvidos, retos a ligeiramente curvados para baixo; espiráculos propodeais com abertura arredondada.

Pecíolo de formato variável, podendo apresentar a face anterior apenas levemente inclinada e atingindo a face dorsal em um ângulo bem definido (neste caso a face dorsal é relativamente longa e distinta) ou a face anterior é bem inclinada, sendo a face dorsal uma suave continuação da mesma (neste caso a face dorsal é praticamente indistinguível); face dorsal fracamente inclinada com o espinho posterior no mesmo nível; processo subpeciolar quase inteiramente translúcido. Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral divergindo suavemente na direção do tergito II; constrição ausente entre o primeiro e o segundo tergitos gastrais.

Aparelho de ferrão (segundo Kugler, 1991): Apódema da placa quadrada com os lobos mediano e lateral bem desenvolvidos; lobo mediano largo, estendendo-se bem abaixo do limite posterior do apódema; corpo da placa quadrada duas vezes mais largo

que o apódema e com uma incisão póstero-dorsal para acomodar a placa anal. Placa anal subtriangular com cerca de quatro setas marginais e quatro medianas. Placa oblonga sem braços fulcrais e com apódema anterior curto e agudo; pós-incisão longa, voltada na direção da carena dorsal; braço posterior longo e estreito, sem um lobo mediano e com um tubérculo apical; duas a três sensilas intervalvíferas presentes e cerca de 12 a 13 sensilas ramais. Gonóstilo com uma pequena incisão apical; segmento proximal com cerca de seis cerdas simples e uma a duas cerdas campaniformes ao longo da superfície lateral; segmento distal com uma cerda simples e três a quatro cerdas campaniformes; ápice do gonóstilo com duas setas isoladas. Placa triangular robusta com tubérculo mediano conspícuo. Lancetas bem esclerotizadas e agudas; porção caudal levemente voltada para cima, sem bárbulas; duas válulas presentes em cada lanceta, sendo a anterior bem desenvolvida e a caudal muito reduzida. Ferrão longo, agudo, bem esclerotizado e levemente voltado para cima; canal da hemocele amplo; dorso da câmara da válvula e do bulbo do ferrão membranosos, situados pouco acima do nível da base da lâmina do ferrão. Placa espiracular e fúrcula desconhecidos (perdidos na preparação).

Gine (primeira descrição): CC 1,04-1,20; LC 0,92-1,04; CM 0,36-0,46; CE 0,63-0,80; CO 0,31-0,35; CMS 1,66-2,00; CEP 0,25-0,29; CP 0,46-0,60; CG 1,81-2,24; CT 5,45-6,43; IC 86,00-90,91; IE 66,67-76,74; IO 32,50-36,25. Com o mesmo padrão de coloração, pilosidade e escultura das operárias. Espinhos propodeais bem desenvolvidos e agudos em vista dorsal.

Macho: Desconhecido.

Etimologia: *Minor* (L.) = pequeno. Uma referência ao tamanho reduzido desta espécie em comparação com as demais congêneres.

Comentários: A ausência de uma constrição entre o primeiro e segundo tergitos gastrais, o tamanho comparativamente reduzido e os espinhos propodeais relativamente curtos separam *Acanthoponera minor* de todas as demais espécies do gênero.

Na revisão de Brown (1958a), o autor divide os exemplares do gênero em dois grupos, um com o gáster separado por uma constrição profunda e o outro sem constrições no gáster. Ao segundo grupo pertencem os holótipos de *A. minor* (Forel) e

A. goeldii subsp. *schwarzi* Wheeler e os síntipos de *A. spininodis* Weber. Considerando a variação morfológica contínua entre os espécimes e a proximidade entre localidades de coleta dos mesmos (México, Guatemala e Trinidad), Brown decide sinonimizar *A. goeldii schwarzi* e *A. spininodis* sob *A. minor*. A decisão de Brown foi confirmada por mim ao examinar os tipos de todas as espécies mencionadas.

Com relação à variação morfológica, duas formas podem ser reconhecidas em *A. minor*. A primeira apresenta a sutura promesonotal obsoleta e o pecíolo estreito, com a face anterior encontrando a face dorsal em uma curvatura suave e contínua até a projeção posterior, de maneira que é difícil determinar a extensão da face dorsal. Já a segunda forma apresenta a sutura promesonotal profundamente impressa e o pecíolo robusto, com a face anterior encontrando a face dorsal em um ângulo conspícuo. De fato, esta segunda forma chegou a ser descrita como uma nova espécie, *A. crassa* Brown (1958a). Com o acúmulo de material nas coleções, espécimes de morfologia intermediária foram encontrados, até que em 1968, Kempf e Brown decidem sinonimizar *A. crassa* sob *A. minor*. O material examinado neste estudo confirma que as duas formas são extremos do que considero ser um contínuo morfológico.

Ainda com relação à variação morfológica, nota-se que alguns exemplares de *A. minor*, especialmente os coletados nas encostas dos Andes, apresentam uma leve projeção mediana na porção anterior do pronoto, como ocorre em algumas espécies do gênero *Ectatomma* (Ectatomminae). Ainda, alguns exemplares coletados no Equador e na Colômbia apresentam o gáster de coloração marrom a negra, contrastando com o corpo amarelado.

Ao contrário da maioria dos espécimes-tipo determinados por Forel, depositados no MHNG, o holótipo de *A. minor* encontra-se no BMNH de Londres.

Distribuição: *Acanthoponera minor* é provavelmente a espécie com distribuição mais ampla do gênero, ocorrendo do sul do México ao centro-norte da América do Sul. Ao contrário da maioria das espécies do gênero, *A. minor* é aparentemente encontrada com facilidade em terras baixas, embora também tenha sido registrada em altitudes de até 1500 metros.

Um único registro desta espécie foi feito para o Brasil até o momento, representando o limite sul da distribuição de *A. minor*. Trata-se de uma operária coletada no município de Itaum, MS, a mais de três mil quilômetros da segunda localidade mais ao sul para esta espécie (Caquetá, Colômbia). Embora o registro isolado

deste espécime para o Brasil possa lançar dúvidas sobre sua identidade, o estudo morfológico deixa claro que a operária em questão pertence à *A. minor*. Futuras coletas realizadas na Amazônia ocidental podem ajudar a preencher a lacuna na distribuição desta espécie, embora um equívoco durante a rotulagem deste exemplar não possa ser descartado.

Como resultado dos projetos *Ants of Costa Rica* (Longino, 2005) e *Leaf Litter Arthropods of Mesoamerica* (Longino, 2011), uma lista completa com todos os registros de *A. minor* para a América Central e México pode ser encontrada na página Antweb.org (Fisher, 2011).

História Natural: Em uma expedição de coleta na Costa Rica, Brown (Kempf & Brown, 1968), caminhava por um bosque úmido durante a manhã quando observou um grande número de operárias desta espécie forrageando sobre o tronco de uma árvore alta, com cerca de 15 cm de diâmetro e coberta por musgo. As operárias se moviam lentamente e em alguns momentos paravam completamente, permanecendo imóveis por alguns instantes. Segundo Brown, a árvore foi derrubada e cuidadosamente examinada, mas o ninho não foi encontrado. Na mesma expedição, Brown comenta que coletou diversas operárias sobre folhas na vegetação, também no período da manhã.

Longino (2005) comenta que na Costa Rica *A. minor* é um habitante típico de florestas úmidas baixas, mas que a espécie não está restrita a este ambiente. Operárias já foram observadas em grande número enquanto forrageavam em goiabeiras esparsas localizadas em uma área de pasto. Esta área era adjacente a um fragmento de floresta, de modo que não foi possível determinar se as formigas utilizavam a floresta como fonte de recurso ou podem viver em árvores relativamente isoladas. Ainda segundo Longino, as únicas observações desta espécie em campo são de operárias e gines forrageando esparsamente na baixa vegetação durante a noite. Na Estação Biológica de La Selva, exemplares foram coletados com *fogging* e em armadilhas Malaise. Com base nestas observações Longino sugere que (1) tanto operárias quanto gines forrageiam ativamente, (2) o forrageio é normalmente solitário e não há recrutamento, (3) o forrageio é quase inteiramente noturno. Operárias são furtivas quando iluminadas à noite e tendem a permanecer imóveis, por isso a grande dificuldade em seguir as forrageiras de volta aos ninhos. O único ninho observado por Longino possuía uma entrada formada por uma pequena torre de argila que se estendia por cerca de dois centímetros na lateral de um galho ereto.

Durante uma viagem à Estação Rancho Grande em Maracay, Venezuela, pude observar algumas operárias desta espécie deslocando-se sobre o tronco de uma árvore relativamente pequena, com cerca de 10 centímetros de diâmetro. As observações foram feitas durante a noite e, embora as operárias tenham se intimidado com a luz da minha lanterna, pude segui-las até um emaranhado de raízes na parte baixa da árvore onde parecia estar a entrada do ninho. Devido à densidade das raízes e à natureza pedregosa do solo, não foi possível escavar o ninho com o equipamento que eu dispunha naquele momento.

Material adicional examinado (126 operárias e 10 gines). BELIZE: Belmopan: B-242, 4km S Belmopan, 4.viii.1972, S. & J. Peck col. (1 operária) [MCZC]; **Orange Walk Dist.:** Rio Bravo Conservation Area, 25-30.iv.1996, C.E. Carlton col., 17703 (2 operárias) [CPWM]. **BRASIL: Mato Grosso do Sul:** Itaum, iii.1974, M. Alvarenga col., 10858 (1 operária) [MZSP]. **COLÔMBIA: Antioquia:** R.N. Cañon del Río Claro. El Refugio. Camiño hacia la cabaña, 27.x.2006, R. Guerrero col. (1 gine) [ICNC]; **Caquetá:** San José de Fragua, 900m, 12.i.1998, J. Paredes col. (1 operária) [ICNC]; **Chocó:** Lloró, 115m, 05º30'39"N, 75º32'40"W, 7.v.2002, Y. Palacios & O. Mena col. (1 gine) [UNAB]; 10km SW S. José del Palmar/Rio Torito/Finca Los Guaduales, in Guadua, 800m, 1-4.vi.1978, C. Kulgler col. (1 gine e 3 operárias) [MCZC]; **Magdalena**: SNSM. Sector Pozo Azul - Finca La Marta, 740m, 11º08'17"N, 74º06'29"W, 1-2.vii.2004, H. Garcia & D. Ospino col., CEUM - HYM 0108 (1 operária) [ICNC]; **Risaralda:** Pereira. Vereda Cerritos. Hacienda Alejandría, 1000m, 04º51'27"N, 75º52'49"W, 23.x.2004, S. Bustamante col. (1 operária) [ICNC]. **COSTA RICA: Alajuela:** Playuelas, Caño Negro, RNVS Caño Negro, 20m, LN 325900_454500, 5-26.i.1993, K. Flores col., INBIO CRI001704214 (1 operária) [INBC]; INBIO CRI001704215 (1 operária) [INBC]; INBIO CRI001704217 (1 operária) [INBC]; INBIO CRI001295363 (1 operária) [INBC]; Rio San Lorencito, Res. For. San Ramon, 5 km N Col. Palmanera, 900m, LN 244500_470700, iii.1990, Curso Carabidae col., INBIO CRI000158566 (1 operária) [INBC]; Peñas Blancas, 780m, 10º19N, 84º42'W, 28.xi.1992, D.M. Olson col. (1 operária) [CPPW]; **Cartago:** Turrialba, Pocotel Lodge, 10º31"N 84º5'W, 17.x.1990, G. D. Alpert col., 15357w (MCZ) (1 operária) [MCZC]; **Guanacaste:** Est. Pitilla, 9km S Sta. Cecília, P.N. Guanacaste, 700m, LN 330200_380200, i.1991, I Curso Microhym. col., INBIO CRI001384727 (1 operária) [INBC]; iii.1991, C. Moraga & P. Ríos col., INBIO

CRI000342256 (1 operária) [INBC]; vii.1991, P. Ríos col., INBIO CRI000584428 (1 operária) [INBC]; 31.iii-29.iv.1992, S. Rojas col., INBIO CRI000746682 (1 operária) [INBC]; 22.x-02.xi.1992, C. Moraga col., INBIO CRI000936201 (1 operária) [INBC]; i.1994, C. Moraga col., INBIO CRI001828582 (1 operária) [INBC]; vi.1994, P. Ríos col., INBIO CRI001883491 (1 operária) [INBC]; LN 329950_380450, ii.1995, C. Moraga col., INBIO CRI002134464 (1 operária) [INBC]; Est. Los Almendros, 300m, LN 334850_369500, 3-20.xii.1994, E.E. Lopez col., INBIO CRI002143253 (1 operária) [INBC]; Estación Martiza, lado oeste del Volcán Orosi, 600m, LN 326900_373000, 1.viii-1.xi.1992, s/ coletor, INBIO CRI001930923 (1 operária) [INBC]; **Heredia:** Puerto Viejo, 31.viii.1965, D. H. Janzen col. (1 operária) [MCZC]; 24.v.1974, R.L. Jeanne col., 26 (1 operária) [MZSP]; Est. El Ceibo, P.N. Braulio Carrillo, 400-600m, LN 256500_527700, ii.1990, C. Chaves col., INBIO CRI000308017 (1 operária) [INBC]; 16 km SSE La Virgen, 1050-1150m, 10º16'N, 84º05'W, 23.ii.2001, INBio-OET-ALAS Transect col., INBIO CRI003213756 (1 operária) [INBC]; 21.iv.2001, INBio-OET-ALAS Transect col., INBIO CRI003202939 (1 operária) [INBC]; 17.v.2001, col., INBIO CRI003213573 (1 operária) [INBC]; Finca La Selva, 14-17.i.1973, W.L. Brown col. (1 operária) [MCZC]; Est. Biol. La Selva, 50m, 10º26'N, 83º49'W, 13.iii.1987, D.M. Olson col., 110 (1 operária) [CPPW]; 10º26'N, 84º00'W, 22.x.1991, J. Longino col., INBIO CRI001217971 (1 gine) [INBC]; Est. Biol. La Selva, 50-150m, 10º26'N, 84º01'W, 3.vii.1993, INBio-OET col., INBIO CRI001277877 (1 operária) [INBC]; 4.vii.1993, INBio-OET col., INBIO CRI001229725 (1 operária) [INBC]; 9.xi.1993, INBio-OET col., INBIO CRI001240839 (1 operária) [INBC]; 5.i.2000, Project ALAS col., CASENT0073921 (1 operária) [CASC]; 2-12.viii.2004, Andy Suarez col., CASENT039772 (1 operária) [CASC]; Santa Clara, Hamburg Farm, 26.ii.1925, F. Nevermann col., USNM 6A089 (1 operária) [USNM]; MCZC 29855 (1 operária) [MCZC]; **Limón:** 10km ESE Moravia, 500m, 9º48'N, 83º22'W, 27.viii.1985, J. Longino col., INBIO CRI001091497 (1 operária) [INBC]; RFNS Barra del Colorado, 10m, LN 291500_564700, 16-20.iii.1994, F. Araya col., INBIO CRI001771561 (1 operária) [INBC]; RFNS Barra del Colorado, A.C. Tortuguero, 50m, LN 291500_564700, v.1994, F. Araya col., INBIO CRI001917907 (1 operária) [INBC]; Sector Cerro Cocori, Fca. de E. Rojas, 150m, LN 286000_567500, vii.1991, E. Rojas col., INBIO CRI000589486 (1 operária) [INBC]; INBIO CRI000594272 (1 operária) [INBC]; 5.vi-5vii.1992, E. Rojas col., INBIO CRI000716641 (1 operária) [INBC]; viii.1992, E. Rojas col., INBIO CRI000923874 (1 operária) [INBC]; R. Toro amarillo

vic. Guapiles, 25.ii-9.iii.1966, W.L. Brown col. (1 operária) [MZSP]; mesmos dados (1 gine) [ICNC]; CR – 02 (6 operárias) [MCZC]; CR – 13 (5 operárias) [MCZC]; CR – 34 (2 operárias) [MCZC]; Manzanillo, RNFS Gandoca y Manzanillo, 0-100m, LS 398100_610600, 9.ix-13.x.1992, K. Taylor col., INBIO CRI000833757 (1 operária) [INBC]; **Puntaneras:** Est. Sirena, P.N. Corcovado, LS 270500_508300, vi.1990, N. Obando col., INBIO CRI000215482 (1 gine) [INBC]; Osa Peninsula, Corcovado, 8º28'N, 83º35'W, 4.i.1980, J. Longino col., INBIO CRI001091496 (1 operária) [INBC]; s/ número de rótulo (1 operária) [CPPW]; 26.ix.1980, J. Longino col. (1 gine) [CPPW]; Bosque Esquinas, Pen. Osa, A.C. Osa, 200m, LN 302450_545100, vii.1994, M. Segura col., INBIO CRI001899017 (1 operária) [INBC]; Est. Esquinas, Pen. de Osa, 200m, LS 301400_542200, ii.1993, J. Quesada col., INBIO CRI001691950 (1 operária) [INBC]; viii.1993, M. Segura col., NBIO CRI001139369 (1 operária) [INBC]; Peninsula de Osa. Rancho Quemado, 200m, LS 292500_511000, iv.1992, D. Brenes col., INBIO CRI000774237 (1 operária) [INBC]; 4km SSE San Vito, 1200m, 8º47'N, 82º58'W, 27.iii.1990, P.S. Ward col., 10566 (1 operária) [CPPW]; 10661 (1 operária) [CPPW]; **San José:** Est. Bijagual. N de Bijagualito, 600m, LN 191800_476800, viii.1995, J.C. Saborio col., INBIO CRI002206947 (1 operária) [INBC]; Est. Santa Elena, Las Nubes, 1210m, LS 371750_507800, 24.xi.1995, E. Alfaro col., INBIO CRI002540171 (1 operária) [INBC]; 5.i.1996, E. Alfaro col., INBIO CRI002370537 (1 operária) [INBC]; Est. Las Nubes de Santa Elena, Fca de Olman Bonilla, 1450m, LS 372500_507700, 26.xi.1995, A.M. Maroto col., INBIO CRI002330313 (1 operária) [INBC]; Est. Santa Elena, Las Nubes, Sendero El Tajo, 1210m, LS 371750_507800, 27.xi.1995, B. Gamboa col., INBIO CRI002330450 (1 operária) [INBC]; INBIO CRI002330451 (1 gine) [INBC]; INBIO CRI002330452 (1 operária) [INBC]; 40 km S San Isidro de El General, 18.viii.1963, D.H. Janzen col. (1 operária) [USNM]. **EQUADOR:** s/ localidade, s/ data, R. Clent col. (1 operária) [MZSP]; **Cañar (SIC) Guayas:** 2-6 km above Cochancay on Guayaquil, Tambo H'way, 500-700m, 25.vii.1973, W.L. Brown col. (1 operária) [MCZC]; **Cotopaxi:** Las Pampas, 0º42"412LS, 79º95'722"LW, 18.viii.2004, Familia Tapia col. (1 gine e 2 operárias) [David Donoso]; **Pichincha:** ENDESA Forest Reserve, 26.i.1994, L. E. Tennent col., LET 742 (1 operária) [MCZC]; 1 mi. W. Santo Domingo de los Colorados, 23.ii.1955, E.I. Schlingler & E.S. Ross col. (1 operária) [CASC]; CASENT0003156 (1 operária) [CASC]; Centr. Cient. R. Palenque, 29.xii.1980, Sonia Sandoval col. (1 operária) [MZSP]; 79º45"10LS, 01º25'56"LW, 29.xii.1980, Sonia Sandoval col., BDH-010 / QCAZ 8126 (1 operária)

[QCAZ]; Unión de Toachi, 950m, 0º21'S, 78º57'W, 10.v.2002, A. Donoso col., BDH-008 / QCAZ 8124 (1 operária) [QCAZ]; Unión de Toachi, 800m, 0º21'S, 79º00'W, 10.v.2002, N. Hernandez col., BDH-009 / QCAZ 8125 (1 gine) [QCAZ]; **Napo:** 25km WSW Loreto, 1050m, 0º44'S, 77º31'W, 8.viii.1991, P.S. Ward col., 114-03-08 (2 operárias) [CPPW]. **GUATEMALA:** s/ localidade, s/ data, s/ coletor, 3019 (1 operária) [USNM]; **Izabal:** 5km NW Morales, 15.5112 -88.86143 195, 18.v.2009, LLAMA col., CASENT0613060 (1 operária) [CPJL]; **Tikal:** Peten, ix.1959, N.L.H. Kraus col. (1 operária) [USNM]. **HONDURAS: Comayagua:** P.N. Cerro Azul Meambar, 14.87045 -87.90567 750, 21.v.2010, LLAMA col., CASENT0617302 (1 operária) [CPJL]. **MÉXICO: Chiapas:** Playn de la Gloria, 16.15929 -90.90155 160, 26.vi.2008, LLAMA col., JTL223722 (1 operária) [CPJL]; 21km SW Salto de Agua, 17.38542 -92.42802 180, 15.vi.2008, LLAMA col., JTL223637 (1 operária) [CPJL]; Lago Metzabok, 17.12562 -91.63086 570, 6.vi.2008, LLAMA col., CASENT0609817 (1 operária) [CPJL]; **Tabasco:** nr. Villa Hermosa, s/ data, s/ coletor (1 operária) [USNM]; **Vera Cruz:** El Palmar, nr. Tetzonapa, 10.viii.1953, E.O. Wilson col., 253 (1 operária) [MCZC]. **PANAMÁ: Panamá:** Canal Zone, Barro Colorado Island, i.1960, W.L. Brown & E. S. McCluskey col., m-103 (1 operária) [MZSP]; m-124 (1 operária) [MCZC]; Cerro Campana, 5.viii.1974, C.W.L O'Brien & Marshall col. (2 operárias) [CASC]; Canal Zone, Paraiso, 11.ii.1935, E.A. Schwarz col. (1 operária) [USNM]; **Colón:** San Lorenzo Forest, 17.x.2003, IBISCA col., FL-C2A35a (1 operária) [CPDC]; 9º17'N, 79º58'W, 27.v.2004, IBISCA col., FO-B2-02re (1 operária) [CPDC]. **TRINIDAD (B.W.I.):** s/ localidade, 15.xii.1934, N.A. Weber col., 296 (1 operária) [MCZC]. **VENEZUELA: Aragua:** P.N. Henri Pittier, Est. Biol. Rancho Grande, 1100m, 20.xii.1986, C. Bordón col. (1 operária) [MIZA]; 31.v.1987, C. Bordón col. (1 operária) [MIZA]; 28.x.1987, C. Bordón col. (1 operária) [MIZA]; 10.34944ºN, 67.68442ºW, 9-19.vii.2008, R. Feitosa col. (2 operárias) [MZSP]; Roxana P. Arauco col., 12 (1 operária) [MIZA]; P.N. Henri Pittier, Est. Biol. Rancho Grande, ±1200m, 21.v.1987, C. Bordón col. (1 operária) [MIZA]; **Sucre:** Cerro Humo, via Las Melenas, 9,7km NW Irapa 950m, 10º41'N, 62º37'W, 11.v.1993, J. Lattke col. (2 operárias) [MIZA]; **Trujillo:** 15km ESSE Boconó, 1160m, 9º11'N, 70º09'W, 23-24.viii.1987, J. Longino col., 1842-5 (1 operária) [MIZA]; 24.viii.1987, P.S. Ward col., 8970 (1 operária) [CPPW].

Acanthoponera mucronata (Roger, 1860)
(Figs. 08 e 41)

Ponera mucronata Roger, 1860: 299 (gine) Brasil.
Combinação em *Ectatomma* (*Acanthoponera*) e descrição da operária: Mayr, 1862: 733.
Combinação em *Acanthoponera*: Emery, 1911: 36.
= *Acanthoponera goeldii* subsp. *goyana* Borgmeier, 1939: 418 (operária) Brasil. (sinonímia por Brown, 1958a: 194).
= *Acanthoponera plaumanni* Donisthorpe, 1938: 140 (operária) Brasil. (sinonímia por Brown, 1958a: 194).
= *Acanthoponera mucronata* var. *wagneri* Santschi, 1921: 84 (operária) Argentina. (sinonímia por Brown, 1958a: 194).

Material tipo. ARGENTINA: Santiago del Estero: Chaco de Santiago del Estero, Banderas, 55km au nord d'Icaño, 1910, E.R. Wagner col. (1 operária - Holótipo de *Acanthoponera mucronata* var. *wagneri* Santschi) [MNHN] (examinado). **BRASIL:** s/ localidade, s/ data, s/ coletor (1 operária - Holótipo de *Ponera mucronata* Roger) [ZMHB] (não examinado). **Goiás:** Campinas, ix.1927, Schwarzmaier col., n. Coll. Borgmeier 1753 (1 operária - Holótipo de *Acanthoponera goeldii* subsp. *goyana* Borgmeier) [MZSP] (examinado). **Santa Catarina:** Nova Teutônia (Seara), 27º11S, 52º23'L, ix.1935, Fritz Plaumann col. (1 operária - Holótipo de *Acanthoponera plaumanni* Donisthorpe) [BMNH] (examinado).

Diagnose: Tamanho relativamente grande (CT 6,73-9,61); coloração amarela a marrom; espinhos propodeais bem desenvolvidos e retos; processo subpeciolar com a metade anterior translúcida; gáster coberto por pequenas pontuações; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição.

Descrição

Operária: CC 1,30-1,86; LC 1,28-1,71; CM 0,41-0,67; CE 0,77-1,11; CO 0,29-0,43; CMS 1,86-2,75; CEP 0,34-0,60; CP 0,60-0,84; CG 2,46-3,49; CT 6,73-9,61; IC 91,33-100,00; IE 60,00-65,69; IO 21,90-27,78. Tamanho médio a grande. Coloração amarelo-clara a marrom. Corpo densamente coberto por pêlos finos, curtos e decumbentes,

especialmente no gáster, além pêlos longos e suberetos pouco mais esparsos. Cabeça, mesossoma e pecíolo densamente e quase inteiramente esculpidos, cobertos por rugas longitudinais irregulares, formando fóveas em algumas áreas; gáster predominantemente coberto por pequenas pontuações pilígeras.

Sutura metanotal fracamente impressa. Em vista dorsal, espinhos propodeais retilíneos e em forma de "U" (espinhos levemente divergentes); espiráculos propodeais com abertura elíptica.

Pecíolo de formato variável, podendo apresentar a face anterior apenas levemente inclinada e atingindo a face dorsal em um ângulo bem definido (neste caso a face dorsal é relativamente longa e distinta) ou a face anterior é bastante inclinada, sendo a face dorsal uma suave continuação da mesma (neste caso a face dorsal é relativamente curta); face dorsal inclinada com o espinho posterior no mesmo nível; processo subpeciolar com a metade anterior translúcida. Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral divergindo suavemente na direção do tergito II; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição.

Gine: CC 1,45-1,99; LC 1,35-1,83; CM 0,53-0,72; CE 0,82-1,18; CO 0,41-0,48; CMS 2,43-3,11; CEP 0,27-0,46; CP 0,72-0,94; CG 2,70-3,88; CT 7,86-10,64; IC 92,12-97,14; IE 58,38-64,47; IO 26,32-30,36. Com os caracteres comuns às gines do gênero. Coloração, pilosidade e escultura como nas operárias. Espinhos propodeais rombudos em vista dorsal.

Macho (primeira descrição): CC 1,16-1,30; LC 1,13-1,25; CM 0,36-0,41; CE 0,24-0,34; CO 0,63-0,70; CMS 2,94-2,99; CEP 0,05-0,10; CP 0,75-0,80; CG 2,41-2,43; CT 7,66-7,93; IC 96,08-97,92; IE 21,28-26,92; IO 51,92-61,70. Tamanho relativamente grande. Coloração negra com apêndices acobreados. Mandíbulas cobertas por pontuações pilígeras grosseiras e esparsas; disco central do clípeo fortemente coberto por rugas longitudinais; dorso da cabeça inteiramente e densamente esculpido, sendo que a área frontal apresenta rugas longitudinais irregulares enquanto a margem vertexal é coberta por fóveas irregulares; mesossoma inteira e fortemente esculpido, coberto por fóveas e rugas irregulares predominantemente longitudinais, inclusive na face declive do propódeo. Face declive do propódeo muito inclinada como uma continuação da face dorsal.

Etimologia: *Mucronis* (L.) = lança, ponta afiada e o sufixo *-atus* = pertencente a. Uma referência aos espinhos bem desenvolvidos do propódeo e do pecíolo desta espécie.

Comentários: O tamanho relativamente grande aliado ao formato do pecíolo e ao processo subpeciolar com a metade anterior translúcida constituem uma combinação única em *Acanthoponera*.

Brown (1958a) comenta que entre os exemplares com uma constrição profunda no gáster há um intervalo de variação morfológica que compreende os tipos de *A. mucronata* (Roger), *A. goeldii* subsp. *goyana* Borgmeier, *A. plaumanni* Donisthorpe e *Acanthoponera mucronata* var. *wagneri* Santschi. Convencido de que esta variação não justifica a separação destes nomes em espécies distintas, Brown reduz os quatro nomes acumulados na literatura a apenas um, *A. mucronata*. Considerando a variação encontrada entre os espécimes aqui estudados, provenientes de uma ampla região geográfica, adoto o conceito de Brown para esta espécie.

Ketterl & Verhaagh (2004) publicaram o primeiro registro de *A. mucronata* para o Peru e para o Estado brasileiro do Rio Grande do Sul. O registro para o Peru é feito com base em dois exemplares alados, um macho e uma gine, capturados em diferentes eventos de coleta e o material gaúcho corresponde a uma única gine. Neste mesmo trabalho, os autores apresentam o que seria a primeira descrição do macho de *Acanthoponera*, mesmo cientes de que Brown (1958a) e Kuznezov (1962) já haviam feito comentários acerca da morfologia dos machos deste gênero. Sem entrar no mérito da originalidade do artigo e da relevância da publicação de novos registros de espécies para localidades próximas de regiões onde estas já são conhecidas, o trabalho de Ketterl & Verhaagh é problemático no sentido de que o macho descrito pelos autores aparentemente não pode ser associado à *A. mucronata* ou mesmo ao gênero *Acanthoponera*. Como já mencionado, os machos de *A. mucronata* são caracterizados por possuírem, entre outros atributos, uma coloração negra uniforme que os separa dos demais machos conhecidos para o gênero. O macho peruano descrito pelos autores é predominantemente amarelado-ferruginoso. Em adição, todos os machos conhecidos do gênero apresentam a face ventral do gáster fortemente côncava (escavada), enquanto o macho ilustrado por Ketterl & Verhaagh possui os esternitos do gáster claramente convexos. É provável que este macho pertença a alguma espécie da subfamília Ectatomminae, possivelmente do gênero *Ectatomma* ou de espécies de maior tamanho do gênero *Gnamptogenys*. Ainda que este macho fosse um membro de *Acanthoponera*,

não creio que seria possível identificá-lo, uma vez que ele não foi encontrado em associação a nenhuma fêmea e pelo menos três espécies deste gênero ocorrem na região onde o exemplar foi coletado. Finalmente, os autores não apresentam uma imagem da fêmea capturada, de modo que não é possível confirmar a identidade da espécie.

Devido à dificuldade em obter por empréstimo os holótipos de *A. mucronata* e *Heteroponera dolo*, descritos por Roger e supostamente depositados em sua coleção no ZHMB, solicitei à colega alemã Dra. Christiana Klingenberg (ex-aluna do MZSP) que me enviasse fotos em alta resolução dos espécimes pretendidos. Ela localizou imediatamente o holótipo de *H. dolo*, mas comentou que o holótipo de *A. mucronata* aparentemente não está na coleção Roger ou não possui uma etiqueta que o identifique como holótipo. O fato causa estranheza, pois, em 1958, Brown menciona ter examinado este espécime e afirma que o mesmo está depositado na coleção do ZHMB em Berlim. Escrevi em diversas oportunidades ao curador da coleção, Dr. Frank Koch, para perguntar sobre o destino deste exemplar, mas infelizmente não obtive resposta. Felizmente a descrição original de Roger (1860) e a redescrição feita por Brown (1958a) são muito completas e não deixam margem para dúvidas com relação à identidade desta espécie.

Distribuição: *Acanthoponera mucronata* pode ser encontrada em praticamente toda a América do Sul, sendo a espécie mais comum no Brasil. Ocorre com relativa abundância no Sudeste, onde pode ser encontrada com frequência em regiões de Mata Atlântica. No entanto, há registros para o Cerrado (Silvestre *et al*., 2003; Heraldo Vasconcelos, dados não publicados), a Caatinga (Mônica Ulyssea, in prep.) e mesmo áreas urbanizadas de grandes cidades (obs. pess.).

História natural: Levantamentos da mirmecofauna arborícola conduzidos em diferentes regiões no Brasil capturam com frequência exemplares de *A. mucronata*, especialmente no período noturno. Membros desta espécie aparentemente apresentam um senso aguçado de exploração, como sugerem as inúmeras capturas de operárias em armadilhas de interceptação de vôo do tipo Malaise. Por serem fixadas em troncos de árvores, estas armadilhas oferecem uma nova área de forrageamento para esta espécie e são constantemente policiadas por operárias que eventualmente acabam presas na câmara de coleta das armadilhas. Em um levantamento de himenópteros coletados em armadilhas Malaise no interior do Estado de São Paulo, operárias de *A. mucronata*

foram registradas em diferentes municípios e formações vegetais (Simony L. Coró & Fernando B. Noll, em prep.).

Embora grande parte dos exemplares desta espécie seja proveniente de áreas de floresta bem preservada, são inúmeros os registros de *A. mucronata* em regiões com diferentes graus de perturbação antrópica. Por exemplo, o pequeno arboreto localizado entre o Museu Paulista e o Museu de Zoologia da USP, no bairro do Ipiranga em São Paulo, parece abrigar uma densa população de *A. mucronata*. Em várias oportunidades, enquanto trabalhava no período da noite, observei gines aladas atraídas pelas luzes do laboratório e cheguei a coletar algumas sobre a minha mesa. No início do período das chuvas (outubro e novembro) é relativamente comum observar gines aladas caminhando pelas paredes laterais do edifício do MZSP. Também não são raras as coletas de operárias nas árvores em volta do prédio. Infelizmente, todas as minhas tentativas de criar esta espécie em condições artificiais fracassaram. As gines aceitaram bem as larvas de *Tenebrio molitor* e o mel diluído em água oferecidos como alimento, mas morreram sem colocar ovos depois de, em média, dois meses de confinamento.

Em outra oportunidade, observei durante a madrugada algumas operárias desta espécie forrageando em uma grande árvore (cerca de 50 cm de diâmetro) localizada no campus da USP em Ribeirão Preto. As operárias caminhavam isoladamente e moviam-se lentamente ao longo de uma trilha de forrageamento bem definida. Não foi possível determinar a localização da entrada do ninho.

Durante as coletas para o projeto de Doutorado da colega Flávia de Araújo Esteves, capturamos diversas operárias atraídas a iscas de sardinha durante a noite em uma área de Mata Atlântica bem preservada no Núcleo Picinguaba do P.E. da Serra do Mar em Ubatuba, SP. As operárias estavam em uma grande árvore localizada a 1000 metros de altitude e a quantidade de indivíduos atraídos às iscas sugere que a espécie pode apresentar algum grau de recrutamento.

Material adicional examinado (127 operárias, 43 gines e 4 machos). S/ localidade, s/ data, s/ coletor (1 operária) [NHMW]. **ARGENTINA: Córdoba:** Alta Gracia, El Tajamar, i.1948, s/ coletor, 212 (1 operária) [IFML]; Alta Gracia, La Granja, i.1921, Hubrich col. (1 gine) [IFML]; **Misiones:** Loreto, s/ data, Dr. A.A. Oglobin col. (1 gine) [MCZC]; 7090 (1 gine) [IFML]; **Salta:** Chaco Occidental, Los Colorados, Joaquim V. Gonzales, 14.iii.1992, B. Bestelmeyer col. (1 operária) [CPDC]; **Tucumán:** Cruz Alta, La Soledad (Cañete), 16.xi.1965, E. Buscher col. (1 operária) [MZSP]; EHB 582 (1

operária) [MZSP]; Salinas, 16.iv.1948, Kusnezov col., 1664 (1 operária) [MZSP]; 10 mi. N. of Trancas, 13.ii.1951, Ross & Michelbacher col. (1 operária) [CASC]. **BOLÍVIA: Beni:** Rurrenabaque, 1921-1922, Wm. M.Mann col. (5 operárias e 1 gine) [USNM]; (1 operária) [MZSP]; 1921-1923, Wm. M.Mann col. (2 operárias) [MCZC]. **BRASIL:** s/ localidade, s/ data, s/ coletor (1 operária) [MNHN]; **Amazonas:** Manaus, Faz. Dimona, 02º20"S, 60º05'W, 18.x.2000, J.M. Vilhena & H.L. Vasconcelos col., 7 (1 operária) [INPA]; **Bahia:** Barra do Choça, 16-17.i.2001, C.S. Conceição col. (1 operária) [CPDC]; Camacã, Serra Bonita, 15º2325S, 39º3347'W, 8-9.ix.2007, J.R.M. Santos & G.B. Costa col. (1 operária) [CPDC]; Itororó, 1-3.iii.2000, Santos, José Raimundo e Campos, Danusa Oliveira col. (1 operária) [CPDC]; Milagres, 12º54.542"S, 39º51.279W, 7-11.i.2011, M.A. Ulysséa, A.M. Medina & E.M. Campos col., T2V,4H1 (1 operária) [UEFS]; T3V,2H5 (1 operária) [UEFS]; 11-13.i.2011, M.A. Ulysséa, A.M. Medina & E.M. Campos col., W116 (1 operária) [UEFS]; Piraí do Norte, Serra da Papua, AGIR, 10.iV.2010, M.A. Ulysséa, A.M. Medina & J.V.N. Lima col., (1 operária) [MZSP]; Vitória da Conquista, 12.i.1993, M. Moreira col., 4764 (1 gine) [CPDC]; **Goiás:** Campinaçu, 13º52"S, 48º23'W, 18.ii-2.iii-1996, Silvestre, Brandão & Yamamoto col. (1 operária) [MZSP]; **Mato Grosso:** Barra do Tapirapé, 29.xii.1965-16.i.1966, Borys Malkin col. (1 operária) [MZSP]; Cáceres, 1.ii.1985, C. Elias col. (1 operária) [DZUP]; Sinop, Fazenda Continental, 339m, 11º26'41,9"S, 55º18'54"W, 23.1.2010, T. Izzo col., M2.T10.P8 (1 operária) [MZSP]; **Minas Gerais:** Barão de Cocais, Mina de Gongo Soco, Gruta Córrego Vieira, 2-24.xi.2007, Andrade col. (1 operária) [MZSP]; Uberlândia, Estação E. Panga, 15.ii.2007, Cauê T. Lopes col., n. (1 operária) [UFU]; Viçosa, ii.1994, Sperber, Louzada & Lopes col. (2 operárias) [UFV]; Viçosa, Campus UFV, 25.ii.1988, s/ coletor (1 gine) [MZSP]; Viçosa, Mata da Prefeitura, 19.iv.1995, P.S.F. Ferreira col. (4 machos) [CPDC]; **Paraná:** Bocaiúva, v.1963, F. Plaumann col., 3995 (1 operária) [MZSP]; xii.1963, F. Plaumann col., 3830 (1 operária) [MZSP]; Curitiba, iv.1987, A.Y. Harada col. (1 gine) [INPA]; Foz do Iguaçu, 26.iv.1964, C.E & E.S. Ross col. (1 operária) [CASC]; Piraquara, Mananciais da Serra, 25º29'S, 48º59'W, 25.iv.2001, G.A.R. Melo col. (1 operária) [DZUP]; **Rio de Janeiro:** Rio de Janeiro, Corcovado, 6.ii.1952, W.W. Kempf col. (1 operária) [MZSP]; 31.iii.1958, C.A.C Seabra col. (2 machos e 1 gine) [MZSP]; 769 (1 gine) [MZSP]; 2.v.1958, Alvarenga e Seabra col. (4 gines) [MZSP]; 8.v.1958, Seabra e Alvarenga col. (3 gines) [MZSP]; vi.1960, Alvarenga e Seabra col. (4 gines) [MZSP]; 14.iv.1962, R.L. Araujo col. (1 gine) [MZSP]; 7.x.1891, s/ coletor (2 operárias) [MHNG]; Rio de

Janeiro, Floresta da Tijuca, i.1974, Seabra e Alvarenga col. (2 operárias) [MZSP]; Rio de Janeiro, Represa Rio Grande, xii.1960, F.M. Oliveira col. (3 operárias) [MZSP]; ii.1961, F.M. Oliveira col. (1 operária) [MZSP]; iv.1961, F.M. Oliveira col. (2 gines) [MZSP]; v.1972, F.M. Oliveira col. (1 operária) [MZSP]; 10496 (1 operária) [MZSP]; 7479 (1 operária) [MZSP]; Itatiaia, 28.xii.1928, J.F. Zikán col. (1 gine) [MZSP]; Nova Iguaçu, ReBio Tinguá, 22º34'14"S, 43º24'51"W, 2.ii.2002, A. Mayhé & S. Veiga-Ferreira col. (1 operária) [MZSP]; Paineiras, 29.iii.1964, C.E & E.S. Ross col. (2 gines) [CASC]; Itaboraí, Porto das Caixas, s/ data, O. Conde col., 3698 (1 operária) [MZSP]; Petrópolis, 20.xi.1949, T. Borgmeier col. (1 gine) [MZSP]; 60 (1 gine) [MCZC]; Petrópolis, Trono de Fátima, 28.x.1981, Brandão & Diniz col. (1 operária) [MZSP]; Colonia Alpina (Teresópolis), s/ data, Goeldi col., 1 (1 gine) [MHNG]; **Santa Catarina:** Chapecó, xi.1962, F. Plaumann col., 4676 (1 operária) [MZSP]; 03.ii.2002, J.M. Marques col. (1 operária) [MZSP]; Florianópolis, Ilha dos Moleques do Sul, 08.v.2005, C.H.J. de Oliveira col. (1 operária) [DECZ]; 29.I.2006, T. Sakuma col. (2 operárias) [DECZ]; Florianópolis, Morro da Lagoa, 29.iii.1994, R.R. Silva & B.C. Lopes col. (1 operária) [MZSP]; Nova Teutônia (Seara), 300-500m, 27º11S, 52º23'L, s/ data, Fritz Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; xii.1958, Fritz Plaumann col., Coll. Kempf 3013 (1 operária) [MZSP]; iii.1973, Fritz Plaumann col., 9780 (1 gine) [MZSP]; iv.1976, Fritz Plaumann col., 13597 (1 operária) [MZSP]; Santa Catarina Hecko, s/ data, s/ coletor (1 operária) [NHMW]; **São Paulo:** Agudos, xi.1961, C. Gilbert col., 3686 (1 gine) [MZSP]; Barretos, Faz. Vista Bonita, 20.5430S, 49.2432W, viii.2008, S.L. Coró col. (2 operárias) [UNESP]; Barueri, 6.vi.1958, K. Lenko col. (2 operárias) [MZSP]; 25.ii.1962, K. Lenko col., 1903 (1 operária) [MZSP]; 24.iii.1962, K. Lenko col. (1 gine e 1 operária) [MZSP]; Cajuru, Fazenda Santa Carlota, 21º17S, 47º18'L, 7.viii.1992, R. Silvestre col., II-38 (1 operária) [MZSP]; II-85 (1 operária) [MZSP]; 13.x.1992, R. Silvestre col., III-51 (1 operária) [MZSP]; 31.xii.1992, R. Silvestre col. (1 operária) [MZSP]; 24.iv.1993, R. Silvestre col., VI-42 (1 operária) [MZSP]; Campinas, Instituto Agronômico, s/ data, s/ coletor (1 operária) [MZSP]; Diadema, 12.ii.1961, Reichardt col. (1 gine) [MZSP]; Embu, 9-10.ii.1971, F. Lane col., 10014 (1 operária) [MZSP]; 25.i.1971, F. Lane col., 7235 (1 operária) [MZSP]; Itirapina, Cerrado do Graúna, 9.x.1986, P.S. Oliveira col., PL.75 (1 operária) [MZSP]; Monte Aprazível, Faz. Bacuri, 17.xii.1975, Diniz col., 902 (1 operária) [MZSP]; Onda Verde, Faz. São João, 20.4735S, 50.2932W, viii.2009, S.L. Coró col. (1 operária) [UNESP]; Palestina, Faz. Boa Vista, 20.2882S, 49.5027W, xii.2008-i.2009, S.L. Coró col. (3 operárias)

[UNESP]; Pindorama, Estação Experimental, 21.4023S, 48.6873W, iii.2009, S.L. Coró col. (3 operárias) [UNESP]; Ribeirão Preto, Campus USP, 9-11.xii.1985, C.G. Froelich col. (1 operária) [MZSP]; 22.ix.2009, R.M. Feitosa col. (1 operária) [MZSP]; Rio Claro, 20.iii.1997, A.A. Zacaro col. (2 operárias) [CPDC]; Salesópolis, E.B. Boracéia, Trilha do Divisor, 23º39'25,7"S, 45º54'23"W, 18-22.iv.2003, A.P. Aguiar & F.M. Rodrigues col. (1 operária) [MZSP]; São Carlos, Faz. Canchim, s/ data, E. Tomotake col. (1 operária) [CPDC]; Santo André, Estação Biológica Paranapiacaba, 24.ix.1961, Reichardt & Werner col. (1 operária) [MZSP]; Santo André, 13.ii.1962, L. Stowbunenko col. (1 gine e 3 operárias) [MZSP]; 20.ii.1962, L. Stowbunenko col. (1 gine) [MZSP]; São Manoel, 9.iii.1988, E.S. Zanetti col. (5 operárias) [MZSP]; São Roque, 2.i.1972, F. Lane col., 7121 (1 operária) [MZSP]; Água Funda, nr. S. Paulo, 9.viii.1962, W. L. Brown col. (1 operária) [MCZC]; São Paulo, Interlagos, 4.iii.1961, Reichardt & Werner col. (1 operária) [MZSP]; São Paulo, Ipiranga, s/ data, Werner col. (1 operária) [MZSP]; 17.iii.1961, Werner col. (1 gine) [MZSP]; 23.iii.1961, Werner col. (1 gine e 2 operárias) [MZSP]; s/ data, s/ coletor, 5594 (1 operária) [USNM]; mesmos dados (3 operárias) [MZSP]; São Paulo, Ipiranga - Parque da Independência, 26.ii.1998, C.R.F. Brandão col. (1 gine) [MZSP]; 16.i.2006, R.M. Feitosa col. (1 gine) [MZSP]; 17.ii.2009, R.M. Feitosa col. (1 gine) [MZSP]; 3.iv.2009, M. Rocha col. (1 gine) [MZSP]; São Paulo, Serra da Cantareira, s/ data, s/ coletor (1 operária) [NHMW]; São Paulo, Vila Formosa, 29.iv.1959, F. Lane col. (1 gine) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, 1000m, 23º17'56,4"S, 44º47'13,2"W, 3-14.iii.2008, F.A. Esteves & R.M. Feitosa col. (9 operárias) [MZSP]. **COLÔMBIA: Meta:** Bellavista, Villavo, 1200m, 10.ix.1976, N. Pinzón col. (1 gine) [CPWM]; **Antioquia:** Amalfi, Qda. da Picardia, 18.vii.1999, E. Vergara col. (1 operária) [UNAB]. **EQUADOR: Napo:** 1km NNE Archidona, -0.88333 -77.8 600 m, 9.xii.2003, A.L. Wild col., CASENT0173540 (1 operária) [CPAW]; **Pichincha:** Centr. Cient. R. Palenque, 23.xii.1980, Sonia Sandoval col. (1 operária) [MZSP]. **PARAGUAI: Itapúa:** Pastoreo, 21.x.1974, P. Duelli col., 84 (1 operária) [MZSP]. **VENEZUELA: Miranda:** Quebrada El Bagre, Rio Capaya, near Salmerón, 12.vii.1981, J. Lattke col., 200 (1 operária) [MIZA].

Acanthoponera peruviana Brown, 1958
(Figs. 09 e 39)

Acanthoponera peruviana Brown, 1958a: 254, figs. 6, 7 (operária) Peru.

Material tipo. PERU: Huanuco: Tingo Maria, Monson Valley, 26.x.1954, E.I. Schlingler & E.S. Ross col., n. CAS 6889 (1 operária - Holótipo) [CASC] (examinado).

Diagnose: Tamanho relativamente grande (CT 7,13-8,84); coloração amarelo-escura a a marrom; espinhos propodeais bem desenvolvidos e retos; face anterior do pecíolo encontrando a face dorsal em uma longa curvatura terminada em um largo e longo espinho posterior; processo subpeciolar quase inteiramente translúcido; gáster predominantemente foveolado; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição.

Descrição

Operária: CC 1,45-1,75; LC 1,28-1,61; CM 0,48-0,63; CE 0,87-1,04; CO 0,37-0,46; CMS 2,07-2,65; CEP 0,53-0,67; CP 0,72-0,82; CG 2,41-3,06; CT 7,13-8,84; IC 88,67-93,75; IE 63,64-68,33; IO 26,98-28,57. Tamanho médio a grande. Coloração amarelo-clara a marrom. Corpo densamente coberto por pêlos finos, curtos e decumbentes, especialmente no gáster, além pêlos longos e suberetos pouco mais esparsos. Cabeça, mesossoma e pecíolo densamente e quase inteiramente esculpidos, cobertos por rugas longitudinais irregulares, formando fóveas em algumas áreas; gáster predominantemente coberto por fóveas, principalmente no terço anterior.

Sutura metanotal fracamente impressa. Em vista dorsal, espinhos propodeais em forma de “U” (levemente divergentes) e ligeiramente curvados para baixo; espiráculos propodeais com abertura alongada, em forma de fenda.

Pecíolo com a face anterior apenas levemente inclinada, sendo a face dorsal uma suave continuação da mesma (neste caso a face dorsal é praticamente indistinguível); face dorsal inclinada com o espinho posterior no mesmo nível; processo subpeciolar quase inteiramente translúcido. Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral divergindo suavemente na direção do tergito II; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição.

Gine: Desconhecida.

Macho: Desconhecido.

Etimologia: O nome é uma referência ao país da localidade-tipo da espécie, o Peru.

Comentários: *Acanthoponera peruviana* compartilha o grande tamanho corporal com *A. mucronata*. No entanto, pode ser imediatamente reconhecida pelo espinho peciolar notavelmente desenvolvido, muito mais longo do que em *A. mucronata*. Em adição, esta espécie possui um padrão único de esculturação no primeiro segmento do gáster, que é normalmente foveolado.

Apesar de possuir um único exemplar em mãos, os caracteres diagnósticos desta espécie eram tão evidentes que Brown (1958a) não hesitou em descrevê-la como nova. Novos exemplares coletados após a descrição original comprovam a identidade de *A. peruviana*. O holótipo está depositado na coleção do CASC e encontra-se em perfeito estado.

Distribuição: Esta espécie parece restrita às regiões de Floresta Amazônica da América do Sul. Neste trabalho a distribuição desta espécie é consideravelmente ampliada. *Acanthoponera peruviana* era conhecida apenas da Amazônia peruana e equatoriana, mas o material aqui examinado indica que a espécie ocorre até o leste da América do Sul, com registros no Estado do Pará e na Guiana Francesa.

História natural: Nada se sabe sobre a biologia desta espécie. Pelo menos um indivíduo foi coletado em uma armadilha do tipo pitfall no Pará, sugerindo que operárias desta espécie podem eventualmente forragear no solo.

Material adicional examinado (12 operárias). BRASIL: Acre: Porto Water, 08º15'31,2"S, 72º46'37,1"W, 5.ii-17.iv.1997, J. Caldwell col. (1 operária) [CPDC]; **Amazonas:** Novo Aripuanã, ramal Pau-Rosa, 06º24'44,2"S, 60º21'25"W, iv.2005, s/ coletor (1 operária) [INPA]; **Pará:** Melgaço, Caxiuanã, ECFPn I, Transecto 1-300, 01º42'23,81"S, 51º27'32,72"W, 25.iv.2003, A.Y. Harada, E.P. Fagundes, C.J.M. Ribeiro & R. Calisto col., #06 (1 operária) [INPA]; Novo Repartimento, Faz. Arataú, 19.vi-12.vii.2003, A.M. Elizabeth col. (1 operária) [CPDC]. **EQUADOR: Morona-Santiago:**

Los Tayos, 3.viii.1976, Tjitte de Vries col. (1 operária) [MZSP]; **Orellana:** Fco. Orellana, Est. Chiruisla-Petrobras, 220m, 00º38'37,8"S, 75º54'44,7"W, 14.ix.2005, D.A. Donoso col., QCAZ 45017 (1 operária) [QCAZ]. **GUIANA FRANCESA: Sant Eugène:** Camp Museum, 04º52'34"S, 53º03'56"W, xi.1997, S. Lacau col. (1 operária) [CPDC]; 18.xi-9.xii.1997, S. Lacau col. (1 operária) [CPDC]. **PERU: Huánuco:** Panguana BFS, 26.iv.1985, M. Verhaag col. (1 operária) [MCZC]; **Madre de Dios:** Cuzco Amazonico, 15 km. NE Puerto Maldonado, elev. 200m., Plot E5, 25.vi.1991, J.E. Tobin & S.P. Cover col., CAF – 9 (2 operárias) [MCZC].

***Acanthoponera* sp. n. A**

(Figs. 10 e 39)

Diagnose: Tamanho relativamente pequeno (CT 5,66-7,43); coloração amarelo-clara; pêlos predominantemente longos e revoltos; espinhos propodeais reduzidos a pequenos dentes; pecíolo curto com o espinho posterior voltado para cima e com o ápice curvado para trás; processo subpeciolar com a metade anterior translúcida; gáster predominantemente coberto por pequenas pontuações; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição.

Descrição

Operária: Desconhecida.

Gine: CC 1,08-1,34; LC 0,99-1,24; CM 0,36-0,46; CE 0,67-0,75; CO 0,29-0,39; CMS 1,71-2,31; CEP 0,07-0,10; CP 0,55-0,77; CG 1,95-2,60; CT 5,66-7,43; IC 91,11-94,34; IE 60,00-68,29; IO 28,57-31,07. Com as características das gines de *Acanthoponera*. Tamanho pequeno. Coloração amarelo-clara. Corpo densamente coberto por pêlos longos e revoltos. Cabeça, mesossoma e pecíolo densamente esculpidos, cobertos por rugas longitudinais irregulares formando fóveas irregulares em algumas áreas; gáster com pequenas pontuações pilígeras.

Escuto arredondado; notáulices fracamente impressos, porém visíveis; linhas parapsidiais fracamente demarcadas; parápsides obsoletas; tégulas subtriangulares translúcidas. Pré-escutelo estreito; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-

escutelar bem demarcado. Escutelo plano, no mesmo nível do escuto. Face dorsal do propódeo abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais reduzidos a dois pequenos dentes; espinhos propodeais agudos em vista dorsal; espiráculos propodeais com abertura elíptica e fortemente voltada para trás.

Face anterior do pecíolo fortemente inclinada, sendo a face dorsal uma continuação desta; face dorsal inclinada com o espinho posterior voltado para cima; processo subpeciolar com a metade anterior translúcida. Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral divergindo acentuadamente na direção do tergito II; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição.

Macho: Desconhecido

Comentários: *Acanthoponera* sp. n. A pode ser separada da espécie próxima, *A. goeldii*, principalmente pela pilosidade longa e revolta (curta e ereta em *A. goeldii*) e pelos espinhos propodeais drasticamente reduzidos (bem desenvolvidos e curvados em *A. goeldii*).

Na revisão de *Acanthoponera* conduzida por Brown (1958a) o autor comenta: "*...Among the three kinds with constricted gaster, the smallest is represented by a single, winged female taken at Agudos, São Paulo State, Brazil (December15, 1955), at light by W. W. Kempf. This specimen has a peculiarly-formed petiolar node […], and the gastric dorsum is shining, with small, separated punctulae. The gastric constriction is distinct, but not especially strong. I cannot match this female with any known species, but it seems best to wait for material in which workers are associated before deciding whether it should be named*".

Neste trabalho tive a oportunidade de examinar a gine de Agudos mencionada acima e mais quatro gines aladas (coletadas entre 1958 e 1973) que se enquadram perfeitamente na descrição dada por Brown. Estas gines foram identificadas por outros autores como *A. goeldii* por conta das similaridades gerais com aquela espécie. Contudo, um estudo morfológico mais detalhado evidenciou diferenças consistentes entre as séries de indivíduos das duas espécies, de forma que eu aqui reconheço esta nova forma como uma espécie distinta, ainda que representada unicamente por gines.

Com relação à variação morfológica, ressalto que o exemplar de Agudos (mencionado por Brown) é consideravelmente menor que os demais, ainda que todas as demais características diagnósticas estejam presentes.

Todos os exemplares conhecidos desta espécie pertencem à coleção do MZSP.

Distribuição: Os cinco indivíduos conhecidos de *Acanthoponera* sp. n. A foram coletados em localidades esparsas dos Estados do RJ, SP e SC. Sempre em áreas de Mata Atlântica.

História natural: Exceto pelo comentário de Brown (1958a) de que o indivíduo de Agudos foi atraído por uma lâmpada, nenhuma outra informação está disponível sobre a história natural desta espécie.

Material examinado (4 gines). BRASIL: Rio de Janeiro: Rio de Janeiro, Floresta da Tijuca, iii.1958, C.A. Campos Seabra col. (1 gine) [MZSP]; **Santa Catarina:** Nova Teutônia (Seara), 300-500m, 27º11S, 52º23'L, iii.1961, Fritz Plaumann col., 3777 (1 gine) [MZSP]; Nova Teutônia (Seara), iii.1973, Fritz Plaumann col., 9781 (1 gine) [MZSP]; **São Paulo:** Agudos, 15.xii.1955, W. Kempf col. (1 gine) [MZSP].

***Acanthoponera* sp. n. B**
(Figs. 11 e 39)

Diagnose: Tamanho relativamente pequeno (CT 5,95); coloração marrom-escura; sutura metanotal obsoleta; espinhos propodeais muito reduzidos e rombudos; processo subpeciolar com a metade anterior translúcida; gáster coberto por pequenas pontuações; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma constrição discreta.

Descrição

Operária: CC 1,28; LC 1,16; CM 0,43; CE 0,72; CO 0,34; CMS 1,69; CEP 0,29; CP 0,51; CG 2,05; CT 5,95; IC 90,57; IE 62,50; IO 29,17. Tamanho pequeno. Coloração marrom-escura. Corpo densamente coberto por pêlos finos, curtos e decumbentes, especialmente no gáster, além de pêlos longos e suberetos pouco mais esparsos. Cabeça, mesossoma e pecíolo densamente e quase inteiramente esculpidos, cobertos por rugas longitudinais irregulares, formando fóveas em algumas áreas; gáster predominantemente coberto por pequenas pontuações pilígeras.

Sutura metanotal obsoleta. Em vista dorsal, espinhos propodeais em forma de "U" (levemente divergentes) e ligeiramente voltados para cima; espiráculos propodeais com abertura elíptica.

Pecíolo curto com a face anterior apenas levemente inclinada, sendo a face dorsal uma suave continuação da mesma (neste caso a face dorsal é praticamente indistinguível); face dorsal inclinada com o espinho posterior no mesmo nível; processo subpeciolar com a metade anterior translúcida. Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral divergindo suavemente na direção do tergito II; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma constrição muito discreta.

Gine: Desconhecida.

Macho: Desconhecido.

Comentários: Esta espécie é conhecida por um único exemplar, mas dificilmente poderá ser confundida com qualquer outro membro de *Acanthoponera*. Pelo tamanho reduzido *Acanthoponera* sp. n. B lembra algumas espécies *Heteroponera*, mas pode ser imediatamente reconhecida pelos caracteres diagnósticos do gênero. Entre as espécies de *Acanthoponera*, esta é a única a apresentar a combinação de coloração escura e espinhos propodeais curtos e rombudos.

Este espécime foi depositado no MZSP pelo pesquisador uruguaio Dr. Martin Bolazzi por volta do ano 2000. O Dr. Bolazzi, que é também o coletor do espécime, já havia notado que este exemplar não se enquadra nas descrições de espécies conhecidas de *Acanthoponera*, mas preferiu deixar que o grupo do MZSP se encarregasse de descrevê-lo formalmente.

Infelizmente, o estado de conservação do único exemplar conhecido é bastante precário. O espécime encontra-se fragmentado, com as diversas peças corporais montadas em dois triângulos entomológicos.

Distribuição: O único exemplar conhecido desta espécie foi coletado em Rivera, no Uruguai. Coletas recentes conduzidas por mim em municípios do Rio Grande do Sul falharam em registrar esta espécie, mesmo com uma busca exaustiva na vegetação durante a noite.

História natural: Não há informações disponíveis a respeito da biologia de *Acanthoponera* sp. n. B.

Material examinado (1 operária). URUGUAI: Rivera: Minas de Corrales, xi.1996, M.B. col. (1 operária) [MZSP].

***Acanthoponera* spp. (machos não associados a espécies)**
(Fig. 12)

Descrição
CC 1,06-1,20; LC 1,04-1,20; CM 0,27-0,34; CE 0,17-0,27; CO 0,60-0,77; CMS 2,46-2,82; CEP 0,05-0,07; CP 0,70-0,82; CG 1,81-2,34; CT 6,37-7,47; IC 94,00-105,88; IE 15,56-23,40; IO 54,00-68,01. Tamanho relativamente grande. Coloração amarelo-pálida à marrom-clara. Mandíbulas cobertas por pontuações pilígeras grosseiras e esparsas; disco central do clípeo coberto por rugas longitudinais superficiais; dorso da cabeça inteiramente esculpido, sendo que a área frontal apresenta rugas longitudinais irregulares enquanto a margem vertexal é coberta por fóveas irregulares; mesossoma esculpido, coberto por fóveas e rugas irregulares predominantemente longitudinais, exceto pela mesopleura que é predominantemente lisa e brilhante. Face declive do propódeo quase vertical, distinguível da margem dorsal.

Comentários: Como já mencionado, exceto pelos machos de *A. mucronata* que são negros e muito característicos, os demais exemplares deste sexo são morfologicamente indistinguíveis. Infelizmente, o exame do aparelho genital, nos espécimes em que esta estrutura está exposta foi inconclusivo na tentativa de separar estes machos em morfoespécies, tanto pela variação encontrada quanto pelas diferenças no grau de internalização das placas genitais. Embora o estudo morfológico não tenha permitido elucidar a identidade destes machos é muito provável que eles pertençam a espécies distintas de *Acanthoponera*, dada a ampla distribuição geográfica dos indivíduos obtidos no presente estudo. A coleta de colônias inteiras de diferentes espécies deste gênero parece ser o meio mais promissor para esclarecer a identidade dos machos em *Acanthoponera*.

Distribuição: Machos “avulsos” de *Acanthoponera* têm sido coletados em diversas localidades da região Neotropical. Neste trabalho tive a oportunidade de examinar exemplares de diferentes regiões do Brasil, Argentina, Colômbia e Peru.

Material examinado (11 machos). ARGENTINA: Tucumán: Cruz Alta, La Soledad (Cañete), 16.xi.1965, E. Buscher col., EHB 610 (1 macho) [MZSP]; mesmos dados, 27.i.1966, E. Buscher col., EHB 610 (1 macho) [MZSP]; **Misiones:** Loreto, s/ data, Dr. A.A. Oglobin col. (1 macho) [IFML]. **BRASIL: Amapá:** Oiapoque, v.1959, M. Alvarenga col. (1 macho) [MZSP]; **Bahia:** Ilhéus, 21.viii.1989, P. Terra col., 4587 (1 macho) [CPDC]; **Minas Gerais:** Viçosa, iii.2001, J. Delabie col. (1 macho) [CPDC]; **Mato Grosso:** Vila Vera, x.1973, M. Alvarenga col., 11135 (1 macho) [MZSP]; **Pará:** Santarém Novo, Faz. Jaburu, 8.i.1993, J. Dias col. (1 macho) [INPA]; **Rio Grande do Norte:** Papari, iii.1951, M. Alvarenga col. (1 macho) [MZSP]; **São Paulo:** Campinas, Barão Geraldo, 22º48'S, 47º04'W, 27.xiii.1993, P.S. Ward col., 12459-9 (1 macho) [CPPW]. **COLÔMBIA: Tolima:** 18 mi. W Honda, 830m, 16.iii.1955, E.I. Schlingler & E.S. Ross col. (1 macho) [CASC].

AULACOPONE Arnol’di, 1930

Aulacopone Arnol'di, 1930a: 139. Espécie-tipo: *Aulacopone relicta*, por monotipia.

Histórico taxonômico

[*Aulacopone* redescrita como nova por Arnol'di, 1930b: 159]
Aulacopone em Ponerinae, Ectatommini: Arnol'di, 1930a: 143; e autores subsequentes.
Aulacopone incertae sedis em Heteroponerinae, Heteroponerini: Bolton, 2003: 47.

Referências para o gênero: Brown, 1958a: 206 (revisão); Taylor, 1980: 353 (revisão); Lattke, 1994: 113 (notas taxonômicas).

Aulacopone relicta Arnol'di, 1930
(Figs. 13 e 42)

Aulacopone relicta Arnol'di, 1930a: 139 (gine) Azerbaijão.

Material tipo. **AZERBAIJÃO: Lankaran:** Alazapin, Talysh mountains, 8.vii.1929, K. Arnol'di col. (1 gine - Holótipo) [ZMAS/IEME?] (não examinado).

Diagnose (conhecida apenas por gines): Formigas de tamanho relativamente pequeno (CT 4,75); coloração marrom-clara; mandíbulas curtas e subfalcadas, com cinco dentes na margem mastigatória; região mediana do clípeo estendendo-se anteriormente, formando um processo triangular rombudo desde as inserções antenais até a altura das mandíbulas; carena longitudinal mediana cefálica estendendo-se da margem posterior do clípeo ao vértex; lobos frontais ausentes; escrobos antenais largos e profundos.

Descrição

Operária: Desconhecida.

Gine: CC 1,06; LC 0,87; CM 0,22; CE 0,58; CO 0,24; CMS 1,35; CEP 0,10; CP 0,34; CG 1,78; CT 4,75; IC 81,82; IE 66,67; IO 27,78.Tamanho pequeno. Cor marrom-clara. Corpo densamente coberto por pêlos finos, curtos e decumbentes, especialmente nas regiões dorsais, além pêlos medianos e suberetos pouco mais esparsos no dorso da cabeça, pecíolo e ápice do gáster. Cabeça com longas rúgulas longitudinais irregulares que divergem na direção das bordas occipitais e são entremeadas por pontuações pilígeras superficiais; mandíbulas dorsalmente cobertas por rúgulas longitudinais irregulares e pontuações pilígeras grosseiras, exceto pela região próxima à margem mastigatória que é lisa e brilhante; superfície interna dos escrobos antenais com pontuações superficiais e rúgulas transversais irregulares; mesossoma densamente e quase inteiramente pontuado-reticulado, com pontuações ligeiramente mais grossas nas laterais; gáster e apêndices predominantemente cobertos por pontuações superficiais e regulares.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga, com as margens laterais convergindo suavemente na direção das mandíbulas. Mandíbulas curtas, subfalcadas e com as lâminas relativamente estreitas; margens mastigatórias com cerca de cinco dentes curtos e espaçados. Margem anterior do clípeo convexa e fortemente projetada na região mediana na forma de um processo triangular rombudo que encobre parcialmente as mandíbulas; disco central elevado, formando uma plataforma ampla

com as carenas frontais que encobre parcialmente as laterais do clípeo nas proximidades das inserções antenais. Área frontal estreita e deprimida, marcando o limite anterior da linha longitudinal mediana da cabeça. Lobos frontais ausentes, de modo que a estrutura que recobre parcialmente as inserções antenais é na verdade uma projeção lateral do arco do tórulo. Carenas frontais expandidas posteriormente formando a margem superior de um escrobo antenal largo e profundo que se estende até a altura dos olhos e é capaz de abrigar quase que completamente os escapos antenais em repouso. Escapos antenais com uma curvatura discreta próximo à base e ligeiramente mais largos medianamente, não atingindo a margem vertexal da cabeça; antenas com uma clava apical conspícua de três segmentos, sendo o segmento apical um pouco menor que os dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos arredondados, consideravelmente pilosos, convexos e muito desenvolvidos, com cerca de 20 facetas no maior diâmetro, localizados muito acima da metade anterior da cabeça em vista frontal, próximo às bordas occipitais. Margem vertexal amplamente arredondada, sem uma depressão mediana; bordas occipitais arredondadas, não projetadas na forma de lobos.

Mesossoma alongado, subretangular em vista lateral. Pronoto largo lateralmente e relativamente estreito na região dorsal, sem ângulos ou projeções nos cantos umerais em vista dorsal. Escuto muito desenvolvido, com a margem anterior subtriangular e bem projetada, comprimindo o pronoto medianamente; notáulices fracamente impressos, indistinguíveis em meio à escultura; linhas parapsidiais conspícuas e subparalelas; parápsides estreitas; tégulas arredondadas lateralmente; asas desconhecidas; sutura entre anepisterno e katepisterno superficialmente impressa. Pré-escutelo estreito medianamente; sulco escuto-escutelar bem demarcado; axilas lateralmente arredondadas. Escutelo subtrapezoidal e plano, posicionado um pouco abaixo do nível do escuto em vista lateral. Propódeo estreito e subretangular em vista dorsal; em vista lateral a face dorsal está situada bem abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais ausentes; as faces dorsal e declive encontram-se em um lobo arredondado conspícuo em vista lateral; espiráculos propodeais localizados à meia altura na lateral do propódeo, afastados da face declive por uma distância de cerca de três vezes o seu diâmetro; abertura dos espiráculos propodeais relativamente ampla e arredondada, voltada para trás em um ângulo de cerca de 45º em relação ao eixo do corpo. Garras tarsais simples, sem dentes submedianos ou lobos basais.

Pecíolo subretangular em vista lateral, relativamente largo; face anterior levemente convexa e inclinada para trás, encontrando a face dorsal em um ângulo

arredondado discreto; face dorsal plana; face posterior reta e curta; ápice póstero-dorsal do pecíolo sem projeções em vista lateral; em vista dorsal, pecíolo comprimido ântero-posteriormente, quase três vezes mais largo do que longo, com as margens anterior e posterior levemente côncavas medianamente; processo subpeciolar bem desenvolvido e subquadrado, sem uma projeção posterior aguda. Hélcio muito desenvolvido, ocupando a maior parte da face posterior do pecíolo e da face anterior do primeiro segmento do gáster (abdominal III); em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral divergindo suavemente na direção do tergito II; em vista lateral, faces dorsal e ventral do primeiro tergito do gáster levemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma constrição conspícua. Segundo tergito gastral tão largo quanto o primeiro em vista dorsal, mas consideravelmente longo, com o tergito convexo e curvado para baixo de forma que os segmentos apicais do gáster estão voltados na direção do mesossoma.

Macho: Desconhecido.

Etimologia: *Aulakos* (G.) = sulco, fenda e *pone* (G.) = maligno (neste caso uma referência às formigas com ferrão). Arnol'di provavelmente nomeou este gênero com base nos escrobos (sulcos) antenais profundos. O epíteto específico "*relicta*" (do Latim *relictus* = remanescente, recuperado) é certamente uma referência ao isolamento geográfico desta espécie que se acredita derivar de um grupo ancestral outrora mais difundido.

Comentários: A tarefa de determinar a posição filogenética de *Aulacopone* só não é mais complexa do que a tentativa de se examinar os exemplares conhecidos deste gênero. A única espécie conhecida, *Aulacopone relicta*, foi descrita pelo mirmecólogo russo Dr. Konstantin Vladamirovitsch Arnol'di em 1930 com base em uma única gine sem asas coletada no Azerbaijão, ainda na antiga União Soviética, em 1929. De acordo com a descrição original, o holótipo foi depositado no *Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences* (ZMAS) em Leningrado, atual São Petersburgo e desde então jamais foi examinado por nenhum outro pesquisador. Uma segunda gine, coletada por Arnol'di em 1936, próximo à região da localidade-tipo, foi depositada na coleção pessoal deste pesquisador no *Institute of Evolutionary Animal Morphology* de Moscou (IEME). O registro desta segunda gine não foi divulgado até 1980. Estas duas gines de

Aulacopone relicta coletadas por Arnol'di são ainda hoje os únicos exemplares conhecidos deste gênero.

Em uma visita a Moscou em 1980, o mirmecólogo australiano Dr. Robert W. Taylor recebeu a autorização de Arnol'di para levar por empréstimo o exemplar (não-tipo) depositado em sua coleção até a *Australian National Insect Collection* (ANIC) em Camberra. Segundo o Dr. Taylor, o espécime estava em uma condição muito precária, quase totalmente coberto por cola e com as pernas retraídas. Ele então limpou e remontou o espécime para submetê-lo à Microscopia Eletrônica de Varredura, a fim de realizar um estudo morfológico detalhado desta misteriosa formiga. Neste processo, o exemplar foi inteiramente coberto por uma solução de ouro-paládio, perdendo definitivamente a coloração original. Os resultados deste estudo foram publicados ainda em 1980 e são, ainda hoje, a maior fonte de referência para os interessados na morfologia de *Aulacopone relicta*.

A história envolvendo os espécimes deste gênero não se encerra com a publicação do trabalho de Taylor em 1980. Após concluir o estudo, Dr. Taylor entrou em contato com os curadores do *Institute of Evolutionary Animal Morphology* de Moscou para providenciar a devolução do espécime, quando foi informado da morte do Dr. Arnol'di. Os curadores russos alegaram que, na ausência do Dr. Arnol'di, eles não gostariam de se responsabilizar pelo recebimento do espécime emprestado por Taylor, principalmente por não confiar no sistema de correios russo. Para estes curadores, a única forma de devolver este exemplar à sua coleção original seria se alguém se dispusesse a levá-lo em mãos de Camberra a Moscou, o que era inviável para o Dr. Taylor na época. Com o passar dos anos, alguns dos curadores russos cientes do empréstimo afastaram-se do IEME e outros vieram a falecer, de modo que este exemplar jamais retornou à Rússia. Felizmente, após uma longa troca de mensagens com instituições russas e australianas e um desgastante período de adequação às normas de empréstimos da ANIC, recebemos o valioso espécime por empréstimo.

Entrei em contato com o mirmecólogo russo Dmitry Dubovikoff, atualmente no ZMAS, para saber sobre o destino do espécime designado por Arnol'di como holótipo e consultá-lo sobre um eventual empréstimo. Ele me informou que tinha tanto interesse no paradeiro deste espécime quanto eu. Segundo Dmitry, tanto o exemplar originalmente depositado no ZMAS (supostamente o holótipo) quanto aquele coletado posteriormente e depositado no IEME não permaneceram em suas coleções originais, sendo que é provável que o holótipo esteja perdido. O mesmo pensa o Dr. Robert Taylor

que acredita não ser possível determinar o paradeiro do holótipo.

Com relação à morfologia de *Aulacopone relicta*, as imagens de Microscopia Eletrônica realizadas por Taylor (1980) revelaram uma estrutura muito peculiar nas laterais do pronoto. Trata-se de um par de depressões rasas, desprovidas de pilosidade, em que estão agrupadas várias cavidades irregulares contendo uma série de minúsculos poros. O autor menciona que estas estruturas são provavelmente os ductos de uma glândula protorácica jamais observada em outras formigas e, possivelmente, relacionada ao hábito críptico de *Aulacopone relicta*. No exame que realizei no exemplar não foi possível observar se estas cavidades têm ligação com alguma glândula.

O clípeo largamente inserido entre as inserções antenais, a linha longitudinal mediana da cabeça, a presença de um único segmento na cintura, a ausência de arólios nas garras tarsais e a configuração das suturas mesossomais e dos segmentos gástricos são fortes indícios da relação de *Aulacopone* com as ectaheteromorfas. Resta agora esclarecer a posição do gênero neste grupo, já que os resultados da presente análise filogenética foram inconclusivos.

Caso *Aulacopone* seja, de fato, o único táxon sobrevivente de uma linhagem ancestral de ectaheteromorfos oriundos da atual Região Paleártica, como sugerem Brown (1958a) e Taylor (1980), determinar sua posição filogenética sem a coleta de novos exemplares (especialmente operárias) pode não ser possível através das ferramentas atualmente disponíveis, uma vez que a eventual extinção de grupos aparentados a este gênero impede a compreensão de como se deu a evolução dos caracteres morfológicos que preencheriam as lacunas existentes entre *Aulacopone* e as demais ectaheteromorfas existentes e a conservação do único exemplar conhecido não permite um estudo molecular.

Distribuição: Segundo Brown (1958a), o país da localidade-tipo desta espécie era a Armênia (sudoeste asiático). Contudo, após uma tradução mais precisa do rótulo (em russo) e uma busca pelas coordenadas geográficas, concluiu-se que o tipo havia sido coletado no país vizinho, o Azerbaijão. O holótipo é proveniente de Alazapin, mais precisamente de uma floresta montanhosa chamada Talysh (e não *Talisch*, como mencionado por Taylor), na região de Lankaran (e não Lankoran), próximo ao lago Lenkoran-Khabulan (38º45’N, 48º50’W), fronteira com o Irã. O segundo exemplar conhecido foi coletado no mesmo país, no monte Gugljaband, vilarejo de Alekseyevka, na região de Khachmaz.

Da mesma forma que a maior parte das espécies de Heteroponerinae do Hemisfério Sul, *Aulacopone relicta* também parece demonstrar uma preferência por regiões montanhosas.

História natural: De acordo com a descrição original, o holótipo foi coletado no interior de galerias do ninho de uma espécie de Formicinae, *Lasius emarginatus*, sob a casca de um tronco de carvalho em um bosque montanhoso (Arnol'di, 1930a). Este dado sugere que esta espécie possui hábitos crípticos e pode estar restrita a este micro-habitat (ninhos de outras formigas).

O tamanho relativamente pequeno comparado às demais espécies ectaheteromorfas, a coloração pálida, a pilosidade densa e aveludada são características que reforçam a hipótese de uma natureza criptobiótica para *Aulacopone relicta* e que estão presentes em diferentes espécies de formigas de hábito reconhecidamente críptico. Em adição, a estrutura fronto-clipeal de *Aulacopone* é relativamente semelhante à de formigas com dieta restrita a ovos de outros artrópodes, como é o caso de algumas mirmicíneas crípticas das tribos Stegomyrmecini e Basicerotini e de algumas predadoras especialistas de Proceratiinae. A natureza críptica desta espécie aliada ao pequeno esforço amostral realizado em sua área de ocorrência podem explicar a escassez de indivíduos nas coleções entomológicas.

Material examinado (1 gine). AZERBAIJÃO: Khachmaz: Alekseyevka, Mt. Gugljaband, 23.v.1936, K. Arnol’di col. [ANIC/IEME].

HETEROPONERA MAYR, 1887

Heteroponera Mayr, 1887: 532. Espécie-tipo: *Heteroponera carinifrons*, por monotipia.

= *Paranomopone* Wheeler, 1915: 117. Espécie-tipo: *Paranomopone relicta*, por monotipia. (sinonímia por Brown, em Borgmeier, 1957: 112).

= *Anacanthoponera* Wheeler, 1923: 176 (no texto) [como subgênero de *Acanthoponera*]. Espécie-tipo: *Ponera dolo*, por designação original. (sinonímia por Brown, 1952: 70).

Histórico taxonômico

Heteroponera em Ponerinae: Dalla Torre, 1893: 43.

Heteroponera em Pachycondylinae, Pachycondylini: Ashmead, 1905: 382.

Heteroponera em Ponerinae, Ectatommini: Emery, 1911: 35; Forel, 1917: 236; e autores subsequentes.

Heteroponera em Heteroponerinae, Heteroponerini: Bolton, 2003: 47, 177.

Heteroponera como subgênero de *Acanthoponera*: Forel, 1917: 236.

Heteroponera como sinônimo júnior de *Acanthoponera*: Emery, 1895: 767; Emery, 1911: 35; Wheeler, 1922: 643; Wheeler, 1923: 179.

Heteroponera como gênero: Brown, 1952: 70; Kusnezov, 1956: 13; Brown, 1958a: 194; e autores subsequentes.

Referências para o gênero: Dalla Torre, 1893: 43 (catálogo); Emery, 1911: 35 (diagnose, catálogo, como parte de *Acanthoponera*); Wheeler, 1923: 190 (chave para espécies, como parte de *Acanthoponera*); Brown, 1958a: 194, 196 (revisão do gênero, chave para espécies); Brown, 1958b: 17 (taxonomia das espécies da Nova Zelândia); Kempf, 1962: 31 (chave para as espécies neotropicais); Kempf, 1972: 117 (catálogo para a Região Neotropical); Taylor & Brown, 1985: 30 (catálogo para Austrália); Taylor, 1987: 28 (lista das formigas Australianas); Brandão, 1991: 346 (adendos ao catálogo de Kempf, 1972); Fernández, 1993: 250 (chave para as espécies da Colômbia); Bolton, 1995a: 212 (catálogo); Bolton, 1995b: 1050 (censo); Shattuck, 1999: 186 (sinopse das formigas australianas); Guerrero & Olivero, 2007: 193 (novos registros e chave para as espécies colombianas); Arias-Penna & Fernández, 2008: 113 (chave para as espécies neotropicais); Heterick, 2009: 142 (chave para as espécies do sudoeste da Austrália).

Diagnose: Formigas pequenas a médias; fórmula palpal 3,1 a 4,3; clavas antenais com três segmentos; sutura transversal do escudo premental ausente; seta rígida do ápice da tíbia anterior presente; garras tarsais normalmente simples, eventualmente com dentes submedianos, mas sem dentes pré-apicais ou lobos basais; espinhos propodeais geralmente pouco desenvolvidos, reduzidos a dentes; pecíolo normalmente com uma projeção póstero-dorsal discreta ou ausente.

Operária: Tamanho pequeno a mediano (CT 2,39-7,01). Cor amarelo-clara a negra. Corpo normalmente coberto por pêlos finos, curtos e decumbentes, especialmente nas áreas dorsais, além pêlos médios a longos e suberetos, variavelmente distribuídos; apêndices densamente cobertos por pêlos decumbentes curtos a médios, dirigidos apicalmente; mandíbulas com pêlos esparsos, médios a longos e curvados na direção da margem mastigatória; margem anterior do clípeo com pêlos curtos nas laterais que se tornam mais longos em direção à região mediana. Corpo com esculturação altamente variável desde predominantemente lisa e brilhante até inteiramente rugoso-reticulada.

Mandíbulas subfalcadas a triangulares, normalmente com uma curvatura na margem externa, próximo à inserção na cápsula cefálica; margem mastigatória com quatro a nove dentes igualmente desenvolvidos e uniformemente espaçados. Disco central do clípeo convexo. Escapos antenais com uma curvatura discreta próximo à base e geralmente mais largos próximo ao ápice; antenas com clava apical pouco conspícua a bem desenvolvida e formada por três segmentos de tamanho variável. Olhos variavelmente desenvolvidos, desde vestigiais a relativamente grandes, sempre localizados acima da metade anterior da cabeça. Margens laterais da cabeça suavemente convexas e subparalelas.

Em vista dorsal, margens laterais do mesossoma convergindo na direção do pecíolo. Processo proesternal unilobulado; cantos ântero-inferiores do pronoto angulados; sutura promesonotal rasa, porém conspícua em vista lateral e interrompendo totalmente a escultura em vista dorsal. Sutura metanotal variavelmente impressa, normalmente obsoleta. Face dorsal do propódeo relativamente longa; espinhos propodeais ausentes a bem desenvolvidos; abertura dos espiráculos propodeais, reduzida e arredondada, voltada para trás em um ângulo de cerca de 45º em relação ao eixo do corpo; lobos propodeais curtos e arredondados.

Pecíolo bastante variável no formato podendo ou não apresentar um espinho na região posterior da face dorsal; processo subpeciolar bem desenvolvido. Gáster robusto, com o primeiro tergito gastral geralmente separado do segundo por uma constrição discreta.

Aparelho de ferrão (segundo Françoso, 1995): Placa espiracular mebranosa; espiráculo reduzido e situado na porção ventral da placa; canto póstero-ventral arredondado e sem tubérculo; apódema anterior formando uma linha contínua com a margem anterior da conexão mediana que, por sua vez, é relativamente estreita. Placa quadrada com o corpo bem desenvolvido; porção anterior geralmente maior que o

apódema; região anterior mais estreita que a posterior; linha mediana côncava e bem marcada; canto ântero-ventral arredondado; margem do sulco anterior submarginal, lobada e reta. Placa anal membranosa, de formato muito variável e com a margem anterior não fundida ao arco anal; sensilas tricóideas localizadas na margem posterior da placa e tão longas quanto esta. Placa triangular mais curta do que longa, com as margens laterais bem esclerotizadas e a base pedunculada; processos dorso-apical e ventral em geral arredondados; tubérculos normalmente não destacados; articulação com a lanceta estreita e situada na porção anterior. Placa oblonga com a pré-incisão tênue, próxima da margem do braço ventral; margem do braço posterior geralmente mais larga na face ventral que na dorsal; tubérculo subterminal estreito ou arredondado; pós-incisão bem demarcada; apódema anterior arredondado; braço fulcral pouco conspícuo; três a nove sensilas presentes na área da articulação intervalvífera. Gonóstilo dividido em dois segmentos, com as margens bem esclerotizadas; região mediana membranosa, onde está a maior parte das sensilas basicônicas. Lanceta longa e delgada; lâminas ligeiramente côncavas; ápice liso e agudo; lâmina ventral estreita, porem mais larga que a dorsal; válvula simples, de posição variável. Ferrão muito esclerotizado e agudo; base relativamente larga; processo articular próximo à base; fúrcula transversal com uma projeção mediana; ápice sem dentes ou reentrâncias.

Gine alada: Com a maior parte dos caracteres de coloração, pilosidade e esculturação das operárias, mas significativamente maiores. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais pouco conspícuas em meio à escultura; parápsides alongadas; tégulas estreitas e enegrecidas. Sutura entre anepisterno e katepisterno bem demarcada; pré-escutelo relativamente largo, densamente coberto por estrias longitudinais; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar bem demarcado; escutelo trapezoidal, densamente coberto por estrias longitudinais, minimamente convexo e pouco abaixo do nível do escuto; face dorsal do propódeo inclinada, abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais pouco desenvolvidos, menores que nas operárias.

Asas anteriores com venação completa; estigma pigmentado; veia R+subcostal (Sc) pigmentada até a junção com a veia costal (C) na região do estigma; veia anal (A) estendendo-se bem além da junção com cu-a, quase atingindo a veia cubital (Cu) na porção inferior mediana da asa; Cu estendendo-se quase até a margem inferior da asa, curvando-se na direção da margem externa, sendo que nesta região ela se torna

nebulosa; veia mediana (M) não atingindo a borda externa da asa, estendendo-se brevemente após a junção com a veia 2rs-m; Rs pigmentada e estendendo-se até a margem externa da asa na junção com R.

Asa posterior com venação bem desenvolvida; veia M+Cu pigmentada na região da inserção da asa, claramente visível desde sua origem na base; veia anal (A) aproximando-se da margem inferior da asa após a junção com cu-a; veia cubital (Cu) bem desenvolvida, quase atingindo a margem inferior da asa; veia mediana (M) curta, não se estendendo além da junção com 1rs-m; setor radial (RS) estendendo-se brevemente após a junção com 1rs-m, não atingindo a borda externa da asa; lobo jugal ausente; cerca de oito hâmulos submedianos presentes.

Gine ergatóide (algumas espécies): Diferindo das operárias apenas pela presença eventual de ocelos (1 a 3) no dorso cefálico, pelo desenvolvimento corporal ligeiramente maior e, em alguns casos, pelo notável volume do gáster.

Macho: Pouco menores que as gines coespecíficas. Coloração castanho-clara a negra, com apêndices amarelados a acobreados; cabeça com pêlos finos e relativamente longos; dorso do mesossoma com pêlos finos, médios a longos e eretos, além de pêlos mais curtos e decumbentes na mesopleura e propódeo; pecíolo coberto por pêlos finos, médios e suberetos; tergitos gastrais com pêlos médios, finos e suberetos a subdecumbentes, mais densos nos segmentos terminais. Cabeça densamente esculpida, com rúgulas longitudinais irregulares e o espaço entre as rúgulas preenchido por pontuações; mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras variavelmente impressas; disco central do clípeo com a carena mediana inconspícua, coberto por rúgulas finas e irregulares; área frontal com a carena mediana visível; face ventral da cabeça lisa e brilhante, com finas rúgulas irregulares formando reticulações nos porções laterais; pronoto, mesonoto e metapleura geralmente esculpidos e brilhantes, cobertos por estrias irregulares e pontuações grosseiras variavelmente impressas, mais densas nas regiões dorsais; mesopleura predominantemente lisa e brilhante, com algumas pontuações superficiais; propódeo normalmente rugoso, exceto pela porção mediana da face declive; pecíolo irregularmente rugoso, com reticulações na face anterior; gáster predominantemente liso e brilhante, com pontuações fracas e esparsas.

Cabeça, excluindo-se os olhos, mais longa do que larga. Mandíbulas pequenas com cerca de quatro a seis dentes; dente apical maior que os demais e o subapical bem

desenvolvido. Disco central do clípeo arredondado e convexo. Carenas frontais obsoletas (inserções antenais totalmente expostas). Escapo curto com cerca de três vezes o comprimento do pedicelo; segmentos antenais III-XIII subiguais em comprimento, sendo os apicais ligeiramente mais longos. Olhos grandes, ocupando a maior parte das margens laterais da cabeça e com uma leve reentrância na altura das inserções antenais. Vértice cefálico com três ocelos sobressalentes.

Pronoto com uma projeção ântero-inferior arredondada. Escuto convexo; notáulices bem demarcados; linhas parapsidiais fracas, porém visíveis; parápsides alongadas posteriormente; tégulas reduzidas e translúcidas; mesopleura distintamente dividida em anepisterno e katepisterno por uma sutura bem demarcada. Pré-escutelo estreito; axilas lateralmente arredondadas e minimamente projetadas; sulco escuto-escutelar profundo. Escutelo convexo. Face dorsal do propódeo relativamente longa; face declive muito inclinada; abertura dos espiráculos propodeais elíptica e voltada para trás; espiráculos propodeais afastados da margem declive por mais de duas vezes o seu diâmetro; propódeo sem vestígios de dentículos ou espinhos; lobos propodeais curtos e arredondados.

Asa anterior com venação completa; estigma pigmentado; veia R+subcostal (Sc) atingindo a região do estigma como uma veia nebulosa; veia anal (A) estendendo-se brevemente após a junção com cu-a, não atingindo a veia cubital (Cu) na porção inferior mediana da asa; Cu estendendo-se apenas até a metade da distância entre a junção com a veia 1m-cu e a margem inferior da asa; veia mediana (M) não atingindo a borda externa da asa, estendendo-se brevemente após a junção com a veia 2rs-m; Rs pigmentada e estendendo-se até a margem externa da asa na junção com R. A única exceção a este padrão de venação alar é *H. relicta*, que possui a venação completa, embora nebulosa, com as veias distais atingindo a margem externa das asas.

Asa posterior com venação bem desenvolvida; veia M+Cu invisível na região da inserção da asa, aparecendo após a metade da distância entre a inserção da asa e a ramificação de cu-a; veia anal (A) aproximando-se da margem inferior da asa após a junção com cu-a; veia cubital (Cu) bem desenvolvida, quase atingindo a margem inferior da asa; veia mediana (M) curta, não se estendendo além da junção com 1rs-m; setor radial (RS) estendendo-se brevemente após a junção com 1rs-m, não atingindo a borda externa da asa; lobo jugal ausente; cerca de seis a oito hâmulos submedianos presentes.

Pecíolo brevemente pedunculado; face anterior fortemente inclinada; ápice do

nodo peciolar arredondado, sem projeções póstero-dorsais visíveis; face posterior muito curta; processo subpeciolar alongado, arredondado e sem áreas translúcidas, ocupando a maior parte da face ventral do pecíolo. Gáster alongado. Primeiro esternito gastral com uma projeção anterior minimamente desenvolvida; primeiro e segundo segmentos gastrais separados por uma leve constrição; face ventral do gáster convexa.

Larva (segundo Wheeler & Wheeler, 1976): Comprimento total de 3 a 6 mm. Pêlos cefálicos ramificados, moderadamente longos e numerosos. Pêlos corporais curtos e relativamente numerosos, basicamente de dois tipos: (1) ramificados e (2) simples, com o ápice flexível. Crânio subhexagonal. Mandíbulas robustas e subtriangulares (ectatommóides), com os ápices esclerotizados, formando um dente longo e curvado seguido por dois dentes subapicais. Labro curto, largo e profundamente bilobado, com a superfície posterior coberta por espículas organizadas em faixas arqueadas. Maxilas com os ápices estreitos e arredondados, voltados para o centro. Lábio estreito, com a porção anterior dorsalmente coberta por espículas. Antenas reduzidas e posicionadas sobre um pequeno disco achatado. Tegumento do ventre dos segmentos anteriores e do dorso dos segmentos posteriores cobertos por espículas organizadas em faixas transversais. Tórax e segmento abdominal I fortemente curvados para baixo e para frente, restante do abdômen reto e subcilíndrico; segmento abdominal terminal arredondado. Vestígios das asas e pernas presentes. Espiráculos diminutos. Anus subterminal.

Etimologia: *Heteros* (G.) = diferente e *poneros* (G.) = maligno, que causa dor (uma referência às formigas com ferrão). O nome genérico foi provavelmente escolhido para inferir que as espécies deste grupo são distintas das demais “poneras”.

Comentários: *Heteroponera* é o gênero tipo da subfamília. As espécies deste gênero podem ser imediatamente diferenciadas do gênero próximo *Acanthoponera* pela ausência de um lobo basal nas garras tarsais e pelo menor desenvolvimento dos espinhos propodeais e da projeção posterior do pecíolo.

Na monumental monografia sobre a reclassificação das formigas então pertencentes à tribo Ectatommini de Ponerinae, Brown (1958a) não só traçou com precisão os limites genéricos em *Heteroponera*, como lançou bases seguras para a discriminação de suas espécies. Neste trabalho, Brown justifica a combinação em

Heteroponera dos nomes genéricos *Paranomopone* e *Acanthoponera* (*Anacanthoponera*), criados na revisão de William Morton Wheeler em 1923 com ênfase nas espécies da Região Australiana. Apesar dos esforços de Brown, devido à falta de um maior número de exemplares disponíveis para estudo e pela dificuldade em em se obter espécimes-tipo, alguns problemas de ordem específica permaneceram sem solução, especialmente aqueles relacionados à taxonomia das espécies neotropicais.

Em 1959, Frei Thomas Borgmeier adiciona uma nova e peculiar espécie ao gênero, *H. microps*, conhecida até então da Região Sul do Brasil. Graças aos esforços bem sucedidos de coletores como Fritz Plaumann e Karol Lenko, o número de espécimes neotropicais de *Heteroponera* disponíveis para estudo foi substancialmente elevado nos anos seguintes às publicações de Brown e Borgmeier, até que em 1962, Frei Walter W. Kempf publica seus "Retoques à Classificação das Formigas Neotropicais do Gênero *Heteroponera*". O estudo de Kempf consiste na definição mais precisa de duas espécies em particular: *H. dolo* (Roger) e *H. dentinodis* (Mayr), resultando no desdobramento de ambas; da primeira separa-se a nova espécie *H. robusta*, enquanto da segunda desmembram-se as novas espécies *H. flava* e *H. mayri*. Finalmente, Kempf esclarece a identidade de *H. inermis* (Emery), considerando *H. schwebeli* (Luederwaldt) seu sinônimo júnior. Além das alterações nomenclaturais, Kempf compila a bibliografia referente ao gênero, elabora uma chave de identificação para as espécies neotropicais e atualiza sua distribuição geográfica. Mais tarde, duas novas espécies neotropicais são descritas, *H. monticola* (Kempf & Brown, 1970) e *H. georgesi* (Perrault, 1998), mas até este momento, os trabalhos de Brown (1958a) e Kempf (1962) eram as fontes mais completas para a taxonomia de *Heteroponera*, embora consideravelmente defasadas.

Em 1954, o mirmecólogo russo erradicado na Argentina, Dr. Nicolas Kusnezov, publicou um estudo comparativo das peças bucais de formigas de diferentes grupos. Neste trabalho, Kusnezov menciona ter examinado um exemplar da espécie *Heteroponera minuta* cujo autor seria o próprio Kusnezov, mas não há uma referência ao ano de descrição. Em seu catálogo das formigas da Região Neotropical, Kempf faz uma menção a este fato e considera *Heteroponera minuta* um *nomen nudum*, ato seguido pelos autores subsequentes.

Até este momento são conhecidas quatro espécies nominais de *Heteroponera* para a Região Australiana e 12 para a Região Neotropical, sendo que neste trabalho estes números são alterados para sete e 14, respectivamente. Ao contrário do observado

em *Acanthoponera*, a distinção entre espécies de *Heteroponera* pode ser muito complexa, sendo que os caracteres de maior importância para a identificação são o tamanho corporal médio, o padrão de esculturação e, principalmente, o formato do pecíolo.

A exemplo do que ocorre com os machos de *Acanthoponera*, os exemplares deste sexo em *Heteroponera* também são muito semelhantes em muitas das espécies em que estes são conhecidos, com uma leve variação na coloração e no padrão de esculturação corporal. Também aqui, espécimes machos coletados sem os demais membros da colônia dificilmente podem ser identificados. Porém, diferente do que ocorre em *Acanthoponera*, a coleta de colônias inteiras de *Heteroponera* é relativamente corriqueira em algumas localidades, permitindo a descrição dos machos das espécies mais comuns. Ainda assim, das 21 espécies aqui descritas, apenas seis possuem os machos conhecidos.

Gines aladas parecem ser a forma comum da casta reprodutora em *Heteroponera*. Contudo, pelo menos oito espécies possuem gines ergatóides que geralmente diferem das operárias apenas pelo tamanho ligeiramente maior e pela presença de ocelos do dorso da cabeça.

Distribuição: *Heteroponera* é o único gênero da subfamília presente em mais de uma região biogeográfica. Espécies deste gênero podem ser encontradas na Região Neotropical e na Região Australiana, mais precisamente na Austrália e no norte da Nova Zelândia. O gênero é consideravelmente mais diverso na Região Neotropical, onde 14 das 21 espécies ocorrem.

Seis espécies são conhecidas da Austrália, distribuídas desde o extremo norte, na região de Darwin, Northern Territory; no nordeste ao longo de Queensland e em direção ao sudeste através de New South Wales, até o extremo sul na região de Victoria, Australian Capital Territory. Também há registros de espécies na região oeste, mais precisamente na região sudoeste de Western Australia, nas proximidades de Perth. Surpreendentemente, o gênero não é encontrado na Tasmânia, apesar dos grandes esforços de coleta realizados nesta região. A única espécie neozelandesa deste gênero é encontrada preferencialmente nas florestas da região norte, próximo à capital Auckland.

Na Região Neotropical, *Heteroponera* ocorre da América Central ao centro-sul do Chile, apresentando maior riqueza nas florestas montanhosas da Colômbia e da Mata Atlântica brasileira. De fato, a Floresta Atlântica do sudeste brasileiro abriga nove das

14 espécies neotropicais conhecidas.

Evidências biogeográficas sugerem que a separação da população australiana de *Heteroponera* teria provavelmente ocorrido entre 50 e 30 milhões de anos atrás (Frakes, 1999; Ladiges *et al*., 2003). O gênero estaria, então, presente na placa australiana desde o Oligoceno. Esta datação suporta a conclusão de que o estoque australiano do gênero é um elemento paleoaustral (gondwânico) historicamente relacionado às *Heteroponera* neotropicais através de uma conexão ao sul da Gondwana. Esta visão postula que o continente australiano à deriva estava muito distante do sudoeste asiático durante o Oligoceno (ou anteriormente) para ter recebido populações de *Heteroponera* do norte. Isto também implica que as espécies deste gênero estavam presentes na Gondwana antes da separação entre as placas continentais da América do Sul e da Austrália. Ainda, este argumento supõe que a espécie da Nova Zelândia é um relicto paleoaustral ou um elemento neoaustral mais recente, derivado de um ancestral imigrante que alcançou a ilha.

História natural: O conhecimento sobre a biologia das espécies de *Heteroponera* é ainda incipiente. Grande parte das informações é proveniente de dados de rótulo e observações aleatórias em campo. Apenas um estudo visou com mais detalhes a história natural das espécies deste gênero. Trata-se da dissertação de Mestrado de Márcia Fernandes Lourenço Françoso (1995), aluna do Museu de Zoologia da USP que teve como tema de seu projeto a biologia e taxonomia das espécies neotropicais de *Heteroponera*. Este trabalho jamais foi publicado, mas fornece informações importantes apresentadas aqui, somadas a registros mais recentes.

Os ninhos de *Heteroponera* são normalmente encontrados em áreas de floresta úmida, no interior de troncos em decomposição caídos, entre folhas nas camadas mais profundas da serapilheira e eventualmente na vegetação, onde ocupam cavidades no interior de galhos vivos ou mortos ou nidificam entre as raízes de epífitas. As colônias são relativamente pequenas, em geral, com menos de 200 operárias. Observações sugerem que os ninhos feitos em troncos caídos são relativamente achatados e alongados, subdivididos em pequenas câmaras interligadas. As câmaras aparentemente não são construídas pelas formigas, que preferem ocupar cavidades pré-existentes e moldá-las de acordo com a expansão da colônia. Não parece haver uma divisão interna no ninho com locais especialmente designados para o lixo ou a prole, por exemplo. Os indivíduos são relativamente tímidos. Quando perturbadas, as operárias tendem a cercar

a prole e posicionar o gáster para cima sem, no entanto, mostrarem-se agressivas, permanecendo imóveis ou fingindo-se de mortas (tanatose).

Observações em campo e no laboratório indicam que boa parte das espécies é poligínica, podendo apresentar até cinco fêmeas reprodutoras por colônia. Como já mencionado, a ergatoginia é um fenômeno comumente observado em *Heteroponera*. Nas espécies em que esta estratégia reprodutiva foi registrada, além das gines ergatóides, normalmente também estão presentes gines aladas. A fundação de novas colônias se dá, muito provavelmente, por fissão, como demonstram alguns experimentos conduzidos em laboratório (Françoso, 1995). Esta hipótese é reforçada pela ausência de comportamentos agonísticos entre indivíduos de ninhos próximos da mesma espécie.

Silva (2004) e Silva & Brandão (2010) propõem um modelo de guildas (grupos que exploram os mesmos recursos alimentares e de nidificação empregando estratégias comportamentais semelhantes) para as formigas que habitam o solo da Mata Atlântica, com base em análises morfológicas e determinação objetiva dos grupos (empregando modelos morfológicos nulos). Neste estudo, os autores classificam as espécies de *Heteroponera* como pertencentes à guilda das "predadoras epigéicas generalistas médias", juntamente com espécies dos gêneros *Gnamptogenys* (Ectatomminae), *Hylomyrma*, *Melagomyrmex*, *Solenopsis* e *Basiceros* (Myrmicinae).

Em laboratório, espécies de *Heteroponera* aceitam preferencialmente larvas e adultos de *Tenebrio mollitor* (Coleoptera: Tenebrionidae), larvas de *Alphitobius* sp. (Coleoptera: Tenebrionidae), adultos de *Falsonia candida* (Collembola) e larvas de *Drosophila* sp. (Diptera) (Françoso, 1995). Na natureza, diversas operárias foram observadas transportando pequenos artrópodes (inteiros ou em pedaços) para a colônia.

Sinopse taxonômica das espécies de *Heteroponera*:

Heteroponera angulata Borgmeier, 1959. Brasil.

H. brounii (Forel, 1892). Nova Zelândia.

= *H. kirki* (Wheeler, 1923) (sinonímia por Brown, 1958a).

H. carinifrons Mayr, 1887. Chile.

H. dentinodis (Mayr, 1887). Brasil e Guiana Francesa.

H. dolo (Roger, 1860). Argentina, Brasil, Paraguai e Uruguai.

= *H. aurea* (Forel, 1913) (sinonímia por Brown, 1958b).

H. imbellis (Emery, 1895). Austrália.

= *H. hilare* (Forel, 1895) (sinonímia por Brown, 1958b).

= *H. nigra* (Clark, 1930) (sinonímia por Brown, 1958b).

= *H. occidentalis* (Clark, 1926) (sinonímia por Brown, 1958b).

= *H. scabra* (Wheeler, 1923) (sinonímia por Brown, 1958b).

H. inca Brown, 1958. Colômbia.

H. inermis (Emery, 1894). Brasil.

= *H. schwebeli* (Luederwaldt, 1918) (sinonímia por Kempf, 1962).

H. leae (Wheeler, 1923). Austrália.

H. mayri Kempf, 1962. Argentina, Brasil, Bolívia e Paraguai.

H. microps Borgmeier, 1957. Argentina, Brasil, Colômbia, Costa Rica, Equador, Guiana Francesa, Paraguai, Peru e Venezuela.

= *H. georgesi* Perrault, 1998. **Novo sinônimo.**

H. minuta Kusnezov, 1954: 34. *Nomen nudum*.

H. monticola Kempf & Brown, 1970. Colômbia.

H. panamensis (Forel, 1899). Bolívia, Brasil, Colômbia, Costa Rica, Equador, Nicarágua, Panamá, Paraguai, e Peru.

= *H. flava* Kempf, 1962. **Novo sinônimo.**

H. relicta (Wheeler, 1915). Austrália.

H. robusta Kempf, 1962. Brasil.

***H.* sp. n. A**. Austrália. **Espécie nova.**

***H.* sp. n. B**. Austrália. **Espécie nova.**

***H.* sp. n. C**. Austrália. **Espécie nova.**

***H.* sp. n. D**. Brasil. **Espécie nova.**

***H.* sp. n. E**. Brasil. **Espécie nova.**

***H.* sp. n. F**. Equador. **Espécie nova.**

ESPÉCIES DA REGIÃO AUSTRALIANA

Chave de identificação para as operárias de *Heteroponera* da Região Australiana:

1. Propódeo inerme ou em alguns casos apresentando processos agudos vestigiais. Pecíolo desarmado, sem um espinho apical. Segundo tergito gastral (abdominal IV) apenas moderadamente curvado para baixo; segmentos apicais do gáster voltados para trás (Figs. 14, 15 e 17) **2**

- Espinhos propodeais bem desenvolvidos, subtriangulares e voltados para cima. Pecíolo com um espinho apical conspícuo. Segundo tergito gastral (abdominal IV) fortemente curvado para baixo, de maneira que os segmentos apicais do gáster estão voltados para frente (Figs. 16 e 19) **6**

2. Escrobos antenais profundamente impressos. Cantos umerais angulados em vista dorsal. Segundo segmento gastral (abdominal IV) notavelmente mais estreito que o primeiro, em vista dorsal (Figs. 17 e 20) **3**

- Escrobos antenais vestigiais. Cantos umerais arredondados em vista dorsal. Segundo segmento gastral (abdominal IV) tão largo ou minimamente mais estreito que o primeiro, em vista dorsal (Figs. 14, 15 e 18) **4**

3. Tamanho comparativamente grande (CT > 4,5mm). Gáster densamente esculpido, profundamente foveolado. Em vista dorsal, cantos laterais anteriores do segundo segmento gastral arredondados. (Austrália: Queensland) ..... ***H. relicta*** (Wheeler)

- Tamanho consideravelmente menor (CT < 4,5mm). Gáster fracamente esculpido, coberto por fóveas vestigiais. Em vista dorsal, cantos laterais anteriores do segundo segmento gastral com uma projeção aguda. (Austrália: Queensland) ..... ***H.* sp. n. C**

4. Tegumento predominantemente brilhante, superficialmente esculpido; mesopleura lisa, desprovida de esculturação. Em vista lateral, perfil dorsal do mesossoma interrompido pela sutura promesonotal e metanotal, dividido em três convexidades. Em vista lateral, face anterior e posterior do pecíolo subparalelas, levemente inclinadas para trás (Nova Zelândia) ..... ***H. brounii*** (Forel)

- Tegumento normalmente opaco, fortemente esculpido; mesopleura inteiramente esculpida. Em vista lateral, perfil dorsal do mesossoma interrompido apenas pela

sutura promesonotal, dividido em duas convexidades. Em vista lateral, face anterior e posterior do pecíolo convergindo em direção ao ápice (Austrália) **5**

5. Coloração marrom-avermelhada a negra. Tegumento fortemente pontuado-reticulado. Olhos bem desenvolvidos, com cerca de sete a oito omatídeos no maior diâmetro (amplamente distribuída no território australiano) .... ***H. imbellis*** (Emery)

- Coloração amarelo-clara a marrom. Tegumento finamente pontuado. Olhos reduzidos, com no máximo quatro omatídeos no maior diâmetro (Austrália: New South Wales e Queensland) ..... ***H.* sp. n. A**

6. Segundo segmento do gáster longitudinalmente estriado e suavemente semicircular em vista lateral (Austrália: New South Wales) ..... ***H. leae*** (Wheeler)

- Segundo segmento do gáster inteiramente foveolado-rugoso e com uma curvatura abrupta na região mediana, em vista lateral (Austrália: New South Wales e Queensland) ..... ***H.* sp. n. B**

Descrições das espécies

Heteroponera brounii (Forel, 1892)
(Figs. 14 e 43)

Ectatomma (*Acanthoponera*) *brownii* [SIC] Forel, 1892: 335 (operária) Nova Zelândia.
Combinação em *Acanthoponera*: Forel, 1905a: 353 (nome corrigido para *H. brounii*).
Combinação em *Heteroponera*: Brown, em Borgmeier, 1957: 112.
Notas taxonômicas: Wheeler, 1923: 183; Brown, 1958b: 195.
= *Acanthoponera* (*Anacanthoponera*) *brouni* subsp. *kirki* Wheeler, 1923: 184, fig. 4 (operária e gine) Nova Zelândia. (sinonímia por Brown, 1958b: 18).

Material tipo. NOVA ZELÂNDIA: N. Isl., Auckland: s/ localidade, s/ data, Capt. Brown col., (1 operária - Holótipo de *Ectatomma* (*Acanthoponera*) *brownii* Forel) [MHNG] (examinado); Auckland, 5.ix.1914, W.M. Wheeler col., (8 oper./1 ergatóide -

Cótipos de *Acanthoponera* (*Anacanthoponera*) *brouni* subsp. *kirki* Wheeler) [AMNH] (examinados); (1 operária - Cótipo de *Acanthoponera* (*Anacanthoponera*) *brouni* subsp. *Kirki* Wheeler) [MZSP] (examinado); (1 operária - Cótipo de *Acanthoponera* (*Anacanthoponera*) *brouni* subsp. *kirki* Wheeler) [ANIC] (examinado); (6 operárias - Cótipos de *Acanthoponera* (*Anacanthoponera*) *brouni* subsp. *kirki* Wheeler) [MCZC] (examinados).

Diagnose: Tamanho médio (CT 3,53-3,86); coloração marrom-clara a marrom-escura; tegumento brilhante e superficialmente esculpido, cabeça longitudinalmente rugosa com pontuações e estrias superficiais na superfície interna dos escrobos antenais, restante do corpo esparsamente pontuado, com a meso e metapleura predominantemente brilhantes e pontuações mais densas e grossas nos dois primeiros tergitos gastrais; em vista dorsal, cantos umerais suavemente arredondados; espinhos propodeais virtualmente ausentes; pecíolo levemente inclinado para trás em vista lateral, sem o ápice póstero-dorsal destacado, normalmente apenas levemente angulado; em vista dorsal, pecíolo elíptico, sem um dente posterior saliente.

Descrição

Operária: CC 0,84-0,92; LC 0,70-0,80; CM 0,22-0,29; CE 0,51-0,55; CO 0,17-0,22; CMS 1,04-1,16; CEP 0,00-0,00; CP 0,29-0,36; CG 1,08-1,20; CT 3,53-3,86; IC 82,86-91,43; IE 65,63-79,31; IO 24,14-28,13. Tamanho médio. Cor marrom-avermelhada a marrom-escura, com apêndices mais claros, acobreados a amarelados. Corpo predominantemente coberto por pêlos dourados e finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência, mais densa nos primeiros tergitos gastrais; pêlos medianos do clípeo atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo predominantemente liso e brilhante, coberto apenas por fracas rúgulas longitudinais. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas que vão se tornando irregulares e divergentes à medida que se aproximam da região vertexal; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais com escultura mais fraca, coberta por pontuações superficiais e estrias oblíquas e irregulares. Face ventral da cabeça brilhante e sem estrias arqueadas conspícuas. Mesossoma brilhante, esparsamente pontuado, com

a meso e metapleura predominantemente lisas e faces laterais do propódeo fracamente cobertas por estrias longitudinais curtas e pouco conspícuas; face declive do propódeo lisa e brilhante na porção mediana e minimamente estriada no entorno. Pecíolo com escultura semelhante à do mesossoma, superficialmente pontuado e com discretas rúgulas longitudinais na face anterior. Segmentos I e II do gáster inteiramente brilhantes, com pontuação densa e superficial.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de sete dentes. Margem anterior do clípeo ligeiramente convexa. Fórmula palpal 3,3. Escrobos antenais superficiais, sem limites laterais e posteriores bem definidos. Escapos antenais ligeiramente mais largos apicalmente, relativamente curtos e nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais conspícuas de três segmentos, sendo o segmento apical menor ou igual aos dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 10 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal da cabeça plana a discretamente côncava; bordas occipitais arredondadas e não projetadas.

Perfil dorsal do mesossoma irregular em vista lateral, com duas concavidades formadas pelas suturas promesonotal e metanotal. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais obsoletos, representados por duas lamelas longitudinais que margeiam a face declive do propódeo. Garras tarsais simples, sem dentes medianos nas pernas posteriores.

Pecíolo relativamente estreito e levemente inclinado para trás, em vista lateral; face anterior encontrando a face dorsal em um ângulo discreto; face dorsal ligeiramente inclinada para baixo na direção do ápice póstero-dorsal; face posterior levemente côncava; ápice póstero-dorsal do pecíolo não diferenciado, formado apenas por um ângulo pouco projetado; em vista dorsal, pecíolo elíptico a subglobular, com a margem posterior convexa, mas sem uma projeção saliente; processo subpeciolar fracamente desenvolvido, subretangular e predominantemente opaco, com o canto posterior agudo, mas não projetado; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral mais longo e estreito que o primeiro

<u>Gine ergatóide.</u> CC 0,80; LC 0,70; CM 0,15; CE 0,42; CO 0,17; CMS 1,01; CEP 0,00;

CP 0,31; CG 1,23; CT 3,59; IC 87,88; IE 60,34; IO 24,48. Diferindo da operária pela maior robustez do corpo e pelo gáster excepcionalmente expandido. Em adição, a margem posterior da cabeça é fortemente côncava na porção mediana, em vista frontal e o mesossoma apresenta as suturas dorsais mais profundas que nas operárias.

Macho: Desconhecido.

Etimologia: Forel descreveu esta espécie em homenagem ao naturalista e militar escocês Major Thomas Broun (1838-1919). Thomas Broun trabalhou ativamente com a fauna de insetos da Nova Zelândia (Cheeseman, 1920), país da localidade tipo desta espécie.

Comentários: O isolamento geográfico aliado aos caracteres diagnósticos dificilmente permitirão que *Heteroponera brounii* seja confundida com qualquer outra espécie no gênero. De fato, esta espécie é morfologicamente mais semelhante à espécie chilena *H. carinifrons* do que às espécies australianas de *Heteroponera*, da qual pode ser separada pelo gáster mais densamente esculpido. Ainda assim, as gines ergatóides de *H. brounii* e *H. carinifrons* são quase indistinguíveis.

Como mencionado mais acima, Forel descreveu esta espécie em homenagem ao Major Thomas Broun, mas equivocou-se ao formar o epíteto específico, nomeando a espécie *H. brownii*. Este erro foi corrigido pelo próprio Forel em 1905, que alterou o nome para *H. brounii*. No entanto, em 1923, Wheeler contestou o epíteto uma vez mais e fez uma nova emenda, de modo que o nome da espécie passou a ser *H. brouni*. Brown (1958a) e os autores subsequentes seguiram o esquema de Wheeler, de forma que o nome *H. brouni* encontra-se amplamente difundido na literatura. Em 1995, Bolton publicou seu catálogo das formigas do mundo e voltou a utilizar o nome *H. brounii* proposto por Forel em 1905. Segundo Bolton, o uso do nome *H. brounii* por Forel indica que ele originalmente latinizou o nome Broun para *Brunius*, do qual a raiz é *brouni*, desta forma o genitivo correto para uma homenagem a um indivíduo do sexo masculino seria *brounii*.

Distribuição: *Heteroponera brounii* é a única espécie do gênero conhecida da Nova Zelândia, onde se encontra distribuída nas áreas de floresta da região norte, especialmente nas proximidades de Auckland.

A distribuição restrita em uma ilha poderia sugerir que a espécie é um elemento introduzido da fauna. Contudo, não existem evidências da presença desta espécie em nenhum outro lugar do mundo. Em adição, a espécie é encontrada unicamente em florestas bem preservadas e nunca em ambientes urbanos. Desta forma, não há razões para acreditar que *H. brounii* não seja um elemento aborígene em sua distribuição atual, provavelmente derivado de um ancestral que cruzou o mar antes do aparecimento do homem (Brown, 1958b).

História natural: Ninhos desta espécie são encontrados preferencialmente em cavidades de troncos caídos e entre folhas na serapilheira. As colônias são geralmente pequenas (cerca de 100 operárias) e os indivíduos tendem a apresentar tanatose quando perturbados (Brown, 1958b). Wheeler (1923), menciona o registro de uma colônia de *H. brounii* sob um tronco caído de *Agathis australis*, na região de Waitakari, próximo à Aukcland.

Material adicional examinado (182 operárias e 2 ergatóides). NOVA ZELÂNDIA: N. Isl., Auckland: Auckland, 5.ix.1914, W.M. Wheeler col. (6 operárias) [AMNH]; (3 operárias) [USNM]; Auckland / Nikotahu, 29.xi.1956, R.W. Taylor col. (2 operárias) [MZSP]; (3 operárias) [MCZC]; x-34 (4 operárias) [MCZC]; Bottle no. 2/A/25 (2 operárias) [MCZC]; Black Rock Dam, Piha Gorge, near Auckland, 12.xii.1959, R.W. Taylor col., ANIC 32 000704 (3 operárias) [ANIC]; Cascade Kauri, DK, 8.v.1984, Hammond col. (4 operárias) [ICNC]; 8.i.1984, P.M. Hammond col., B.M. 80 (2 operárias) [BMNH]; Henderson Val., near Auckland, 9.xii.1954, R.W. Taylor col. (4 operárias) [ANIC]; Little Barrier, Thum Track, 25.ii.1954, G. Ramsay col. (4 operárias) [ANIC]; Taputaputa track, Spirits BAV. N.2, 31.xii.1960, B.A. Holloway col. (3 operárias) [USNM]; Waitakere range, Top Fairy Falls track, s/ data, R.W. Taylor col., ANIC 8.49 (3 operárias) [ANIC]; CASENT0172107 (1 operária) [ANIC]; CASENT0172108 (1 ergatóide) [ANIC]; **N. Isl., Northland Region:** Three Kings, Gr. Island, Eastern arm, Quadrat II, 1.i.1953, J.S. Edwards col. (2 operárias) [USNM]; Waipoua forest / Waipoua stream / 70m., 16-21.iii.1978, S & J. Peck col. (5 operárias) [MCZC]; Waipoua SF / Toronui Tr.c / 150m., 13.iv.1980, A. Newton & M. Thayer col. (2 operárias) [MIZA]; (4 operárias) [MCZC]; NT – 5 (2 operárias) [MCZC]; NT - 6 / CASENT 0172957 (2 operárias) [MCZC]; Waipoua SF / Wairau Summit / 387 m., 11-14.iv.1980, A. Newton & M. Thayer col. (2 operárias) [MCZC]; **N. Isl., Northland**

Region, ND: Waipoua Forest, 150m - Yakas Kauri Track - Forest Litter, 19.ii.1997, leg. Schuh col. (3 operárias) [NHMW]; **N. Isl., Waikato, WO:** Te Kauri Scenic Res. - 25 km NW Otorohanga, 15.ii.1997, Schuh & Lang col. (4 operárias) [NHMW]; **N. Isl., Waikato, CL:** Coromandel Penisula, Cor.For.P, Mt. Moehau, 600m, 24.ii.1992, Leg. D. Burkhardt col., #66 (1 operária) [MHNG]; 25.ii.1992, D. Burkhardt col., #67 (75 operárias) [MHNG]; Coromandel Penisula / Te Hope - Moehau Track, 17.i.1952, T.E. Woodward col. (1 operária) [MCZC]; Coromandel Range - 6 km E Tapu, 20.i.1997, leg. Schuh & Lang col. (13 operárias) [NHMW]; **New Ireland:** s/ localidade, s/ data, s/ coletor (1 operária) [NHMW]; **Ratorua/Rotorua(?):** s/ localidade, s/ data, Capt. Brown col. (3 operárias) [MHNG].

Heteroponera imbellis (Emery, 1895)
(Figs. 15 e 44)

Acanthoponera imbellis Emery, 1895: 346 (operária) Austrália.
Wheeler & Wheeler, J. 1964: 447 (larva).
Combinação em *A.* (*Anacanthoponera*): Wheeler, 1923: 179.
Combinação em *Heteroponera*: Brown, em Borgmeier, 1957: 112.
= *Ectatomma* (*Acanthoponera*) *imbellis* var. *hilare* Forel, 1895: 421 (operária) Austrália. (sinonímia por Brown, 1958a: 196).
Combinação em *Acanthoponera*: Emery, 1911d: 36.
Combinação em *A.* (*Anacanthoponera*): Wheeler, 1923: 180.
= *Acanthoponera nigra* Clark, 1930: 6 (operária) Austrália. (sinonímia por Brown, 1958a: 196).
= *Acanthoponera occidentalis* Clark, 1926: 47, pl. 6, fig. 3 (operária) Austrália. (sinonímia por Brown, 1958a: 196).
= *Acanthoponera* (*Anacanthoponera*) *imbellis* var. *scabra* Wheeler, 1923: 181 (operária) Austrália. (sinonímia por Brown, 1958a: 196).

Material tipo. AUSTRÁLIA: New South Wales: Sydney, s/ data, A.M. Lea col. (1 operária - Cótipo de *Acanthoponera* (*Anacanthoponera*) *imbellis* var. *scabra* Wheeler) [AMNH] (examinado); (1 operária - Cótipo de *Acanthoponera* (*Anacanthoponera*) *imbellis* var. *scabra* Wheeler) [MCZC] (examinado); **Queensland**: Kamerunga, s/ data,

s/ coletor (1 operária - Holótipo de *Acanthoponera imbellis* Emery) [MCSN] (examinado); Mackay, s/ data, M. Gilbert Turner col. (1 operária - Holótipo de *Ectatomma* (*Acanthoponera*) *imbellis* var. *hilare* Forel) [MHNG] (examinado); **Victoria:** Grampians, Mt. William, s/ data, J. Clark col. (1 operária - Holótipo de *Acanthoponera nigra* Clark) [MVMA/ANIC?] (examinado); **Western Australia**: Mundaring, 30.viii.1924, J. Clark col., n. MCZC 0391 (6 operárias - Cótipos de *Acanthoponera occidentalis* Clark) [MCZC] (examinados).

Diagnose: Tamanho pequeno (CT 3,32-4,29); coloração marrom-avermelhada a negra; tegumento densamente esculpido, cabeça longitudinalmente rugosa com pontuações e estrias superficiais na região interna dos escrobos antenais, mesossoma densamente pontuado-reticulado; olhos bem desenvolvidos (OI 13,67-20,29) e elípticos; mesossoma suavemente convexo em vista lateral; em vista dorsal, cantos umerais suavemente arredondados; espinhos propodeais obsoletos; pecíolo estreito e reto em vista lateral, com as faces anterior e posterior convergindo levemente em direção ao ápice e sem o ápice póstero-dorsal destacado; em vista dorsal, pecíolo muito estreito ântero-posteriormente, sem um dente posterior mediano.

Descrição

Operária: CC 0,72-0,92; LC 0,63-0,84; CM 0,23-0,29; CE 0,41-0,51; CO 0,10-0,17; CMS 0,94-1,25; CEP 0,00-0,00; CP 0,31-0,41; CG 1,11-1,52; CT 3,32-4,29; IC 85,80-92,11; IE 57,58-65,52; IO 13,67-20,29. Tamanho médio. Cor marrom-avermelhada a negra, com apêndices mais claros, acobreados a amarelados. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência, mais densa nos primeiros tergitos gastrais; pêlos medianos do clípeo atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo predominantemente brilhante, coberto por rúgulas longitudinais conspícuas. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas que vão se tornando irregulares e divergentes à medida que se aproximam da região vertexal, formando fóveas e reticulações no vértex a nas porções laterais da cabeça; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais com escultura mais fraca, coberta por pontuações superficiais e estrias oblíquas

e irregulares. Face ventral da cabeça brilhante e sem estrias arqueadas conspícuas. Mesossoma, inteira e densamente pontuado-foveolado, incluindo a meso e metapleura e as faces laterais do propódeo, nas quais também estão presentes estrias longitudinais curtas e pouco conspícuas; face declive do propódeo lisa e brilhante na porção mediana e variavelmente pontuado-estriada no entorno. Pecíolo com escultura semelhante à do mesossoma, pontuado-reticulado. Segmentos I e II do gáster inteiramente brilhantes, com pontuação densa próximo à inserção do pecíolo tornando-se gradativamente mais esparsa e superficial em direção ao ápice.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de seis dentes. Margem anterior do clípeo ligeiramente convexa. Fórmula palpal 3,3. Escrobos antenais superficiais, sem limites laterais e posteriores bem definidos. Escapos antenais ligeiramente mais largos apicalmente, relativamente curtos e nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais conspícuas de três segmentos, sendo o segmento apical maior ou igual aos dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, elípticos e apenas discretamente convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de sete omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal da cabeça plana a discretamente côncava; bordas occipitais arredondadas e não salientes.

Mesossoma dorsalmente convexo em vista lateral. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais vestigiais, representados por duas protuberâncias pouco pronunciadas. Garras tarsais simples, sem dentes medianos nas pernas posteriores.

Pecíolo relativamente estreito e reto, em vista lateral; faces anterior e posterior convergindo muito discretamente na direção da face dorsal plana; ápice póstero-dorsal do pecíolo não diferenciado; em vista dorsal, pecíolo muito estreito ântero-posteriormente, sem uma projeção posterior saliente; processo subpeciolar bem desenvolvido, subretangular e predominantemente opaco, com uma projeção posterior aguda; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral suavemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral mais longo e estreito que o primeiro.

<u>Gine alada (pimeira descrição)</u>: CC 0,80-0,89; LC 0,70-0,80; CM 0,24-0,30; CE 0,46-0,48; CO 0,17-0,19; CMS 1,23-1,33; CEP 0,00-0,00; CP 0,39-0,41; CG 1,45-1,64; CT 4,10-4,56; IC 86,25-89,19; IE 57,58-65,52; IO 21,88-24,48. Coloração, pilosidade e

escultura como nas operárias. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais pouco conspícuas em meio à escultura; parápsides obsoletas; tégulas estreitas e enegrecidas; sutura entre anepisterno e katepisterno fracamente demarcada. Pré-escutelo estreito; axilas lateralmente arredondadas a subquadradas; sulco escuto-escutelar bem demarcado. Escutelo trapezoidal, inteiramente esculpido, minimamente convexo, praticamente no mesmo nível do escuto. Face dorsal do propódeo apenas discretamente inclinada, quase no mesmo nível do escutelo; espinhos propodeais tão desenvolvidos quanto nas operárias. Asas desconhecidas.

Gine ergatóide. Diferindo da operária apenas pela maior robustez do corpo e pela conspícua fisiogastria.

Macho: Desconhecido.

Etimologia: *Imbellis* (L.) = pacífico, calmo, avesso a guerras. Aparentemente uma referência à natureza tímida da espécie (comum a quase todos os heteroponeríneos), expressa em seus movimentos lentos e falta de agressividade.

Comentários: Apesar de facilmente distinguível das demais espécies australianas pelos caracteres diagnósticos, *Heteroponera imbellis* é provavelmente a espécie com o maior grau de variação intraespecífica no gênero. Caracteres como tamanho, esculturação, coloração, pilosidade e largura do pecíolo aparecem em diferentes estados, combinações e graduações, sem apresentar um padrão específico óbvio na ampla escala geográfica em que a espécie ocorre. Grande parte da variação na coloração dos indivíduos pode ser explicada pelo longo período de amadurecimento dos adultos (Brown 1958a). Como consequência, proles inteiras de operárias podem ser muito diferentes de um ninho para outro. Diferenças na coloração também afetam a visibilidade de padrões de esculturação, tornando ainda mais complexa a tarefa de buscar limites específicos com base na morfologia externa. Ainda assim, não se pode descartar a hipótese de que *H. imbellis* represente um complexo de espécies não diferenciáveis morfologicamente.

A grande variação morfológica levou diversos autores ao longo da história a descrever espécies, subespécies e variedades distintas que são hoje consideradas variações entre localidades ou mesmo entre colônias. Após examinar uma quantidade

significativa de exemplares de diferentes regiões geográficas, adoto a concepção de Brown (1958a) para os limites específicos desta espécie, com exceção de uma forma até então identificada como *H. imbellis* e que aqui descrevo como *H.* sp. n. A.

Ainda com relação ao trabalho de Brown, o mesmo comenta que a forma reprodutiva normalmente encontrada em *H. imbellis* é a fêmea ergatóide. No entanto, apesar de não ter examinado nenhum exemplar alado desta espécie no presente estudo, a maior parte das gines por mim estudadas parecem ser formas reprodutivas típicas de Formicidae (gines aladas). O grau de desenvolvimento corporal e, principalmente, a configuração dos escleritos do mesossoma são característicos das formas aladas de formigas. Observei apenas duas gines verdadeiramente ergatóides, o que pode sugerir que a forma reprodutiva predominante nesta espécie é, na verdade, a fêmea alada.

Não fui capaz de localizar o holótipo de *Heteroponera nigra* (Clark, 1930). Teoricamente, este exemplar deveria estar depositado no MVMA, onde está a coleção Clark, mas o curador desta instituição alega ter encontrado apenas o holótipo de *Heteroponera occidentalis* (Clark, 1926). Aparentemente, este holótipo não está em nenhuma outra instituição australiana com as quais entrei em contato.

Distribuição: Esta pequena espécie encontra-se amplamente distribuída em todo o leste, sul e sudoeste da Austrália, onde não é um dos elementos mais conspícuos da fauna, mas também não pode ser considerada incomum. O hábitat pode variar consideravelmente, desde as florestas montanhosas úmidas dos Alpes Australianos (a cerca de 1300 metros de altitude) até as savanas áridas do sudoeste. Esta considerável tolerância ecológica não é observada em nenhuma das demais espécies do gênero, que normalmente estão restritas a um habitat específico. Este fato reforça a ideia de que *H. imbellis* possa ser, com efeito, um complexo de espécies indistinguíveis morfologicamente. Uma lista completa com os registros de *H. imbellis* para a Austrália pode ser encontrada na página *Ants Down Under* (Shattuck & Barnett, 2011).

História natural: *Heteroponera imbellis* forma colônias relativamente pequenas (cerca de 70 operárias), com várias gines (ergatóides e/ou aladas) dividindo a função reprodutiva. Os ninhos são localizados sob rochas ou fragmentos de madeira, ou mesmo diretamente no solo aberto. O período de maior atividade é o diurno, quando operárias solitárias podem ser vistas deixando a pequena entrada do ninho e caminhando lentamente sobre o solo ou entre as camadas da serapilheira em busca de pequenos

artrópodes. Quando perturbadas, as operárias desta espécie apresentam tanatose (Clark, 1926).

Material adicional examinado (222 operárias, 6 gines e 2 ergatóides). AUSTRÁLIA: Australian Capital Territory: Camberra, Black Mountain, 730m, 35º16'S, 149º06'E, 10.i.1999, P.S. Ward col., 13796-2 (1 operária) [CPPW]; Camberra, Black Mountain, 13.xii.1988, S.O Shattuck col., ANIC 32 032589 (2 operárias) [ANIC]; Smokers Gap, 19.ii.1979, B.B. Lowery col., 68-179 (2 operárias) [ANIC]; **New South Wales:** Albury, 3.vii.1927, F.E. Wilson col. (1 operária) [MCZC]; Bathurst, Mt. Canobolas Park, 27.x.1991, Tom Gush col., TG 3207 (7 operárias) [MCZC]; Mt. Canobolas Park, 33º21'S, 148º59'E, 27.x.1991, Tom Gush col., 3207 (2 operárias) [ANIC]; Blackheat Blue Mtns, 3300ft., 25.ix.1966, B.B. Lowery col. (6 operárias) [ANIC]; Braidwood, x.1937, T. Greaves col. (3 operárias) [ICNC]; 72km WSW Caramba, 28.vi.1976, W. Allen col. (3 operárias) [ANIC]; Dex Creek, 9km NW Kanangra Tops, 950m., 33.56S, 150.11E, 27.xi.1976, P.S. Ward col., 2065 (3 operárias) [CPPW]; Gingra Rge, nr. Kanangra Tops, 950m., 34.00S, 150.08E, 16.iv.1976, P.S. Ward col., 1609 (3 operárias) [CPPW]; Kanangra Boyd N.P., 1200m., 34.00S, 150.03E, 18.vii.1975, P.S. Ward col., 978 (3 operárias) [CPPW]; 981 (3 operárias) [CPPW]; Katoomba, 24.viii.1977, B.B. Lowery col. (2 operárias) [ANIC]; 2km N. of Monga, 18.ix.1983, M.S. Harvey col., 87 (2 operárias) [ICNC]; Nightcap Range, Blue Knob Mt., 3000ft., 5.ix.1966, B.B. Lowery col., ANIC 013689 (3 operárias) [ANIC]; The Creel, Mt. Kosciusko, 3000ft., 14-15.xii.1931, P.J. Darlington col. (1 operária) [MZSP]; W.M. Wheeler col. (13 operárias) [MCZC]; 5km SW of Pigeon House Mt., 35º23'S, 150º14'E, 15.v.1982, L. Hill col., ANIC 834 (2 operárias e 1 gine) [ANIC]; Mt. Victoria, 23.x.1976, B.B. Lowery col., ANIC 68-178 (2 operárias) [ANIC]; Mt. Warning, 1000ft., 7.ix.1962, B.B. Lowery col., ANIC 68-184 (2 operárias) [ANIC]; Myall Lakes N.P., 32º26'S, 152º32'E, s/ data, Alan York col. (1 operária e 1 gine) [ANIC]; 20km S. Nerriga, Morton N.P., 24.iv.1987, C. Reid col. (2 operárias) [ANIC]; Royal Nat. Park, 50m., 34º09'S, 151º01'E, 7.xi.1974, P.S. Ward col., 302-2 (1 operária) [CPPW]; Saw Pit Creek, Mt. Kosciusko, 4000ft., 11.xii.1931, W.M. Wheeler col. (5 operárias) [MCZC]; Sydney, s/ data, A.M. Lea col., 14902 (1 operária) [MCZC]; 12km W. Wombeyan Caves, 3100ft., 4.iv.1979, B.B. Lowery col. (2 operárias) [ANIC]; Wyong, Oriumbah State Forest, 500ft., 23.v.1964, B.B. Lowery col., ANIC 32 013676 (1 operária e 1 gine) [ANIC]; Wilton, 13.vii.1976, P. Woodhouse col. (1 operária)

[CPPW]; **Queensland:** Adelaide, s/ data, Mjöberg col. (1 operária) [MHNG]; Bellenden-ker, Cableway Tower no.3, 1000m, 25.ix.1981, G. Monteith col. (3 operárias) [ANIC]; Cedar Creek, Tamborine Mt., S. Qld., 13.xi.1950, W.L. Brown col. (1 operária) [MCZC]; 14.xi.1950, W.L. Brown col. (2 operárias) [MCZC]; 14km Wby S Eungella, 350m., 21º10'S, 148º22'E, 18.xi.1981, A. Gillison col. (3 operárias) [ANIC]; 10km SE Kenilworth, 340m., 26º40'S, 152º47'E, 27.viii.1983, P.S. Ward col., 6279-2 (1 operária) [CPPW]; (NEQ) Kirrama Range, via Kennedy, 700m., 3.x.1980, G.B. Monteith col., 232 (3 operárias) [ANIC]; (ME) Kroombit Tops SSW Calliope, Beauty spot 98, 860m., 24º22'S, 150º59'E, 29.ix.1985, G. Monteith col., 679 (2 operárias e 1 gine) [ANIC]; 10km SE Kenilworth, 340m., 26º40'S, 152º47'E, 25.viii.1983, P.S. Ward col., 6246-2 (1 operária) [CPPW]; McNamee Creek, 300m., 8.vii.1971, Taylor Feehan col., ANIC 364 (2 operárias) [ANIC]; McPherson Range, Lamington NP, Mt. Hobwee, 1000-1150m, 28º15'S, 153º13'E, 5-7.i.1992, Burkhardt col., #10a (11 operárias) [MCZC]; McPherson Range, Lamington NP, Mt. Merino, 1050-1100m, 28º15'S, 153º12'E, 06.i.1992, Burkhardt col., #11ª (2 operárias e 2 gines) [MCZC]; McPherson Range, Lamington NP, Mt. Wanungara, 1100m, 28º15'S, 153º11'E, 6-9.i.1992, Burkhardt col., #12a (1 operária) [MCZC]; McPherson Range, Lamington NP, Coomera Rive, 750m, 28º14'S, 153º11'E, 08.i.1992, Burkhardt col., #14 (2 operárias) [MCZC]; (NE) Mt. Demi, 7km SW of Mossman, 1100m., 16º30'S, 145º19'E, 29.x.1983, D.K. Yeates & G.I. Thompson col., 604 (2 operárias) [ANIC]; (ME) Mt. Dryander summit, 740m., 20º15'S, 148º33'E, 24.iv.1979, G. Monteith col., 61 (2 operárias) [ANIC]; Mt. Spec, 880m., 18º55'S, 146º09'E, 3-31.viii.1995, M. Cermak col., ANIC 32 002321 (2 operárias) [ANIC]; Mt. Tambourine (N. side, nr. Corns Falls), 8.v.1953, T.E. Woodward col. (3 operárias) [USNM]; (MEQ) Nob Creek, Byfield, 22º52'S, 150º37'E, 27.iv.1979, G.B. Monteith col., 68 (3 operárias) [ANIC]; (NE) Shiptons Flat, via Helenvale, 200m., 15º48'S, 145º14'E, 30.xi.1985, D. Yeates col., 687 (2 operárias) [ANIC]; **South Australia:** Alligator Gorge, v-vi.1974, P.J.M. Greenslade col. (1 operária) [ANIC]; Belair, ii.1971, P.J.M. Greenslade col., ANIC 32 000683 (2 operárias) [ANIC]; Coorong, 11.x.1975, P.J.M. Greenslade col. (1 operária) [ANIC]; Flinders Rg., 20.ix.1971, P.J.M. Greenslade col. (1 operária) [ANIC]; Gawler, s/ data, A.M. Lea col. (1 operária) [AMNH]; mesmos dados [MCZC]; Glen Osmond, 18.ix.1973, P.J.M. Greenslade col. (1 operária) [ANIC]; Mambray Ck., 29.v.1974, P.J.M. Greenslade col. (1 operária) [ANIC]; Monarto Sth., 16.ix.1973, P.J.M. Greenslade col. (2 operárias) [ANIC]; Mt. Remarkable, 24.iv.1973, P.J.M. Greenslade

col. (1 operária) [ANIC]; S. Flinders, Mt. Remarkable, 2900ft., 24.xi.1951, W.L. Brown col. (1 operária) [MCZC]; **Victoria:** Arthur's Seat (McCrae) 900ft., 29.iv.1951, W.L. Brown col. (4 operárias) [MCZC]; Bonang, iii.1958, Darlingtons col. (9 operárias) [MCZC]; Burwood, 22.viii.1951, W.L. Brown col. (1 operária) [MCZC]; 7.ix.1951, W.L. Brown col. (5 operárias) [MCZC]; 5km East of Dunolly, 4.viii.1984, R.J. Moran col., 878 (2 operárias) [ANIC]; Ferntree Gully, 1.i.1951, W.L. Brown col. (2 operárias) [MCZC]; s/ data, F.E. Wilson col. (3 operárias) [MCZC]; Healesville Coranderrk Rea., 20-21.iii.1982, M.S. Harvey col., 811 (2 operárias) [ANIC]; Horseshoe Bend, Little Desert N.P., 6.vii.1982, M.S. Harvey & B. E. Roberts col. (3 operárias) [ANIC]; Kew Studley Pk., 9.xi.1958, B.B. Lowery col., ANIC 7-52 (3 operárias) [ANIC]; Lara, 17.viii.1951, W.L. Brown col. (4 operárias) [MCZC]; Marrietville, 7.ix.1958, B.B. Lowery col., ANIC 7-50 (3 operárias) [ANIC]; S. Morangi, Melbourne, 21.v.1958, B.B. Lowery col. (3 operárias) [ANIC]; One Tree Hill, Dandenong, 17.iii.1951, W.L. Brown col. (9 operárias e 2 ergatóides) [MCZC]; One Tree Hill, Ferntree Gully, 6.ii.1958, B.B. Lowery col., ANIC 68-183 (2 operárias) [ANIC]; Queenstown, 19.x.1958, B.B. Lowery col. (3 operárias) [ANIC]; Warrandyte, 6.x.1951, W.L. Brown col. (4 operárias) [MCZC]; mesmos dados (2 operárias) [CASC]; **Western Australia:** Margaret River, 2.xi.1931, W.M. Wheeler col. (3 operárias) [MCZC]; National Park, Darling Range, 7.ix.1931, W.M. Wheeler col. (3 operárias) [MCZC].

Heteroponera leae (Wheeler, 1923)
(Figs. 16 e 43)

Acanthoponera (*Anacanthoponera*) *leae* Wheeler, 1923: 181, fig. 3 (operária) Austrália. Combinação em *Heteroponera*: Brown, 1958a: 196.

Material tipo. AUSTRÁLIA: New South Wales: Kosciusko National Park, s/ data, A.M. Lea col., n. MCZC 20370 (2 operárias - Cótipos) [MCZC] (examinado).

Diagnose: Tamanho grande (CT 5,30-5,95); coloração marrom-avermelhada a negra; tegumento densamente esculpido, cabeça coberta por rugas longitudinais longas e irregulares, entremeadas por pontuações e fovéolas, restante do corpo densamente reticulado-rugoso, sendo que o segundo tergito gastral tem a escultura orientada

longitudinalmente; margem vertexal da cabeça côncava, dado o desenvolvimento dos cantos occipitais; mandíbulas finamente estriadas; escrobos antenais vestigiais; em vista dorsal, cantos umerais angulados, com uma discreta projeção aguda; espinhos propodeais reduzidos, subtriangulares; nodo do pecíolo arredondado, com as faces anterior e posterior convergindo na direção de um dente ântero-dorsal agudo e pronunciado; segundo tergito gastral curto, semicircular, longa e suavemente curvado para baixo em vista lateral.

Descrição

Operária: CC 1,20-1,37; LC 1,09-1,28; CM 0,43-0,48; CE 0,70-0,84; CO 0,19-0,24; CMS 1,61-1,76; CEP 0,07; CP 0,43-0,46; CG 1,57-1,88; CT 5,30-5,95; IC 89,90-92,98; IE 63,56-66,04; IO 17,70-19,07. Tamanho grande. Cor marrom-avermelhada a negra, com apêndices mais claros, acobreados a ferruginosos; em alguns exemplares o gáster se apresenta ligeiramente mais claro que o restante do corpo. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos e curtos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência; pêlos medianos do clípeo atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas brilhantes e finamente estriadas ao longo de todo o comprimento, até a proximidade das margens mastigatórias, com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo predominantemente brilhante, coberto por rúgulas longitudinais quase indistintas. Dorso da cabeça densamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas que vão se tornando irregulares e divergentes à medida que se aproximam da região vertexal, formando uma densa reticulação no vértex a nas porções laterais da cabeça; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações e fovéolas superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais com escultura similar ao da superfície cefálica adjacente, apenas com rugosidade mais fina nas proximidades das inserções antenais. Face ventral da cabeça brilhante e esparsamente coberta por grossas pontuações. Mesossoma densamente foveolado-rugoso, especialmente na região dorsal; meso e metapleura e faces laterais do propódeo com esculturação mais fraca e esparsa, incluindo finas estrias longitudinais e pontuações superficiais; face declive do propódeo com uma faixa mediana lisa e brilhante e variavelmente pontuado-estriada no entorno. Pecíolo com escultura mais fina que a do mesossoma, predominantemente pontuado-reticulado. Dorso dos tergitos I e II do gáster longitudinalmente estriado-reticulado, com fóveas superficiais próximo à inserção do pecíolo.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de cinco dentes, sendo que somente os apicais são bem desenvolvidos, os demais são inconspícuos e representados por meras ondulações. Margem anterior do clípeo plana a ligeiramente convexa. Fórmula palpal desconhecida. Escrobos antenais obsoletos, sem limites laterais e posteriores bem definidos, uma vez que as carenas frontais mal alcançam a altura dos olhos. Escapos antenais relativamente curtos, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais conspícuas de três segmentos, sendo o segmento apical tão longo ou ligeiramente maior que os dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e apenas discretamente convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 10 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal côncava em vista frontal; bordas occipitais arredondadas e pronunciadas.

Perfil dorsal do mesossoma quase plano, com as suturas dorsais fracamente impressas. Cantos umerais subtriangulares e projetados. Espinhos propodeais curtos e subtriangulares. Garras tarsais simples, sem dentes medianos nas pernas posteriores.

Pecíolo relativamente robusto, em vista lateral; face anterior discretamente inclinada terminando em um espinho apical bem desenvolvido na porção anterior do pecíolo; face posterior mais longa e convexa, formando uma curva contínua antes de alcançar o espinho apical; projeção póstero-dorsal do pecíolo ausente; em vista dorsal, pecíolo estreito ântero-posteriormente; processo subpeciolar bem desenvolvido, subquadrado e predominantemente opaco, com o canto posterior agudo, mas não projetado; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral suavemente convexas. Primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral tão largo quanto o primeiro em vista dorsal, em vista lateral o tergito é subglobular, mais curto que o primeiro e forma uma curvatura semicircular contínua que dirige os segmentos apicais do gáster para baixo.

Gine: Desconhecida.

Macho: Desconhecido.

Etimologia: O epíteto específico é uma homenagem do autor ao entomólogo australiano Dr. Arthur Mills Lea (1868-1932), coletor da série tipo desta espécie.

Comentários: Os caracteres diagnósticos desta espécie são suficientes para distingui-la das demais congêneres. Como ocorre com a espécie neotropical *Heteroponera monticola*, *H. leae* apresenta o espinho dorsal do pecíolo bem desenvolvido, semelhante ao de algumas espécies de *Acanthoponera*. Contudo, no caso desta espécie o espinho ocupa uma posição apical no pecíolo e não póstero-dorsal como em *H. monticola*.

Distribuição: *Heteroponera leae* ocorre nos bosques montanhosos da região noroeste de New South Wales, Austrália. Uma lista completa com os registros de *H. leae* para a Austrália pode ser encontrada na página *Ants Down Under* (Shattuck & Barnett, 2011).

História natural: Todos os exemplares conhecidos desta espécie foram coletados em amostras de serapilheira ou em armadilhas do tipo pitfall, sugerindo que as colônias estejam localizadas no solo, entre folhas caídas.

Material adicional examinado (6 operárias). AUSTRÁLIA: New South Wales: Royal Nat. Park, 50m., 34º09'S, 151º01'E, 01.vii.1975, P.S. Ward col., 945 (1 operária) [CPPW]; 952 (2 operárias) [CPPW]; 15.xii.1985, P.S. Ward col., 8217-4 (1 operária) [CPPW].

Heteroponera relicta (Wheeler, 1915)
(Figs. 17 e 43)

Paranomopone relicta Wheeler, 1915: 188, pl. 8 (operária, gine e larva) Austrália.
Imai, Crozier & Taylor, 1977: 347 (cariótipo).
Combinação em *Heteroponera*: Brown, 1958a: 196.

Material tipo. AUSTRÁLIA: Queensland: Kuranda, 28.x.1914, W.M. Wheeler col., n. MCZC 20426 (2 operárias e 1 ergatóide - Cótipos) [MCZC] (examinado).

Diagnose: Tamanho grande (CT 5,02-5,92); coloração marrom-avermelhada a negra; tegumento densamente e inteiramente esculpido, cabeça longitudinalmente reticulada-rugosa, com fóveas superficiais esparsas; superfície interna dos escrobos antenais predominantemente lisa e brilhante, restante do corpo densamente foveolado-rugoso;

escrobos antenais muito profundos; em vista dorsal, cantos umerais angulados e ligeiramente projetados; espinhos propodeais vestigiais; pecíolo robusto em vista lateral, com as faces anterior e posterior subparalelas, face dorsal convexa e sem o ápice póstero-dorsal destacado; em vista dorsal, pecíolo subglobular, sem um dente posterior distinguível; segundo segmento gastral longo e apenas moderadamente curvado.

Descrição

Operária: CC 1,13-1,30; LC 1,11-1,35; CM 0,39-0,45; CE 0,67-0,77; CO 0,22-0,26; CMS 1,47-1,66; CEP 0,00; CP 0,46-0,55; CG 1,57-1,95; CT 5,02-5,92; IC 97,87-103,70; IE 55,36-63,04; IO 17,84-21,74. Tamanho grande. Cor marrom-avermelhada a negra, com apêndices mais claros, acobreados a amarelados; alguns exemplares possuem o gáster mais claro comparado ao restante do corpo, assumindo um aspecto bicolor. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência; apêndices densamente cobertos por pêlos decumbentes curtos a médios, dirigidos apicalmente, com alguns pêlos suberetos e muito longos esparsamente distribuídos; pêlos medianos do clípeo atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas brilhantes com algumas estrias inconspícuas e pontuações pilígeras esparsas. Clípeo predominantemente brilhante, coberto por rúgulas longitudinais curtas. Dorso da cabeça brilhante, coberto por rugas longitudinais longas e irregulares, formando fóveas e reticulações à medida que se aproximam da região vertexal; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais lisa e brilhante, eventualmente com fracas rúgulas irregulares e finas estrias longitudinais na altura das inserções antenais. Face ventral da cabeça predominantemente lisa e brilhante e com algumas pontuações profundas e esparsas. Mesossoma brilhante e densamente foveolado-rugoso, com áreas lisas na meso e metapleura e faces laterais do propódeo; face declive do propódeo inteiramente lisa e brilhante. Pecíolo com escultura semelhante à do mesossoma, densamente foveolado-rugoso. Segmentos I e II do gáster brilhantes, inteiramente foveolado-rugosos, com fóveas mais profundas e densas próximo à inserção do pecíolo.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga; mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de sete pequenos dentes; margem anterior do clípeo ligeiramente convexa. Fórmula palpal 4,3. Escrobos antenais profundamente impressos,

com os limites laterais e posteriores carenados e bem definidos. Escapos antenais ligeiramente mais largos apicalmente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais conspícuas de três segmentos, sendo o segmento apical menor ou igual aos dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 10 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal côncava; bordas occipitais arredondadas e destacadas.

Mesossoma compacto, com o perfil dorsal convexo, interrompido apenas pela sutura promesonotal. Cantos umerais triangulares e fortemente projetados. Espinhos propodeais vestigiais, representados por dois dentículos muitas vezes inconspícuos em meio à escultura. Garras tarsais simples, sem dentes medianos nas pernas posteriores.

Pecíolo largo e reto, em vista lateral; faces anterior e posterior subparalelas, atingindo a face dorsal em um ângulo discreto; face dorsal distintamente convexa; ápice póstero-dorsal do pecíolo não diferenciado; em vista dorsal, pecíolo globoso, sem uma projeção posterior saliente; processo subpeciolar predominantemente translúcido e de formato bem característico, inclinado anteriormente, com a região posterior bem pouco projetada; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral distintamente mais longo e estreito que o primeiro.

Gine ergatóide. CC 1,35; LC 1,36; CM 0,43; CE 0,77; CO 0,25; CMS 1,69; CEP 0,00; CP 0,60; CG 2,77; CT 6,84; IC 100,89; IE 56,64; IO 18,58. Diferindo da operária apenas pelo gáster extremamente expandido.

Macho (primeira descrição): CC 0,82; LC 0,58; CM 0,27; CE 0,17; CO 0,64; CMS 1,64; CEP 0,00; CP 0,48; CG 1,37; CT 4,58; IC 70,59; IE 29,17; IO 110,42. Tamanho médio. Coloração castanho-clara, com as regiões dorsais mais escuras e apêndices amarelados. Superfície dorsal das mandíbulas coberta por pêlos longos, sendo que alguns ultrapassam o comprimento das mandíbulas. Antenas cobertas por uma fina pubescência, com poucos pêlos suberetos nos escapos. Disco central do clípeo com rugas longitudinais esparsas.

Mandíbulas pequenas com cerca de seis dentes. Olhos excepcionalmente grandes, ocupando totalmente as margens laterais da cabeça. Face dorsal do propódeo

minimamente convexa; face declive separada da face dorsal por uma carena arqueada transversal. Asas diferindo do padrão de venação do gênero pelo maior comprimento e menor pigmentação das veias. Nas asas anteriores as veias Rs, M e Cu atingem a margem distal. Asas posteriores com as veias Rs e M relativamente longas, mas não atingindo a margem externa da asa; cerca de oito hâmulos submedianos presentes.

Etimologia: *Relictus* (L.) = remanescente, recuperado. Ao descrever esta espécie, Wheeler menciona a dificuldade em determinar suas relações com outros grupos e supõe que a mesma possa ser um relicto de uma linhagem ancestral de formigas já não encontrada na Região Australiana.

Comentários: *Heteroponera relicta* pode ser separada das demais espécies do gênero pela combinação de tamanho corporal relativamente grande, esculturação densa e escrobos antenais profundos.

Dados os caracteres diagnósticos peculiares, esta espécie foi originalmente descrita por Wheeler (1915) como única representante do gênero *Paranomopone*. Contudo, após examinar em detalhes exemplares desta espécie, Brown (1958a) convenceu-se de que *Paranomopone relicta* apresentava todos os caracteres comuns às espécies de *Heteroponera* e propôs uma nova combinação. Toda a série sintípica desta espécie (uma gine e duas operárias) está depositada no MCZC em Harvard. A operária em melhor estado de conservação será designada lectótipo visando a estabilidade nomenclatural do grupo.

Distribuição: Esta espécie parece ter sua distribuição restrita às florestas úmidas do nordeste de Queensland, Austrália. Uma lista completa com os registros de *H. relicta* para a Austrália pode ser encontrada na página *Ants Down Under* (Shattuck & Barnett, 2011).

História Natural: Colônias desta espécie têm sido encontradas preferencialmente em troncos podres no solo ou entre folhas na serapilheira. Aparentemente, gines ergatóides são as únicas formas reprodutivas desta espécie.

Material adicional examinado (78 operárias, 2 ergatóides e 1 macho). AUSTRÁLIA: Queensland: Atherton, Atherton tab., xii.1957-11.1958, Darlingtons

col. (12 operárias) [MCZC]; Atherton tab., Longlands gap, ii.1958, Darlingtons col. (2 operárias) [MCZC]; (NQ) Barrine, i.1935, A.N. Burns col. (2 operárias) [USNM]; 8km S Cape Tribulation, 30m., 16º0'S, 145º26'E, 5.vi.1980, P.S. Ward col., 4428 (1 operária) [CPPW]; 1.6 km WSW Cape Tribulation, 40m., 16º04.94'S, 145º27.69'E, 15.viii.2006, J.T Longino (Ant Course, 2006) col., JTL 5818 (1 operária e 1 macho) [CPJL]; Cairns dist., Macalister Ra., W. Slope, 3.xi.1950, W.L. Brown col. (10 operárias) [MCZC]; Cardwell, Kirrama Rge., 2-3000ft., ii.1958, Darlingtons col. (8 operárias) [MCZC]; NW of Daintree, Mt. Alexander, xii.1957, Darlingtons col. (9 operárias) [MCZC]; Henrietta Crk., Palmeraton N.P., 350m., 17º36'S, 145º45'E, 20.viii.1983, P.S. Ward col., 6179-3 (1 operária) [CPPW]; Lake Eacham, 760m., 17º185'S, 145º37'E, 21-25.iii.1975, R.W. Taylor col., Taylor 75-46 (8 operárias) [ICNC]; Lake Eacham Nat. Park, 750m., 17º17'S, 145º38'E, 26.v.1980, P.S. Ward col., 4322 (1 operária e 1 ergatóide) [CPPW]; 30.v.1980, P.S. Ward col., 4344 (3 operárias) [CPPW]; Malanda, N. Qld., 7.xi.1950, W.L. Brown col. (1 operária) [MCZC]; Mary Creek, site 4, 1000m., 16º33.4'S, 145º16,7'E, 12.ii.2005, C. Burwell col., 52129 (6 operárias) [CASC]; Mt. Perseverance, 4.3km NE site 3, 400m., 16º32'S, 145º22.1'E, 13.ii.2005, C. Burwell col., 52094 (6 operárias) [CASC]; Mt. Lewis 2.5km E site 5, 800m., 16º35.2'S, 145º18'E, 10.ii.2005, C. Burwell col., 52117 (3 operárias) [CASC]; Smithfield Conservation Park, 70m., 16º49'S, 145º41'E, 11.viii.2006, A.V. Suarez col., AVS2994 (2 operárias) [CPPW]; Tinaroo L. nr. Kairi, 700m., 8.xi.1962, E.S Ross & D.Q. Cavagnaro col. (3 operárias) [CASC]; (NQ) Tully Falls Nat. Pk., 750m., 2.vii.1971, R.W. Taylor & J. Feehan col. (2 operárias) [ICNC].

***Heteroponera* sp. n. A**

(Figs. 18 e 45)

Diagnose: Tamanho médio (CT 3,40-3,61); coloração marrom-clara a ferruginosa; tegumento densamente esculpido, cabeça longitudinalmente rugosa com pontuações e estrias superficiais na região interna dos escrobos antenais, mesossoma densamente pontuado-reticulado; olhos muito reduzidos; mesossoma plano em vista lateral; em vista dorsal, cantos umerais suavemente arredondados; espinhos propodeais obsoletos; pecíolo estreito e reto em vista lateral, com as faces anterior e posterior discretamente convergentes e sem o ápice póstero-dorsal destacado; em vista dorsal, pecíolo muito

estreito ântero-posteriormente, sem um dente posterior mediano.

Descrição

Operária: CC 0,75-0,80; LC 0,65-0,69; CM 0,22-0,27; CE 0,39-0,43; CO 0,07-0,10; CMS 0,94-1,04; CEP 0,00; CP 0,29-0,31; CG 1,13-1,20; CT 3,40-3,61; IC 84,38-87,42; IE 60,15-62,96; IO 11,44-14,81. Tamanho pequeno. Cor marrom-clara a ferruginosa, com apêndices mais claros, acobreados a amarelados. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência, mais densa nos primeiros tergitos gastrais; pêlos medianos do clípeo atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo predominantemente brilhante, coberto por rúgulas longitudinais conspícuas. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas que vão se tornando irregulares e divergentes à medida que se aproximam da região vertexal, formando fóveas e reticulações no vértex a nas porções laterais da cabeça; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais com escultura mais fraca, coberta por pontuações superficiais e estrias oblíquas e irregulares. Face ventral da cabeça brilhante e sem estrias arqueadas conspícuas. Mesossoma, inteiramente e densamente pontuado-foveolado, incluindo a meso e metapleura e as faces laterais do propódeo, nas quais também estão presentes estrias longitudinais curtas e pouco conspícuas; face declive do propódeo lisa e brilhante na porção mediana e variavelmente pontuado-estriada no entorno. Pecíolo com escultura semelhante à do mesossoma, pontuado-reticulado. Segmentos I e II do gáster inteiramente brilhantes, com pontuação densa próximo à inserção do pecíolo tornando-se gradativamente mais esparsa e superficial em direção ao ápice.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de seis dentes. Margem anterior do clípeo ligeiramente convexa. Fórmula palpal 3,3. Escrobos antenais superficiais, sem limites laterais e posteriores bem definidos. Escapos antenais ligeiramente mais largos apicalmente, relativamente curtos e nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais conspícuas de três segmentos, sendo o segmento apical maior ou igual aos dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bastante reduzidos, arredondados e apenas discretamente convexos, localizados pouco acima da metade

anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de quatro omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal plana a discretamente côncava; bordas occipitais arredondadas e não salientes.

Perfil do mesossoma plano em vista lateral. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais vestigiais, representados por duas protuberâncias pouco pronunciadas. Garras tarsais simples, sem dentes medianos nas pernas posteriores.

Pecíolo relativamente estreito e reto, em vista lateral; faces anterior e posterior convergindo muito discretamente na direção da face dorsal que é plana; ápice póstero-dorsal do pecíolo não diferenciado; em vista dorsal, pecíolo muito estreito ântero-posteriormente, sem uma projeção posterior saliente; processo subpeciolar bem desenvolvido, subretangular e predominantemente opaco, com uma projeção posterior aguda; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral suavemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral mais longo e estreito que o primeiro.

Gine: CC 0,87; LC 0,76; CM 0,27; CE 0,46; CO 0,17; CMS 1,30; CEP 0,00; CP 0,39; CG 1,52; CT 4,34; IC 87,50; IE 60,32; IO 22,22. Coloração, pilosidade e escultura como nas operárias. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais pouco conspícuas em meio à escultura; parápsides obsoletas; tégulas estreitas e enegrecidas; sutura entre anepisterno e katepisterno fracamente demarcada. Pré-escutelo estreito; axilas lateralmente arredondadas a subquadradas; sulco escuto-escutelar bem demarcado. Escutelo trapezoidal, inteiramente esculpido, minimamente convexo, praticamente no mesmo nível do escuto. Face dorsal do propódeo apenas discretamente inclinada, quase no mesmo nível do escutelo; espinhos propodeais tão desenvolvidos quanto nas operárias. Asas desconhecidas.

Macho: Desconhecido.

Comentários: Esta espécie é próxima à *H. imbellis* podendo ser diferenciada desta pelo menor tamanho, coloração mais clara e pelo padrão de escultura, que é fortemente pontuado-reticulado em *H. imbellis* e finamente pontuado nesta espécie. Em adição, *H.* sp. n. A apresenta uma drástica redução no tamanho dos olhos compostos, o que a

diferencia de qualquer outra espécie do gênero na Austrália. As únicas espécies de *Heteroponera* com esta característica são *H. microps* e *H.* sp. n. F que ocorrem exclusivamente na Região Neotropical e têm os olhos vestigiais, enquanto *H*. sp. n. A possui cerca de quatro omatídeos no maior diâmetro.

Distribuição: A espécie foi registrada em diferentes localidades de New South Wales e Queensland, Austrália, sempre em regiões de floresta úmida.

História natural: As únicas informações disponíveis nos rótulos sugerem que, assim como em *H. imbellis*, as colônias desta espécie são encontradas no solo. As únicas gines conhecidas para *H*. sp. n. A são as formas aladas (não ergatóides).

Material examinado (48 opererárias e 9 gines). AUSTRÁLIA: New South Wales: Barrington, Mt. Royal Rge. 3-4500', x.1957, Darlingtons col. (3 operárias e 2 gines) [MCZC]; Barrington Tops Nat. Pk., 900m., 32º06'S, 151º28'E, 11.xi.1974, P.S. Ward col., 357 (2 operárias e 1 gine) [CPPW]; 11.v.1975, P.S. Ward col., 818 (2 operárias) [CPPW]; 9km NE Batemans Bay, 20m., 35º39'S, 150º15'E, 18.xii.1988, P.S. Ward col., 9704 (3 operárias) [CPPW]; Burril Lake (nr. Cockwhyte Ck), 4.xii.1983, R.J. Moran col., 893 (3 operárias) [ANIC]; Dorrigo NP, W end Blackbutt Tr. 790m., 5.iii.1980, A. Newton & M. Thayer col. (2 operárias e 2 gines) [MCZC]; Mt. Saddleback, nr. Kiama, 1200ft., 19.xii.1961, B.B. Lowery col., ANIC 32 013677 (3 operárias) [ANIC]; Kioloa S.F., 35m., 35º34'S, 150º11'E, 17.xii.1988, P.S. Ward col., 9685-3 (2 operárias) [CPPW]; Royal Nat. Park, 50m., 34º09'S, 151º01'E, 15.xii.1985, P.S. Ward col., 8214-4 (3 operárias) [CPPW]; Wiangaree SF, Brindle Ck. 740m, 29.ii-1.iii.1980, A. Newton & M. Thayer col., NT-82 (1 gine) [MCZC]; NT-84 (3 gines) [MCZC]; **Queensland:** Mt. Bartle Frere, W. slope, 3-5000', xii.1957, Darlingtons col. (9 operárias) [MCZC]; 30 km W Gympie, Bongmuller Creek, 9.viii,1972, W.L. & D.E. Brown col. (1 operária) [MCZC]; S. Maleny, Mary Cairncross Park, 450m, 8.viii,1972, W.L. & D.E. Brown col. (9 operárias) [MCZC]; Spicers Gap, 700m., 28º05'S, 152º25'E, 8.vi.1977, P.S. Ward col., 2566 (3 operárias) [CPPW]; 6km SSW North Tamborine, 500m., 27º56'S, 153º11'E, 31.xii.1988, P.S. Ward col., 9833-4 (3 operárias) [CPPW].

***Heteroponera* sp. n. B**

(Figs. 19 e 45)

Diagnose: Tamanho grande (CT 5,40-5,83); coloração marrom-avermelhada; tegumento densamente esculpido, cabeça coberta por rugas longitudinais longas e irregulares, entremeadas por pontuações e fovéolas, restante do corpo densamente reticulado-rugoso; escultura no segundo tergito gastral com um padrão longitudinal discreto; margem vertexal da cabeça côncava, dado o desenvolvimento dos cantos occipitais; mandíbulas finamente estriadas; escrobos antenais vestigiais; em vista dorsal, cantos umerais angulados, com uma leve projeção aguda; espinhos propodeais bem desenvolvidos, voltados para cima; nodo do pecíolo arredondado, com as faces anterior e posterior convergindo na direção de um dente apical; segundo tergito gastral fortemente convexo e abruptamente curvado para baixo na metade de seu comprimento em vista lateral.

Descrição

Operária: CC 1,18-1,30; LC 1,17-1,30; CM 0,48-0,51; CE 0,67-0,80; CO 0,17-0,20; CMS 1,60-1,78; CEP 0,10-0,12; CP 0,43-0,46; CG 1,66-1,78; CT 5,40-5,83; IC 98,98-100,00; IE 57,73-61,54; IO 14,85-15,38. Tamanho grande. Cor marrom-avermelhada a negra, com apêndices mais claros, acobreados a ferruginosos; em alguns exemplares o gáster se apresenta ligeiramente mais claro que o restante do corpo. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos e curtos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência; pêlos medianos do clípeo atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas brilhantes e finamente estriadas ao longo de todo o comprimento, até a proximidade das margens mastigatórias, com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo predominantemente brilhante, coberto por rúgulas longitudinais quase indistintas. Dorso da cabeça densamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas que vão se tornando irregulares e divergentes à medida que se aproximam da região vertexal, formando uma densa reticulação no vértex a nas porções laterais da cabeça; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações e fovéolas superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais com escultura similar ao da superfície cefálica adjacente, apenas com rugosidade mais fina nas proximidades das inserções antenais. Face ventral da cabeça

brilhante e esparsamente coberta por grossas pontuações. Mesossoma densamente foveolado-rugoso, especialmente na região dorsal; meso e metapleura e faces laterais do propódeo com esculturação mais fraca e esparsa incluindo finas estrias longitudinais e pontuações superficiais; face declive do propódeo com uma faixa mediana lisa e brilhante e variavelmente pontuado-estriada no entorno. Pecíolo com escultura mais fina que a do mesossoma, predominantemente pontuado-reticulado. Dorso dos tergitos I e II do gáster estriado-reticulado, com fóveas superficiais próximo à inserção do pecíolo e com um padrão longitudinal discreto.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias das mandíbulas com cerca de cinco dentes, sendo que somente os apicais são bem desenvolvidos, os demais são inconspícuos e representados por meras ondulações. Margem anterior do clípeo plana a ligeiramente convexa. Fórmula palpal desconhecida. Escrobos antenais obsoletos, sem limites laterais e posteriores bem definidos, uma vez que as carenas frontais mal alcançam a altura dos olhos. Escapos antenais relativamente curtos nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais conspícuas de três segmentos, sendo o segmento apical tão longo ou ligeiramente maior que os dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos moderadamente desenvolvidos, arredondados e apenas discretamente convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de oito omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal côncava em vista frontal; bordas occipitais arredondadas e pronunciadas.

Perfil do mesossoma irregular em vista lateral, interrompido pelas suturas dorsais. Cantos umerais triangulares e fortemente projetados. Espinhos propodeais bem desenvolvidos, voltados para cima. Garras tarsais simples, sem dentes medianos nas pernas posteriores.

Pecíolo relativamente robusto, em vista lateral; face anterior discretamente inclinada terminando em um espinho apical bem desenvolvido; face posterior mais longa e convexa, formando uma curva contínua antes de alcançar o espinho apical; ápice póstero-dorsal do pecíolo ausente; em vista dorsal, pecíolo estreito ântero-posteriormente; processo subpeciolar bem desenvolvido, subquadrado e predominantemente opaco, com o canto posterior agudo, mas não projetado; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral suavemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição.

Segundo tergito gastral tão largo quanto o primeiro em vista dorsal, em vista lateral o tergito é subglobular, mais curto que o primeiro, fortemente convexo e abruptamente curvado para baixo na metade de seu comprimento em vista lateral.

Gine: Desconhecida.

Macho: Desconhecido.

Comentários: *Heteroponera* sp. n. B assemelha-se à *H. leae*, da qual difere por apresentar o segundo segmento do gáster inteiramente foveolado-rugoso (longitudinalmente estriado em *H. leae*) e pela abrupta curvatura na região mediana do mesmo segmento gastral, em vista lateral (suavemente semicircular em *H. leae*).

Distribuição: A única série conhecida desta espécie foi coletada na região sul de Queensland, Austrália.

História natural: Todos os espécimes conhecidos foram coletados em amostras de solo.

Material examinado (3 operárias). AUSTRÁLIA: Queensland: Beechmont, 1.viii.1954, T.E. Woodward col. (1 operária) [USNM]; 1km SSE Eungella, 760m., 21º09'S, 148º30'E, 23.viii.1983, P.S. Ward col., 6220 (1 operária) [CPPW]; 1km SW Eungella, 840m., 21º09'S, 148º29'E, 23.viii.1983, P.S. Ward col., 6220-2 (2 operárias) [CPPW].

***Heteroponera* sp. n. C**
(Figs. 20 e 45)

Diagnose: Tamanho médio (CT 4,18); coloração marrom-avermelhada com o gáster acobreado; tegumento densamente esculpido, exceto pelo gáster que apresenta escultura superficial e esparsa; cabeça longitudinalmente reticulado-rugosa, com fóveas superficiais esparsas; superfície interna dos escrobos antenais predominantemente lisa e brilhante, mesossoma e pecíolo moderadamente foveolados; escrobos antenais muito

profundos; em vista dorsal, cantos umerais apenas discretamente angulados e projetados; espinhos propodeais ausentes; pecíolo robusto em vista lateral, com as faces anterior e posterior subparalelas, face dorsal convexa e sem o ápice póstero-dorsal destacado; em vista dorsal, pecíolo subglobular, sem um dente posterior distinguível; segundo segmento gastral longo e apenas moderadamente curvado, com uma projeção anterolateral em cada lado.

Descrição

Operária: CC 0,96; LC 0,96; CM 0,33; CE 0,55; CO 0,22; CMS 1,18; CEP 0,00; CP 0,41; CG 1,30; CT 4,18; IC 99,50; IE 57,79; IO 22,61. Tamanho médio. Cor marrom-avermelhada com o gáster e apêndices mais claros, acobreados. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência; pêlos medianos do clípeo atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas brilhantes com algumas estrias inconspícuas e pontuações pilígeras esparsas. Clípeo predominantemente brilhante, coberto por rúgulas longitudinais curtas. Dorso da cabeça brilhante, coberto por rugas longitudinais longas e irregulares, formando fóveas e reticulações à medida que se aproximam da região vertexal; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais lisa e brilhante, eventualmente com fracas rúgulas irregulares e finas estrias longitudinais na altura das inserções antenais. Face ventral da cabeça predominantemente lisa e brilhante e com algumas pontuações profundas e esparsas. Mesossoma brilhante e moderadamente foveolado, com extensas áreas lisas; face declive do propódeo inteiramente lisa e brilhante. Pecíolo com escultura semelhante à do mesossoma, foveolado. Segmentos I e II do gáster brilhantes, esparsamente foveolado, com fóveas ligeiramente mais profundas próximo à inserção do pecíolo.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de sete pequenos dentes. Margem anterior do clípeo ligeiramente convexa. Fórmula palpal 4,3. Escrobos antenais profundamente impressos, com os limites laterais e posteriores carenados e bem definidos. Escapos antenais ligeiramente mais largos apicalmente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais conspícuas de três segmentos, sendo o segmento apical menor ou igual aos dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos,

arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 10 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal côncava; bordas occipitais arredondadas e destacadas.

Mesossoma compacto, com o perfil dorsal fortemente convexo em vista lateral, interrompido apenas pela sutura promesonotal. Cantos umerais subtriangulares, mas pouco projetados. Espinhos propodeais ausentes. Garras tarsais simples, sem dentes medianos nas pernas posteriores.

Pecíolo largo e reto, em vista lateral; faces anterior e posterior subparalelas, atingindo a face dorsal em um ângulo discreto, face dorsal distintamente convexa; ápice póstero-dorsal do pecíolo não diferenciado; em vista dorsal, pecíolo globoso, sem uma projeção posterior saliente; processo subpeciolar predominantemente translúcido e de formato bem característico, inclinado anteriormente, com a região posterior bem pouco projetada; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral distintamente mais longo e estreito que o primeiro, com uma projeção anterolateral em cada lado.

Gine: Desconhecida.

Macho: Desconhecido.

Comentários: Esta espécie é próxima à *H. relicta* diferindo pelo tamanho consideravelmente menor, escultura notavelmente mais esparsa (especialmente no gáster) e pela presença de uma projeção anterolateral em cada lado do segundo segmento do gáster.

Distribuição: O único exemplar conhecido desta espécie foi coletado em uma área de floresta de Capes Tribulation, extremo norte de Queensland.

História natural: Não há informações disponíveis sobre a biologia de *Heteroponera* sp. n. C.

Material examinado (1 operária). AUSTRÁLIA: Queensland: 3km W Cape Tribulation, 300m., 16º05'S, 145º27'E, 29.viii.2004, P.S. Ward col., 15390-12 (1 operária) [CPPW].

ESPÉCIES DA REGIÃO NEOTROPICAL

Chave de identificação para as operárias e gines de *Heteroponera* da Região Neotropical:

1. Mandíbulas subfalcadas, com cerca de quatro dentes na margem mastigatória. Lobos frontais expandidos, cobrindo inteiramente as inserções antenais. Olhos vestigiais, reduzidos a alguns poucos omatídeos. (Figs. 31 e 38) **2**

- Mandíbulas triangulares, com cerca de seis a oito dentes na margem mastigatória. Lobos frontais pouco desenvolvidos, cobrindo apenas parcialmente as inserções antenais. Olhos bem desenvolvidos, com mais de 15 omatídeos. (Figs. 21 e 22) **3**

2. Coloração amarelada a marrom-ferruginosa. Processo subpeciolar com uma projeção posterior aguda (amplamente distribuída na Região Neotropical) .... ***H. microps*** Borgmeier

- Coloração marrom-escura a negra. Processo subpeciolar arredondado, sem projeções (Equador) ..... ***H.* sp. n. F**

3. Primeiro segmento do gáster predominantemente liso e brilhante, eventualmente com pontuações superficiais e esparsas (Figs. 22, 36 e 37) **4**

- Primeiro segmento do gáster geralmente de aspecto áspero, fortemente esculpido ou pelo menos coberto por pontuações grosseiras (Figs. 30 e 33) **6**

4. Coloração negra. Pecíolo inerme, sem uma projeção mediana desenvolvida na margem posterior, em vista dorsal (Chile) ..... ***H. carinifrons*** (Mayr)

- Coloração amarelada a marrom-escura. Pecíolo com uma projeção posterior mediana distinta na margem posterior, em vista dorsal **5**

5. Tamanho mediano (CT > 4,5mm). Em vista dorsal, projeção posterior mediana do pecíolo discreta, pouco desenvolvida. Terço posterior dos segmentos I e II do gáster liso e brilhante, sem estrias longitudinais (Brasil: RJ) ..... ***H*. sp. n. D**

- Tamanho pequeno (CT ≤ 4,5mm). Em vista dorsal, projeção posterior mediana do pecíolo longa e aguda. Terço posterior dos segmentos I e II do gáster longitudinalmente estriado. Conhecida apenas por gines (Brasil: SP) ..... ***H*. sp. n. E**

6. Bordas occipitais da cabeça bem projetadas, formando um lobo saliente em vista lateral. Fórmula palpal 3,3. Espinhos propodeais bem desenvolvidos, mais longos do que a largura máxima de suas bases (Figs. 27 e 32) **7**

- Bordas occipitais da cabeça não projetadas. Fórmula palpal 3,2. Espinhos propodeais reduzidos ou ausentes, mais curtos que a largura máxima de suas bases (Figs. 33 e 35) **8**

7. Tamanho menor (CT < 5,00mm). Coloração marrom-avermelhada. Espinhos propodeais e projeção póstero-dorsal do pecíolo comparativamente curtos (Colômbia) ..... ***H. inca*** Brown

- Tamanho maior (CT ≥ 5,00mm). Coloração marrom-escura a negra. Espinhos propodeais e projeção póstero-dorsal do pecíolo consideravelmente longos (Colômbia) ..... ***H. monticola*** Kempf & Brown

8. Espécies de tamanho grande (CT > 5,00mm). Face ventral da cabeça com estrias concêntricas. Garras tarsais posteriores com um dente submediano bem desenvolvido **9**

- Espécies de tamanho menor (CT ≤ 5,00mm). Face ventral da cabeça lisa e brilhante, sem estrias concêntricas. Garras tarsais posteriores normalmente desarmadas ou com um dente submediano vestigial **10**

9. Superfície dorsal das mandíbulas longitudinalmente estriada ao longo de todo seu comprimento (Brasil: SP) ..... ***H. robusta*** Kempf

- Mandíbulas lisas, se houver estrias, estas estão restritas à porção basal (Argentina e Brasil) ..... ***H. dolo*** (Roger)

10. Espinhos propodeais vestigiais. Em vista dorsal, pecíolo sem projeções posteriores

conspícuas, face posterior no máximo levemente arredondada (Brasil: Regiões Sul e Sudeste) ..... ***H. inermis*** **(**Emery)

- Espinhos propodeais subtriangulares e conspícuos. Em vista dorsal, pecíolo com um dente posterior destacado ou pelo menos uma projeção rombuda distinta **11**

11. Face declive do propódeo inteiramente lisa e brilhante. Dorso do pecíolo com esculturação escassa, predominantemente liso e brilhante (Brasil: ES) .... ***H. angulata*** Borgmeier

- Face declive do propódeo ao menos parcialmente esculpida. Dorso do pecíolo com esculturação densa, normalmente de aspecto áspero **12**

12. Em vista lateral, face anterior do pecíolo encontrando a face dorsal em uma suave curvatura; em vista dorsal, pecíolo subglobular (amplamente distribuída na Região Neotropical) ..... ***H. panamensis*** (Forel)

- Em vista lateral, face anterior do pecíolo encontrando a face dorsal em um ângulo bem marcado; em vista dorsal, pecíolo estreito, mais largo do que longo **13**

13. Tamanho pequeno (CT < 3,50mm). Em vista dorsal, margem posterior do pecíolo com uma projeção mediana bem desenvolvida e arredondada, sem formar um dente nitidamente destacado (Argentina, Bolívia, Brasil e Paraguai) ..... ***H. mayri*** Kempf

- Tamanho mediano (CT ≥ 3,50mm). Em vista dorsal, margem posterior do pecíolo com um dente mediano nitidamente destacado (Brasil e Guiana Francesa) .... ***H. dentinodis*** (Mayr)

Descrição das espécies

Heteroponera angulata Borgmeier, 1959
(Figs. 21 e 46)

Heteroponera angulata Borgmeier, 1959: 310, figs. 12, 13 (operária) Brasil.

Material tipo. BRASIL: Espírito Santo: Santa Teresa, 27.vii.1928, O. Conde col., n. 4291 (7 operárias - Síntipos) [MZSP] (examinados).

Diagnose: Tamanho relativamente pequeno (CT 3,34-3,51); cor marrom-avermelhada; dorso do mesossoma, pecíolo e tergitos I e II do gáster com pontuações grosseiras; intervalos entre as pontuações não apresentam rúgulas irregulares, de maneira que a superfície é plana, lisa e brilhante; pecíolo subquadrado, com a face dorsal reta e a face posterior côncava, sendo que as duas se encontram em uma projeção posterior bem desenvolvida; em vista dorsal, ápice posterior do pecíolo subtriangular e bem projetado, mas sem formar um dente mediano destacado.

Descrição

Operária: CC 0,80-0,82; LC 0,67-0,70; CM 0,22-0,25; CE 0,43-0,46; CO 0,17-0,19; CMS 0,94-1,04; CEP 0,02-0,05; CP 0,31-0,34; CG 1,06-1,11; CT 3,34-3,51; IC 83,58-85,29; IE 62,07-67,86; IO 24,48-28,57. Tamanho pequeno. Cor marrom-avermelhada, com apêndices mais claros. Corpo predominantemente coberto por pêlos dourados, filiformes, curtos a médios, decumbentes a apressos, especialmente no gáster; além de pêlos esparsos, pouco mais longos e suberetos no dorso da cabeça; pêlos medianos do clípeo não alcançando a metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo fracamente coberto por rúgulas longitudinais irregulares e pequenas pontuações. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas e irregulares; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações pequenas e superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais coberta por pontuações superficiais e rúgulas diagonais irregulares. Face ventral da cabeça predominantemente lisa e brilhante, sem estrias conspícuas. Mesossoma densamente coberto por pontuações irregulares; intervalos entre as pontuações desprovidos de esculturação, de maneira que a superfície é plana, lisa e brilhante; face declive do propódeo lisa e brilhante. Pecíolo e gáster esparsamente cobertos por pontuações irregulares, com o dorso particularmente liso e brilhante. Terço posterior do tergito II do gáster coberto por finas rúgulas longitudinais.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias das mandíbulas com cerca de sete dentes. Margem anterior do clípeo minimamente convexa. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais conspícuos, mas apenas superficialmente impressos. Escapos antenais mais largos medianamente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais conspícuas de três segmentos, sendo o segmento apical tão longo quanto os dois segmentos anteriores

juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de oito omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal ligeiramente côncava; bordas occipitais arredondadas, não projetadas na forma de lobos.

Perfil dorsal do mesossoma levemente convexo, interrompido apenas pela sutura promesonotal. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais reduzidos a dois dentículos lameliformes, divergentes em vista dorsal. Garras tarsais simples, sem dentes submedianos. Pecíolo subquadrado em vista lateral, relativamente largo; face anterior vertical, encontrando a face dorsal em um ângulo arredondado; face dorsal plana e face posterior côncava; ápice póstero-dorsal do pecíolo conspicuamente projetado em vista lateral; em vista dorsal, margens laterais do pecíolo convergindo na direção do ápice posterior, que por sua vez é subtriangular e bem projetado, mas não forma dente mediano destacado da margem posterior; processo subpeciolar bem desenvolvido, subretangular e translúcido, sem uma projeção posterior aguda; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral divergindo suavemente na direção do tergito II; em vista lateral, faces dorsal e ventral levemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma constrição conspícua. Segundo tergito gastral ligeiramente mais longo e estreito que o primeiro.

Aparelho de ferrão (segundo Françoso, 1995): Placa espiracular com a fenda dorsal conspícua e voltada na direção da conexão mediana que é quase da largura da placa. Placa quadrada com a linha mediana bastante côncava; canto ântero-dorsal arredondado, sem expansões. Placa anal subquadrada com quatro sensilas posteriores. Placa triangular com tubérculos reduzidos. Placa oblonga com braço posterior estreito e arredondado apicalmente; linha divisória do braço posterior próxima da margem ventral; articulação intervalvífera muito esclerotizada, com cerca de três sensilas; braço fulcral com três sensilas; apódema anterior com o ápice arredondado; pré-incisão inconspícua, próxima ao braço ventral; ramo 2 com, pelo menos, nove sensilas. Lanceta com a válvula bem desenvolvida e localizada no terço anterior. Ferrão com a fúrcula longa, cobrindo sua base; processo articular indistinto.

Gine: Desconhecida.

Macho: Desconhecido.

Etimologia: *Angulus* (L.) = ângulo, dobra. Referente ao formato subtriangular do pecíolo desta espécie, em vista dorsal.

Comentários: Esta espécie pode ser confundida com *H. mayri*, principalmente por conta do tamanho reduzido. No entanto, *H. angulata* possui coloração mais clara e o dorso do mesossoma e do pecíolo é mais liso e brilhante, com escultura esparsa. Em adição, em vista dorsal, o formato do pecíolo de *H. angulata* é globoso, com a margem posterior subtriangular, enquanto *H. mayri* possui o pecíolo estreito, bem mais largo do que longo.

Borgmeier (1959) descreveu *H. angulata* com base em sete operárias e desde então nenhum outro exemplar desta espécie foi registrado. Toda a série sintípica está depositada no MZSP. Uma operária em melhores condições de conservação será designada lectótipo, visando a estabilidade nomenclatural do grupo.

Distribuição: Todos os indivíduos conhecidos foram coletados em Santa Teresa, ES. Guerrero & Oliveiro (2007), publicaram o que seria primeiro registro desta espécie para a Colômbia (o primeiro fora da localidade-tipo). Porém, o estudo do material mencionado pelos autores deixou claro que a espécie em questão é *H. panamensis*, comum naquela região.

Ainda em 2007, Jochen H. Bihn publica em sua página na internet (*The Ants of Cachoeira Nature Reserve, Brazil*) o registro de *H. angulata* para uma região de Mata Atlântica no Paraná e fornece informações sobre a variação morfológica e a biologia da espécie. Contudo, após estudar imagens de uma operária e uma gine disponíveis nesta página, concluí que o material mencionado por Bihn enquadra-se perfeitamente na descrição de *H. panamensis.* Desta forma, *H. angulata* permanece restrita à localidade-tipo.

História natural: O único dado de biologia disponível para esta espécie vem de uma nota no rótulo que diz que a série-tipo foi encontrada debaixo da casca de uma árvore. A preferência por este habitat pode explicar em parte a ausência de registros para esta espécie, uma vez que a maioria dos levantamentos da fauna de formigas conduzidos em áreas próximas à localidade-tipo teve como alvo as espécies de serapilheira (Silva & Brandão, 2010).

Heteroponera carinifrons Mayr, 1887
(Figs. 22 e 47)

Heteroponera carinifrons Mayr, 1887: 533 (gine) Chile.
Combinação em *Acanthoponera*: Emery, 1895: 347.
Combinação em *A.* (*Anacanthoponera*): Wheeler, 1923: 186.
Combinação em *Heteroponera*: Brown, 1952: 70.
Notas taxonômicas: Brown, 1958a: 257.

Material tipo. CHILE: Valdivia: s/ data, Reittes (?) col., (2 operárias - Síntipos) [NHMW] (examinados).

Diagnose: Tamanho relativamente pequeno (CT 4,00-4,19); coloração marrom-escura a negra; primeiro e segundo segmentos do gáster lisos e brilhantes, com pontuações pilígeras pequenas e esparsas; pecíolo estreito e alto em vista lateral, com o ápice póstero-dorsal pouco diferenciado, não formando um dente ou espinho destacado; em vista dorsal, pecíolo elíptico, com uma leve projeção posterior; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma constrição suave.

Descrição

Operária: CC 0,96-1,00; LC 0,86-0,90; CM 0,29-0,31; CE 0,58-0,60; CO 0,19-0,20; CMS 1,18-1,23; CEP 0,02-0,03; CP 0,34-0,39; CG 1,20-1,30; CT 4,00-4,19; IC 86,59-92,50; IE 64,00-70,42; IO 21,62-23,94. Tamanho pequeno. Cor marrom-escura a negra, com apêndices mais claros, amarelados a acobreados. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos no dorso da cabeça e do gáster; pêlos medianos do clípeo não alcançando a metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras grossas e esparsas. Clípeo fracamente coberto por rúgulas longitudinais irregulares. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas e irregulares, voltadas na direção das bordas occipitais; intervalo entre as rúgulas fracamente preenchido pontuações pequenas e superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais coberta por rúgulas longas, oblíquas e irregulares, voltadas na direção das bordas occipitais. Face ventral da cabeça predominantemente lisa e brilhante, sem

estrias conspícuas. Dorso do mesossoma com pontuações esparsas e finas rúgulas longitudinais; intervalos entre as pontuações sem micro-esculturas, de maneira que a superfície é plana, lisa e brilhante; laterais do mesossoma predominantemente lisas e brilhantes, com esculturação esparsa composta basicamente por rúgulas longitudinais curtas e irregulares; face declive do propódeo lisa e brilhante. Pecíolo irregularmente esculpido, com pontuações grosseiras e rúgulas curtas e irregulares. Segmentos I e II do gáster lisos e brilhantes, cobertos por pequenas pontuações pilígeras.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de sete dentes. Margem anterior do clípeo convexa. Fórmula palpal desconhecida. Escrobos antenais superficiais. Escapos antenais ligeiramente mais largos medianamente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais conspícuas de três segmentos, sendo o segmento apical tão longo quanto os dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 10 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal plana a ligeiramente côncava medianamente; bordas occipitais arredondadas, não projetadas na forma de lobos.

Perfil dorsal do mesossoma quase plano, levemente interrompido pelas suturas dorsais. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais reduzidos a dois dentículos lameliformes, divergentes em vista dorsal. Garras tarsais simples, sem dentes submedianos.

Pecíolo relativamente estreito e alto em vista lateral; face anterior fortemente inclinada posteriormente, encontrando a face dorsal em uma curvatura suave; face dorsal plana a minimamente convexa; face posterior apenas ligeiramente côncava; ápice póstero-dorsal do pecíolo pouco diferenciado, não formando um dente ou espinho destacado; em vista dorsal, pecíolo elíptico, com a margem posterior levemente projetada; processo subpeciolar bem desenvolvido, subretangular e inteiramente pigmentado, sem uma projeção posterior aguda; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral divergindo suavemente na direção do tergito II; em vista lateral, faces dorsal e ventral levemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma constrição suave. Segundo tergito gastral ligeiramente mais longo e estreito que o primeiro.

Gine ergatóide. Diferindo da operária pela eventual presença de ocelos, tronco ligeiramente mais robusto e pela notável fisogastria.

Macho (primeira descrição): CC 0,70; LC 0,60-0,65; CM 0,17-0,18; CE 0,17-0,19; CO 0,31; CMS 1,40-1,42; CEP 0,00; CP 0,31-0,36; CG 0,89-0,94; CT 3,52-3,55; IC 86,21-93,10; IE 28,00-29,63; IO 47,41-52,00. Tamanho pequeno. Coloração marrom, com apêndices acobreados. Superfície dorsal das mandíbulas coberta por pêlos longos e voltados na direção das margens mastigatórias, sendo que alguns ultrapassam o comprimento das mandíbulas. Antenas cobertas por uma fina pubescência, com poucos pêlos suberetos nos escapos e funículos. Disco central do clípeo com escultura vestigial, predominantemente liso e brilhante. Dorso da cabeça, laterais do mesossoma e gáster mais lisos e brilhantes que nas demais espécies do gênero, cobertos por uma fina e esparsa pontuação. Propódeo e pecíolo rugoso-reticulados.

Mandíbulas pequenas com cerca de seis dentes, sendo os mais basais drasticamente reduzidos. Olhos bem desenvolvidos, ocupando a maior parte das margens laterais da cabeça. Face dorsal do propódeo convexa, sem uma separação clara com a face declive. Asas com o padrão de venação do gênero. Asas posteriores com cerca de sete hâmulos submedianos presentes.

Etimologia: *Carina* (L.) = crista, carena e *frons* (L.) = fronte, testa. Mayr provavelmente baseou-se na linha longitudinal mediana da cabeça para nomear esta espécie.

Comentários: *Heteroponera carinifrons* é a espécie-tipo do gênero e dificilmente pode ser confundida com qualquer outra congênere. A coloração negra, o tegumento predominantemente liso e brilhante e o pecíolo inerme formam uma combinação única em *Heteroponera*. Surpreendentemente, a espécie mais próxima morfologicamente é *H. brounii* que ocorre apenas na ilha norte da Nova Zelândia. As operárias destas espécies podem ser diferenciadas pelo gáster mais liso e pelas suturas mesossomais menos demarcadas em *H. carinifrons*. Já as gines ergatóides são incrivelmente semelhantes.

Emery (1906) examinou dois exemplares de *H. carinifrons* que ele considerou serem fêmeas ergatóides devido ao grande volume do gáster. Neste estudo tive a oportunidade de examinar uma única ergatóide, coletada em Arauco no Chile (1982) e depositada na coleção do MCZC. Esta gine apresenta uma excepcional fisogastria e uma

alteração no perfil dorsal do mesossoma, que em vista lateral se apresenta de forma irregular. Em adição, com a cabeça em vista frontal, é possível observar um único ocelo mediano. Os dois indivíduos descritos por Emery e o exemplar do MCZC são aparentemente as únicas gines conhecidas para a espécie. O único macho conhecido, descrito pela primeira vez aqui, encontra-se depositado na coleção do MZSP.

Distribuição: A distribuição desta espécie representa o limite sul para o gênero na Região Neotropical. Sua ocorrência está restrita aos bosques montanhosos do centro-sul do Chile. *H. carinifrons* é uma das espécies representantes da peculiar e endêmica fauna de formigas chilenas (Snelling & Hunt, 1976).

História natural: Exceto pelo registro de fêmeas ergatóides, não existem informações disponíveis a respeito da biologia desta espécie. Exemplares são coletados com pouca frequência, mas são mais comuns em amostras de serapilheira submetidas ao extrator de Winkler em florestas úmidas e montanhosas.

Material adicional examinado (98 operárias, 1 ergatóide e 5 machos). CHILE: s/ localidade, s/ data, s/ coletor (1 operária) [MHNG]; **La Araucanía:** Cautin, 20km E of Temuco, s/ data, s/ coletor (1 operária) [MCZC]; Malleco, Parque Nacional de Nahuelbuta, 1200m., 9.xi.1966, E.I. Schingler & M.E. Irwin col. (18 operárias) [CASC]; Evert I. Schingler col. (18 operárias) [CASC]; Malleco, Parq. Nac. Nahuelbuta, 14.xii.1972, J.H. Hunt col., 1044 (2 operárias) [BMNH]; Malleco, Sierra de Nahuelbuta, W of Angol, 1200m., 3.i.1951, Ross & Michelbacher col., 1044 (1 operária) [CASC]; 10 mi. NE of Pucón, 12.i.1951, Ross & Michelbacher col. (20 operárias e 2 machos) [CASC]; (1 operária) [IFML]; (1 operária e 1 macho) [MZSP]; 20km E of Temuco, 8.i.1951, s/ coletor (1 operária) [CASC]; Temuco, Cerro Ñielol, 38º43'27"S, 72º35'27"W, 19.i.2010, R. Pinto da Rocha, F. Cádiz & D. Cádiz col. (10 operárias) [MZSP]; **Biobío:** Arauco, 16 km. N. Tres Pinos / elev. 170m., 12.xii.1982, A. Newton col., CN1 (1 operária e 1 ergatóide) [MCZC]; Ñuble, 40km E of San Carlos, 24.xii.1950, Ross & Michelbacher col. (2 operárias) [MCZC]; (10 operárias) [CASC]; (2 operárias) [MZSP]; **Los Lagos:** Llanquihue, Los Muermos, 19.i.1951, Ross & Michelbacher col. (2 operárias) [CASC]; **Los Ríos:** s/ localidade, s/ data, Emery col. (1 operária) [MNHN]; S. Vicente, s/ data, Silvestri col. (2 operárias) [AMNH]; Corral, xii.1905, R. Thaxter col. (1 operária) [AMNH]; (1 operária) [MCZC]; 30km S of

Valdívia, 13.i.1951, Ross & Michelbacher col. (2 machos) [CASC].

Heteroponera dentinodis (Mayr, 1887)
(Figs. 23 e 48)

Ectatomma (*Acanthoponera*) *dentinode* Mayr, 1887: 541 (operária, gine e macho) Brasil.
Combinação em *Acanthoponera*: Emery, 1911: 36.
Combinação em *A.* (*Anacanthoponera*): Wheeler, 1923: 186.
Combinação em *Heteroponera*: Brown, 1958a: 195.
Notas taxonômicas: Brown, 1958a: 257; Kempf, 1962: 40.

Material tipo. BRASIL: Santa Catarina: s/ localidade, s/ data, s/ coletor (11 operárias e 4 machos - 1 operária Lectótipo) [NHMW] (examinados); (1 operária - Paralectótipo) [MHNG] (examinado); (1 operária - Paralectótipo) [USNM] (examinado).

Diagnose: Tamanho médio (CT 3,52-4,78); coloração marrom-clara a marrom-escura; tegumento inteiramente esculpido, predominantemente fóveo-pontuado, com fóveas mais grossas e densas no terço anterior do primeiro tergito do gáster; pecíolo estreito e alto em vista lateral, com o ápice póstero-dorsal bem diferenciado e agudo; em vista dorsal, pecíolo achatado ântero-posteriormente, com um dente mediano nitidamente destacado da margem posterior.

Descrição

Operária. CC 0,77-1,06; LC 0,65-0,96; CM 0,24-0,36; CE 0,46-0,56; CO 0,17-0,22; CMS 1,06-1,40; CEP 0,02-0,07; CP 0,34-0,46; CG 1,08-1,52; CT 3,52-4,78; IC 83,50-93,02; IE 57,50-74,07; IO 20,25-30,00. Tamanho médio. Coloração marrom-clara a marrom-escura, com apêndices mais claros, amarelados. Corpo predominantemente coberto por pêlos dourados e finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos cobrindo densamente o dorso da cabeça e do gáster; pêlos medianos do clípeo não alcançando a metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas e pouco conspícuas. Clípeo fracamente

coberto por rúgulas longitudinais irregulares. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas e irregulares formando reticulações próximo à região vertexal; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais coberta por rúgulas oblíquas e irregulares, voltadas na direção das bordas occipitais. Face ventral da cabeça predominantemente lisa e brilhante, sem estrias arqueadas conspícuas. Mesossoma reticulado-rugoso, com pontuações grosseiras; face declive do propódeo lisa e brilhante na porção mediana com estrias finas no entorno. Pecíolo irregularmente esculpido, com pontuações grosseiras e rúgulas longitudinais curtas e irregulares. Segmentos I e II do gáster densamente esculpidos, cobertos por pontuações e fóveas de tamanho variado, especialmente na porção anterior dos tergitos.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares, margens mastigatórias com cerca de sete dentes. Margem anterior do clípeo levemente convexa. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais bem demarcados, porém rasos. Escapos antenais ligeiramente mais largos medianamente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais de três segmentos, sendo o segmento apical tão longo quanto os dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerda de oito omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal ligeiramente côncava; bordas occipitais arredondadas, não projetadas na forma de lobos.

Perfil dorsal do mesossoma plano, levemente interrompido pelas suturas dorsais. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais reduzidos a dois dentículos, divergentes em vista dorsal. Garras tarsais simples, exceto pelo primeiro par que apresenta pequenos dentes submedianos.

Pecíolo estreito e alto em vista lateral; face anterior inclinada posteriormente, encontrando a face dorsal em um ângulo abrupto; face dorsal plana; face posterior vertical; ápice póstero-dorsal do pecíolo bem diferenciado e agudo; em vista dorsal, pecíolo elíptico, achatado ântero-posteriormente, com um dente mediano bem desenvolvido e nitidamente destacado da margem posterior; processo subpeciolar bem desenvolvido, subretangular e predominantemente translúcido, com uma projeção posterior aguda; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; em vista lateral, faces dorsal e ventral convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma constrição suave. Segundo tergito gastral ligeiramente mais longo e estreito que o

primeiro.

Aparelho de ferrão (segundo Françoso, 1995): Placa espiracular com o tubérculo ventral levemente pronunciado; fenda dorsal conspícua; conexão mediana estreita. Placa quadrada com a linha mediana fracamente impressa; margem do sulco anterior arredondada apicalmente; canto ântero-dorsal com o ápice agudo. Placa anal subquadrada com quatro pêlos posteriores. Placa triangular com o processo ventro-apical destacado. Placa oblonga com o braço posterior globoso; linha mediana separando o braço posterior em dois; tubérculo subterminal arredondado; braço fulcral e região intervalvífera com, pelo menos, três sensilas cada. Lanceta com a válvula localizada na região mediana. Ferrão com a fúrcula curta, não cobrindo sua base.

Gine alada: CC 1,05-1,08; LC 0,96-1,02; CM 0,34-0,39; CE 0,58-0,65; CO 0,24-0,27; CMS 1,42-1,69; CEP 0,00-0,07; CP 0,41-0,53; CG 1,57-1,83; CT 4,84-5,33; IC 88,89-94,44; IE 58,54-67,50; IO 24,39-27,50. Coloração, pilosidade e escultura como nas operárias. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais pouco conspícuas em meio à escultura; parápsides obsoletas; tégulas estreitas e enegrecidas; Sutura entre anepisterno e katepisterno bem demarcada. Pré-escutelo relativamente largo; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar bem demarcado. Escutelo trapezoidal, eventualmente com áreas lisas e brilhantes, minimamente convexo, pouco abaixo do nível do escuto. Face dorsal do propódeo inclinada, abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais pouco desenvolvidos, menores que nas operárias. Asas com o padrão de venação do gênero.

Gine ergatóide: CC 0,98-1,08; LC 0,92-1,01; CM 0,31-0,36; CE 0,55-0,60; CO 0,22-0,24; CMS 1,28-1,45; CEP 0,05-0,07; CP 0,41-0,46; CG 1,47-1,69; CT 4,45-5,04; IC 89,53-93,83; IE 59,52-60,78; IO 23,38-24,05. Diferindo da operária apenas pelo corpo ligeiramente maior e pela presença de um a três ocelos no dorso cefálico.

Macho: CC 0,77-0,82; LC 0,75-0,82; CM 0,20-0,22; CE 0,12; CO 0,39-0,41; CMS 1,52-1,59; CEP 0,00; CP 0,36-0,41; CG 1,08-1,13; CT 3,99-4,12; IC 96,88-100,00; IE 15,00-16,13; IO 50,00-51,61. Tamanho médio. Coloração marrom-escura a negra, com apêndices amarelados a acobreados. Superfície dorsal das mandíbulas coberta por pêlos longos e voltados na direção das margens mastigatórias, sendo que alguns ultrapassam o

comprimento das mandíbulas. Antenas cobertas por uma fina pubescência, com poucos pêlos suberetos nos escapos e funículos. Disco central do clípeo com rugas transversais concêntricas.

Mandíbulas pequenas com cerca de quatro dentes, separados em dois apicais maiores e dois basais de menor tamanho. Olhos bem desenvolvidos, ocupando a maior parte das margens laterais da cabeça. Face dorsal do propódeo fortemente convexa, sem uma separação clara com a face declive. Asas com o padrão de venação do gênero. Asas posteriores com cerca de oito hâmulos submedianos presentes.

Etimologia: *Dens, dentis* (L.) = dente e *nodus, nodis* (L.) = nodo. Uma referência clara ao dente posterior do nodo peciolar, muito evidente nesta espécie.

Comentários: *Heteroponera dentinodis* é semelhante à *H. panamensis* com relação ao tamanho corporal, padrão de esculturação e coloração. No entanto, estas espécies podem ser facilmente separadas pelo formato do pecíolo. Em vista dorsal, *H. dentinodis* possui o pecíolo visivelmente achatado ântero-posteriormente, enquanto *H. panamensis* possui o pecíolo globoso. Ainda, *H. dentinodis* possui uma projeção posterior aguda destacada da margem posterior do pecíolo, enquanto a margem posterior do pecíolo em *H. panamensis* é subtriangular, sem projeções agudas destacadas.

Esta espécie foi originalmente descrita no gênero *Ectatomma* (Mayr, 1887) e transferida para *Heteroponera* apenas em 1958 por Brown. Neste trabalho, Brown menciona a existência de espécimes de tamanho reduzido entre as séries de *H. dentinodis* por ele estudadas e sugere que estes exemplares poderiam vir a ser uma nova espécie. Esta suspeita foi confirmada quatro anos depois por Kempf (1962) que limita o conceito de *H. dentinodis* e descreve *H. mayri*.

Distribuição: Esta espécie encontra-se amplamente distribuída no centro-sul do Brasil, em especial na Mata Atlântica do Sul e do Sudeste, onde é frequentemente coletada em amostras de serapilheira. Apesar da distribuição relativamente ampla, chama a atenção o registro de exemplares de *H. dentinodis* em regiões de Floresta Amazônica do Estado do Amapá e da Guiana Francesa, muito distantes do centro de abundância da espécie. Nenhuma outra espécie do gênero apresenta este padrão tão disjunto de distribuição.

Coletas intensas empregando técnicas massivas foram conduzidas por mim e por outros colegas em regiões intermediárias na distribuição desta espécie (Pará, Maranhão,

Tocantins e Rondônia) e em nenhum evento *H. dentinodis* foi registrada. Este fato me leva a crer que, apesar da semelhança morfológica destes exemplares com os indivíduos desta espécie encontrados mais ao sul, não é possível descartar a possibilidade de que os exemplares amazônicos pertençam à outra espécie. Talvez com um maior número de exemplares provenientes desta região em mãos seja possível determinar os intervalos de variação entre os grupos e decidir sobre a identidade destes indivíduos encontrados ao norte.

História natural: Kempf (1962) menciona que os tipos de *H. dentinodis* foram coletados entre raízes de bromélias e que as formigas mostraram-se muito tímidas, fingindo-se de mortas quando o ninho foi aberto.

Grande parte dos indivíduos coletados provém de amostras de serapilheira e de troncos em decomposição no solo. Françoso (1995) manteve duas colônias desta espécie em condições artificiais para a observação de seu comportamento, ambas provenientes de áreas de Mata Atlântica do Estado de São Paulo. As colônias foram encontradas em mata sombreada com solo seco e coletadas em troncos semi-decompostos no solo. Segundo Françoso, os indivíduos observados em laboratório mostraram-se pouco ativos, permanecendo a maior parte do tempo no interior do ninho em uma disposição circular com a gine e a prole no centro. O período de maior atividade compreendeu os meses entre novembro e março. Os únicos alimentos aceitos pelas operárias foram larvas de *Alphitobus* sp. e mel diluído em água. As presas eram transportadas para o interior do ninho, desmembradas e os fragmentos eram dispostos sobre as larvas.

O tempo decorrido para a eclosão da primeira larva desde a chegada das colônias no laboratório foi de dois meses. As primeiras operárias surgiram cerca de seis meses após a postura do primeiro ovo. Não houve produção de sexuados. Foram observadas pupas com e sem casulo, sendo que não foram encontradas diferenças morfológicas entre as operárias delas emergidas. A presença de pupas sem casulos é considerada uma característica derivada em formigas (Ward, 1990), mas muitas espécies de Myrmicinae e Formicinae podem apresentar proles mistas no mesmo ninho, com pupas acasuladas e nuas (Hölldobler & Wilson, 1990). O registro de pupas nuas em *H. dentinodis* feito por Françoso (1995) é o primeiro para gêneros ectaheteromorfos, sendo também observado em *H. dolo*.

Material adicional examinado (356 operárias, 20 gines, 4 ergatóides e 10 machos). BRASIL: Amapá: Serra do Navio, Igarapé Sucuriju, x.1959, Bicelli col. (1 gine) [MZSP]; **Espírito Santo:** Santa Teresa, Estação Biológica Santa Lúcia, 19º58'09"S, 40º32'15"W, 20-24.i.2002, J.H. Schoereder & C.R. Ribas col. (2 operárias) [MZSP]; **Minas Gerais:** Lima Duarte, P.E. do Ibitipoca, 7.x.2008, Noelle Hallack col. (1 operária.) [MZSP]; Mariana, Gruta CH-10, 654939E, 7760778N, 28-30.iv.2009, Pelegatti-Franco et al. col. (1 operária) [MZSP]; Mariana, Gruta CH-20, 654845E, 7762530N, 28-30.iv.2009, Pelegatti-Franco et al. col. (1 operária) [MZSP]; Catas Altas, Serra do Caraça, 1380m., xi.1961, Kloss, Lenko, Martins & Silva col., 4163 (8 operárias) [MZSP]; Viçosa, Mata da Prefeitura, 7.i-9.xi.1994, P.S.F. Ferreira col. (1 gine e 2 operárias) [CPDC]; Viçosa, 1997-1998, S.M. Soares col., 5245 (1 operária) [CPDC]; **Paraná:** Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira, 25°18’51’’S, 48°41'45’’W, s/ data, Jochen H. Bihn col. (1 operária) [MZSP]; Bocaiúva, v.1963, F. Plaumann col., 4961 (3 operárias) [MZSP]; Clevelândia, s/ data, F. Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; Morretes, P.E. do Pau-Ôco, 25º34'33,5"S, 48º53'19,5"W, 6-11.v.2002, R.R. Silva & B.H. Dietz col. (17 operárias) [MZSP]; Porto Vitória, 700m., 26º10'S, 51º12"W, x.1959, F. Plaumann col., 3200 (3 operárias e 1 gine) [MZSP]; Rio Azul, 1000m., x.1959, F. Plaumann col., 3184 (2 operárias) [MZSP]; Rondon, iv.1964, F. Plaumann col., 4770 (3 operárias e 1 ergatóide) [MZSP]; iv.1965, F. Plaumann col., 4771 (3 operárias) [MZSP]; Tunas, Parque das Lauráceas, 25º51'16"S, 48º33'00,4"W, 21-29.ii.2001, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (9 operárias) [MZSP]; **Rio de Janeiro:** Petrópolis, vii.1929, Wiltusoboig col. (1 gine) [MZSP]; 19.ix.1969, W.W. Kempf col., 5783 (1 gine) [MZSP]; Rio de Janeiro, Floresta da Tijuca, i.1974, Seabra e Alvarenga col., 12272 (1 gine) [MZSP]; Sta. Maria Madalena, P.E. do Desengano, 21º58'41"S, 41º57'00"W, x.2002, A. Mayhé & S. Veiga-Ferreira col. (1 operária e 1 gine) [MZSP]; Teresópolis, P.N. da Serra dos Órgãos, 22º27'12"S, 42º59'53"W, 23-28.xi.1999, Dietz, Silva & Rocha col. (4 operárias e 1 gine) [MZSP]; **Rio Grande do Sul:** Barros Cassal, 700m., ix.1960, F. Plaumann col., 3608 (3 operárias e 1 gine) [MZSP]; Bom Jesus, 1000m., xii.1962, F. Plaumann col., 3484 (2 operárias e 1 gine) [MZSP]; Erechim, vii.1960, F. Plaumann col., 3570 (1 operária) [MZSP]; Itati, Trilha do Arroio do Padre, 29º29'59"S, 50º10'07"W, 24-30.viii.2009, R.R. Silva & R.M. Feitosa col. (9 operárias) [MZSP]; Nova Petrópolis, 12.i.1927, P. Buck col. (2 operárias) [MZSP]; xi.1959, F. Plaumann col., 3556 (5 operárias) [MZSP]; Pareci Novo, s; data de coleta, s/ coletor, Coll. Borgm.1282 (1 operária) [MCZC]; 5.viii.1926, B. Rambo col., 198 (20 operárias e

1 gine) [MZSP]; SJ /198 / Coll. Borgm.1282 (3 operárias) [MCZC]; Sinimbu, 200m., 29º32'19"S, 52º31'18"W, ix.1960, F. Plaumann col., 3591 (14 operárias) [MZSP]; Tainhas, iv.1959, F. Plaumann col., 3142a (1 operária) [MZSP]; **Santa Catarina:** s/ localidade, s/ data, s/ coletor (1 operária) [NHMW]; Florianópolis, Ilha do Arvoredo, 12.xii.1988, C.J. Pinto col. (1 operária) [MZSP]; Florianópolis, Lagoa do Peri, 25.iii.2007, G. Willrich col. (1 operária) [DBEG]; Florianópolis, UCAD, 01.ix.2003, A. Zillikens col., A 136 (1 operária) [DBEG]; Morro do Serro, xii.1958, F. Plaumann col. (3 operárias) [MZSP]; Palhoça, P.E. da Serra do Tabuleiro, 27º44'28"S, 48º41'50"W, 02-10.vi.2003, R.R.Silva, B.H. Dietz, & A. Tavares col. (13 operárias) [MZSP]; São Bento do Sul, A.P.A. Rio Vermelho, 26º21'51"S, 49º16'16"W, 30.iii-04.iv.2001, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (9 operárias) [MZSP]; São Bonifácio, P.E. Serra do Tabuleiro, 27º49'06"S, 48º54'41"W, 08-13.iii.2004, R.R.Silva, B.H. Dietz, & N. Albuquerque col. (14 operárias) [MZSP]; Seara, viii.1958, F. Plaumann col. (8 operárias e 1 ergatóide) [MZSP]; Nova Teutônia (Seara), 300-500m, 27º11S, 52º23'L, vii.1958, Fritz Plaumann col., 3575 (3 operárias) [MZSP]; vii.1959, Fritz Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; 3557 (4 operárias e 1 ergatóide) [MZSP]; mesmos dados (3 operárias) [USNM]; xii.1959, Fritz Plaumann col., 3552 (3 operárias) [MZSP]; mesmos dados (3 operárias) [MCZC]; vi.1960, Fritz Plaumann col., 3553 (1 operária) [MZSP]; 4.v.1963, Fritz Plaumann col., 3713 (1 operária) [MZSP]; vi.1972, Fritz Plaumann col., 8074 (1 operária e 1 gine) [MZSP]; Xanxerê, xii.1957, Fritz Plaumann col. (2 operárias) [MZSP]; Xaxim, xii.1957, Fritz Plaumann col. (2 operárias) [MZSP]; s/ data, Fritz Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; **São Paulo:** Botucatu, 7.vii.1988, L.C. Forti & I.M.P. Rinaldi col., 74 (1 operária) [MZSP]; Cunha, P.E. da Serra do Mar, N. Indaiá, 23º15'03"S, 45º00'26"W, 21-22.iv.2001, R.R. Silva, & A.A. Tavares col. (4 operárias) [MZSP]; Iporanga, Santana, Gruta Couto-PETAR, 16-20.ix.2009, Pelegatti-Franco et al. col. (1 operária) [MZSP]; Mogi das Cruzes, R. Itatinga, 720m., 23º45'02"S, 46º07'63"W, 10.vii.2000, M.S.C. Morini col. (1 operária) [MZSP]; Piedade, 05-16.i.2002, Monteiro, Leonel, Verdade & Silva col., ITH 369 (2 operárias) [MZSP]; Piracaia, Faz. Fortaleza, 03.xii.1989, Françoso & Reis col., 38 (6 operárias) [MZSP]; Praia Grande, P.E. da Serra do Mar, N. Pilões, 23º58'31"S, 46º32'24"W, 26-27.v.2001, R.R. Silva, & A.A. Tavares col. (1 ergatóide) [MZSP]; Ribeirão Grande, P.E. Intervales, B. Barra Grande, 24º18'30"S, 48º25'10"W, 02.ii.1999, A.A. Tavares col. (5 operárias) [MZSP]; Ribeirão Preto, Mata Santa Tereza, 24.i.2009, F. Esteves col. (11 operárias) [MZSP]; Salesópolis, Boracéia, v.1971, W.L. Brown col., 6354 (7 operárias)

[MZSP]; Salesópolis, Boracéia Biol. Station, 850 m., 24-28.v.1971, W.L. & D.E. Brown col. (4 operárias e 1 gine) [BMNH]; mesmos dados (10 operárias, 4 machos e 1 gine) [MCZC]; 2-6.v.1997, D. Agosti, C.R.F. Brandão & C.I. Yamamoto col. (4 operárias) [MZSP]; 12-17.vi.1997, B.H. Dietz & C.I. Yamamoto col. (1 operária) [MZSP]; 5-7.ix.1997, C.I. Yamamoto col. (8 operárias) [MZSP]; 23º31'56"S, 45º50'47"W, 3-5.v.1996, Brandão, Agosti, Diniz, Silvestre & Yamamoto col. (4 operárias, 1 macho e 1 gine) [MZSP]; 41 (1 operária) [MZSP]; 8.iii.2001, K. Masuko col., BO-28-3 (1 operária) [MZSP]; 28.viii.2001, K. Masuko col., BO-26 (1 operária) [MZSP]; 1.iii.2002, K. Masuko col., BO-26 (1 operária) [MZSP]; São Paulo, Água Funda, 9.viii.1978, W.L. Brown col. (2 operárias e 1 gine) [MCZC]; São Paulo, Jardim Botânico (Água Funda), ii.1967, R.H. Crozier col. (2 operárias) [MCZC]; São Paulo, Instituto Botânico, 16.iii.1990, Françoso & Reis col. (16 operárias) [MZSP]; São Paulo, P.E. Cantareira, Núcleo Engordador, 23º21'27"S, 46º29'42"W, 12-22.v.2003, R.M. Feitosa & A. Soliva col. (1 gine) [MZSP]; Tapiraí, 24º01'55"S, 47º27'56"W, 08-14.i.2001, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (13 operárias) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 400m., 23º18'21,6"S, 44º48'25,2"W, 05.i.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (7 operárias e 1 gine) [MZSP]; 16.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 operária) [MZSP]; 19.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (2 operárias) [MZSP]; 24.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 operária) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 600m., 23º17'54,4"S, 44º47'49,2"W, 23.i.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (2 operárias e 1 gine) [MZSP]; 26.i.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (14 operárias) [MZSP]; 05.ii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (4 operárias) [MZSP]; 16.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (2 operárias) [MZSP]; 03-14.iii.2008, F.A. Esteves & R.M. Feitosa col. (1 operária) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 1000m., 23º17'56,4"S, 44º47'13,2"W, 03.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 operária) [MZSP]; 10.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (3 operárias e 1 gine) [MZSP]; 13.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (2 operárias) [MZSP]. **GUIANA FRANCESA:** Petit-Saut, 2002, A. Pezon & D. Denis col., H2205 (2 operárias) [CDPC].

Heteroponera dolo (Roger, 1860)
(Figs. 25, 26 e 49)

Ponera dolo Roger, 1860: 293 (operária e gine) Brasil.
Wheeler & Wheeler, J. 1976: 44 (larva).
Borges *et al.*, 2004: 259 (cariótipo).
Combinação em *Ectatomma* (*Acanthoponera*): Mayr, 1862: 733.
Combinação em *Acanthoponera*: Emery, 1906: 112.
Combinação em *A.* (*Anacanthoponera*): Wheeler, 1923: 187.
Combinação em *Heteroponera*: Brown, 1952: 70.
Notas taxonômicas: Kempf, 1962: 33.
= *Acanthoponera dolo* var. *aurea* Forel, 1913: 203 (operária e macho) Argentina. (sinonímia por Brown, 1958a: 195).

Material tipo. ARGENTINA: Missiones: Faul S(?)olz, s/ data, Bruch col. (5 operárias e 5 machos - Cótipos de *Acanthoponera dolo* var. *aurea* Forel) [MHNG] (examinados). **BRASIL:** s/ localidade, s/ data, v. Olfons. col. (1 operária - Holótipo de *Ponera dolo* Roger) [ZMHB] (examinado).

Diagnose: Tamanho grande (CT 5,29-7,01); coloração amarelo-clara a negra; tegumento inteiramente esculpido, com pontuações densas e fóveas no terço anterior do primeiro tergito gastral, próximo à inserção do pecíolo; mandíbulas inteiramente lisas e brilhantes; face ventral da cabeça com estrias transversais arqueadas; garras tarsais posteriores com um dente submediano; pecíolo largo e alto em vista lateral, com o ápice póstero-dorsal bem diferenciado e agudo; em vista dorsal, pecíolo elíptico a globoso, com um dente mediano nitidamente destacado da margem posterior.

Descrição

Operária: CC 1,20-1,54; LC 1,04-1,37; CM 0,37-0,51; CE 0,65-0,84; CO 0,22-0,29; CMS 1,57-2,12; CEP 0,03-0,07; CP 0,53-0,65; CG 1,57-2,19; CT 5,29-7,01; IC 86,00-91,08; IE 60,38-63,64; IO 18,00-22,64. Tamanho grande. Cor amarelo-clara a negra, com apêndices mais claros. Corpo predominantemente coberto por pêlos dourados e finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos cobrindo

densamente o dorso do corpo, algumas vezes dando aos tergitos um aspecto lanoso e dourado; pêlos medianos do clípeo não atingindo a metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo coberto por rúgulas longitudinais conspícuas. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas que vão se tornando irregulares à medida que se aproximam da região vertexal; intervalo entre as rúgulas finamente preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais fracamente esculpida, coberta por pontuações e estrias pouco conspícuas. Face ventral da cabeça brilhante, com estrias arqueadas conspícuas que convergem em direção à linha longitudinal mediana. Mesossoma densamente pontuado e com estrias longitudinais extremamente finas e pouco conspícuas na porção mediana dorsal; meso e metapleura e laterais do propódeo finamente estriadas com pequenas áreas lisas; face declive do propódeo lisa e brilhante na porção mediana com estrias finas no entorno. Pecíolo irregularmente esculpido, com pontuações grosseiras e rúgulas curtas e irregulares. Segmentos I e II do gáster de aspecto áspero, cobertos por pontuações grosseiras e fóveas irregulares próximo à inserção do pecíolo.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares, margens mastigatórias com cerca de sete dentes. Margem anterior do clípeo fracamente convexa. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais fracamente impressos, superficiais. Escapos antenais ligeiramente mais largos medianamente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais de três segmentos, sendo o segmento apical menor que os dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 10 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal ligeiramente côncava; bordas occipitais bem desenvolvidas e arredondadas, mas não salientes.

Perfil dorsal do mesossoma suavemente convexo, interrompido pela sutura promesonotal. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais reduzidos a dois dentículos vestigiais, divergentes em vista dorsal. Garras tarsais posteriores com um dente submediano.

Pecíolo largo e alto em vista lateral; face anterior vertical, encontrando a face dorsal em um ângulo arredondado; face dorsal plana a ligeiramente convexa; face posterior reta a suavemente convexa na altura média do pecíolo; ápice póstero-dorsal do pecíolo bem diferenciado e agudo; em vista dorsal, pecíolo elíptico a subglobular, com

um dente mediano nitidamente destacado da margem posterior; processo subpeciolar bem desenvolvido, subretangular e predominantemente translúcido, sem uma projeção posterior aguda; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; faces dorsal e ventral levemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral ligeiramente mais longo e estreito que o primeiro.

Aparelho de ferrão (segundo Françoso, 1995): Placa espiracular com as margens bem esclerotizadas; fenda dorsal presente; conexão mediana com cerca de metade da largura da placa. Placa quadrada com canto ântero-dorsal arredondado; margem do sulco anterior formando uma pequena expansão. Placa anal subtriangular com oito sensilas posteriores. Placa oblonga com a margem do braço posterior quase marginal e muito tênue; tubérculo subterminal arredondado; pós-incisão bem esclerotizada, com quatro sensilas; braço fulcral com, pelo menos, três sensilas. Lanceta com o ápice bem esclerotizado; válvula oval e localizada na porção mediana. Ferrão com fúrcula curta, não cobrindo sua base.

Gine: CC 1,13-1,47; LC 1,99-1,33; CM 0,36-0,51; CE 0,63-0,84; CO 0,27-0,32; CMS 1,76-2,27; CEP 0,02-0,05; CP 0,53-0,67; CG 1,61-2,29; CT 5,40-7,20; IC 87,23-91,67; IE 58,18-63,64; IO 23,64-26,83. Coloração, pilosidade e escultura como nas operárias. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais pouco conspícuas em meio à escultura; parápsides alongadas; tégulas estreitas e enegrecidas; sutura entre anepisterno e katepisterno bem demarcada. Pré-escutelo relativamente largo, densamente coberto por estrias longitudinais; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar bem demarcado. Escutelo trapezoidal, densamente coberto por estrias longitudinais, minimamente convexo e pouco abaixo do nível do escuto. Face dorsal do propódeo inclinada, abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais pouco desenvolvidos, menores que nas operárias. Asas com o padrão de venação do gênero. Asa posterior com cerca de oito hâmulos submedianos presentes.

Gine ergatóide: Desconhecida (ver comentários abaixo).

Macho: CC 0,94-1,11; LC 0,92-1,04; CM 0,24-0,31; CE 0,17-0,24; CO 0,46-0,53; CMS

1,95-2,46; CEP 0,00-0,02; CP 0,51-0,63; CG 1,35-1,76; CT 5,11-6,27; IC 93,33-98,75; IE 18,42-23,26; IO 49,11-52,63. Tamanho grande. Coloração negra, com apêndices marrons a amarelados. Superfície dorsal das mandíbulas coberta por pêlos longos e voltados na direção das margens mastigatórias, sendo que alguns ultrapassam o comprimento das mandíbulas. Antenas cobertas por uma fina pubescência, com poucos pêlos suberetos no escapo e funículo. Disco central do clípeo com rugas transversais concêntricas. Mesossoma e pecíolo com esculturação mais superficial que nos demais machos do gênero.

Mandíbulas pequenas com cerca de seis dentes decrescentes em tamanho em direção à base. Olhos bem desenvolvidos, ocupando a maior parte das margens laterais da cabeça. Face dorsal do propódeo fracamente convexa, bem separada da face declive. Asas com o padrão de venação do gênero. Asas posteriores com cerca de oito hâmulos submedianos presentes.

Etimologia: *Dolus* (L.) = fraude, simulação, engano. O epíteto específico é de etimologia incerta. Na descrição original (Roger, 1860), o autor posiciona esta espécie no gênero *Ponera*, mas reconhece as diferenças marcantes entre *P. dolo* e as demais do gênero. Neste cenário, o epíteto específico pode sugerir que Roger tenha considerado a espécie uma *Ponera* “falsa” ou “enganosa”.

Comentários: Os caracteres diagnósticos separam facilmente *Heteroponera dolo* da maioria das espécies do gênero. Contudo, esta espécie encontra-se em um grupo que compartilha o grande tamanho corporal, a presença de estrias arqueadas na face ventral da cabeça e de dentes submedianos nas garras tarsais. A espécie mais próxima é certamente *H. robusta*, da qual *H. dolo* pode ser rapidamente separada pelo tamanho discretamente menor e por possuir as mandíbulas lisas e brilhantes (estriadas em *H. robusta*).

A variação morfológica mais marcante diz respeito à coloração dos indivíduos, que pode variar de amarelo-clara a negra. Uma série de operárias coletadas em Viçosa, MG, apresenta um padrão de coloração muito peculiar, não encontrado em nenhuma outra espécie do gênero. As operárias são inteiramente negras com o gáster dourado e reflexos iridescentes pelo corpo, lembrando algumas espécies do gênero australiano *Rhytidoponera* (Ectatomminae).

A descrição original desta espécie (Roger, 1860) é bastante completa e

contempla tanto operárias quanto gines. A posição da espécie sofreu diversas alterações nos anos seguintes à descrição original (Mayr, 1862; Emery, 1906; Wheeler, 1923), até que Brown (1952), em sua redefinição dos gêneros relacionados à *Acanthoponera*, eleva *Heteroponera* ao nível genérico e inclui *H. dolo* definitivamente neste gênero.

Forel (1913) examinou exemplares de *H. dolo* que ele considerou pouco menores que os demais da espécie e com uma pilosidade diferenciada, mais dourada e brilhante, e decide descrever uma nova variedade, *H. dolo* var. *aurea*. Em 1918, Luederwaldt publicou um trabalho acerca da distribuição geográfica e taxonomia das formigas do Estado de São Paulo. Além de novos registros para a espécie, Luederwaldt descreve a variedade *schwebeli* de *H. dolo*, considerando que os exemplares deste táxon são consideravelmente menores e não possuem os espinhos do propódeo e pecíolo desenvolvidos.

Na primeira grande revisão deste gênero, Brown (1958a) examina os tipos de *H. dolo* var. *aurea* e sinonimiza esta variedade sob *H. dolo* após concluir que estes exemplares são apenas formas imaturas da mesma espécie. No mesmo trabalho, Brown comenta que, de acordo com a descrição original de *H. inermis* (Emery, 1894), *H. dolo* var. *schwebeli* compartilha a ausência de espinhos propodeais e o pecíolo inerme com esta espécie, mas na impossibilidade de examinar o tipo de *H. inermis* Brown decide não fazer alterações nomenclaturais. Finalmente, em 1962, Kempf reúne evidências suficientes para sinonimizar *H. dolo* var. *schwebeli* sob *H. inermis*. Afortunadamente, pude examinar todos os espécimes-tipo dos táxons mencionados acima e confirmo que as alterações nomenclaturais feitas por Brown e Kempf são pertinentes.

Brown (1958a), menciona a presença de fêmeas ergatóides em *H. dolo*. No entanto, não apresenta referências para esta informação neste trabalho. Este fato é percebido por Kempf (1962), que também não é capaz de confirmar a presença de ergatóides nesta espécie. Após reunir copioso material (incluindo todo o material estudado por Brown e Kempf em seus trabalhos) não encontrei evidências da presença de ergatóides em *H. dolo*.

Distribuição: Esta espécie é certamente a mais comum do gênero ocorrendo em áreas de floresta do norte do Brasil ao norte da Argentina e Uruguai, com populações muito densas no domínio da Mata Atlântica.

Assim como em *H. dentinodis*, apesar da imensa maioria dos registros terem sido feitos para o centro-sul do Brasil, há pelo menos um registro de *H. dolo* para a

Amazônia. Trata-se de uma gine sem asas coletada em Itacoatiara, AM, em 1962 (coleção Diringshoffen). A conformidade deste exemplar com a diagnose de *H. dolo* e a ausência de outros registros desta espécie na Amazônia, ou mesmo em áreas próximas mais ao sul, me faz pensar se o exemplar em questão não teria tido seu rótulo trocado durante o processamento do material. Apesar de considerar o registro no presente estudo, considero-o incerto até que mais exemplares de *H. dolo* sejam coletados nesta região.

História natural: Os membros desta espécie são formigas de hábitos diurnos e tímidos. As colônias são usualmente encontradas em áreas de floresta úmida. Os ninhos são normalmente estabelecidos em troncos em decomposição caídos no solo da mata, seja em cavidades sob a casca ou no tecido lenhoso propriamente dito (Kempf, 1962; Borges *et al.*, 2004; Feitosa, obs. pess.). Luederwaldt (1926) menciona ter encontrado ninhos desta espécie na cavidade interna de troncos caídos de bambu, sob pequenas pedras e na haste oca de uma espécie de planta do gênero *Piper*. Recentemente, observei exemplares desta espécie atraídos a iscas de sardinha na vegetação em uma área montanhosa da Mata Atlântica de SP. Na mesma localidade coletei diversas operárias forrageando isoladamente no solo da floresta, especialmente no período da manhã, uma delas transportava um pequeno fragmento de inseto que não pude identificar.

Ainda, há registros de colônias de *H. dolo* encontradas em cavidades no interior de ninhos de diferentes espécies de cupins (R.L. Araújo, dados não publicados) e habitando câmaras em ninhos de outras espécies de formigas, como alguns membros da tribo Attini (B.H. Dietz, dados não publicados) e *Odontomachus affinis* (C.R.F. Brandão, dados não publicados).

Françoso (1995) manteve 14 colônias de *H. dolo* em laboratório (provenientes de diferentes regiões do Estado de SP), observando detalhadamente os padrões de comportamento. As colônias mostraram-se relativamente numerosas, algumas com mais de 150 indivíduos adultos e cerca de 200 imaturos. Em algumas colônias foi observada a presença de mais de uma gine, sendo que uma aparente dominância de uma gine sobre as demais era mantida. Além ser a responsável pela postura da maioria dos ovos, a gine dominante recebia a atenção da maior parte das operárias da colônia, enquanto as gines secundárias colocavam poucos ovos e eram atendidas pelas operárias apenas ocasionalmente. Estes dados divergem dos resultados encontrados por Borges *et al.*, (2004) que, após estudar uma população destas formigas no Estado de MG, concluíram

que este espécie é monogínica e que a colônia não ultrapassa 100 indivíduos.

Ainda sobre o trabalho de Françoso, a autora relata o surgimento de machos e gines virgens nas colônias entre os meses de outubro e junho, indicando que este pode ser o período reprodutivo da espécie. Os machos eram constantemente atendidos pelas operárias e permaneciam inativos durante a maior parte do tempo. Todos os machos morreram cerca de dois meses após a eclosão. Da mesma forma, as gines também não revoaram. Ao invés, todas perderam as asas e uma boa parte morreu. As gines sobreviventes passaram a desempenhar funções de operárias, como o forrageamento, limpeza dos imaturos e manutenção da colônia.

O período completo de desenvolvimento (ovo a adulto) em *H. dolo* é de cerca de sete meses. O tempo para a eclosão da larva após a postura é de, em média, três meses. Pupas são formadas após pouco mais de um mês e os adultos aparecem dois meses depois da formação das pupas. A exemplo do observado em *H. dentinodis*, Françoso também relata a presença de pupas com e sem casulo nas colônias de *H. dolo*, em uma proporção aproximada de três para um. Não houve tratamento diferenciado para os dois tipos de pupas, mesmo quando estas deram origem a machos e gines. Em diferentes oportunidades, Françoso menciona ter observado operárias auxiliando na emergência dos adultos provenientes de casulos. As operárias posicionavam-se sobre o casulo cortando-os com as mandíbulas e puxando os jovens adultos até que estivessem totalmente livres.

Com relação à dieta, as colônias aceitaram preferencialmente larvas e adultos de *Tenebrio molitor*, larvas de *Alphitobius* sp. (Coleoptera, Tenebrionidae), adultos de *Falsomia candida* (Collembola), larvas de *Drosophila* sp. (Diptera) e mel diluído em água (1:1).

Material adicional examinado (1142 operárias, 42 gines e 25 machos). ARGENTINA: Misiones: 2.i.1921, A. Zolta col., H8915 (3 operárias) [USNM]; Iguazú, 30.vii.1949, N.K. col., 4980 (1 operária) [IFML]; Iguazú Nat. Pk., 2.i.1991, S.J. Peck col. (1 operária) [CASC]; Loreto, s/ data, Dr. A.A. Oglobin col. (1 operária) [MCZC]; mesmos dados (1 operária) [IFML]; Puerto Piray, s/ data, Silvestri col. (1 operária) [MCZC]. **BRASIL: Amazonas:** Itacoatiara, xi.1962, Dirings col. (1 gine) [MZSP]; **Distrito Federal:** Parque Municipal do Gama, 14.v.1971, W.L. & D.E. Brown col. (6 operárias) [MCZC]; Parque Nacional de Brasília, 13-14.v.1971, W.L. & D.E. Brown col. (1 operária) [MCZC]; **Espírito Santo:** Santa Teresa, v.1928, O. Conde col.,

4186 (2 operárias) [MZSP]; **Minas Gerais:** Catas Altas, Serra do Caraça, 800m., xi.1961, Kloss, Lenko, Martins & Silva col. (52 operárias e 1 gine) [MZSP]; Conceição do Mato Dentro, Serra da Serpentina, Área 2, 7895352 / 0668220, 18-28.iii.2009, R.R. Silva col. (3 operárias) [MZSP]; Lavras, 06-12.ii.2002, M.S. Santos & N.S. Dias col. (1 operária) [CDPC]; Passos, 5.ix.1975, W.D. Hamilton col. (2 operárias) [BMNH]; Pouso Alegre, 24-25.vi.1965, Vulcano & Pereira col. (12 operárias) [MZSP]; xii.1965, F.S. Pereira col. (1 operária) [MZSP]; 20.xii.1968, Pe. Pereira col. (6 operárias) [MZSP]; Viçosa, 12.ii.1988, M.V.B. Queiroz col. (1 operária) [MZSP]; ii.1994, Sperber, Louzada & Lopes col. (1 operária) [UFV]; Viçosa, Mata do Paraíso, 23.iv.2002, D.S. Borges col. (2 operárias e 1 gine) [CDPC]; 14.v.2002, D.S. Borges col. (2 operárias e 1 gine) [CDPC]; 26.v.2002, D.S. Borges col. (6 operárias) [CPDC]; **Paraná:** Antonina, P.E. do Pau-Ôco, 07º08'24,7"S, 34º51'33,2"W, 6-11.v.2002, R.R. Silva & C.R.F. Brandão col. (1 operária) [MZSP]; 25km NE Curitiba, 14.v.1964, C.E. & E.S. Ross col. (1 operária) [CASC]; Foz do Iguaçu, 26.iv.1964, C.E. & E.S. Ross col. (3 operárias e 1 gine) [MIZA]; mesmos dados (1 operária) [CASC]; Londrina, 24.x.2001, S. Lacau col., 5322 (2 operárias e 1 gine) [CPDC]; Londrina, Mata dos Godoy, 23º27'S, 51º15'W, 1.ii.2009, R. Kawada col. (1 operária) [MZSP]; Morretes, P.E. do Pau-Ôco, 25º34'33,5"S, 48º53'19,5"W, 6-11.v.2002, R.R. Silva & B.H. Dietz col. (11 operárias) [MZSP]; Pinhão, UHE Segredo, Rio da Divisa, 21.xi.1991, R. Pinto da Rocha & A.P. Barreto col. (6 operárias) [MZSP]; Rolândia, 6.iv.1955, W. Kempf col., 1409 (8 operárias) [MZSP]; mesmos dados (2 operárias) [MCZC]; Rondon, iv.1965, F. Plaumann col., 4770 (1 operária) [MZSP]; **Rio de Janeiro:** Angra dos Reis, Jussaral, x.1935, Travassos & Lopes col., 5752 (24 operárias) [MZSP]; Itatiaya, s/ data, J.F. Zikan col., Coll. Borgm.5477 (1 operária) [MCZC]; Itatiaia, 700m., v.1926, J.F. Zikán col., 5477 (2 operárias e 2 gines) [MZSP]; 12.i.1931, Borgmeier col., 5477 (7 operárias) [MZSP]; viii.1954, Bart col., 4 (1 operária) [MZSP]; Jussaral / E. do Rio, s/ data, s/ coletor, Coll. Borgm.5752 (2 operárias) [MCZC]; Teresópolis, P.N. da Serra dos Órgãos, 22º29'38"S, 43º00'05"W, 23-28.xi.1999, Dietz, Silva & Rocha col. (5 operárias e 1 gine) [MZSP]; **Rio Grande do Sul:** Augusto Pestana, 12.xii.2008, L.V. Silva & V.H. Gonçalves col. (1 operária) [MZSP]; Erechim, iii.1926, F. Plaumann col., 3569 (1 operária) [MZSP]; Itati, Trilha do Arroio do Padre, 29º29'59"S, 50º10'07"W, 24-30.viii.2009, R.R. Silva & R.M. Feitosa col. (5 operárias) [MZSP]; Três Arroios, xii.1954, A. Kops col., 1 (1 operária) [MZSP]; Uruguaiana, s/ data, s/ coletor, MP 19.075 (1 operária) [MZSP]; **Santa Catarina:** s/ localidade, s/ data, s/ coletor (2 operárias) [MHNG]; mesmos dados

(31 operárias) [NHMW]; s/ localidade, s/ data, s/ coletor (1 operária) [USNM]; s/ localidade, s/ data, Emery col. (1 operária) [MNHN]; Abelardo Luz, 26º33'53"S, 52º19'42"W, 20.ix.1999, R.R. Silva col. (2 operárias) [MZSP]; Blumenau, s/ data, s/ coletor (2 operárias) [MHNG]; Muller col., 101 (2 operárias) [MHNG]; iii.1926, Luederwaldt col. (1 operária) [MZSP]; Chapecó, xii.1957, F. Plaumann col. (4 operárias) [MZSP]; vii.1960, F. Plaumann col., 3565 (3 operárias) [MZSP]; 03.ii.2002, J.M. Marques col. (2 operárias) [MZSP]; Concórdia, vii.1958, F. Plaumann col., 2728 (1 operária) [MZSP]; ix.1959, F. Plaumann col., 3494 (2 operárias) [MZSP]; Concórdia, Estr. Uruguai, 15.xi.1971, W. Kempf col., 6745 (15 operárias e 1 gine) [MZSP]; Faxinal dos Guedes, 12.i.2000, R.R. Silva col. (1 operária) [MZSP]; Florianópolis, Lagoa do Peri, 6.vii.2007, G. Willrich col. (2 operárias) [DECZ]; viii.2007, D.P. Janning col. (1 operária) [DECZ]; ix.2007, D.P. Janning col. (1 operária) [DECZ]; Florianópolis, Morro da Lagoa, 16.iii.1992, R.R. Silva & B.C. Lopes col. (1 operária) [MZSP]; Gaspar, 1928, E.S. Fontes col., 4403 (15 operárias) [MZSP]; Hammonia (Ibirama), s/ data, s/ coletor, Coll. Borgm.1939 (1 operária) [MCZC]; 27°04'S, 49°31'W, vii.1910, Luederwaldt col., 15450 (7 operárias) [MZSP]; 1911, Luederwaldt col., 15497 (35 operárias) [MZSP]; i.1915, Luederwaldt col. (2 operárias) [MZSP]; s/ data, Luederwaldt col. MP 15497 (2 operárias e 1 gine) [MZSP]; Ibicaré, ix.1960, F. Plaumann col., 3614 (2 operárias) [MZSP]; Luzerna, xi.1966, L. Schmitt col., 4562 (7 operárias e 2 gines) [MZSP]; Rio dos Cedros, Estr. S. Bernardo, 9-10.i.1982, F.C. do Val col. (1 operária) [MZSP]; Rodeio, xii.1955, R. Mueller col. (1 operária) [MZSP]; Palhoça, P.E. da Serra do Tabuleiro, 27º44'28"S, 48º41'50"W, 02-10.vi.2003, R.R.Silva, B.H. Dietz, & A. Tavares col. (2 operárias) [MZSP]; São Bento do Sul, A.P.A. Rio Vermelho, 26º21'51"S, 49º16'16"W, 30.iii-04.iv.2001, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (2 operárias) [MZSP]; São Bonifácio, P.E. Serra do Tabuleiro, 27º49'06"S, 48º54'41"W, 08-13.iii.2004, R.R.Silva, B.H. Dietz, & N. Albuquerque col. (1 operária) [MZSP]; Nova Teutônia (Seara), iii.1971, Fritz Plaumann col., 7098 (1 operária) [MZSP]; iv.1972, Fritz Plaumann col., 8002 (2 operárias) [MZSP]; vi.1973, Fritz Plaumann col., 9764 (3 operárias) [MZSP]; vi.1973, Fritz Plaumann col., 9764 (3 operárias) [MZSP]; 27º11SN, 52º23'L, s/ data, Fritz Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; 22.x.1956, Fritz Plaumann col., 44 (4 operárias) [MZSP]; Nova Teutônia (Seara), 300-500m, 27º11SN, 52º23'L, s/ data, Fritz Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; x.1953, Fritz Plaumann col. (2 operárias) [MCZC]; ix.1957, Fritz Plaumann col. (3 operárias) [MZSP]; xii.1959, Fritz Plaumann col., 3550 (1 operária) [MZSP]; vi.1960, Fritz Plaumann col., 3567 (9

operárias) [MZSP]; i.1963, Fritz Plaumann col. (5 operárias) [MZSP]; xi.1963, Fritz Plaumann col. (2 operárias) [MZSP]; xii.1974, Fritz Plaumann col., 11614 (2 operárias) [MZSP]; Seara, v-xii.1998, R.R. Silva col. (1 operária) [MZSP]; Xanxerê, xii.1957, Fritz Plaumann col. (6 operárias) [MZSP]; **Sergipe:** Itaporanga da Ajuda, Faz. Caju, 6-8-ix.1993, C.R.F. Brandão col. (1 operária) [MZSP]; **São Paulo:** s/ localidade, s/ data, Iheringi col. (2 operárias) [MHNG]; Agudos, 3.x.1954, W. Kempf col., 1217 (1 operária) [MZSP]; Anhembi, Faz. Bar. Rico, 6-8.ix.1959, L.T.F. & A. Barroso col. (2 operárias) [MZSP]; Araras, ii.1930, M. Hunger col. (2 operárias) [MZSP]; Barueri, 27.vii.1957, K. Lenko col. (8 operárias) [MZSP]; 27.viii.1957, K. Lenko col., 1 (3 operárias) [MCZC]; 13.iii.1958, K. Lenko col. (2 operárias) [MZSP]; 1.v.1958, K. Lenko col. (62 operárias) [MZSP]; 5.vi.1958, K. Lenko col. (9 operárias e 2 machos) [MZSP]; 434 (1 macho) [MZSP]; 8.ii.1959, K. Lenko col. (10 operárias, 1 gine e 4 machos) [MZSP]; 30.vii.1960, K. Lenko col. (56 operárias) [MZSP]; Botucatu, 8.ix.1986, L.C. Forti col. (1 operária) [MZSP]; 2.x.1986, L.C. Forti & I.M.P. Rinaldi col. (1 operária) [MZSP]; 27.i.1993, B.H. Dietz col. (1 operária) [MZSP]; Brotas, 7.viii.1932, Aristóteles Silva col., 6471 (3 operárias) [CECL]; Cajuru, s/ data, s/ coletor, 15728 (1 operária) [MZSP]; Caraguatatuba, Res. Flor., 40m., 22.v-1.vi.1962, Exp. Dep. Zool. col., 2026 (1 operária) [MZSP]; Caraguatatuba, Res. Flor., 40-80m., 18-22.v.1971, W.L. & D.E. Brown col. (2 operárias) [BMNH]; mesmos dados (1 operária) [CPWM]; mesmos dados (4 operárias) [MCZC]; Cubatão, 6.i.1962, s/ coletor (3 operárias) [MZSP]; Cunha, P.E. da Serra do Mar, N. Indaiá, 23º15'03"S, 45º00'26"W, 21-22.iv.2001, R.R. Silva, & A.A. Tavares col. (1 operária) [MZSP]; Diadema, 25.ii.1961, Reichardt & Werner col. (1 operária) [MZSP]; Ilha de São Sebastião, s/ data, s/ coletor, I-06 (1 operária) [MCZC]; mesmos dados (3 operárias) [USNM]; i.1906, F. Gunter col., 2324 (3 operárias) [MZSP]; Ilha de São Sebastião, 500m., vii.1987, C.R.F. Brandão col. (1 operária) [MZSP]; Itapecirica, 19.iv.1959, Kempf & Santos col., 3038 (3 operárias) [USNM]; mesmos dados (3 operárias) [MZSP]; Coll. Kempf 3038 (1 operária) [MCZC]; Itatinga, 19.x.1991, B.H. Dietz col. (3 operárias) [MZSP]; Ituverava, 1911, E. Garbe col., 16222 (1 operária) [MZSP]; Jundiaí, Serra do Japi, 5.vii.2007, E. Nascimento & C. Polegatto col. (6 operárias) [MZSP]; Leme, Mata da Baronesa, 13.ix.1944, R.L. Araújo col., 2431 (8 operárias e 1 gine) [MZSP]; Mogi das Cruzes, PNMSI, 29.i.1999, L.M. Kato col., v154 (1 operária) [CPMS]; Ribeirão Pires, s/ data, E. Counelle col. (1 gine) [MNHN]; Ribeirão Preto, 27.xii.1982, D.S. Amorim col. (33 operárias) [MZSP]; Brasil: Ribeirão Preto, Mata Santa Tereza, 24.i.2009, F. Esteves col.

(1 operária) [MZSP]; Salesópolis, E.B. Boracéia, 13.x.1960, K. Lenko col., 1503 (5 operárias) [MZSP]; Salesópolis, E.B. Boracéia, Trilha do Divisor, 23º39'18"S, 45º53'18"W, 24.ii.2005, J.C. Souza & A.P. Aguiar col. (1 gine) [MZSP]; Salesópolis, E.B. Boracéia, Trilha dos Pilões, 23º39'05"S, 45º53'51"W, 25.ii.2005, A.P. Aguiar & L.K. Nogueira col. (1 gine) [MZSP]; São Paulo, Água Funda, 22.vi.1966, K. Lenko col. (33 operárias) [MZSP]; São Paulo, Instituto Botânico, 16.iii.1990, Françoso & Reis col. (60 operárias) [MZSP]; 29.iii.1990, Françoso & Reis col. (176 operárias, 7 gines e 3 machos) [MZSP]; 8.vi.1990, Françoso & Reis col. (68 operárias, 4 machos e 1 gine) [MZSP]; São Paulo, Bosque da Saúde, i.1920, Luederwaldt col., 20154 (3 operárias) [MZSP]; São Paulo, Saúde, s/ data, Luederwaldt col., 2894 (8 operárias) [MZSP]; São Paulo, Cantareira, viii.1933, s/ coletor, 22153 (1 operária) [MZSP]; São Paulo, Serra da Cantareira, i-iii.1959, Kempf & Santos col., 3032 (1 gine e 1 macho) [MZSP]; 31.i.1960, Kempf & Santos col., 3396 (1 operária) [MZSP]; 1.iii.1959, K. Lenko col., 3032 (6 gines e 6 operárias) [MZSP]; 30.i.1959, Kempf & Santos col., 3032 (9 operárias e 1 gine) [MZSP]; São Paulo, P.E. Cantareira, Núcleo Engordador, 23º21'27"S, 46º29'42"W, 12-22.v.2003, R.M. Feitosa & A. Soliva col. (1 operária) [MZSP]; 08.iii.2009, E. Sanhudo col. (2 operárias) [MZSP]; São Paulo, Cidade Universitária, 16.ix.1969, C.G. Froelich col. (2 operárias) [MZSP]; 28.ii.1980, C.R.F. Brandão col. (1 operária) [MZSP]; São Paulo, Cidade Universitária, Res. CUASO, 30.iii.1990, Françoso & Reis col. (17 operárias, 2 machos e 1 gine) [MZSP]; 22.i.1991, Françoso & Reis col. (23 operárias, 1 macho e 2 gines) [MZSP]; São Paulo, Instituto Butantã, 30.iv.1971, L. Travassos Filho col., 6350 (1 gine) [MZSP]; 31.vii.1973, L. Travassos Filho col., 9295 (1 gine) [MZSP]; 9.iii.1990, Françoso & Reis col. (8 operárias) [MZSP]; São Paulo, Horto Florestal, x.1981, S.Santos col. (1 operária e 1 gine) [MZSP]; 23.iv.1984, s/ coletor (24 operárias) [MZSP]; 29.i.1991, Françoso & Reis col. (40 operárias, 6 gines e 2 machos) [MZSP]; Salto Grande, ii.1911, Luederwaldt col., 15933 (3 operárias) [MZSP]; 16023 (1 operária) [MZSP]; Sete Barras, P.E. Carlos Botelho, 1000m., 24º12'10"S, 47º59'27"W, 11-15.v.2009, F. Esteves et al col., FAE 449 (3 operárias) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 200m., 23º19'02"S, 44º49'05"W, 03-14.iii.2008, F.A. Esteves & R.M. Feitosa col. (2 operárias) [MZSP].

Heteroponera inca Brown, 1958
(Figs. 27 e 48)

Heteroponera inca Brown, 1958a: 259, figs. 12, 13 (operária) Colômbia.
Wheeler & Wheeler, 1971: 1201 (larva).

Material tipo. COLÔMBIA: Valle del Cauca: 6 mi. W. of Cali, 1630 m, 20.iii.1955, E.I. Schlingler & E.S. Ross col., n. CAS 6890 (10 operárias - Parátipos / 1 operária - Holótipo) [CASC] (examinados); (5 operárias - Parátipos) [MCZC] (examinados).

Diagnose: Tamanho médio (CT 4,00-4,82); coloração marrom-avermelhada a marrom-escura; tegumento inteiramente e irregularmente esculpido, coberto por rugas finas e irregulares entremeadas por uma densa pontuação; face ventral da cabeça lisa e brilhante; fórmula palpal 3,3; escrobos antenais superficiais; ângulos occipitais projetados, formando lóbulos salientes; espinhos propodeais bem desenvolvidos e agudos, mais longos que a largura de suas bases; pecíolo largo e alto em vista lateral, com o ápice póstero-dorsal bem diferenciado, formando um dente destacado; em vista dorsal, pecíolo pouco mais largo do que longo, com o dente posterior bem projetado; processo subpeciolar com uma projeção posterior conspícua; primeiro segmento do gáster globoso, mais largo do que longo em vista dorsal.

Descrição

Operária. CC 0,96-1,11; LC 0,92-1,11; CM 0,36-0,43; CE 0,63-0,77; CO 0,20-0,25; CMS 1,20-1,40; CEP 0,14-0,17; CP 0,36-0,43; CG 1,13-1,52; CT 4,00-4,82; IC 93,48-102,22; IE 65,22-74,42; IO 21,32-23,26. Tamanho médio. Cor marrom-avermelhada a marrom-escura, com apêndices mais claros, de tom acobreado. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos e de comprimento médio, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência, mais densa nos primeiros tergitos gastrais; pêlos clipeais medianos atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo coberto por rúgulas longitudinais curtas e irregulares. Dorso da cabeça densamente esculpido, coberto por rugas finas e irregulares entremeadas por uma densa pontuação. Superfície interna dos escrobos antenais fracamente esculpida, coberta por

estrias oblíquas pouco conspícuas. Face ventral da cabeça finamente pontuada e sem estrias arqueadas conspícuas. Mesossoma inteiramente e fortemente esculpido, reticulado-rugoso com pontuações entre as rugas; face declive do propódeo lisa e brilhante na porção mediana, com uma leve pontuação no entorno. Pecíolo irregularmente esculpido, reticulado-rugoso. Dorso dos tergitos I e II do gáster de aspecto áspero, fracamente rugoso e coberto por pontuações grosseiras e fóveas irregulares próximo à inserção do pecíolo.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de oito dentes. Margem anterior do clípeo levemente convexa. Fórmula palpal 3,3. Escrobos antenais impressos na porção anterior, mas sem o limite posterior visível acima da margem superior dos olhos. Escapos antenais ligeiramente mais largos apicalmente, alcançando a margem vertexal da cabeça; funículos antenais com os segmentos aumentando gradualmente em tamanho; clava apical pouco conspícua e formada por três segmentos, sendo o segmento apical menor ou igual aos dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 10 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal plana a minimamente côncava; bordas occipitais projetadas, formando lóbulos arredondados salientes em vista frontal; em perfil os lobos occipitais são truncados e voltados na direção do mesossoma

Perfil dorsal do mesossoma convexo, interrompido apenas pela sutura promesonotal. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais bem desenvolvidos e agudos, mais longos que a largura de suas bases, divergentes em vista dorsal. Garras tarsais simples, sem dentes submedianos.

Pecíolo largo e alto em vista lateral; face anterior reta encontrando a face dorsal em um ângulo arredondado; face dorsal plana; face posterior minimamente côncava; ápice póstero-dorsal do pecíolo bem diferenciado, formando um dente ou espinho agudo; em vista dorsal, pecíolo pouco mais largo do que longo, com um dente mediano nitidamente destacado da margem posterior; processo subpeciolar curto, porém bem projetado, predominantemente opaco e com uma projeção posterior aguda. hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, primeiro tergito gastral mais largo do que longo, com as margens laterais fortemente convexas, dando ao segmento um aspecto globoso;

primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral mais longo e estreito que o primeiro

Gine ergatóide (primeira descrição): Semelhante às operárias. Distinguível pelo tamanho corporal maior e pelo gáster conspicuamente volumoso.

Macho (primeira descrição): CC 0,83; LC 0,63; CM 0,24; CE 0,19; CO 0,51; CMS 1,69; CEP 0,00; CP 0,41; CG 1,06; CT 4,23; IC 75,36; IE 30,77; IO 80,77. Tamanho médio. Coloração castanho-clara, com manchas marrons e apêndices amarelados. Superfície dorsal das mandíbulas coberta por pêlos longos e voltados na direção das margens mastigatórias, sendo que alguns ultrapassam o comprimento das mandíbulas. Antenas cobertas por uma fina pubescência e muitos pêlos suberetos. Disco central do clípeo irregularmente esculpido. Corpo com esculturação mais densa que nos demais machos do gênero, incluindo as laterais do mesossoma e o primeiro tergito do gáster.

Mandíbulas pequenas com cerca de oito dentes, sendo o apical consideravelmente mais desenvolvido que os demais. Olhos bem desenvolvidos, ocupando a maior parte das margens laterais da cabeça. Face dorsal do propódeo levemente convexa, continuando em direção à face declive sem uma separação aparente. Asas diferindo do padrão de venação do gênero pelo maior comprimento e menor pigmentação das veias. Nas asas anteriores as veias Rs, M e Cu atingem a margem distal. Asas posteriores com as veias Rs e M relativamente longas, mas não atingindo a margem externa da asa; cerca de seis hâmulos submedianos presentes.

Etimologia: Brown faz uma referência à civilização pré-colombiana que habitou a região da localidade tipo desta espécie.

Comentários: *H. inca* pode ser separada da espécie próxima, *H. monticola*, pelo menor grau de desenvolvimento dos lobos occipitais, dos espinhos propodeais e do espinho póstero-dorsal do pecíolo. Em algumas localidades, *H. monticola* pode apresentar espinhos propodeais relativamente curtos o que pode tornar difícil a distinção entre as duas espécies. Ainda assim, o tamanho corporal comparativamente menor e a coloração mais clara de *H. inca* não deixam margem para equívocos.

Não existem dúvidas quanto à identidade desta espécie. Brown (1958a) foi muito preciso em sua descrição e o exame dos tipos para o presente estudo confirma

isto. Ao examinar o material depositado na coleção do MCZC deparei-me com indivíduos significativamente maiores que os demais e com uma acentuada dilatação do gáster. Com base no que foi observado em outras espécies do gênero, concluo que estas são as gines ergatóides de *H. inca*, descritas aqui pela primeira vez, assim como os machos.

Distribuição: Esta espécie é conhecida apenas das florestas do centro-oeste da Colômbia, especialmente na região do Valle Del Cauca, em altitudes que variam entre cinco e 2100 metros.

História Natural: Os dados presentes nos rótulos dos espécimes coletados indicam que esta espécie normalmente nidifica e forrageia no solo de florestas montanhosas. Como já mencionado, a forma reprodutiva nesta espécie parece ser a fêmea ergatóide. Não existem informações a respeito do tamanho das colônias ou sobre hábitos alimentares deste espécie.

Material adicional examinado (66 operárias, 3 ergatóides e 1 macho). COLÔMBIA: Antioquia: Amalfi, Cañon del Porce, Bosque Normandia, 23.x.2000, M. Gutierrez & L. Castaño col., MEFLG 7065 (2 operárias) [UNAB]; **Chocó:** 10km SW S. José del Palmar/Rio Torito/Finca Los Guaduales, in Guadua, 800m, 1-4.vi.1978, C. Kulgler col. (1 operária) [MCZC]; **Valle del Cauca:** 6 mi. W of Cali, 1630 m, 20.iii.1955, E.I. Schlingler & E.S. Ross col., 6A373 (6 operárias) [USNM]; 33 mi. W of Cali, 1350 m, 21.iii.1955, E.I. Schlingler & E.S. Ross col. (1 operária) [MCZC]; Cali, Pance, 1700m., 16.vi.1971, W.L. Brown col. (1 operária) [MCZC]; Pichindé Vy, SW of Cali ca 1600m., 14.vi.1971, W.L. Brown col. (4 operárias) [MCZC]; Represa Calima above dam, 1600m, 12.iii.1967, R.B. Root & W.L. Brown col. (2 operárias) [MHNG]; Darien, above Lago Calima, ca 1600m., 21.vi.1971, W.L. Brown col. (6 operárias) [MCZC]; mesmos dados (4 operárias) [MIZA]; 21.iii.1967, R.B. Root & W.L. Brown col., C - 30 (17 operárias, 3 ergatóides e 1 macho) [MCZC]; Yotoco, Bosque Yotoco, 1575m., 23.vi.1989, W.P. Mackay col., 11639 (4 operárias) [CPWM]; 11643 (1 operária) [CPWM]; 11699 (1 operária) [CPWM/ICNC]; Ulloa, La Comarca, Frutal Cítricos, xi.2004, L. Rivera col. (1 operária) [ICNC].

Heteroponera inermis (Emery, 1894)
(Figs. 28 e 47)

Ectatomma (*Acanthoponera*) *dentinode* var. *inerme* Emery, 1894: 143 (gine) Brasil.
Combinação em *Acanthoponera*: Emery, 1911: 36.
Combinação em *A.* (*Anacanthoponera*): Wheeler, 1923: 186.
Combinação em *Heteroponera*: Brown, 1958a: 196.
Elevada a espécie: Brown, 1958a: 196.
= *Acanthoponera dolo* var. *schwebeli* Luederwaldt, 1918: 54 (operária) Brasil. (sinonímia por Kempf, 1962: 36).

Material tipo. BRASIL: São Paulo: Alto da Serra, Pq. Cajuru, iii.1913, E. Schwebel col., n. 17556 (2 operárias - Lectótipo e Paralectótipo de *Acanthoponera dolo* var. *schwebeli* Luederwaldt) [MZSP] (examinados). **Rio de Janeiro:** Rio de Janeiro, s/ data, s/ coletor (1 operária - Holótipo de *Ectatomma* (*Acanthoponera*) *dentinode* var. *inerme* Emery) [MCSN] (examinado).

Diagnose: Tamanho médio (CT 3,79-4,98); coloração amarelada a marrom-escura; tegumento finamente esculpido, pontuado-estriado, com a meso e metapleura predominantemente brilhantes e com pontuações mais densas e grossas nos dois primeiros tergitos gastrais; espinhos propodeais vestigiais; pecíolo robusto em vista lateral, com a face anterior encontrando a face dorsal em uma longa curvatura e sem o ápice póstero-dorsal destacado, normalmente apenas angulado; em vista dorsal, pecíolo elíptico a globoso, sem um dente posterior saliente.

Descrição

Operária: CC 0,84-1,08; LC 0,69-0,88; CM 0,24-0,33; CE 0,55-0,65; CO 0,19-0,22; CMS 1,13-1,35; CEP 0,00-0,02; CP 0,36-0,48; CG 1,20-1,66; CT 3,79-4,98; IC 78,89-85,37; IE 67,65-80,70; IO 22,66-28,07. Tamanho médio. Cor amarelada a marrom-escura, com apêndices mais claros. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência, mais densa nos primeiros tergitos gastrais; pêlos medianos do clípeo atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e

brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo coberto por rúgulas longitudinais conspícuas. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas que vão se tornando irregulares e divergentes à medida que se aproximam da região vertexal; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais com escultura fraca, coberta por pontuações e estrias irregulares. Face ventral da cabeça brilhante e sem estrias arqueadas conspícuas. Mesossoma variavelmente esculpido, desde brilhante e pontuado-rugoso a quase opaco e de aspecto áspero; meso e metapleura esparsamente esculpidas, predominantemente lisas e brilhantes; face declive do propódeo brilhante e minimamente estriada. Pecíolo com escultura semelhante à do mesossoma, pontuado-rugoso. Segmentos I e II do gáster brilhantes e pontuados, sendo que as pontuações são mais grossas no terço anterior do tergito gastral I.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de sete dentes. Margem anterior do clípeo plana a minimamente convexa. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais conspícuos, porém sem limite posterior bem definido. Escapos antenais ligeiramente mais largos apicalmente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais de três segmentos, sendo o segmento apical menor ou igual aos dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 11 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal plana. Bordas occipitais arredondadas e não salientes.

Perfil dorsal do mesossoma suavemente convexo, com uma interrupção mínima na região da sutura promesonotal. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais vestigiais; face declive do propódeo margeada por duas lamelas laterais. Garras tarsais simples, sem dentes submedianos.

Pecíolo largo e alto em vista lateral; face anterior levemente inclinada posteriormente, encontrando a face dorsal em uma curva contínua e suave; face dorsal ligeiramente convexa; face posterior reta a relativamente côncava; ápice póstero-dorsal do pecíolo não diferenciado; em vista dorsal, pecíolo subglobular, sem uma projeção posterior saliente; processo subpeciolar curto, subquadrado e predominantemente translúcido, sem uma projeção posterior aguda; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral ligeiramente mais longo e estreito que o primeiro.

Aparelho de ferrão (segundo Françoso, 1995): Placa espiracular com a fenda dorsal discreta; conexão mediana com menos da metade da largura da placa. Placa quadrada com canto ântero-dorsal expandido e agudo; sulco anterior com uma reentrância. Placa anal arredondada, com oito sensilas posteriores. Placa triangular comparativamente estreita, com tubérculos pouco desenvolvidos. Placa oblonga com o braço posterior estreito; braço fulcral inconspícuo, com cerca de três sensilas; pós-incisão com, pelo menos, quatro sensilas. Lanceta com a válvula oval e situada em seu terço anterior. Ferrão com a fúrcula longa, cobrindo sua base; fúrcula transversal e com uma projeção mediana aguda; ápice rombudo.

Gine: CC 0,87-1,04; LC 0,73-0,89; CM 0,27-0,31; CE 0,55-0,65; CO 0,22-0,77; CMS 1,25-1,52; CEP 0,00; CP 0,41-0,46; CG 1,37-1,59; CT 4,19-4,92; IC 78,05-88,10; IE 64,86-84,38; IO 28,99-32,19. Coloração, pilosidade e escultura como nas operárias. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais pouco conspícuas em meio à escultura; parápsides alongadas; tégulas estreitas e enegrecidas; sutura entre anepisterno e katepisterno bem demarcada. Pré-escutelo relativamente largo, coberto por estrias longitudinais; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar bem demarcado. Escutelo trapezoidal, fracamente esculpido, minimamente convexo, pouco abaixo do nível do escuto. Face dorsal do propódeo inclinada, abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais quase indistinguíveis, menores que nas operárias. Asa posterior com cerca de sete hâmulos submedianos presentes.

Macho: Desconhecido.

Etimologia: *Inermis* (L.) = desarmado, indefeso. Uma referência à ausência de espinhos no propódeo e no pecíolo desta espécie.

Comentários: A ausência de um espinho póstero-dorsal destacado e a curvatura da face anterior do pecíolo separam esta espécie de todas as demais congêneres. A curvatura suave no encontro da face anterior com a face dorsal do pecíolo é compartilhada com *H. panamensis*. No entanto, *H. panamensis* apresenta a margem posterior do pecíolo, em vista dorsal, visivelmente subtriangular, enquanto em *H. inermis* esta margem é reta a ligeiramente côncava.

Esta espécie foi descrita com base em uma única gine coletada no Estado do Rio de Janeiro e depositada no MCSN (Emery, 1894). Por se tratar de um exemplar único, tanto Brown (1958a) quanto Kempf (1962) tiveram seus pedidos de empréstimo deste holótipo negados pela instituição italiana. Kempf, então, enviou à Dra. Delfa Guiglia (então curadora da coleção de insetos do MCSN) gines de *H. dentinodis*, *H. mayri* e *H. dolo* var. *schwebeli* e solicitou que a mesma fizesse uma comparação destes exemplares com o holótipo de *H. inermis*. Após receber a resposta da Dra. Guiglia, que destacou as evidentes semelhanças entre os espécimes, Kempf não hesitou em sinonimizar *H. dolo* var. *schwebeli* sob *H. inermis*. Ao contrário de Brown e Kempf, felizmente tive o pedido de empréstimo do holótipo acatado e pude comprovar que, de fato, o tipo de *H. inermis* corresponde perfeitamente aos tipos de *H. dolo* var. *schwebeli*.

Distribuição: Esta espécie encontra-se distribuída no domínio da Mata Atlântica, desde o Espírito Santo até o Rio Grande do Sul, incluindo a porção sul do Estado de Minas Gerais.

História natural: A maior parte dos exemplares desta espécie foi capturada na vegetação. Kempf (1962) comenta que Karol Lenko encontrou uma colônia desta espécie em um galho oco e que diversas operárias foram obtidas através da coleta com guarda-chuva entomológico. Durante uma coleta na Mata Atlântica paulista, observei operárias desta espécie atraídas à iscas de sardinha dispostas na vegetação. Caso esta espécie realmente apresente uma preferência pelo estabelecimento de suas colônias em árvores e arbustos como sugerem as evidências, compartilha este comportamento com *H. panamensis* e com as espécies do gênero-irmão *Acanthoponera*. Não são conhecidas fêmeas ergatóides ou machos para esta espécie.

Material adicional examinado (104 operárias e 5 gines). BRASIL: Espírito Santo: Santa Teresa, v.1928, O. Conde col., 4191 (1 operária) [MZSP]; **Minas Gerais:** Cocais das Estrelas, 19º44'S, 42º85'W, 12-22.vi.2007, D.L. Braga col., 5512 (1 operária) [CPDC]; Lima Duarte, P.E. do Ibitipoca, 7.x.2008, Noelle Hallack col. (1 operária) [MZSP]; Viçosa, Mata da Prefeitura, 7.i-9.xi.1994, P.S.F Ferreira col. (1 operária) [CPDC]; Viçosa, 1997-1998, S.M. Soares col., 5245 (1 operária) [CPDC]; **Paraná:** Laranjeiras, iv.1965, F. Plaumann col., 4628 (1 operária) [MZSP]; Morretes, Pq. Marumby, Estr. da Graciosa km 34, 27.x.1980, A.L. Lozovei col., 14064 (2 operárias)

[MZSP]; Morretes, P.E. do Pau-Ôco, 25º34'33,5"S, 48º53'19,5"W, 6-11.v.2002, R.R. Silva & B.H. Dietz col. (6 operárias) [MZSP]; Piraquara, Mananciais da Serra, iii.2005, A. Aguiar col. (1 gine) [DZUP]; Rio Azul, 1000m., x.1959, F. Plaumann col., 3172 (3 operárias) [MZSP]; Rio Negro, Mata da Gruta, 12.vi.1969, W. Kempf col., 5733 (1 operária) [MZSP]; Taquara, xii.1930, M. Witte col., 5733 (12 operárias) [MZSP]; s/ data, s/ coletor, Coll. Borgm. 5733 (1 operária) [MCZC]; Tunas, Parque das Lauráceas, 25º51'16"S, 48º33'00,4"W, 21-29.ii.2001, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (4 operárias) [MZSP]; **Rio de Janeiro:** Sta. Maria Madalena, P.E. do Desengano, 21º58'41"S, 41º57'00"W, x.2002, A. Mayhé & S. Veiga-Ferreira col. (1 operária) [MZSP]; **Rio Grande do Sul:** Erechim, vii.1960, F. Plaumann col., 3571 (1 operária) [MZSP]; São Francisco de Paula, Trilha do Itati, 29º28'36"S, 50º08'54"W, 24-30.viii.2009, R.R. Silva & R.M. Feitosa col. (1 operária) [MZSP]; **Santa Catarina:** Abelardo Luz, 26º33'53"S, 52º19'42"W, 20.ix.1999, R.R. Silva col. (1 operária) [MZSP]; Blumenau/ P.E. Nascentes, 27º06'15"S, 49º09'14"W, 20-27.x.2000, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (5 operárias) [MZSP]; Chapecó, vii.1960, F. Plaumann col. (2 operárias) [MZSP]; Chapecó, 600m., vii.1960, F. Plaumann col. (2 operárias) [MZSP]; Florianópolis, UCAD, 01.x.2003, A. Zillikens col., AR 152 (1 operária) [DBEG]; 12.xi.2003, A. Zillikens col., AR 202 (1 operária) [DBEG]; São Bonifácio, P.E. Serra do Tabuleiro, 27º49'06"S, 48º54'41"W, 08-13.iii.2004, R.R.Silva, B.H. Dietz, & N. Albuquerque col. (3 operárias) [MZSP]; Seara, vii.1958, Fritz Plaumann col., 2723 (1 operária) [MZSP]; Nova Teutônia (Seara), 300-500m, 27º11SN, 52º23'L, vii.1958, Fritz Plaumann col., 3574 (2 operárias) [MZSP]; vii.1959, Fritz Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; mesmos dados (1 operária) [MCZC]; xii.1959, Fritz Plaumann col., 3551 (2 gine) [MZSP]; v.1960, Fritz Plaumann col. (2 operárias) [USNM]; vi.1960, Fritz Plaumann col., 3554 (1 operária) [MZSP]; iv.1972, Fritz Plaumann col., 8009 (1 operária) [MZSP]; s/ data, Fritz Plaumann col. (1 operária) [MCZC]; **São Paulo:** Agudos, vi.1954, R. Muller col., 1164 (1 operária) [MZSP]; Barueri, 11.vi.1958, K. Lenko col., 471 (3 operárias) [MZSP]; Caraguatatuba, Res. Flor., 40m., 22.v-1.vi.1962, Exp. Dep. Zool. col., 2087 (1 gine) [MZSP]; Embu, 9-10.ii.1974, F. Lane col., 10028 (1 operária) [MZSP]; Cunha, P.E. da Serra do Mar, N. Indaiá, 23º15'03"S, 45º00'26"W, 21-22.iv.2001, R.R. Silva, & A.A. Tavares col. (1 operária) [MZSP]; Iguape/ E.E. Juréia-Itatins/ N. Rio Verde, 24º32'39"S, 47º14'08"W, 05-14.iii.2001, A.A. Tavares col. (2 operárias) [MZSP]; Salesópolis, E.B. Boracéia, 1.ii.1961, K. Lenko col. (1 operária) [MZSP]; 13.iv.1961, K. Lenko col., n. 1631 (5 operárias) [MZSP]; 14.iv.1961, K. Lenko col. (2 operárias)

[MZSP]; 11.v.1961, H.M. Canter col. (1 operária) [MZSP]; 12-17.vi.1997, B.H. Dietz & C.I. Yamamoto col. (3 operárias) [MZSP]; 5-7.vii.1997, C.I. Yamamoto col. (1 operária) [MZSP]; 20-26.x.1997, C. Klingenberg & C.I. Yamamoto col. (1 operária) [MZSP]; 23º31'56"S, 45º50'47"W, 2-6.v.1997, C.I. Yamamoto col. (2 operárias) [MZSP]; Santo André, Estação Biológica Paranapiacaba, 24.ix.1961, Reichardt & Werner col. (1 operária e 1 gine) [MZSP]; S.J. Barreiro, Serra da Bocaina, 13-17.i.1969, Porter, García col. (1 operária) [MCZC]; S. José do Barreiro, S. da Bocaina, 1900m., xi.1970, M. Alvarenga col., 7421 (1 operária) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 200m., 23º19'08,4"S, 44º49'04,8"W, 21.i.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 operária e 1gine) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 800m., 23º17'49,2"S, 44º47'31,2"W, 26.i.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 operária) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, 1000m, 23º17'56,4"S, 44º47'13,2"W, 3-14.iii.2008, F.A. Esteves & R.M. Feitosa col. (1 operária) [MZSP]; Gr. São Paulo, Serra dos Agudos, xi.1963, F. Plaumann col., 3941 (1 operária) [MZSP]; São Paulo, 1949, Burla col. (4 operárias) [MZSP].

Heteroponera mayri Kempf, 1962
(Figs. 29, 30 e 50)

Heteroponera mayri Kempf, 1962: 43, figs. 5, 12 (operária e gine) Brasil. [MZSP] (examinado).

Material tipo. BRASIL: Santa Catarina: Chapecó, vii.1960, F. Plaumann col., n. 3562 (42 operárias e 7 gines / 1 operária - Holótipo) [MZSP] (examinados). n. MCZC 31572 (3 operárias - Parátipos) [MCZC] (examinados); s/ localidade, s/ coletor (1 operária - Síntipo de *Ectatomma* (*Acanthoponera*) *dentinode* Mayr) [NHMW] (examinado).

Diagnose: Tamanho pequeno (CT 2,83-3,49); coloração marrom-avermelhada a marrom-escura; tegumento brilhante, dorso cefálico com rugas longitudinais finas e longas, restante do corpo predominantemente pontuado, com estrias longitudinais finas no pronoto; meso e metapleura fracamente esculpidas; espinhos propodeais reduzidos; pecíolo relativamente estreito em vista lateral; em vista dorsal, pecíolo transversal,

estreito, com ápice posterior subtriangular e projetado, mas sem formar um dente mediano destacado da margem posterior do pecíolo.

Descrição

Operária: CC 0,65-0,81; LC 0,58-0,70; CM 0,20-0,77; CE 0,39-0,46; CO 0,15-0,19; CMS 0,84-1,06; CEP 0,00-0,02; CP 0,27-0,31; CG 0,87-1,11; CT 2,83-3,49; IC 81,67-90,63; IE 62,76-70,87; IO 22,81-28,57. Tamanho pequeno. Cor marrom-avermelhada a marrom-escura, com apêndices mais claros. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência, mais densa nos primeiros tergitos gastrais; pêlos medianos do clípeo atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo coberto por rúgulas longitudinais conspícuas. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas que vão se tornando irregulares e divergentes à medida que se aproximam da região vertexal; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais com escultura mais fraca, coberta por pontuações superficiais e estrias irregulares. Face ventral da cabeça brilhante e sem estrias arqueadas conspícuas. Mesossoma brilhante, predominantemente pontuado com rúgulas longitudinais pouco elevadas no dorso do pronoto; meso e metapleura esparsamente esculpidas, predominantemente lisas e brilhantes; face declive do propódeo brilhante e minimamente estriada. Pecíolo com escultura semelhante à do mesossoma, pontuado-estriado. Segmentos I e II do gáster brilhantes e pontuados, em alguns casos o terço posterior do primeiro tergito gastral e o dorso do segundo tergito estão completamente cobertos por rúgulas longitudinais irregulares.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de sete dentes. Margem anterior do clípeo plana a minimamente convexa. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais conspícuos, porém sem limite posterior bem definido. Escapos antenais ligeiramente mais largos apicalmente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais de três segmentos apenas levemente maiores que os demais, sendo o segmento apical menor ou igual aos dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de nove omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal plana a minimamente

côncava; bordas occipitais arredondadas e não salientes.

Perfil dorsal do mesossoma minimamente convexo, levemente interrompido pelas suturas dorsais. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais muito reduzidos a vestigiais. Garras tarsais simples, sem dentes submedianos.

Pecíolo relativamente curto em vista lateral; face anterior fortemente inclinada posteriormente, encontrando a face dorsal em um ângulo discreto; face dorsal plana; face posterior levemente côncava; ápice póstero-dorsal pouco diferenciado, formado apenas por um ângulo levemente projetado; em vista dorsal, pecíolo estreito e transversal, com ápice posterior subtriangular e projetado, mas sem formar um dente mediano destacado da margem posterior do pecíolo; processo subpeciolar curto, subquadrado e predominantemente translúcido, com o canto posterior agudo; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral ligeiramente mais longo e estreito que o primeiro.

Aparelho de ferrão (segundo Françoso, 1995): Placa espiracular sem fenda dorsal; conexão mediana tão larga quanto a placa. Placa quadrada a margem do sulco anterior expandida e destacada. Placa anal arredondada, com oito sensilas posteriores. Placa triangular com o processo dorso-apical levemente projetado; tubérculo mediano arredondado. Placa oblonga dividida ao meio pela margem do braço posterior; tubérculo subterminal arredondado. Lanceta com a válvula relativamente reduzida. Localizada na região mediana. Ferrão com a fúrcula bem desenvolvida, cobrindo sua base.

<u>Gine alada:</u> CC 0,65-0,82; LC 0,58-0,75; CM 0,18-0,28; CE 0,36-0,46; CO 0,17-0,22; CMS 0,89-1,20; CEP 0,00; CP 0,29-0,36; CG 0,96-1,33; CT 2,98-3,99; IC 83,87-91,76; IE 60,90-67,86; IO 28,57-31,07. Coloração, pilosidade e escultura como nas operárias. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais pouco conspícuas em meio à escultura; parápsides alongadas; tégulas estreitas e enegrecidas; sutura entre anepisterno e katepisterno bem demarcada. Pré-escutelo relativamente largo, coberto por estrias longitudinais; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar bem demarcado. Escutelo trapezoidal, fracamente esculpido, minimamente convexo, pouco abaixo do nível do escuto. Face dorsal do propódeo inclinada, abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais vestigiais, menores que nas operárias. Asa posterior com cerca de sete hâmulos

submedianos.

Gine ergatóide: CC 0,77-0,87; LC 0,65-0,80; CM 0,24-0,29; CE 0,45-0,48; CO 0,20-0,22; CMS 1,01-1,16; CEP 0,02-0,05; CP 0,31-0,43; CG 1,11-1,37; CT 3,49-4,12; IC 84,38-91,67; IE 60,61-70,37; IO 27,27-32,14. Diferindo da operária pela maior robustez do corpo, pela presença de um três ocelos no dorso cefálico e por possuírem a sutura metanotal impressa.

Macho (primeira descrição): CC 0,65; LC 0,63; CM 0,15; CE 0,12; CO 0,23; CMS 1,30; CEP 0,00; CP 0,29; CG 0,84; CT 3,24; IC 96,30; IE 19,23; IO 36,54. Tamanho pequeno. Coloração negra, com apêndices marrons a amarelados. Superfície dorsal das mandíbulas coberta por pêlos longos e voltados na direção das margens mastigatórias, sendo que alguns ultrapassam o comprimento das mandíbulas. Antenas cobertas por uma fina pubescência, com poucos pêlos suberetos nos escapos e funículos. Disco central do clípeo com rugas transversais concêntricas. Corpo com o padrão de esculturação do gênero.

Mandíbulas pequenas com cerca de quatro dentes decrescentes em tamanho em direção à base. Olhos bem desenvolvidos, ocupando a maior parte das margens laterais da cabeça. Face dorsal do propódeo inclinada e bem separada da face declive. Asas com o padrão de venação do gênero. Asas posteriores com cerca de sete hâmulos submedianos presentes.

Etimologia: Uma homenagem de Kempf ao grande mirmecólogo austríaco Gustav L. Mayr (1830-1908).

Comentários: *Heteroponera mayri* é a única espécie do gênero a apresentar a combinação de tamanho reduzido, esculturação densa no dorso do pecíolo e projeção póstero-dorsal do pecíolo não destacada. A espécie mais próxima é *H. dentinodis* que, além do maior tamanho, apresenta um dente distintamente destacado da margem posterior do pecíolo em vista dorsal. O tamanho reduzido de *H. mayri* pode eventualmente aproximá-la de *H. angulata*, da qual pode ser imediatamente separada por possuir o dorso do pecíolo densamente esculpido (liso em *H. angulata*) e o pecíolo transversal, mais largo do que longo (globoso em *H. angulata*).

Exemplares coletados na serra gaúcha e nas florestas de altitude do leste de

Santa Catarina apresentam coloração mais escura, tamanho ligeiramente maior e esculturação mais esparsa do que os demais indivíduos da espécie. Ainda assim, espécimes de morfologia intermediária podem ser encontrados, o que me leva a crer que estes exemplares sulinos divergentes não merecem status específico.

Na descrição original de *H. dentinodis*, Mayr (1887) menciona que uma das operárias da série-tipo divergia drasticamente das demais. Esta operária era muito menor e possuía o dente póstero-dorsal do pecíolo extremamente curto e arredondado. Em 1958, Brown teve acesso a um número maior de exemplares de *H. dentinodis* e observou a divergência de tamanho mencionada por Mayr. Contudo, Brown comenta que não há indicação no trabalho de Mayr se a operária menor era proveniente da mesma amostra que os demais espécimes-tipo ou não. Por possuir apenas exemplares únicos em mãos, Brown decidiu não tomar nenhuma atitude até que mais material fosse acumulado, já que ele acreditava que estes espécimes menores poderiam não passar de uma fase alométrica de *H. dentinodis*.

Finalmente, em 1962, Kempf teve a oportunidade de examinar a série-tipo de *H. dentinodis* e compará-la com um farto lote de espécimes recém-coletados e enviados a ele por Fritz Plaumman. Assim, Kempf concluiu que o espécime menor da série-tipo de *H. dentinodis* fazia parte de uma espécie de *Heteroponera* ainda não descrita, amplamente distribuída pelos estados sulinos do Brasil e eventualmente coletada nas mesmas amostras de serapilheira em que apareciam indivíduos de *H. dentinodis*. Convencido da identidade da nova espécie, Kempf então descreve *H. mayri*.

Distribuição: Esta espécie apresenta seu pico de abundância no domínio da Mata Atlântica, desde o sul da Bahia até o Rio Grande do Sul, incluindo ainda o sul de Minas Gerais e do Mato Grosso do Sul. Também há registros de *H. mayri* para a Argentina, Paraguai e Bolívia.

História natural: Como mencionado mais acima, exemplares de *H. mayri* são frequentemente coletados em amostras de serapilheira, especialmente de florestas úmidas. Os ninhos são feitos entre as folhas caídas no solo, em pequenos galhos ocos ou troncos em decomposição. As colônias podem possuir gines aladas e ergatóides, sendo que em pelo menos uma ocasião ambas as formas foram coletadas no mesmo ninho (F. Plaumann, dados não publicados).

Material adicional examinado (690 operárias, 66 gines, 21 ergatóides e 1 macho). ARGENTINA: Misiones: Iguazú, 25º43.013S, 54º26.005W, 24.ix.1998, RBINS-Leponce col., 31-135-5 (2 operárias) [CPDC]. **BOLÍVIA: Cochabamba:** 67.5km E Villa Tunari, Valle Sajita, 17º06'19"S, 64º45'57"W, 7.ii.1999, R. Anderson col., 18528 (1 operária e 1 gine) [CPWM]; 109km E. Cochabamba, 1400m., 17º08'47"S, 65º43'55"W, 8.ii.1999, R. Anderson col., 18633 (5 operárias) [CPWM]. **BRASIL: Bahia:** Guaratinga, 06.xii.2002, J.R. Maia col. (3 operárias) [CPDC]; Itajuípe, 14º42'S, 39º29'W, 18.vi.1997, J.E.S. Carmo col., 5320 (3 operárias) [CPDC]; Itambé, 14º36'67"S, 40º20'23"W, 06.vi.2003, J.R.M. Santos col. (1 operária) [CPDC]; 15º17'34"S, 40º27'40"W, 06.vi.2003, J.R.M. Santos col. (2 operárias) [CPDC]; Itororó, 14º57'31"S, 40º02'33"W, 08.viii.2000, J.R.M. Santos col. (1 gine) [CPDC]; Monte Pascoal, 20.i.1994, J.H.C. Delabie col., 4795 (1 operária) [CPDC]; 16º52'03"S, 39º55'03"W, 18.vii.1997, J.R.M. Santos col. (1 operária) [CPDC]; Porto Seguro, 16º23'33"S, 39º10'99"W, 16.vi.2000, J.R.M. Santos & J.C. Soares col. (2 operárias) [MZSP]; Uruçuca, 14º30'45"S, 39º12'12"W, 24.10.2002, J.R.M. Santos col., A19 (1 operária) [CPDC]; Vitória da Conquista, UESB, 08-17.i.2001, J.C.S. Carmo col. (1 operária) [CPDC]; Vitória da Conquista, 14º59'76"S, 40º41'53"W, 18.vii.2003, J.R.M. Santos col. (1 gine) [CPDC]; **Espírito Santo:** Santa Teresa, Estação Biológica Santa Lúcia, 19º58'09"S, 40º32'15"W, 20-24.i.2002, J.H. Schoereder & C.R. Ribas col. (1 gine e 7 operárias) [MZSP]; **Goiás:** Campo Limpo, Faz. Conceição, 16º19'51"S, 49º09'49"W, 1-7.vii.2005, R.R. Silva & R.M. Feitosa col. (2 operárias) [MZSP]; **Minas Gerais:** Conceição do Mato Dentro, Serra da Serpentina, Área 1, 7892821 / 06672302, 18-28.iii.2009, R.R. Silva col. (2 operária) [MZSP]; Viçosa, ii.1994, Sperber, Louzada & Lopes col. (1 operária) [UFV]; Viçosa, Mata da Prefeitura, 7.i-9.xi.1994, P.S.F Ferreira col. (2 ergatóides e 7 operárias) [CPDC]; Viçosa, 1997-1998, S.M. Soares col., 5245 (1 operária) [CPDC]; 12.iii.1998, S.M. Soares col. (1 operária) [UFV]; **Mato Grosso do Sul:** Ponta Porã, Fazenda Paineirinhas, Mata Ciliar do Rio Dourados, 22º0,7'20,1"S, 55º38'25,5W, 20.iv.2007, R. Silvestre et al. col. (4 operárias) [UFGD]; **Paraná:** Antonina, P.E. do Pau-Ôco, 07º08'24,7"S, 34º51'33,2"W, 6-11.v.2002, R.R. Silva & C.R.F. Brandão col. (1 operária) [MZSP]; Bocaiúva, v.1963, F. Plaumann col., 4960 (6 gines e 6 operárias) [MZSP]; Caiobá, 10m., iv.1965, F. Plaumann col., 5209 (2 operárias) [MZSP]; Clevelândia, i.1958, F. Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; Laranjeiras, iv.1965, F. Plaumann col., 4623 (3 operárias) [MZSP]; Londrina, IAPAR, 22.x.2001, S. Veiga, Q. Duarte & A. Lanziotti col. (1 operária) [CECL]; Mariópolis,

i.1958, F. Plaumann col. (9 operárias e 1 gine) [MZSP]; Morretes, P.E. do Pau-Ôco, 25º34'33,5"S, 48º53'19,5"W, 6-11.v.2002, R.R. Silva & B.H. Dietz col. (23 operárias e 3 gines) [MZSP]; Rio Azul, 1000m., x.1959, F. Plaumann col., 3185 (8 operárias e 1 gine) [MZSP]; Tunas, Parque das Lauráceas, 25º51'16"S, 48º33'00,4"W, 21-29.ii.2001, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (32 operárias e 1 gine) [MZSP]; **Rio de Janeiro:** Nova Iguaçu, ReBio Tinguá, 22º34'14"S, 43º24'51"W, 2.ii.2002, A. Mayhé & S. Veiga-Ferreira col. (2 operárias) [MZSP]; Rio de Janeiro, Restinga da Marambaia, viii.2004, A.B. Vargas col. (1 operária) [CECL]; Rio de Janeiro, Res. Fl. Vista Chinesa SEA/FEEMA, 11.ii.2004, s/coletor (3 operárias) [CECL]; Sta. Maria Madalena, P.E. do Desengano, 21º58'41"S, 41º57'00"W, x.2002, A. Mayhé & S. Veiga-Ferreira col. (6 operárias) [MZSP]; Teresópolis, P.N. da Serra dos Órgãos, 23-28.xi.1999, Dietz, Silva & Rocha col. (1 operária) [MZSP]; **Rio Grande do Sul:** Augusto Pestana, 12.xii.2008, L.V. Silva & V.H. Gonçalves col. (1 operária) [MZSP]; Barros Cassal, 700m., ix.1960, F. Plaumann col., 3608 (4 ergatóides e 4 operárias) [MZSP]; Boqueirão, 600m., ix.1960, F. Plaumann col., 3613 (3 operárias) [MZSP]; Itati, Trilha do Arroio do Padre, 29º29'59"S, 50º10'07"W, 24-30.viii.2009, R.R. Silva & R.M. Feitosa col. (3 operárias e 1 gine) [MZSP]; Erechim, vii.1960, F. Plaumann col., 3142 (5 operárias) [MZSP]; 3568 (8 operárias) [MZSP]; Nova Petrópolis, xi.1959, F. Plaumann col., 3355 (15 operárias) [MZSP]; Pardinho, ix.1960, F. Plaumann col., 3645 (24 operárias) [MZSP]; São Francisco de Paula, Trilha do Itati, 29º28'36"S, 50º08'54"W, 24-30.viii.2009, R.R. Silva & R.M. Feitosa col. (19 operárias e 2 gines) [MZSP]; Sinimbu, 200m., ix.1960, F. Plaumann col., 3592 (8 operárias) [MZSP]; Tainhas, iv.1959, F. Plaumann col., 3142 (14 operárias e 1 gine) [MZSP]; **Santa Catarina:** Abelardo Luz, 26º33'53"S, 52º19'42"W, 20.ix.1999, R.R. Silva col. (1 operária) [MZSP]; Blumenau, 27º06'15"S, 49º09'14"W, 20-27.ix.2000, R.R. Silva col. (1 operária) [MZSP]; Blumenau/ P.E. Nascentes, 27º06'15"S, 49º09'14"W, 20-27.x.2000, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (3 operárias) [MZSP]; Chapecó, v.1957, F. Plaumann col. (3 operárias e 1 gine) [MZSP]; xii.1957, F. Plaumann col. (4 operárias) [MZSP]; mesmos dados (2 operárias) [USNM]; vi.1958, F. Plaumann col. (7 operárias e 1 ergatóide) [MZSP]; vii.1960, F. Plaumann col., 3563 (3 operárias) [MZSP]; 3564 (6 operárias e 3 gines) [MZSP]; Chapecó, 600m., vii.1960, F. Plaumann col., 3563 (9 operárias e 2 gines) [MZSP]; viii.1960, F. Plaumann col., 3564 (8 operárias, 3 gines e 1 ergatóide) [MZSP]; 3566 (9 operárias e 1 gine) [MZSP]; 9882 (2 operárias) [MZSP]; Chapecozinho, s/ data, F. Plaumann col. (3 operárias) [MZSP]; Florianópolis, UCAD, 01.x.2003, A. Zillikens col., AR 221 (1

operária) [DBEG]; Ibicaré, vii.1959, F. Plaumann col., 3131 (2 operárias) [MZSP]; Itajubá, iv.1957, F. Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; Linha Facão (Chapecó), v.1957, F. Plaumann col. (3 operárias) [MZSP]; Morro do Serro, xii.1958, F. Plaumann col. (6 operárias) [MZSP]; Palhoça, P.E. da Serra do Tabuleiro, 27º44'28"S, 48º41'50"W, 02-10.vi.2003, R.R.Silva, B.H. Dietz, & A. Tavares col. (1 operária) [MZSP]; São Bento do Sul, A.P.A. Rio Vermelho, 26º21'51"S, 49º16'16"W, 30.iii-04.iv.2001, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (5 operárias e 2 gines) [MZSP]; São Bonifácio, P.E. Serra do Tabuleiro, 27º49'06"S, 48º54'41"W, 08-13.iii.2004, R.R.Silva, B.H. Dietz, & N. Albuquerque col. (13 operárias) [MZSP]; Nova Teutônia (Seara), 300-500m, 27º11SN, 52º23'L, s/ data, Fritz Plaumann col., 3617 (1 operária) [USNM]; 194?, Fritz Plaumann col. (3 operárias) [MCZC]; x.1955, Fritz Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; mesmos dados (1 ergatóide e 1 operária) [MZSP]; vii.1958, Fritz Plaumann col., 3572 (1 operária e 3 ergatóides) [MZSP]; vii.1959, Fritz Plaumann col. (2 ergatóides) [MZSP]; ii.1960, Fritz Plaumann col., 3368 (3 operárias) [MZSP]; vi.1960, Fritz Plaumann col. (2 operárias) [MZSP]; i.1963, Fritz Plaumann col., 3743 (1 operária e 2 ergatóides) [MZSP]; iv.1976, Fritz Plaumann col., 3617 (2 operárias) [MZSP]; Nova Teutônia (Seara), v.1961, Fritz Plaumann col., 8343 (4 operárias) [MZSP]; vii.1961, Fritz Plaumann col., 7009 (3 operárias) [MZSP]; vi.1972, Fritz Plaumann col., 8007 (11 operárias) [MZSP]; iv.1972, Fritz Plaumann col., 8075 (4 operárias) [MZSP]; Seara, v-xii.1998, R.R. Silva col. (10 operárias e 3 ergatóides) [MZSP]; Xanxerê, xii.1957, Fritz Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; Xaxim, s/ data, Fritz Plaumann col. (1 operária) [MZSP]; **São Paulo:** Agudos, 25.iii.1955, W. Kempf col., 1407 (1 operária) [MZSP]; Barueri, 5.viii.1967, K. Lenko col., 5087 (2 operárias) [MZSP]; Cunha, P.E. da Serra do Mar, N. Indaiá, 23º15'03"S, 45º00'26"W, 21-22.iv.2001, R.R. Silva, & A.A. Tavares col. (41 operárias, 6 gines e 2 ergatóides) [MZSP]; Cunha, Pico da Macela, pr. antena de FURNAS, 23º08'29"S, 44º48'54"W, 21-22.iv.2001, A.A. Tavares & R.R. Silva col. (1 operária) [MZSP]; Ilha dos Búzios, x.1965, Exp. Dep. Zool. col. (1 operária) [MZSP]; Ilha da Vitória, 16-27.iii.1964, Exp. Dep. Zool. col., 3881 (1 operária) [MZSP]; Miracatu, Serra do Mar, Clube Pesca & Cia., 4-7.ix.2004, R.M. Feitosa col. (1 gine e 1 operária) [MZSP]; Mogi das Cruzes, PNMSI, 810m., 23º29'22"S, 46º11'55"W, 12.vi.2000, M.S.C. Morini col., Frasco 36.16 (1 operária) [CPMS]; Praia Grande, P.E. da Serra do Mar, N. Pilões, 23º58'31"S, 46º32'24"W, 26-27.v.2001, R.R. Silva, & A.A. Tavares col. (3 operárias) [MZSP]; Ribeirão Grande, P.E. Intervales, B. Barra Grande, 24º18'30"S, 48º25'10"W, 02.ii.1999, A.A. Tavares col. (2 gines e 8 operárias) [MZSP];

05.ii.1999, A.A. Tavares col. (13 operárias) [MZSP]; Salesópolis, E.B. Boracéia, 23º31'56"S, 45º50'47"W, 3-5.v.1996, Brandão, Agosti, Diniz, Silvestre & Yamamoto col. (4 operárias) [MZSP]; 8.iii.2001, K. Masuko col., BO-10 (1 operária) [MZSP]; 28.viii.2001, K. Masuko col., BO-12 (1 operária) [MZSP]; 1.iii.2002, K. Masuko col., BO-12 (3 operárias) [MZSP]; Salesópolis, Boracéia Biol. Station, 850 m., 24-28.v.1971, W.L. & D.E. Brown col., U-8 (2 operárias) [MCZC]; mesmos dados (1 operária) [MCZC]; ii.1967, W.L. Brown col. (3 operárias) [MCZC]; H-157 (3 operárias) [MCZC]; Salesópolis, E.B. Boracéia, 2-6.v.1997, D. Agosti, C.R.F. Brandão & C.I. Yamamoto col. (26 operárias e 6 gines) [MZSP]; 12-17.vi.1997, B.H. Dietz & C.I. Yamamoto col. (2 gines e 4 operárias) [MZSP]; 5-7.vii.1997, C.I. Yamamoto col. (3 operárias e 1 gine) [MZSP]; 5-7.ix.1997, C.I. Yamamoto col. (16 operárias) [MZSP]; 20-26.x.1997, C. Klingenberg & C.I. Yamamoto col. (4 operárias e 1 gine) [MZSP]; São Paulo, Água Funda, Inst. Botânico, 12.v.1966, C. Costa col. (7 operárias) [MZSP]; São Paulo, P.E. Cantareira, Núcleo Engordador, 23º21'27"S, 46º29'42"W, 12-22.v.2003, R.M. Feitosa & A. Soliva col. (6 operárias) [MZSP]; São Paulo, 19.xi.1928, J. Pinto da Fonseca col., 4737 (2 operárias) [MZSP]; Tapiraí, 24º01'55"S, 47º27'56"W, 08-14.i.2001, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (8 operárias e 1 gine) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 23º20'10,4"S, 44º50'15,3"W, 30.iii-04.iv.2001, C.R.F. Brandão & Eq. col. (1 operária) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 200m., 23º19'08,4"S, 44º49'04,8"W, 18.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (4 operárias) [MZSP]; 24.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (2 operárias) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 400m., 23º18'21,6"S, 44º48'25,2"W, 05.i.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (7 operárias) [MZSP]; 16.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (15 operárias e 3 gines) [MZSP]; 19.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 gine e 1 operária) [MZSP]; 24.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (6 operárias) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 600m., 23º17'54,4"S, 44º47'49,2"W, 26.i.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (22 operárias e 3 gines) [MZSP]; 5.ii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 operária) [MZSP]; 03-14.iii.2008, F.A. Esteves & R.M. Feitosa col. (4 gines, 1 macho e 5 operárias) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 800m., 23º17'49,2"S, 44º47'31,2"W, 03.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (5 operárias) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 1000m., 23º17'56,4"S, 44º47'13,2"W, 07.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 gine) [MZSP]; mesmos dados (3 operárias) [MZSP]. **PARAGUAI: Alto Paraná**:

Arroyo Itabo Guazu, 04.xi.1979, J-L. Perret col. (2 operárias) [MHNG]; **Itapúa:** Salto Tembey, 01.x.1982, C. Dlouhy col. (3 operárias) [MHNG]; San Benito, 29.x.1982, V. Mahmert col. (5 operária) [MHNG]; ANTC8351 (3 operárias) [CPAW]; San Rafael, 06.xi.1982, C. Dlouhy col. (3 operárias) [MHNG].

Heteroponera microps Borgmeier, 1957
(Figs. 31 e 50)

Heteroponera microps Borgmeier, 1957: 112, figs. 23-26 (operária) Brasil.
= *Heteroponera georgesi* Perrault 1998: 475, figs. 1-6 (operária) Guiana Francesa. [MNHN] (examinado). **Novo sinônimo.**

Material tipo. BRASIL: Santa Catarina: Nova Teutônia, 300-500m, 27º11SN, 52º23'L, x.1953, Fritz Plaumann col., (1 operária - Holótipo de *Heteroponera microps* Borgmeier) [MZSP] (examinado); iv.1954, Fritz Plaumann col., (1 operária - Parátipo de *Heteroponera microps* Borgmeier) [MZSP] (examinado); ix.1955, Fritz Plaumann col., n. MCZC 29765 (1 operária - Parátipo de *Heteroponera microps* Borgmeier) [MCZC] (examinado); vi.1957, Fritz Plaumann col. (1 operária - Parátipo de *Heteroponera microps* Borgmeier) [MZSP] (examinado). **GUIANA FRANCESA: Cayenne:** Grand-Matoury, 8.viii.1982, Orousset col., n. Museum Paris EY0722 (2 operárias - Holótipo e Parátipo de *H. georgesi* Perrault) [MNHN] (examinados).

Diagnose: Tamanho muito reduzido (CT 2,39-3,16); coloração amarelada a marrom-escura; tegumento finamente esculpido; cabeça alongada, subretangular; mandíbulas subfalcadas; margem anterior do clípeo regularmente convexa, sem ângulos laterais agudos; olhos diminutos; lobos frontais muito desenvolvidos, cobrindo amplamente as inserções antenais e avançando quase até a margem anterior do clípeo; segmentos antenais apicais maiores que os quatro segmentos anteriores juntos; pecíolo estreito em vista lateral, sem uma projeção póstero-dorsal ou ângulos; processo subpeciolar com uma projeção posterior aguda.

Descrição

Operária: CC 0,53-0,67; LC 0,42-0,53; CM 0,16-0,23; CE 0,27-0,37; CO 0,02-0,08; CMS 0,63-0,85; CEP 0,00; CP 0,22-0,29; CG 0,84-1,20; CT 2,39-3,16; IC 78,57-87,50; IE 57,55-70,45; IO 5,05-14,04. Tamanho reduzido. Cor amarelada a marrom-escura. Corpo esparsamente coberto por pêlos dourados, finos e curtos, eretos a suberetos; além de pêlos apressos formando uma densa pubescência sobre o corpo, especialmente nos primeiros tergitos gastrais, onde os pêlos apressos convergem na direção da linha longitudinal mediana do gáster e podem dar a impressão de que neste local há uma carena ou sutura longitudinal; pêlos clipeais medianos ultrapassando a metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo fracamente coberto por rúgulas longitudinais. Dorso da cabeça densamente pontuado, com estrias longitudinais concentradas na área frontal. Face ventral da cabeça inteiramente coberta por pontuações superficiais. Mesossoma predominantemente pontuado-estriado, meso e metapleura e laterais do propódeo brilhantes e longitudinalmente estriadas, com pontuação escassa; face declive do propódeo em sua maioria brilhante e com minúsculas estrias longitudinais. Pecíolo com escultura semelhante à do mesossoma, pontuado-estriado. Segmentos I e II do gáster inteiramente pontuados.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas subfalcadas, com as margens basais pouco definidas e cerca de quatro dentes nas margens mastigatórias. Margem anterior do clípeo regularmente convexa, mas com a lamela anterior plana, eventualmente apresentando duas pequenas projeções laterais. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais ausentes devido à redução das carenas frontais; lobos frontais muito desenvolvidos, cobrindo amplamente as inserções antenais e avançando quase até a margem anterior do clípeo. Escapos antenais mais largos apicalmente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; segmentos funiculares das antenas aumentando gradativamente, formando uma clava apical de três segmentos, sendo o segmento apical maior que os quatro segmentos anteriores juntos. Olhos compostos diminutos, formados por dois a quatro omatídeos, localizados bem acima da metade anterior da cabeça em vista frontal. Margem vertexal levemente côncava; bordas occipitais arredondadas e não salientes.

Mesossoma compacto em vista lateral, com o perfil dorsal discretamente convexo, interrompido apenas pela sutura promesonotal. Cantos umerais arredondados.

Espinhos propodeais vestigiais, ao invés, propódeo apresenta lamelas que margeiam a face declive. Garras tarsais simples, sem dentes medianos nas pernas posteriores.

Pecíolo estreito em vista lateral; faces anterior e posterior ligeiramente convergentes apicalmente, encontrando a face dorsal em um leve ângulo; face dorsal minimamente convexa; ápice póstero-dorsal do pecíolo inerme, sem ângulos ou projeções; em vista dorsal, pecíolo estreito e transversal, sem projeção posterior; processo subpeciolar curto, subquadrado e predominantemente translúcido, com o canto posterior agudo e bem projetado; hélcio sem uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral levemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral ligeiramente mais longo e tão ou mais largo que o primeiro.

Aparelho de ferrão (segundo Françoso, 1995): Placa espiracular sem fenda dorsal; conexão mediana com cerca de metade da largura da placa. Placa quadrada com a margem do sulco anterior terminando em um ângulo agudo. Placa triangular com o tubérculo mediano bem desenvolvido e arredondado. Placa oblonga com o braço dorsal estreito; braço fulcral vestigial; articulação intervalvífera com, pelo menos, uma sensila. Gonóstilo com quatro sensilas. Lanceta com a válvula arredondada e localizada na região mediana. Ferrão com a fúrcula bem desenvolvida, cobrindo sua base.

Gine (primeira descrição): CC 0,57-0,65; LC 0,46-0,57; CM 0,17-0,22; CE 0,33-0,39; CO 0,12-0,13; CMS 0,84-1,01; CEP 0,00; CP 0,27-0,31; CG 0,99-1,25; CT 2,83-3,40; IC 80,85-87,04; IE 68,09-71,05; IO 22,13-25,26. Coloração, pilosidade e escultura como nas operárias. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais bem demarcadas; parápsides estreitas; tégulas estreitas e enegrecidas; sutura entre anepisterno e katepisterno bem demarcada. Pré-escutelo relativamente curto, coberto por estrias longitudinais; axilas reduzidas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar pouco impresso. Escutelo trapezoidal, reticulado, minimamente convexo e disposto pouco abaixo do nível do escuto. Face dorsal do propódeo inclinada, abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais ausentes, face declive do propódeo margeada por um par de lamelas arredondadas. Asas com o padrão de venação do gênero; asas posteriores com cerca de cinco hâmulos submedianos presentes.

Macho: Desconhecido.

Etimologia: *Mikros* (G.) = pequeno e *ops* (G.) = olho. Obviamente, uma menção aos olhos drasticamente reduzidos desta espécie.

Comentários: *Heteroponera microps* é morfologicamente semelhante à *H.* sp. n. F. No entanto, *H. microps* apresenta coloração amarelada a marrom e o processo subpeciolar com uma projeção posterior aguda, enquanto *H.* sp. n. F é geralmente negra e possui o processo subpeciolar arredondado.

Os caracteres diagnósticos desta espécie divergem drasticamente do padrão morfológico observado para as outras espécies do gênero. De fato, ao descrever esta espécie, Borgmeier (1957) chegou a considerar a possibilidade de criar um novo gênero e consultou alguns colegas para saber se os exemplares que ele tinha em mãos mereciam este status. Entre os pesquisadores consultados estava Brown que menciona em uma carta enviada a Borgmeier: "*This is closest to* H. carinifrons *Mayr, but differs in numerous characters. The much reduced eyes and the oblique,* Proceratium-*like masticatory borders of the mandibles are different from other* Heteroponera*, but it seems to me that this differences are not of general significance. The median cephalic carina and tarsal claw structure are important characters, also the shape of the frontal lobes and general sculpture. The species keys easily to* Heteroponera *in my generic key to Ectatommini. A most interesting form with marked proceratiine tendencies…*".

O estudo morfológico e a análise filogenética conduzidos aqui corroboram as afirmações de Brown e demonstram que Borgmeier agiu de forma correta ao descrever esta espécie em *Heteroponera*. Contudo, hoje se sabe que as características "proceratiíneas" mencionadas por Brown podem ser interpretadas como adaptações para o modo de vida críptico, adquiridas independentemente nesta espécie e em *H.* sp. n. F.

De acordo com a descrição original de *H. georgesi* (Perrault, 1998), as únicas diferenças entre esta espécie e *H. microps* são uma eventual diferença no formato do clípeo, a distância ligeiramente maior entre os lobos frontais e a presença de uma linha longitudinal mediana no segundo segmento gastral. No entanto, uma leve variação pode ser facilmente observada com relação ao formato do pecíolo e à distância entre os lobos frontais em *H. microps* e a impressão longitudinal do segundo segmento gastral pode ser um artefato do adensamento de pêlos que normalmente ocorre no dorso desta região e que também pode ser visto em alguns exemplares de *H. microps*. Após examinar um dos exemplares da série-tipo de *H. georgesi*, estou convencido de que esta espécie é uma mera variação de *H. microps*. Proponho aqui a sinonímia formal, sendo que o nome

prevalente pela lei de prioridade é *H. microps.*

Distribuição: Ao lado de *H. panamensis*, esta espécie é uma das mais amplamente distribuídas na Região Neotropical, ocorrendo da América Central ao sul do Brasil e Paraguai.

História natural: Esta espécie tem sido registrada exclusivamente em florestas úmidas e livres de perturbação, onde pode ser encontrada em amostras de serapilheira. Lattke (1985) registra um ninho desta espécie que abrigava 19 operárias e uma gine, localizado nas camadas superficiais do solo em uma floresta da Venezuela.

A morfologia de *H. microps* indica claramente uma adaptação ao modo de vida críptico, caracterizada pela drástica redução do tamanho corporal, do número de omatídeos e das projeções corporais. A única forma reprodutiva conhecida para a espécie é a gine alada.

Material adicional examinado (105 operárias e 4 gines). ARGENTINA: Misiones: Iguazú Nat. Pk., 1.i.1991, S.J. Peck col. (1 operária) [CASC]; **BRASIL: Amazonas:** Manaus, BR 174, km 44 - EEST 32, 11.iii.1991, A.Y. Harada & A.E. Bandeira col. (1 gine) [INPA]; **Bahia:** Ilhéus, CEPEC-G, 25.viii.1992, E. Silveira col., 4544B (2 operárias) [CPDC]; Ubaitaba, Faz. Sta. Rita, 11.xi.1992, Michella col., 4589A (3 operárias) [CPDC]; 21.xi.1992, Antonio, C. col., 4589A (1 oper.ária [CPDC]; **Mato Grosso do Sul:** Bonito, RPPN Brasil Bonito, Rio Taquaral, 21º06'27"S 56º38'14"W, xi.2009, R. Silvestre et al. col. (3 operárias) [UFGD]; **Paraná:** Antonina, P.E. do Pau-Ôco, 07º08'24,7"S, 34º51'33,2"W, 6-11.v.2002, R.R. Silva & C.R.F. Brandão col. (1 operária) [MZSP]; **Rondônia:** Porto Velho, Abunã, Rio Madeira, 09º37’33,6”S 65º26’35,5”W, 11-19.v.2010, R.M. Feitosa & R.R. Silva col. (2 operárias) [MZSP]; Porto Velho, Área Caiçara, Rio Madeira, 09º26’13,0”S 64º48’04,1”W, 08-21.ix.2010, R.M. Feitosa & R.R. Silva col. (1 operária) [MZSP]; Porto Velho, Área Mutum, Rio Madeira, 09º35’05,6”S 65º04’09,8”W, 19.vi-02.vii.2010, R.M. Feitosa & R.R. Silva col. (1 operária) [MZSP]; **Santa Catarina:** Linha Facão (Chapecó), v.1957, F. Plaumann col. (2 operárias) [MZSP]; Nova Teutônia (Seara), xi.1972, Fritz Plaumann col., 8403 (1 operária) [MZSP]; Seara, vi-vii.1999, R.R. Silva col. (1 operária) [MZSP]; **São Paulo:** Cananéia, P.E. da Ilha do Cardoso, 25º05'48,7"S, 47º55'47,3"W, 24-18.xi.2002, R.R. Silva, C.R.F. Brandão & C. Scott col. (6 operárias) [MZSP];

Piracicaba, Ibicatu, 7.iv.2002, L.P.M. Macedo col., 5395 (2 operárias) [CPDC]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 23º20'10,4"S, 44º50'15,3"W, 30.iii-04.iv.2001, C.R.F. Brandão & Eq. col. (6 operárias) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 50m., 23º20'24"S, 44º49'26,4"W, 18.i.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (4 operárias) [MZSP]; 18.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 operária) [MZSP]; 24.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 operária) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 400m., 23º18'21,6"S, 44º48'25,2"W, 19.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (2 operárias) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 800m., 23º17'49,2"S, 44º47'31,2"W, 23.i.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (2 operárias) [MZSP]; 26.i.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 operária) [MZSP]; 3.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 operária) [MZSP]; 10.iii.2006, C.P. Scott-Santos & E.F. Santos col. (1 gine) [MZSP]; **COLÔMBIA: Antioquia:** Venecia, nr. Medellin, iv.1956, S.E. Flanders col. (3 operárias) [CASC]; mesmos dados (3 operárias) [USNM]; mesmos dados (9 operárias) [MZSP]; mesmos dados (6 operárias) [MCZC]; **Huila:** Finca Merenberg, 12 km W Belén, 2200m, 2.i.1978, C. Kugler, J. Hahn col. (1 operária) [MCZC]; Parque Nacional Cuevas de Los Guarachos, 10 km SE Palestina, 2200m, 16.i.1978, C. Kugler, J. Hahn col. (1 operária) [MCZC]; **Nariño:** Orito, Territorio Kofán, 1000m., 00º30'N, 77º13'W, 25.ix.1998, E.L. González col. (1 operária) [CPPW]; **Risaralda:** Pereira, La Suiza, PRN. Ucumari, 1750m., 04º49'02"N, 75º04'50"W, v.1995, Usma & Aldana col., 178 (1 operária) [CPDC]; Pereira, Vda La Suiza, SFF Otun Quimbaya, 1800m., 14.ii.2005, A. Sabogal col., RH16 (1 operária) [ICNC]; RH39 (1 operária) [ICNC]; SH19 (1 operária) [ICNC]; mesmos dados (2 operárias) [ICNC]; **Tolima:** Parque Los Nevados, Transecto 50, 2700m., 1.i.1980, T. van der Hammen et al. col. (1 operária) [ICNC]; mesmos dados (2 operárias) [CPPW]; **Valle del Cauca:** Cali, Pance, 1700m., 16.vi.1971, W.L. Brown & S. Chaplin col. (1 operária) [BMNH]; mesmos dados (2 operárias) [MZSP]; mesmos dados (4 operárias) [MCZC]; **COSTA RICA: Heredia:** 11 km SE La Virgen, 450-550m., 10º20'N, 84º04'W, ii-iv.2005, INBio-OET-ALAS col., INB0003662416 (1 gine) [CPJL]; Est. Biol. La Selva, 40-125m., 10º26'N, 83º59'W, 12.vii.2006, Pryecto TEAM col., INB0003690757 (1 operária) [CPJL]; **PARAGUAI: Alto Parana:** Pto. Bertoni, 11.xi.1982, V. Mahmert col. (1 operária) [MHNG]; **Amanbay:** Arroyo Negla, 11.x.1979, V. Mahmert col. (1 operária) [MHNG]; **Itapúa:** San Raphael, 6.x1.1982, C. Dlouhy col., ANTC8352 (2 operárias) [CPAW]; Sta. Maria, 25.x.1982, F. Baud col. (2 operárias) [MHNG]; **PERU:**

Huanuco: Tingo Maria, Monson Valley, 29.xi.1954, E.I. Schlingler & E.S. Ross col. (1 operária) [CASC]; **VENEZUELA: Aragua:** P.N. Henri Pittier, Valle Sta. Maria, La Esperanza, 4.8km SW Cumboto, 860m., 10º22'N, 67º49,6'W, 03.ix.2003, E. Rodriguez, A. Grotto & J. Lattke col. (1 operária) [MIZA]; Valle de Sta. Maria, 650m, 1'145.888'N, 629'134'E, 2.ix.2003, John E. Lattke col. (1 operária) [MCZC]; **Portuguesa:** Qda. La Guata, 12 km SE Biscucuy, 21.viii.1983, J. Lattke & G. Borges col., IZA UCV 469 (7 operárias e 1 gine) [MIZA]; mesmos dados (3 operárias) [MCZC].

Heteroponera monticola Kempf & Brown, 1970
(Figs. 32 e 46)

Heteroponera monticola Kempf & Brown, 1970: 312, figs. 1, 2 (operária) Colômbia.

Material tipo. COLÔMBIA: Valle del Cauca: TV Tower Rd. Salidito, W. of Cali, 1900-2100m, 23.iii.1967, R.B. Root & W.L. Brown col., n. MCZC 31997 (1 operária - Holótipo) [MCZC] (examinado); (17 operárias - Parátipos) [MZSP] (examinados).

Diagnose: Tamanho grande (CT 5,08-6,19); coloração marrom a negra; tegumento brilhante e superficialmente esculpido, cabeça fortemente reticulado-rugosa com fóveas na região posterior, restante do corpo finamente foveolado-rugoso; face ventral da cabeça coberta por rúgulas irregulares; fórmula palpal 3,3; escrobos antenais fracamente impressos; segmentos funiculares da antena aumentando gradativamente em tamanho, tornando a clava antenal pouco conspícua; ângulos occipitais muito projetados, formando lóbulos salientes; espinhos propodeais longos e agudos, mais longos que a largura de suas bases; pecíolo largo e alto em vista lateral, com o ápice póstero-dorsal formando um longo e agudo espinho.

Descrição

Operária: CC 1,13-1,42; LC 0,99-1,30; CM 0,39-0,53; CE 0,93-1,12; CO 0,25-0,29; CMS 1,54-1,88; CEP 0,07-0,34; CP 0,41-0,65; CG 1,52-1,83; CT 5,08-6,19; IC 83,04-94,74; IE 78,72-98,92; IO 19,15-26,83. Tamanho grande. Cor marrom-avermelhada a negra, com apêndices mais claros de tom ferruginoso e segmentos apicais do gáster

amarelados. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos, longos e suberetos; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência, mais densa nos primeiros tergitos gastrais; pêlos medianos do clípeo não atingindo a metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo brilhante, fracamente reticulado. Dorso da cabeça predominantemente reticulado-rugoso, com rúgulas divergindo na direção da margem vertexal onde formam fóveas conspícuas e irregulares. Superfície interna dos escrobos antenais com escultura mais fina e irregular que o restante da cabeça, coberta por estrias subconcêntricas pouco conspícuas. Face ventral da cabeça finamente esculpida, coberta por rúgulas irregulares entremeadas por uma pontuação fina e superficial. Mesossoma finamente reticulado-rugoso com pontuações e fóveas superficiais na região dorsal; face declive do propódeo com estrias transversais entre os espinhos, predominantemente lisa e brilhante próximo à inserção peciolar. Pecíolo irregularmente esculpido, reticulado-rugoso. Dorso dos tergitos I e II do gáster com o mesmo padrão de escultura do mesossoma, apenas ligeiramente mais superficial e esparsa.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de oito dentes. Margem anterior do clípeo plana a discretamente convexa Fórmula palpal 3,3. Escrobos antenais pouco definidos na porção anterior e sem o limite posterior visível na altura dos olhos. Escapos antenais relativamente longos, alcançando ou mesmo ultrapassando a margem vertexal da cabeça; segmentos funiculares aumentando gradualmente em tamanho, tornando a clava apical quase indistinguível, sendo o segmento apical menor que os dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 11 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal plana a minimamente convexa; bordas occipitais arredondadas e muito projetadas, formando lóbulos salientes; em perfil os lobos occipitais são truncados e voltados na direção do mesossoma.

Perfil dorsal do mesossoma irregular; pronoto convexo e posicionado acima do nível do restante do mesossoma; cantos umerais arredondados; espinhos propodeais consideravelmente longos e agudos, mais longos que a largura de suas bases, voltados para trás e eventualmente com os ápices voltados para cima, divergentes em vista dorsal. Garras tarsais simples, sem dentes medianos nas pernas posteriores.

Pecíolo robusto, largo e alto em vista lateral; face anterior fortemente inclinada encontrando a face dorsal em um ângulo discreto; face dorsal ligeiramente inclinada

posteriormente; face posterior reta; ápice póstero-dorsal do pecíolo formando um longo espinho, lembrando exemplares de *Acanthoponera*; em vista dorsal, pecíolo subglobular a elíptico, com o espinho posterior muito desenvolvido; processo subpeciolar subquadrado, predominantemente opaco e com uma discreta projeção posterior; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, primeiro tergito gastral mais largo do que longo, com as margens laterais fortemente convexas, dando ao segmento um aspecto globoso; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral mais longo e estreito que o primeiro, estreitando-se apicalmente.

Aparelho de ferrão (segundo Françoso, 1995): Placa espiracular com o tubérculo ventral pouco pronunciado; fenda dorsal ausente; apódema anterior bem desenvolvido. Placa quadrada arredondada e dividida em dois pela linha mediana. Placa anal arredondada, com sete sensilas posteriores. Placa triangular com o tubérculo mediano e o processo dorso-apical arredondados; articulação com a lanceta pedunculada. Placa oblonga com o braço posterior estreito; braço fulcral conspícuo, com duas sensilas; articulação intervalvífera com duas sensilas. Lanceta com a válvula localizada no terço anterior. Ferrão com fúrcula bem desenvolvida, cobrindo sua base; fúrcula com uma projeção mediana.

Gine: Desconhecida.

Macho: Desconhecido.

Etimologia: *Mons, montis* (L.) = montanha e *colere* (L.) = habitante. A série tipo é proveniente de uma floresta montanhosa da Colômbia, daí o epíteto específico.

Comentários: Na Região Neotropical, nenhuma espécie de *Heteroponera* apresenta os espinhos propodeais e o espinho póstero-dorsal do pecíolo tão desenvolvidos quando *H. monticola*. De fato, à primeira vista, esta espécie assemelha-se a um membro de *Acanthoponera*, mas pode ser facilmente diferenciada deste grupo pela ausência de um lobo basal nas garras tarsais. Os espinhos notavelmente desenvolvidos também são úteis para separá-la da espécie próxima, *H. inca*, que possui espinhos comparativamente menores. Em adição, *H. inca* possui coloração mais clara, tamanho comparativamente menor e escrobos antenais mais desenvolvidos.

A descrição original (Kempf & Brown, 1970) é extremamente detalhada e por si só bastaria para uma caracterização precisa dos indivíduos desta espécie; tive a oportunidade de examinar toda a série-tipo. As diferenças morfológicas mais comuns entre indivíduos desta espécie dizem respeito a alterações na coloração, densidade da escultura e orientação dos espinhos propodeais e do pecíolo que variam de retos a curvados para cima.

Uma série de operárias coletadas em Yarumal, Antioquia (Colômbia) diverge das demais por apresentar tamanho corporal menor, escapos antenais excepcionalmente desenvolvidos, ultrapassando a margem vertexal da cabeça e espinhos propodeais comparativamente mais curtos. Ainda assim, não acredito que estas características sejam o suficiente para que estes exemplares sejam reconhecidos como uma nova espécie, pelo menos não até que mais indivíduos com esta morfologia sejam examinados.

Distribuição: *Heteroponera monticola* ocorre em simpatria com *H. inca*, nas florestas montanhosas das encostas dos Andes no centro-oeste da Colômbia.

História natural: Exemplares desta espécie têm sido coletados em florestas úmidas montanhosas, próximo ao limite altitudinal máximo para a ocorrência de formigas, onde qualquer outra espécie é raramente encontrada. Kempf & Brown (1970) comentam que na área onde a série-tipo foi coletada, eles foram capazes de encontrar apenas duas outras espécies de formigas (*Linepithema* sp. e *Pheidole* sp.).

As colônias são relativamente pequenas, com menos de 50 indivíduos e normalmente estabelecidas em troncos caídos no solo da floresta. Entretanto, há pelo menos um registro de uma colônia nidificando na vegetação, mais precisamente em uma cavidade no tronco de uma pequena árvore, sob as raízes de uma epífita a dois metros e meio de altura (Kempf & Brown, 1970).

Gines não são conhecidas, mas a julgar pela estratégia reprodutiva observada em outras espécies deste grupo (sobretudo a espécie-irmã *H. inca*), é provável que a forma reprodutiva prevalente em *H. monticola* seja a fêmea ergatóide. Machos são ainda desconhecidos.

Material adicional examinado (62 operárias). COLÔMBIA: s/ localidade, s/ data, s/ coletor, 190118 (1 operária) [ICNC]; **Antioquia:** Yaurumal, Vda. San Fermín, 1730m.,

5.iii.2004, R. Callejas & J. Cardona col. (3 operárias) [ICNC]; mesmos dados (4 operárias) [MZSP]; **Caquetá:** PNN Los Picachos, 1800m., 02º48'N 74º40'W, xi.1997, Escobar E. González col. (1 operária) [CPWM]; **Cundinamarca:** San Antonio del Tena, Laguna Pedro Palo, 2000m., 22.ii.1997, C. Sarmiento col. (2 operárias) [ICNC]; San Antonio del Tequendama, 2100m., 04º37'3"N, 74º21'20"W, 1.v.1991, Y. Muñoz col. (3 operárias) [ICNC]; **Nariño:** Altaquer, Barbacoas, El Barro, R.N. Río Ñambi, 1200m., 01º18'N, 78º05'W, iii.2006, S. Cabrera col., 88 (1 operária) [ICNC]; La Unión, Bairro Sucre, 1726m., 01º31'23"N, 77º68'02"W, 12.x.2003, S. Cabrera & N. Ipuain col. (6 operárias) [UNAB]; **Risaralda:** La Florida, PNR Ucumarí, Est. La Pastora, 2600m., 4°45'38"N 75°37'06"W, vii.1990, L. Schneider col. (1 operária) [ICNC]; Mistrató Cgto. San Antonio del Chami, Vda. La Florida, 1050m., 5°17'58"N 75°53'13"W, 2.iv.1992, F. Fernández col., 4254 (1 operária) [ICNC]; Pereira, SFF Otun Quimbaya, ii.2005, s/ coletor (1 operária) [ICNC]; PNN Ucumarí, Vda La Suiza, 1830m., 10.iii.1992, Edgard Palacio col., 5420 (1 operária) [UNAB]; **Valle del Cauca:** Los Farallones, Hato Viejo, 1.ix.1991, P. Chacón col. (1 operária) [CPWM]; Cali, Res. Nat. Hato Viejo, Insp. Pance, 2250m., s/ data, J.B. Hillaire col. (1 operária) [MIZA]; TV Tower Rd. Salidito, W. of Cali, 1900-2100m, 23.iii.1967, R.B. Root & W.L. Brown col. (2 operárias) [MCZC]; mesmos dados (4 operárias) [MZSP]; mesmos dados, MCZC 31997 (16 operárias) [MCZC]; TV Tower Rd. Salidito, W. of Cali, 2100m, 23.iii.1967, R.B. Root & W.L. Brown col. (2 operárias) [MHNG].

Heteroponera panamensis (Forel, 1899)
(Figs. 33, 34 e 51)

Ectatomma (*Acanthoponera*) *dentinode* var. *panamense* Forel, 1899: 9 (operária) Panamá.

Combinação em *Acanthoponera*: Emery, 1911: 36.

Combinação em *A.* (*Anacanthoponera*): Wheeler, 1923: 187.

Combinação em *Heteroponera*: Brown, 1958a: 196.

Elevada a espécie: Brown, 1958a: 196.

Notas taxonômicas: Brown, 1958a: 259; Kempf, 1962: 40.

= *Heteroponera flava* Kempf, 1962: 38, figs. 2, 9 (operária e gine) Brasil. **Novo sinônimo**.

Material tipo. BRASIL: São Paulo: Cantareira, 1.iii.1959, Kempf & Santos col., n. 2992 (16 operárias e 1 gine - Parátipos / 1 operária - Holótipo de *Heteroponera flava* Kempf) [MZSP] (examinados); n. 2992 / MCZC 31570 (1 operária - Parátipo de *Heteroponera flava* Kempf) [MCZC] (examinados). **PANAMÁ: Chiriquí:** V. de Chiriquí, 25-4000ft., s/ data, Champion col. (1 operária - Holótipo de *Ectatomma* (*Acanthoponera*) *dentinode* var. *panamense* Forel) [BMNH] (examinado).

Diagnose: Tamanho médio (CT 3,23-4,84); coloração amarelo-clara a marrom-escura; tegumento inteiramente esculpido, predominantemente reticulado-rugoso, com pontuações densas e fóveas no terço anterior do primeiro tergito gastral, próximo à inserção do pecíolo; face ventral da cabeça lisa e brilhante; escrobos antenais bem impressos até a altura dos olhos; espinhos propodeais reduzidos a dentículos triangulares; pecíolo largo e alto em vista lateral, com a face anterior encontrando a face dorsal em uma curva suave e contínua; ápice póstero-dorsal do pecíolo agudo; em vista dorsal, pecíolo elíptico a globoso, com a margem posterior subtriangular e bem projetada.

Descrição

Operária: CC 0,75-1,08; LC 0,63-0,92; CM 0,24-0,34; CE 0,41-0,65; CO 0,15-0,22; CMS 0,96-1,42; CEP 0,00-0,07; CP 0,27-0,48; CG 1,01-1,54; CT 3,23-4,84; IC 79,49-92,42; IE 61,54-75,41; IO 21,34-28,04. Tamanho médio. Coloração amarelo-clara a marrom-escura, com apêndices mais claros, sendo que em alguns exemplares o gáster e/ou a cabeça podem se apresentar mais escuros que o tronco. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos e longos, eretos a suberetos e de aspecto revolto; além de pêlos curtos e apressos formando uma fina pubescência, mais densa nos primeiros tergitos gastrais; pêlos medianos do clípeo atingindo cerca da metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo coberto por rúgulas longitudinais conspícuas. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas que divergem à medida que se aproximam da região vertexal; intervalo entre as rúgulas predominantemente brilhante com algumas poucas pontuações pilígeras. Superfície interna dos escrobos antenais com escultura pouco mais discreta que o restante da cabeça, coberta por finas estrias oblíquas. Face ventral da cabeça brilhante e sem estrias arqueadas conspícuas.

Mesossoma inteiramente esculpido, reticulado-rugoso com pontuações superficiais, além de estrias longitudinais curtas e pouco conspícuas nas laterais do propódeo; face declive do propódeo finamente reticulada, às vezes com uma estreita faixa longitudinal mediana lisa e brilhante. Pecíolo irregularmente esculpido, reticulado-rugoso. Dorso dos tergitos I e II do gáster de aspecto áspero, coberto por pontuações grosseiras e fóveas irregulares próximo à inserção do pecíolo.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de sete dentes. Margem anterior do clípeo plana a discretamente convexa. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais bem impressos até a altura dos olhos, deste ponto em diante são distinguíveis apenas pela escultura mais superficial em relação à superfície adjacente da cabeça. Escapos antenais ligeiramente mais largos apicalmente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; clavas antenais de três segmentos, sendo o segmento apical menor ou igual aos dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, elípticos e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 12 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal ligeiramente côncava na região mediana; bordas occipitais arredondadas e não salientes.

Perfil dorsal do mesossoma quase plano, discretamente interrompido pelas suturas dorsais. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais reduzidos a dentículos, divergentes em vista dorsal. Garras tarsais geralmente com dentes medianos vestigiais.

Pecíolo largo e alto em vista lateral; face anterior inclinada posteriormente, encontrando a face dorsal em uma curvatura suave; face dorsal ligeiramente convexa; face posterior reta; ápice póstero-dorsal do pecíolo agudo; em vista dorsal, pecíolo subglobular, com a margem posterior subtriangular e bem projetada; processo subpeciolar subretangular e predominantemente translúcido, com o canto posterior agudo e levemente projetado; hélcio com uma carena dorsal arqueada. Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral ligeiramente mais longo e estreito que o primeiro.

Aparelho de ferrão (segundo Françoso, 1995): Placa espiracular com a fenda dorsal discreta; conexão mediana com menos da metade da largura da placa. Placa quadrada com canto ântero-dorsal sem expansões; margem do sulco anterior arredondada. Placa anal subtriangular, com cerca de sete sensilas posteriores. Placa

triangular com tubérculo mediano pouco desenvolvido; articulação com a lanceta estreita e alongada. Placa oblonga com a margem do braço posterior estreita; pós-incisão com, pelo menos, três sensilas. Articulação do gonóstilo com a placa oblonga muito estreita. Lanceta com a válvula pequena e oval localizada na porção mediana. Ferrão com a fúrcula bem desenvolvida, cobrindo sua base; fúrcula transversal, sem uma projeção mediana.

Gine alada: CC 0,94-1,13; LC 0,82-1,01; CM 0,29-0,36; CE 0,55-0,60; CO 0,22-0,25; CMS 1,40-1,69; CEP 0,00-0,05; CP 0,41-0,58; CG 1,35-1,76; CT 4,43-5,52; IC 74,42-89,36; IE 59,52-75,00; IO 24,29-31,25. Coloração, pilosidade e escultura como nas operárias. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais pouco conspícuas em meio à escultura; parápsides alongadas; tégulas estreitas e enegrecidas; sutura entre anepisterno e katepisterno bem demarcada. Pré-escutelo relativamente largo, densamente coberto por estrias longitudinais; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar bem demarcado. Escutelo trapezoidal, fracamente esculpido, minimamente convexo, pouco abaixo do nível do escuto. Face dorsal do propódeo inclinada, abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais pouco desenvolvidos, menores que nas operárias. Asas com o padrão de venação do gênero. Asas posteriores com seis a oito hâmulos submedianos.

Gine ergatóide: CC 0,96-1,04; LC 0,84-0,87; CM 0,31-0,33; CE 0,58-0,63; CO 0,22-0,24; CMS 1,25-1,45; CEP 0,02-0,05; CP 0,41-0,43; CG 0,40-0,64; CT 4,36-4,86; IC 82,50-85,37; IE 71,47-72,73; IO 25,71-30,30. Diferindo da operária pela presença de um a três ocelos na fronte cefálica. Tronco e gáster levemente mais robustos que nas operárias.

Macho: CC 0,77-0,79; LC 0,70-0,71; CM 0,17; CE 0,14-0,15; CO 0,39-0,40; CMS 1,47-1,49; CEP 0,00; CP 0,36-0,41; CG 0,99-1,20; CT 3,83-4,00; IC 89,94-90,63; IE 20,69-21,02; IO 55,17-55,93. Tamanho médio. Coloração marrom-clara a negra, com apêndices amarelados a acobreados. Superfície dorsal das mandíbulas coberta por pêlos longos e voltados na direção das margens mastigatórias, sendo que alguns ultrapassam o comprimento das mandíbulas. Antenas cobertas por uma fina pubescência, com poucos pêlos suberetos nos escapos e funículos. Disco central do clípeo com rugas transversais

concêntricas e pouco conspícuas. Corpo com o padrão de esculturação do gênero.

Mandíbulas pequenas com cerca de quatro dentes equidistantes e decrescentes em tamanho em direção à base. Olhos bem desenvolvidos, ocupando a maior parte das margens laterais da cabeça. Face dorsal do propódeo convexa e sem uma separação nítida da face declive. Asas com o padrão de venação do gênero. Asas posteriores com cerca de sete hâmulos submedianos presentes.

Etimologia: Emery faz uma referência ao país da localidade-tipo desta espécie, o Panamá.

Comentários: O pecíolo globoso em vista dorsal separa *H. panamensis* da espécie próxima *H. dentinodis*, que possui o pecíolo achatado, mais largo do que longo. Ainda, *H. dentinodis* apresenta um dente nitidamente destacado da margem posterior do pecíolo, enquanto *H. panamensis* geralmente possui esta margem uniformemente subtriangular.

Forel (1899), descreveu *Ectatomma* (*Acanthoponera*) *dentinode* var. *panamensis* em apenas uma linha, com base em uma única operária coletada no Panamá. Nos anos seguintes esta variedade foi combinada em diferentes gêneros até ser definitivamente incluída em *Heteroponera* na revisão de Brown (1958a). Neste trabalho Brown menciona não ter estudado o tipo, depositado no BMNH, mas obteve uma descrição detalhada do mesmo, feita pelo curador desta coleção, Mr. G. E. J. Nixon. A descrição convenceu Brown de que *H. panamensis* era muito próxima a *H. dentinodis*, ou mesmo um sinônimo desta. Contudo, levando em consideração a distribuição disjunta, variações na coloração e o fato de não ter examinado o tipo pessoalmente, Brown decidiu não formalizar a sinonímia, mas elevou *H. panamensis* ao nível específico.

Kempf (1962) descreveu *H. flava* com base em um grande número de exemplares que compartilham a coloração clara e o pecíolo globoso, com a margem posterior bem projetada, em vista dorsal. A descrição de Kempf é precisa e ele demonstra claramente que a espécie é distinta das formas próximas *H. dentinodis* e *H. dolo*. De fato, parte dos exemplares descritos por Kempf já havia sido mencionada por Brown (1958a: 258), que preferiu não agir até ter mais material em mãos. Ao fazer comentários sobre a identidade de *H. panamensis*, Kempf (1962) menciona que em 1960, Brown e Fairchild coletaram uma série completa de uma espécie de *Heteroponera* no Panamá, da qual ele recebeu três exemplares como doação. Ao examinar estes

indivíduos, Kempf menciona que são extremamente semelhantes à *H. flava* e que o formato do pecíolo é praticamente idêntico. A única diferença notada por Kempf é a coloração dos exemplares panamenhos, que apresentam o tronco claro, contrastando com a cabeça e o gáster escuros, enquanto *H. flava* é uniformemente amarelada. Por não ter examinado o tipo de *H. panamensis*, Kempf prefere não associar os exemplares panamenhos a esta espécie e decide propor *H. flava* como espécie nova, mesmo sabendo que o estudo do holótipo de *H. panamensis* poderia rebaixar *H. flava* a seu sinônimo.

Ao estudar o volumoso material de ambas as espécies acumulado desde o trabalho de Kempf (incluindo os holótipos), não tenho dúvidas de que *H. panamensis* e *H. flava* são extremos de uma variação intraespecífica contínua de populações distribuídas ao longo de praticamente toda a Região Neotropical. Tamanho corporal, padrões de coloração, esculturação e variações discretas no formato do pecíolo aparecem em diferentes combinações e não permitem o reconhecimento de um limite morfológico óbvio para estas espécies. Desta forma, proponho aqui a sinonímia de *H. flava* sob *H. panamensis*, sendo o último nome o prioritário.

Distribuição: Esta espécie apresenta a maior distribuição conhecida para o gênero, sendo encontrada da América Central (desde a Nicarágua) ao norte da Argentina. Como resultado dos projetos *Ants of Costa Rica* (Longino, 2005) e *Leaf Litter Arthropods of Mesoamerica* (Longino, 2011), uma lista completa com todos os registros de *H. panamensis* para a América Central pode ser encontrada na página Antweb.org (Fisher, 2011).

História natural: Os comentários a seguir representam uma compilação das informações obtidas nos rótulos dos exemplares estudados, minhas observações pessoais e especialmente as observações de campo de Longino (2005).

Heteroponera panamensis é um elemento relativamente comum, embora inconspícuo, da mirmecofauna das florestas montanhosas onde ocorre. A espécie ocorre desde os estratos mais altos da vegetação, próximo ao dossel, até o nível do solo das florestas. As pequenas colônias (menos de 20 operárias adultas) podem se estabelecer em gravetos ocos no solo ou em troncos caídos e em decomposição, mas geralmente nidificam em câmaras nos ramos de árvores vivas. Estas câmaras podem ser cavidades irregulares em áreas necrosadas dos galhos ou cavidades pré-existentes em galhos de plantas mirmecófitas como *Cecropia*, por exemplo. Neste caso, as formigas ocupam

câmaras únicas quando a planta ainda não foi dominada por outras espécies normalmente associadas (*Azteca* ou *Crematogaster*, por exemplo). Ainda assim, outras espécies de formigas (normalmente não agressivas) podem se estabelecer nas plantas após a chegada de *H. panamensis* (algumas *Pheidole*, *Camponotus* e *Procryptocerus*, por exemplo). Operárias de *H. panamensis* podem ocasionalmente ser coletadas em amostras de serapilheira, indicando que a espécie explora amplamente o habitat.

Gines aladas parecem ser incomuns nesta espécie. Longino (2005) dissecou inúmeros ninhos e nunca encontrou uma gine com cicatrizes alares ou gines virgens aladas. Contudo há um bom número de gines aladas coletadas individualmente nas coleções. Um exame mais próximo dos indivíduos nos ninhos com frequência revela as gines ergatóides. O maior tamanho corporal e presença de ocelos as distinguem das operárias.

Na página da internet *The Ants of Cachoeira Nature Reserve, Brazil* (Bihn, 2007) o autor apresenta uma breve diagnose para as espécies de *Heteroponera* da Mata Atlântica paranaense e apresenta imagens de uma operária e uma gine de *H. panamensis*, identificadas como *H. angulata*. Nesta mesma página, o autor menciona ter coletado uma colônia com uma ergatóide em um ninho localizado na serapilheira. Assim como observado para as colônias costarriquenhas, a ergatóide foi facilmente separada dos demais membros da colônia por seu maior tamanho e por possuir um ocelo mediano no dorso cefálico.

Material adicional examinado (247 operárias, 8 gines, 3 ergatóides e 4 machos). BOLÍVIA: La Paz: Vivero Illimani, 22km N of Caranavi, 1700m., 22-23.vi.1981, C. Kugler & R.R. Lambert col. (9 operárias) [BMNH]. **BRASIL: Bahia:** Camacã, RPPN, Serra Bonita, 900m., 15º23'35,7"S, 39º33'55,6"W, 25.x.2006, B. Jahyny col. (1 operária) [CPDC]; Itororó, 08.viii.2000, J.R.M. Santos col. (1 operária) [CPDC]; 25.vii.2001, S. Lacau col. (1 operária) [CPDC]; Itororó, Faz. Engenho Novo, 04.x.2001, S. Lacau & B. Jahyny col. (6 operárias) [CPDC]; **Ceará**: Guaramiranga, Pq. das Trilhas, 900m., 04º16'S, 38º43'W, 1.iii.2002, N. Hites col. (1 operária) [CPDC]; Maranguape, 875m., 03º53'S, 38º43'W, viii.2003, Y. Quinet col. (10 operárias) [UECE]; **Distrito Federal:** Brasília, Faz. Água Limpa, 30.vii.1992, Ted Schutz col. (1 operária) [MZSP]; **Espírito Santo:** Santa Tereza, 700m, 24.ii.1967, W.L. Brown col. (10 operárias, 2 machos e 2 gines) [MCZC]; **Goiás:** Anápolis, 12.ii.1958, W. Kempf col., 2255 (6 operárias) [MZSP]; mesmos dados (3 operárias) [MCZC]; Campinas, s/ data, s/ coletor, JBV 47 (2

operárias) [MZSP]; **Minas Gerais:** Cocais das Estrelas, 19º44'S, 42º85'W, 12-22.vi.2007, D.L. Braga col., 5512 (1 operária) [CPDC]; Guanhães, 18º46'S, 42º55'W, 3-5.iv.2006, D.L. Braga col., 5512 (1 gine) [CPDC]; Lavras, vi-xii.2002, M.S. Santos & N.S. Dias col. (2 operárias) [CPDC]; Mariléia, P.E. do Rio Doce, 31.viii-1.x.2005, F.S. Castro col. (1 operária) [MZSP]; **Pernambuco:** Caruaru, iv.1972, M. Alvarenga col., 7217 (1 operária) [MZSP]; **Paraná:** Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira, 25°18’51’’S, 48°41'45’’W, Jochen H. Bihn col. (1 operária) [MZSP]; Caiobá, 10m., iv.1965, F. Plaumann col., 5209 (1 operária) [MZSP]; Morretes, P.E. do Pau-Ôco, 25º34'33,5"S, 48º53'19,5"W, 6-11.v.2002, R.R. Silva & B.H. Dietz col. (1 operária) [MZSP]; **Rio Grande do Sul:** Pareci Novo, 4.ii.1926, B. Rambo col., 65 (2 operárias) [MZSP]; Tainhas, iv.1959, F. Plaumann col., 3142 (2 operárias) [MZSP]; **Santa Catarina:** Blumenau, Parque das Nascentes, 27º06'15"S, 49º09'14"W, 10.ii.2001, F. Eberhardt col. (1 operária) [MZSP]; Florianópolis, Ilha do Arvoredo, 12.xii.1988, C.J. Pinto col. (2 operárias) [MZSP]; Florianópolis, Morro da Lagoa, 12.ii.1992, R.R. Silva & B.C. Lopes col. (1 operária) [MZSP]; Morro do Serro, xii.1958, F. Plaumann col. (3 operárias e 1 gine) [MZSP]; Nova Teutônia (Seara), x.1972, F. Plaumann col., 8470 (1 operária) [MZSP]; **São Paulo:** Salesópolis, E.B. Boracéia, 27.iv.1961, Reichardt col., 1394 (1 operária) [MZSP]; 16.viii.1966, C. Costa col., 3732 (6 operárias) [MZSP]; 12.ii.1967, R.H. Crozier col., 6365 (2 operárias, 2 machos e 2 ergatóides) [MZSP]; Salesópolis, Boracéia Biol. Station, 850 m., ii.1967, W.L. Brown col. (12 operárias) [MCZC]; 24-28.v.1971, W.L. & D.E. Brown col. (9 operárias) [MZSP]; mesmos dados (8 operárias) [MCZC]; São Paulo, Água Funda, 17.ix.1958, K. Lenko col. (3 operárias) [MZSP]; São Paulo, Cantareira, 20.viii.1958, K. Lenko col., 631 (8 operárias) [MZSP]; Sete Barras, P.E. Carlos Botelho, 50m., 24º12'05"S, 47º55'58"W, 3-6.iv.2009, F. Esteves et al col., FAE 94 (1 operária) [MZSP]; FAE 413 (1 operária) [MZSP]; FAE 270 (1 operária) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 800m., 23º17'49"S, 44º47'31"W, 03-14.iii.2008, F.A. Esteves & R.M. Feitosa col. (6 operárias) [MZSP]. **COLÔMBIA: Magdalena:** SNSM. Hda La Victoria, Jabalí Alto, 1395m., 11º07'14,2"N, 74º05'12"W, 30.iv.2006, R. Guerrero & D. Olivero col., CEUM - HYM 0099 (1 operária) [ICNC]; El Campano, 1300m., 11º07'N, 74º06'W, 13.viii.1985, P.S. Ward col., 7886 (3 operárias) [CPPW]; **Putumayo:** Villa Garzoa, 14.viii.1977, D. Jackson col. (1 operária) [BMNH]; **Quindío:** Montenegro, Guadual, 1202m., 27.ii.2006, L. Rivera col. (1 operária) [ICNC]. **COSTA RICA: Alajuela:** Monteverde Cloud Forest Reserve Esperanza, 800m., 10º19'N, 84º43'W, 26.ix.1989, B.L. Fisher

col., 82 (5 operárias) [CASC]; Peñas Blancas, 10º18'N, 84º45'W, 23-24.vii.1984, J. Longino col., INBIO CRI001281093 (2 operárias) [INBC]; Río Peñas Blancas, 10º19'N, 84º43'W, 19.iii.1987, J. Longino col., 1652 (1 operária e 1 gine) [MIZA]; 14km. S Vol. Arenal, 1000m., 10º20'N, 84º43'W, 29.iv.1988, J. Longino col., INBIO CRI001281096 (1 operária) [INBC]; **Cartago:** Quebrada Segunda Ref. Nac. Fauna Silv. Tapanti, 1250m., LN 194000, 560000, iii.1992, G. Mora col., INBIO CRI000741631 (1 operária) [INBC]; viii.1992, G. Mora col., INBIO CRI000806646 (1 operária) [INBC]; Turrialba, 6.ii.1965, D.H. Janzen col. (3 operárias) [MCZC]; **Heredia:** P.N. Braulio Carrillo, 500m., 20.ix.1980, J. Longino col., INBIO CRI001281097 (1 operária) [INBC]; 16 km SSE La Virgen, 1050-1150m., 10º16'N, 84º05'W, 19.ii.2001, INBio-OET-ALAS Transect col., INB0003225006 (1 operária) [INBC]; 23.ii.2001, INBio-OET-ALAS Transect col., n. INB0003213405 (1 operária) [INBC]; 11.iii.2001, INBio-OET-ALAS Transect col., INB0003224582 (1 operária) [INBC]; 16.iii.2001, INBio-OET-ALAS Transect col., INB0003225212 (1 operária) [INBC]; 17.iii.2001, INBio-OET-ALAS Transect col., INB0003213895 (2 operárias) [INBC]; 20.iii.2001, INBio-OET-ALAS Transect col., INB0003224630 (1 operária) [INBC]; 09.iv.2001, INBio-OET-ALAS Transect col., INB0003203700 (1 operária) [INBC]; 17km. S Pto. Viejo, 720m., 10º18'N, 84º03'W, 11.ix.1985, J. Longino col., INBIO CRI001281099 (2 operárias) [INBC]; 18 km SSE La Virgen, 10º16'N, 84º05'W, 17.xi.2000, J. Longino col., CSRcv'd ANT 0362 (1 operária) [MCZC]; **Guanacaste:** Est. Pitilla, 9km S Sta. Cecília, P.N. Guanacaste, 700m, LN 330200_380200, v.1990, I Curso Paratax. col., INBIO CRI000261442 (1 operária) [INBC]; viii.1991, C. Moraga col., INBIO CRI000493635 (1operária) [INBC]; INBIO CRI000493648 (1 operária) [INBC]; 4-25.xi.1991, P. Rios col., INBIO CRI000497353 (1 operária) [INBC]; 2-9.iii.1992, C. Moraga col., INBIO CRI000424336 (1 operária) [INBC]; INBIO CRI000424342 (1 operária) [INBC]; P2384INBIO CRI000424348 (1 operária) [INBC]; INBIO CRI000424352 (1 operária) [INBC]; 2-19.iii.1992, P. Rios col., INBIO CRI000420278 (1 operária) [INBC]; INBIO CRI000420296 (1 operária) [INBC]; 31.iii-15.iv.1992, C. Moraga col., INBIO CRI000748546 (1 operária) [INBC]; x.1992, C. Moraga col., INBIO CRI001997822 (1 ergatóide) [INBC]; INBIO CRI001997825 (1 operária) [INBC]; iii.1995, C. Moraga col., INBIO CRI002254509 (1 operária) [INBC]; INBIO CRI002254510 (1 operária) [INBC]; **Limón:** R. Toro amarillo vic. Guapiles, 25.ii-9.iii.1966, W.L. Brown col., CR - 58 (5 operárias) [MCZC]; **Puntarenas:** 7km NW Las Alturas, 1400m., 8º59'N, 82º53'W, 20.iii.1990, P.S. Ward col., 10590 (3 operárias e 2

gines) [CPPW]; n. 590 (4 operárias) [MCZC]; Est. Biol. Las Alturas, 1500m., LN 322500_591300, i.1992, M. Zumbado col., INBIO CRI000402116 (1 gine) [INBC]; 4km SSE San Vito, 1200m., 8º47'N, 82º58'W, 28.ii.1989, J. Longino col., INBIO CRI001280546 (1 operária) [INBC]; San Vito, Las Cruces BS, 8º47'N, 82º58'W, vii.1996, L. & A. Alonso col., MEK54277.01 (1 operária) [DZUO]; **San José:** Est. Santa Elena, Las Nubes, 1210m, LS 371750_507800, 24.xi.1995, E. Alfaro col., INBIO CRI002540171 (1 operária) [INBC]; 23.iv.1996, E. Alfaro col., INBIO CRI002373806 (1 operária) [INBC]; **Cartago:** Turrialba, 6.ii.1965, D.H. Janzen col. (1 operária) [MZSP]. **EQUADOR: Morona-Santiago:** Los Tayos, 3.viii.1976, Tjitte de Vries col. (7 operárias) [MZSP]; **Napo:** 11km. SE Cosanga, 1550m., 00º41'S, 77º48'W, 9.xii.2003, A.L. Wild col., 2264 (1 operária) [CPPW]; 2264 / QCAZ 8127 (1 operária) [DZUO]; **Pastaza:** 22 km SW Puyo, 15.vii.1976, S. & J. Peck col., B-362 (1 operária) [MCZC]. **NICARÁGUA: Matagalpa:** Matagalpa, Hotel Selva Negra, 1285m., 12º59'56,7"N, 85º54'33,4"W, 9.vi.2003, W.E. & M. Mackay col., 20112 (2 operárias) [CPWM]. **PANAMÁ: Bocas del Toro:** Fortuna-Chiriqui Grande Rd., 500m, 8º47'N, 82º11'W, 16-18.viii.1987, D.M. Olson col., Olson 575 (1 operária) [MCZC]; **Panamá:** Cerro Campana, 800-950m, 17.i.1960, G.B Fairchild & W.L. Brown col., B-93 (3 operárias) [MZSP]; mesmos dados (9 operárias) [MCZC]. **PARAGUAI: Alto Parana:** Puerto Bertoni, 11.xi.1982, V. Mahnert col., CASENT0173541 (2 operárias) [CPAW]; CASENT0173542 (2 operárias) [CPAW]. **PERU: Cusco:** Valle del Cosñipata, San Pedro, 935m., 19L 231007/8558588, 11.iv.2010, Frank Azorsa col., FA012 (7 operárias) [MUSM].

Heteroponera robusta Kempf, 1962
(Figs. 35 e 46)

Heteroponera robusta Kempf, 1962: 36 (operária e gine) Brasil.

Material tipo. BRASIL: São Paulo: Salesópolis, E.B. Boracéia, 13.ix.1960, K. Lenko col., n. 1480 (31 operárias - Parátipos / 1 operária Holótipo) [MZSP] (examinados); n. 1480 / MCZC 31571 (1 operária - Parátipo) [MCZC] (examinado).

Diagnose: Tamanho grande (CT 5,71-6,48); coloração amarelo-clara a marrom-clara; tegumento inteiramente esculpido, pontuado-rugoso, com pontuações densas e fóveas no terço anterior do primeiro tergito gastral, próximo à inserção do pecíolo; mandíbulas inteiramente e finamente estriadas, subopacas; face ventral da cabeça com estrias transversais arqueadas; garras tarsais posteriores com um dente submediano; pecíolo largo e alto em vista lateral, com o ápice póstero-dorsal agudo; em vista dorsal, pecíolo elíptico a globoso, com um dente mediano destacado da margem posterior.

Descrição

Operária: CC 1,28-1,45; LC 1,11-1,33; CM 0,43-0,48; CE 0,77-0,84; CO 0,24-0,27; CMS 1,76-1,98; CEP 0,02-0,07; CP 0,55-0,63; CG 1,69-1,95; CT 5,71-6,48; IC 83,93-91,67; IE 63,64-70,65; IO 20,00-21,74. Tamanho grande. Cor amarelo-clara a marrom-clara. Corpo predominantemente coberto por pêlos finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos cobrindo densamente o dorso da cabeça e do corpo, algumas vezes dando aos tergitos um aspecto lanoso e dourado; pêlos clipeais medianos não atingindo a metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas subopacas, finamente estriadas ao longo de todo o comprimento, até a proximidade das margens mastigatórias. Clípeo coberto por rúgulas longitudinais conspícuas. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas que vão se tornando irregulares à medida que se aproximam da região vertexal; intervalo entre as rúgulas preenchido por finas pontuações. Superfície interna dos escrobos antenais fracamente esculpida, coberta por pontuações e estrias pouco conspícuas. Face ventral da cabeça brilhante e com estrias arqueadas conspícuas. Mesossoma superficialmente pontuado e com estrias longitudinais extremamente finas e pouco conspícuas na porção mediana dorsal; meso e metapleura e laterais do propódeo finamente estriadas com pequenas áreas lisas; face declive do propódeo lisa e brilhante na porção mediana com estrias finas no entorno. Pecíolo irregularmente esculpido, com pontuações grosseiras e rúgulas curtas e irregulares. Dorso dos tergitos I e II do gáster de aspecto áspero, coberto por pontuações grosseiras e fóveas irregulares próximo à inserção do pecíolo.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de oito dentes. Margem anterior do clípeo convexa. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais fracamente impressos, superficiais. Escapos antenais ligeiramente mais largos medianamente, nunca ultrapassando a margem

vertexal da cabeça; clavas antenais de três segmentos, sendo o segmento apical menor que os dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos, arredondados e pouco convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 12 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal plana a ligeiramente côncava; bordas occipitais bem desenvolvidas e arredondadas, mas não salientes.

Perfil dorsal do mesossoma quase plano, discretamente interrompido pelas suturas dorsais. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais reduzidos a dois dentículos, divergentes em vista dorsal. Garras tarsais posteriores com um dente submediano conspícuo.

Pecíolo largo e alto em vista lateral; face anterior fortemente inclinada posteriormente, encontrando a face dorsal em um ângulo discreto; face dorsal ligeiramente convexa; face posterior reta a suavemente convexa na altura média do pecíolo; ápice póstero-dorsal do pecíolo bem agudo; em vista dorsal, pecíolo subglobular, com um dente mediano destacado da margem posterior; processo subpeciolar longo, subretangular e predominantemente translúcido, com o canto posterior agudo, mas não projetado; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral ligeiramente mais longo e estreito que o primeiro.

Aparelho de ferrão (segundo Françoso, 1995): Placa espiracular com a fenda dorsal muito pronunciada, quase atingindo a margem oposta da placa; conexão mediana quase tão larga quanto a placa; tubérculo ventral discretamente pronunciado. Placa anal arredondada, com 12 sensilas posteriores. Placa oblonga com o braço posterior estreito; articulação intervalvífera com cinco sensilas; braço fulcral conspícuo, com duas sensilas. Lanceta com a válvula localizada no seu terço anterior. Ferrão com processo articular longo, atingindo a fúrcula; fúrcula bem desenvolvida, cobrindo a base do ferrão e com uma projeção mediana.

Gine: CC 1,40-1,52; LC 1,23-1,24; CM 0,47-0,51; CE 0,81-0,87; CO 0,31-0,34; CMS 2,14-2,34; CEP 0,00-0,02; CP 0,65-0,70; CG 2,10-2,29; CT 6,81-7,35; IC 80,95-88,03; IE 65,05-70,59; IO 24,27-27,45. Coloração, pilosidade e escultura como nas operárias. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais pouco conspícuas em meio à escultura; parápsides

alongadas; tégulas estreitas e enegrecidas; sutura entre anepisterno e katepisterno bem demarcada. Pré-escutelo relativamente largo, densamente coberto por estrias longitudinais; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar bem demarcado. Escutelo trapezoidal, densamente coberto por estrias longitudinais, minimamente convexo e situado pouco abaixo do nível do escuto. Face dorsal do propódeo inclinada, abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais pouco desenvolvidos, menores que nas operárias. Asas com o padrão de venação do gênero. Asas posteriores com cerca de 10 hâmulos submedianos presentes

Macho: Desconhecido.

Etimologia: *Robusta* (L.) = opulenta, madura, robusta. Ao nomear esta espécie, Kempf baseou-se no tamanho corporal avantajado dos exemplares da série-tipo, especialmente em comparação com a espécie próxima *H. dolo*.

Comentários: *Heteroponera robusta* pode ser rapidamente separada da espécie próxima *H. dolo* pelo maior tamanho e por possuir as mandíbulas longitudinalmente estriadas.

Na descrição original desta espécie, Kempf (1962) comenta que, ao examinar exemplares de *H. dolo* depositados na coleção de Borgmeier, notou que este havia separado um grupo de operárias que destoavam das demais por conta do maior tamanho corporal e das mandíbulas visivelmente estriadas. Seguindo a iniciativa de Borgmeier, em pouco tempo Kempf reuniu mais operárias com estas características. Por considerar que a variação no tamanho e a escultura da mandíbula poderiam ser caracteres sem importância específica, Kempf hesitou em descrever as operárias maiores como uma espécie distinta de *H. dolo*. Contudo, ao notar que colônias de *H. dolo* e da forma de maior tamanho eram encontradas nas mesmas localidades e, em alguns casos, nos mesmos troncos caídos no solo, Kempf convenceu-se de que tinha argumentos suficientes para descrever a nova espécie, nomeando-a *H. robusta*.

Com um número significativamente maior de exemplares em mãos comparei detalhadamente as duas espécies. Embora eu tenha encontrado uma sobreposição no tamanho corporal maior do que a que Kempf encontrou, acredito que os caracteres apontados por ele e o fato de que eu também encontrei colônias de ambas as espécies nidificando lado a lado na Mata Atlântica são argumentos fortes o bastante para manter

as duas espécies como válidas.

Distribuição: Esta espécie parece ter sua distribuição restrita às áreas montanhosas da Mata Atlântica da região sudeste do Estado de São Paulo (Serra do Mar).

História natural: Os ninhos são normalmente encontrados em troncos decompostos no solo de florestas úmidas. Em duas oportunidades observei operárias desta espécie caminhando lentamente sobre o solo da mata. Ao segui-las localizei os ninhos no interior de troncos cobertos por musgo e em estado muito avançado de decomposição. Como já mencionado, em um dos troncos com um ninho de *H. robusta* encontrei também uma colônia de *H. dolo*. Operárias destas espécies são bem mais facilmente distinguíveis quando vivas e em movimento do que sob a lupa.

Material examinado (106 operárias e 7 gines). BRASIL: São Paulo: s/ localidade, s/ data, Iheringi col., 5543 (1 operária) [MHNG]; Aparados da Serra, s/ data, Spiz col., 5127 (2 operárias) [MCZC]; Alto da Serra (Santo André), s/ data, s/ coletor, MP 5.543 (1 gine e 2 operárias) [MZSP]; xi.1928, Spitz col., 4857 (1 operária e 1 gine) [MZSP]; v.1929, Spitz col., 5127 (1 operária) [MZSP]; Iporanga, i.xi.1961, Lenko & Reichardt col. (1 operária) [MZSP]; Paranapiacaba (Santo André), Cachoeira da Fumaça, 22.ii.2008, Sanhudo col. (1 operária) [MZSP]; Salesópolis, E.B. Boracéia, iii.1949, L. Travassos Fo. col. (1 operária) [MZSP]; 13-18.iv.1961, Reichardt col. (1 gine) [MZSP]; 1.ii.1962, Kloss col. (1 operária) [MZSP]; 5.ii.1962, R.G. Kloss col., 4155 (1 operária) [MZSP]; 17.iv.1962, K. Lenko col., 3812 (2 operárias) [MZSP]; 4235 (3 operárias) [MZSP]; mesmos dados (1 gine) [MZSP]; ii.1967, R.H. Crozier col. (1 operária) [MCZC]; 21.x.1989, Exp. Dep. Zool. col. (2 operárias) [MZSP]; 1.x.1989, Brandão, Diniz & Paiva col. (11 operárias) [MZSP]; 17.xiii.1992, Brandão, Ejchel, Johnson & Kovarik col. (7 operárias) [MZSP]; 2-6.v.1997, D. Agosti, C.R.F. Brandão & C.I. Yamamoto col. (1 operária) [MZSP]; Salesópolis, E.B. Boracéia (topo), 5.v.1996, Brandão, Agosti, Diniz, Silvestre & Yamamoto col. (1 operária) [MZSP]; Salesópolis, E.B. Boracéia, 850m.,4.xi.1964, Rabello col., 4235 (1 operária) [MZSP]; Salesópolis, E.B. Boracéia, 23º31'56"S, 45º50'47"W, 3-5.v.1996, Brandão, Agosti, Diniz, Silvestre & Yamamoto col. (6 operárias e 2 gines) [MZSP]; Santo Amaro, Eng. Marsillac (São Paulo), 11.iii.1967, Biasi & Lene col. (1 gine) [MZSP]; Pq. Cajuru (São Paulo), vi.1910, Luederwaldt col., 15351 (1 operária) [MZSP]; 15358 (4 operárias) [MZSP];

15728 (3 operárias) [MZSP]; Suzano, ii.1973, E. Berti Fo. col., 10939 (3 operárias) [MZSP]; Ubatuba, P.E. da Serra do Mar, N. Picinguaba, 600m., 03-14.iii.2008, F.A. Esteves & R.M. Feitosa col. (7 operárias) [MZSP].

***Heteroponera* sp. n. D**

(Figs. 36 e 46)

Diagnose: Tamanho médio (CT 4,80-4,94); coloração marrom-avermelhada; tegumento predominantemente liso e brilhante, com escultura densa apenas no dorso cefálico, restante do corpo com pontuações e estrias esparsas e superficiais; pecíolo estreito e alto em vista lateral, com o ápice póstero-dorsal bem diferenciado e agudo; em vista dorsal, pecíolo levemente achatado ântero-posteriormente, com um dente mediano nitidamente destacado da margem posterior.

Descrição

Operária: CC 1,11-1,16; LC 0,96-1,01; CM 0,40-0,43; CE 0,75-0,77; CO 0,20-0,23; CMS 1,41-1,45; CEP 0,04-0,05; CP 0,39-0,43; CG 1,45-1,52; CT 4,80-4,94; IC 86,96-87,08; IE 76,56-80,00; IO 21,25-23,50. Tamanho médio. Cor marrom-avermelhada, com apêndices mais claros, acobreados. Corpo predominantemente coberto por pêlos dourados e finos, médios a longos, eretos a suberetos; além de pêlos curtos e apressos cobrindo densamente o dorso da cabeça; pêlos clipeais medianos não atingindo a metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas e pouco conspícuas. Clípeo fracamente coberto por rúgulas longitudinais irregulares. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas e irregulares formando reticulações próximo à região vertexal; intervalo entre as rúgulas preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais coberta por rúgulas oblíquas e irregulares, voltadas na direção das bordas occipitais. Face ventral da cabeça predominantemente lisa e brilhante, sem estrias arqueadas conspícuas. Mesossoma liso e brilhante, com pontuações superficiais e esparsas e estrias irregulares pouco conspícuas; face declive do propódeo lisa e brilhante na porção mediana com estrias finas no entorno. Pecíolo superficialmente esculpido, com pontuações fracas e rúgulas longitudinais curtas e irregulares. Segmentos I e II do

gáster lisos e brilhantes, com pontuações pilígeras grossas e esparsas.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de sete dentes. Margem anterior do clípeo levemente convexa. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais rasos, sem limite posterior definido. Escapos antenais ligeiramente mais largos medianamente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; segmentos funiculares aumentando gradualmente em tamanho, tornando a clava apical quase indistinguível, sendo o segmento apical menor ou igual aos dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 10 omatídeos no maior diâmetro. Margem vertexal minimamente côncava; bordas occipitais arredondadas, não projetadas na forma de lobos.

Perfil dorsal do mesossoma quase plano, discretamente interrompido pelas suturas dorsais. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais reduzidos a dois dentículos, divergentes em vista dorsal. Garras tarsais simples, sem dentes submedianos.

Pecíolo estreito e alto em vista lateral; face anterior inclinada posteriormente, encontrando a face dorsal em um ângulo abrupto; face dorsal plana; face posterior vertical; ápice póstero-dorsal do pecíolo bem diferenciado e agudo; em vista dorsal, pecíolo elíptico, achatado ântero-posteriormente, com um dente mediano bem desenvolvido e nitidamente destacado da margem posterior; processo subpeciolar bem desenvolvido, subretangular e predominantemente translúcido, com uma projeção posterior aguda; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; faces dorsal e ventral do primeiro tergito do gáster levemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma constrição bem demarcada. Segundo tergito gastral ligeiramente mais longo e estreito que o primeiro.

Gine: Desconhecida.

Macho: Desconhecido.

Comentários: Esta é a única espécie de *Heteroponera* a apresentar a combinação de tamanho médio, tegumento predominantemente liso e brilhante e pecíolo com um dente

póstero-dorsal destacado da margem posterior. O tamanho corporal e o formato do pecíolo podem eventualmente se aproximar dos de *H. dentinodis*, mas o padrão de escultura não deixa margem para equívocos.

Distribuição: Até o momento *Heteroponera* sp. n. D é conhecida unicamente de uma floresta de altitude na região serrana do Rio de Janeiro.

História natural: As únicas operárias conhecidas são provenientes de uma amostra de serapilheira submetida ao extrator de Winkler. Não há informações adicionais.

Material examinado (4 operárias). BRASIL: Rio de Janeiro: Teresópolis, P.N. da Serra dos Órgãos, 2000m., 22º27'39"S, 43º01'52"W, 23-28.xi.1999, Dietz, Silva & Rocha col. (4 operárias) [MZSP].

***Heteroponera* sp. n. E**
(Figs. 37 e 46)

Diagnose: Tamanho pequeno (CT 3,41-3,42); coloração amarelada a marrom-clara; pilosidade longa e densa; tegumento parcialmente esculpido, com extensas áreas lisas e brilhantes nas laterais do mesossoma e pecíolo; gáster predominantemente liso e brilhante com finas estrias longitudinais nos terços posteriores dos segmentos I e II; pecíolo estreito e alto em vista lateral, com o ápice póstero-dorsal projetando-se na forma de um longo espinho; em vista dorsal, pecíolo achatado ântero-posteriormente, com um grande dente mediano destacado da margem posterior.

Descrição

Operária: Desconhecida.

Gine: CC 0,75; LC 0,60-0,63; CM 0,22; CE 0,42-0,43; CO 0,20-0,22; CMS 1,02-1,06; CEP 0,05; CP 0,31; CG 1,08-1,11; CT 3,41-3,42; IC 80,65-83,87; IE 69,23-70,00; IO 32,80-34,62. Tamanho pequeno. Cor amarelada a marrom-clara, com apêndices mais claros, amarelados a acobreados. Corpo densamente coberto por pêlos dourados, finos,

longos, eretos a suberetos; além de pêlos médios e apressos cobrindo densamente o dorso da cabeça; pêlos clipeais medianos não atingindo a metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas e pouco conspícuas. Clípeo fracamente coberto por rúgulas longitudinais irregulares. Dorso da cabeça finamente esculpido, coberto por rúgulas longitudinais longas e irregulares formando reticulações próximo à região vertexal; intervalo entre as rúgulas esparsamente preenchido por pontuações superficiais. Superfície interna dos escrobos antenais coberta por rúgulas oblíquas e irregulares, voltadas na direção das bordas occipitais. Face ventral da cabeça predominantemente lisa e brilhante, sem estrias arqueadas conspícuas. Mesossoma superficialmente esculpido, com estrias irregulares e pontuações mais densas na região dorsal; faces laterais do pronoto e mesopleura finamente cobertas por estrias longitudinais e pontuações esparsas pouco conspícuas; propódeo predominantemente liso e brilhante. Pecíolo quase inteiramente liso e brilhante, apenas com uma reticulação irregular pouco conspícua na face anterior. Segmentos I e II do gáster lisos e brilhantes, com finas estrias longitudinais nos terços posteriores.

Cabeça subretangular, mais longa do que larga. Mandíbulas triangulares; margens mastigatórias com cerca de sete dentes. Margem anterior do clípeo plana. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais rasos, sem limite posterior definido. Escapos antenais ligeiramente mais largos medianamente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; segmentos funiculares aumentando gradualmente em tamanho, mas com uma clava apical bem distinguível de três segmentos, sendo o segmento apical tão longo quanto os dois segmentos anteriores juntos. Olhos compostos bem desenvolvidos arredondados e convexos, localizados pouco acima da metade anterior da cabeça em vista frontal e com cerca de 15 omatídeos no maior diâmetro. Dorso cefálico com três ocelos dispostos em triângulo. Margem vertexal côncava; bordas occipitais arredondadas, não projetadas na forma de lobos.

Escuto arredondado; notáulices não distinguíveis; linhas parapsidiais pouco conspícuas em meio à escultura; parápsides alongadas; tégulas estreitas e enegrecidas; sutura entre anepisterno e katepisterno bem demarcada. Pré-escutelo relativamente largo, densamente coberto por estrias longitudinais; axilas lateralmente arredondadas; sulco escuto-escutelar bem demarcado. Escutelo trapezoidal, minimamente convexo e situado pouco abaixo do nível do escuto. Face dorsal do propódeo inclinada, abaixo do nível do escutelo; espinhos propodeais largos e arredondados, bem destacados. Garras

tarsais simples, sem dentes submedianos. Asas com o padrão de venação do gênero, embora com as veias fracamente pigmentadas. Asas posteriores com cerca de quatro hâmulos submedianos presentes.

Pecíolo estreito e alto em vista lateral; face anterior inclinada posteriormente, encontrando a face dorsal em um ângulo abrupto e arredondado; face dorsal côncava medianamente; face posterior côncava; ápice póstero-dorsal do pecíolo fortemente projetado em um espinho longo e agudo; em vista dorsal, pecíolo elíptico, achatado ântero-posteriormente, com um grande dente mediano destacado da margem posterior; processo subpeciolar bem desenvolvido, subretangular e com a metade anterior translúcida, sem uma projeção posterior aguda; hélcio com uma carena dorsal arqueada.

Gáster relativamente alongado. Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral convexas; faces dorsal e ventral do primeiro tergito do gáster levemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma constrição bem demarcada. Segundo tergito gastral consideravelmente mais longo e estreito que o primeiro.

Macho: Desconhecido.

Comentários: Apesar de conhecida unicamente por gines, esta espécie é muito característica e dificilmente poderá ser confundida com qualquer outra no gênero. A combinação de tamanho corporal reduzido, tegumento apenas parcialmente esculpido e espinho peciolar longo e agudo é única no gênero.

Pouco antes da conclusão deste estudo, o colega de laboratório Dr. Rogério R. da Silva triava amostras de extratores de Winkler coletadas em áreas de Mata Atlântica de São Paulo no período do Programa Biota-Fapesp quando se deparou com um par de gines de *Heteroponera* de morfologia muito peculiar. Como eu já havia examinado uma grande série de *H. mayri* proveniente da mesma amostra, julguei de imediato que estas gines peculiares pertenciam a esta espécie. Ao examinar este material mais detalhadamente notei quase imediatamente que se tratava de uma nova espécie, cuja semelhança com *H. mayri* se limita ao tamanho relativamente pequeno. Enquanto *H. mayri* apresenta o corpo inteiramente esculpido e uma discreta projeção peciolar, *H.* sp. n. E apresenta extensas áreas lisas no corpo e um espinho peciolar muito desenvolvido. Em adição, a pilosidade é bem mais longa e densa na espécie nova.

Distribuição: Os dois únicos exemplares conhecidos desta espécie foram coletados na serapilheira de uma floresta primária do município de Tapiraí, próximo ao litoral sul do Estado de SP.

História natural: A única informação disponível é a de que os exemplares foram coletados em amostras de Winkler. Por ter sido coletada em uma amostra que continha uma colônia completa de *H. mayri*, não é possível descartar a possibilidade de que esta espécie seja uma parasita social. Além da ausência de operárias na amostra, a hipótese de parasitismo social é corroborada pela morfologia da espécie que apresenta redução da esculturação corporal e pilosidade densa, caracteres típicos de outras formigas parasitas (Wilson, 1984; Feitosa *et al*., 2008).

Material examinado (2 gines). BRASIL: São Paulo: Tapiraí, 24º01'55"S, 47º27'56"W, 08-14.i.2001, R.R. Silva & F. Eberhardt col. (2 gines) [MZSP].

***Heteroponera* sp. n. F**
(Figs. 38 e 46)

Diagnose: Tamanho muito reduzido (CT 2,92-3,07); coloração marrom-avermelhada a negra; tegumento fortemente esculpido, predominantemente pontuado-estriado; cabeça tão longa quanto larga, subquadrada; mandíbulas subfalcadas; margem anterior do clípeo regularmente convexa, sem ângulos laterais agudos; olhos diminutos; lobos frontais muito desenvolvidos, cobrindo amplamente as inserções antenais e avançando quase até a margem anterior do clípeo; segmentos antenais apicais tão longos quanto os dois segmentos anteriores juntos; espinhos propodeais virtualmente ausentes, representados por lamelas discretas que margeiam a face declive do propódeo; pecíolo estreito em vista lateral, sem uma projeção póstero-dorsal ou ângulos; processo subpeciolar arredondado apicalmente, sem projeções.

Descrição

Operária: CC 0,63-0,70; LC 0,58-0,63; CM 0,22-0,25; CE 0,36-0,39; CO 0,04-0,05; CMS 0,82-0,84; CEP 0,00; CP 0,24-0,29; CG 0,96-1,04; CT 2,92-3,07; IC 84,48-92,86;

IE 59,62-65,31; IO 6,67-8,33. Tamanho reduzido. Coloração marrom-ferruginosa a negra. Corpo esparsamente coberto por pêlos brancos, finos e curtos, eretos a suberetos; além de pêlos apressos formando uma densa pubescência sobre o corpo, especialmente nos primeiros tergitos gastrais; pêlos clipeais medianos ultrapassando a metade do comprimento das mandíbulas. Mandíbulas lisas e brilhantes com pontuações pilígeras esparsas. Clípeo fracamente coberto por rúgulas longitudinais. Dorso da cabeça densamente pontuado, com estrias longitudinais concentradas na área frontal. Escrobos ausentes, escultura uniforme na cabeça. Face ventral da cabeça inteiramente coberta por pontuações superficiais. Mesossoma fortemente pontuado, meso e metapleura e laterais do propódeo brilhantes e longitudinalmente estriadas; face declive do propódeo em sua maioria brilhante e com minúsculas estrias longitudinais. Pecíolo com escultura semelhante à do mesossoma, pontuado-estriado. Segmentos I e II do gáster inteiramente pontuados.

Cabeça subquadrada, tão longa quanto larga. Mandíbulas subfalcadas, margens basais pouco definidas; margens mastigatórias com cerca de cinco dentes. Margem anterior do clípeo regularmente convexa e sem projeções ou ângulos laterais. Fórmula palpal 3,2. Escrobos antenais ausentes devido à redução das carenas frontais; lobos frontais muito desenvolvidos, cobrindo amplamente as inserções antenais e avançando quase até a margem anterior do clípeo. Escapos antenais ligeiramente mais largos apicalmente, nunca ultrapassando a margem vertexal da cabeça; segmentos funiculares aumentando gradativamente, formando uma clava apical de três segmentos, sendo o segmento apical menor ou igual aos três segmentos anteriores juntos. Olhos compostos diminutos, formados por dois a quatro omatídios de tamanho aumentado, localizados bem acima da metade anterior da cabeça em vista frontal. Margem vertexal levemente côncava; bordas occipitais arredondadas e não salientes.

Mesossoma compacto em vista lateral, com o perfil dorsal discretamente convexo, interrompido apenas pela sutura promesonotal. Cantos umerais arredondados. Espinhos propodeais vestigiais, ao invés, propódeo apresenta lamelas que margeiam a face declive. Garras tarsais simples, sem dentes medianos nas pernas posteriores.

Pecíolo estreito em vista lateral; face anterior e posterior ligeiramente convergentes apicalmente, encontrando a face dorsal em um leve ângulo; face dorsal minimamente convexa; ápice póstero-dorsal do pecíolo inerme, sem ângulos ou projeções; em vista dorsal, pecíolo estreito e transversal, sem projeção posterior;

processo subpeciolar curto, translúcido e arredondado apicalmente, sem uma projeção posterior; hélcio sem uma carena dorsal arqueada.

Em vista dorsal, margens laterais do primeiro tergito gastral levemente convexas; primeiro tergito gastral separado do segundo por uma forte constrição. Segundo tergito gastral tão longo e tão ou mais largo que o primeiro.

Gine: Desconhecida.

Macho: Desconhecido.

Comentários: Operárias desta espécie têm sido identificadas como *H. microps* dada a semelhança morfológica geral com esta espécie. Com efeito, as duas são as únicas representantes deste grupo de espécies em *Heteroponera*, caracterizado pelas drásticas reduções de estruturas corporais. No entanto, um exame mais minucioso dos exemplares revela que *Heteroponera* sp. n. F possui tamanho corporal maior, coloração geralmente mais escura (negra) e o pecíolo levemente mais robusto, com o processo subpeciolar arredondado, sem uma projeção posterior aguda como em *H. microps*.

Examinei exemplares desta espécie depositados na coleção do MIZA e no MCZC, sendo que nesta última instituição os indivíduos estavam separados em uma caixinha à parte de *H. microps* com uma pequena nota manuscrita que dizia "*petiolar shape differs drastically from* H. microps"; a assinatura era de W. L. Brown.

Distribuição: Até o momento esta espécie é conhecida apenas para o Equador.

História natural: Nada é conhecido a respeito da biologia desta espécie, embora a morfologia indique que sejam formigas criptobióticas. As amostras coletadas por Steven e Jarmila Peck resultam de extração de serapilheira em funil de Berlese.

Material examinado (12 operárias). EQUADOR: Pastaza: 22 km SW Puyo, 15.vii.1976, S. & J. Peck col. (8 operárias) [MIZA]; B-362 (3 operárias) [MCZC]; **Napo:** Antisana Reserve Road, 6.1km SW Cosanga, 2250m., 00º37'40"S, 77º50'38"W, 6.xi.1999, R. Anderson col., CASENT042858/233 (1 operária) [CASC].

ANÁLISE FILOGENÉTICA DE HETEROPONERINAE

O estudo dos 33 terminais resultou em uma matriz com 101 caracteres (Tabela 01), sendo 26 baseados na morfologia da cabeça dos exemplares, 36 do mesossoma, 34 do metassoma (cintura + gáster) e cinco referentes à biologia das espécies.

Dos 101 caracteres listados na matriz, 50 são propostos e analisados aqui pela primeira vez; quatro foram utilizados em análises cladísticas prévias, mas são reinterpretados e/ou recodificados e 47 foram extraídos de filogenias disponíveis na literatura, mas são empregados pela primeira vez em uma tentativa de reconstrução das relações de parentesco em Heteroponerinae.

A análise com pesagem igual resultou em 16 árvores igualmente parcimoniosas, cada uma com 254 passos. O consenso estrito (Fig. 04) resultou em uma árvore com índice de consistência (IC) 0,53 e índice de retenção (IR) 0,74. A análise de parcimônia empregando pesagem implícita (*K*=3) resultou em uma única árvore (Fig. 05) de ajuste total (*fit*) igual a 20,24.

No que se refere aos grupos externos empregados aqui, a relação de grupo-irmão entre *Heteroponerinae* e *Ectatomminae* foi recuperada (índice de Bremer = 6), resultado que está de acordo com os diversos estudos anteriores já citados. Contudo, ressalta-se que o objetivo desta análise não foi testar esta relação. Se assim fosse, dever-se-ia buscar grupos ainda mais externos, incluindo mais representantes dos clados formicóide e poneróide.

Todas as árvores obtidas com os diferentes tratamentos acima mencionados indicam a monofilia de Heteroponerinae, com quatro ou cinco sinapomorfias sustentando esta hipótese (índice de Bremer = 5). Os gêneros *Acanthoponera* e *Heteroponera* também são monofiléticos em todas as topologias encontradas. As relações internas apontam para uma posição basal do gênero monotípico *Aulacopone*, que figura como grupo-irmão do clado *Acanthoponera* + *Heteroponera*.

Apesar do grande suporte para *Acanthoponera*, o consenso obtido das análises com pesos iguais mostra os terminais deste gênero em uma politomia, indicando a falta de resolução para as relações entre suas espécies. Contudo, a topologia resultante da análise com pesos implícitos mostra uma resolução desta politomia, com a espécie *A. minor* em uma posição basal, figurando como grupo-irmão de dois clados, sendo um

deles formado por *A. goeldii* + *A. peruviana* e o segundo composto por *A. mucronata*, *A.* sp. A e *A.* sp. B.

Em *Heteroponera*, uma constante em todas as análises foi a posição basal e a relação de grupo-irmão do par de espécies australianas *H. relicta* e *H.* sp. C em relação a todas as demais espécies do gênero. Também foi constante em todas as árvores obtidas a formação de um clado "andino-australiano", no qual as espécies australianas *H. leae* e *H.* sp. n B aparecem como grupo-irmão de dois agrupamentos: *H. inca* + *H. monticola* (presentes nos Andes colombianos) e *H. carinifrons* + *H. brounii*, sendo *H. carinifrons* endêmica do Chile e *H. brounii* encontrada apenas na Nova Zelândia.

Este clado "andino-australiano" aparece como grupo-irmão de um grande agrupamento composto em sua maioria por espécies neotropicais. As relações entre os terminais deste agrupamento predominantemente neotropical são distintas nas análises com pesagem equivalente e pesagem implícita, sugerindo um efeito considerável das homoplasias. Contudo, um clado deste agrupamento é recuperado em todas as análises; trata-se do clado formado pelas espécies australianas *H. imbellis* e *H.* sp. A e pelas neotropicais *H. microps* e *H.* sp. F. Ainda assim, a posição dos terminais deste clado varia de acordo com o tratamento. Outros agrupamentos constantes em *Heteroponera*, recuperados em todas as análises, são formados por *H. dolo* + *H. robusta* e pela estreita relação filogenética de *H. angulata* com *H. panamensis* e *H.* sp. D com *H.* sp. E.

As descrições e comentários sobre a delimitação dos 101 caracteres morfológicos utilizados na análise de Heteroponerinae e dos grupos externos são apresentados a seguir, incluindo-se as fontes de referência para os caracteres extraídos da literatura. Na sequência, é apresentada uma discussão contendo a interpretação dos resultados aqui obtidos.

Descrição dos caracteres

<u>Cabeça</u>

1. Mandíbulas

0. Triangulares
1. Subfalcadas

As mandíbulas ditas falcadas diferem das triangulares pelo estreitamento

conspícuo das lâminas e pela ausência de uma margem basal bem definida, de maneira que, quando totalmente fechadas, deixam um espaço livre entre a margem anterior do clípeo e as margens mastigatórias (espaço intramandibular). O que chamo aqui de mandíbulas subfalcadas são um estágio intermediário entre as duas formas, presentes apenas em *Aulacopone relicta* e nas espécies *Heteroponera microps* e *H.* sp. F.

2. Diastema entre os dentes apicais da mandíbula

0. Ausente
1. Presente

Em *H. microps* e *H.* sp. F os dentes apicais são separados por um intervalo (diastema), enquanto nas outras espécies os dentes são seriais e equidistantes. Este caráter é mais evidente quando as mandíbulas estão abertas.

3. Superfície dorsal das mandíbulas

0. Predominantemente lisa
1. Longitudinalmente estriada
2. Irregularmente rugosa

Neste caráter o estado 0 é aplicado às espécies que apresentam esculturação em um terço ou menos da superfície mandibular. Nos casos em que as mandíbulas são predominantemente esculpidas pode-se observar duas formas de ornamentação: estrias longitudinais (como em *Heteroponera robusta*) e rugas irregulares, sendo que a segunda forma ocorre apenas em *Aulacopone relicta*.

4. Carena mediana longitudinal cefálica

0. Ausente
1. Presente da margem posterior do clípeo ao vértex
2. Presente da margem anterior do clípeo ao vértex

Quando presente, a carena longitudinal mediana cefálica pode estar restrita à área entre a margem posterior do clípeo e o vértex cefálico (estado presente apenas em *A. relicta*) ou se estender da margem anterior do clípeo ao vértex, como em *Acanthoponera* e *Heteroponera*. Este caráter é considerado aditivo na presente análise e foi codificado, em parte, segundo Brown (1958), Lattke (1994) e Keller (2011).

5. Projeção triangular mediana do clípeo

0. Ausente
1. Presente

A margem mediana do clípeo fortemente projetada sobre as mandíbulas é uma provável autapomorfia de *Aulacopone relicta.*

6. Lamela da margem anterior do clípeo

0. Ausente
1. Presente

A margem anterior do clípeo pode apresentar uma fina lamela cuticular, normalmente translúcida. Este caráter foi empregado pela primeira vez em uma análise filogenética por Lattke (1994: car. 5) e delimitado mais precisamente por Bolton (2003). A presença desta lamela é uma aparente sinapomorfia do clado ectaheteromorfo (Ectatomminae + Heteroponerinae). No único exemplar examinado de *Aulacopone relicta*, a margem anterior do clípeo está coberta pela projeção mediana e as mandíbulas estão fortemente fechadas, de modo que não foi possível observar se a lamela cuticular está presente. Assim sendo, nesta espécie este caráter foi codificado como lacunar (?).

7. Lobos frontais

0. Presentes
1. Ausentes

Seguindo a delimitação de Keller (2011: car. 16), considero que o termo "lobo frontal" deve ser aplicado estritamente à expansão cuticular da seção anterior de cada carena frontal que, eventualmente, cobre o arco do tórulo e o acetábulo antenal em vista frontal. Embora esta definição seja muito próxima daquela normalmente dada em trabalhos taxonômicos, na prática, este termo tem sido aplicado a qualquer tipo de expansão cuticular que cobre as inserções antenais. Entre as espécies examinadas aqui, *Aulacopone relicta* é a única em que os lobos frontais estão ausentes.

8. Projeções laterais dos lobos frontais

0. Reduzidas, cobrindo apenas parcialmente a base dos escapos
1. Expandidas, cobrindo completamente a base dos escapos

Os lobos frontais expandidos ocorrem exclusivamente em *H. microps* e *H.* sp. F. Este caráter é inaplicável (-) para *Aulacopone relicta* e foi codificado, em parte, segundo Ward (1990: car. 12).

9. Acetábulo dos soquetes antenais

0. Esférico
1. Hemi-esférico

O acetábulo dos soquetes antenais consiste em uma depressão da parte central do esclerito torular cercada por um crescimento do arco do tórulo formando uma superfície côncava onde o bulbo do escapo antenal se articula. Esta estrutura pode apresentar um formato esférico ou hemi-esférico. Na presente análise, a forma hemi-esférica é exclusiva de *Acanthoponera* e *Heteroponera*. Este caráter é codificado, em parte, segundo Keller (2011: car. 10).

10. Câmara acessória dos soquetes antenais

0. Ausente
1. Presente

A câmara acessória do aparelho antenal é uma vesícula inserida internamente no teto da cápsula cefálica, entre as inserções antenais, que se comunica lateralmente com o acetábulo. Sua presença pode ser determinada por uma elevação cuticular, geralmente translúcida, distinguível em vista frontal. A presença desta câmara está restrita à Ectatomminae (Keller, 2011: car. 12).

11. Escrobos antenais

0. Ausentes
1. Presentes

Os escrobos ou sulcos antenais são depressões longitudinais nas laterais da superfície cefálica que apresentam comprimento e profundidade variáveis e que abrigam o escapo antenal em repouso. Estão presentes em *Paraponera clavata* e em todas as espécies de Heteroponerinae.

12. Depressão dos escrobos antenais

0. Superficial, sem a margem ventral definida
1. Profunda, com a margem ventral bem definida

Quando superficiais, os escrobos antenais são normalmente distinguíveis apenas por uma suave depressão cuja superfície interna apresenta esculturação distinta da superfície adjacente da cápsula cefálica. Neste caso, o limite ventral do escrobo é vestigial. Escrobos superficiais ocorrem na maioria das espécies de *Heteroponera*, exceto em *H. relicta* e *H.* sp. C, que apresentam escrobos profundos, assim como as demais espécies heteroponeríneas. Este caráter se aplica apenas aos terminais com estado 1 no caráter 11.

13. Comprimento dos escrobos antenais

0. Curtos, não alcançam as bordas occipitais por uma distância maior que o comprimento dos olhos
1. Longos, não alcançam as bordas occipitais por uma distância menor ou igual ao comprimento dos olhos

Escrobos antenais curtos ocorrem apenas em *Aulacopone relicta* e nas espécies de *Heteroponera*, exceto *H. relicta* e *H.* sp. C. Este caráter se aplica apenas aos terminais com estado 1 no caráter 11.

14. Superfície interna dos escrobos antenais

0. Lisa
1. Com estrias longitudinais irregulares
2. Com estrias transversais regulares

A esculturação na superfície interna dos escrobos antenais está presente apenas em *Aulacopone relicta* e nas espécies de *Heteroponera*, com exceção de *H. relicta* e *H.* sp. C, sendo que *A. relicta* é a única a apresentar estrias transversais regulares. Este caráter se aplica apenas aos terminais com estado 1 no caráter 11.

15. Lobos occipitais

0. Ausentes
1. Presentes

Defino os lobos occipitais como expansões póstero-laterais da cápsula cefálica

que ultrapassam e interrompem a margem vertexal (como em *Acanthoponera*) que, de outra forma, seria contínua. Este caráter é mais bem visualizado com a cabeça em vista lateral. Uma mera diferença na curvatura ou uma saliência formada pela lamela occipital podem estar presentes, mas eu não as considero como lobos occipitais. Este caráter é parcialmente codificado segundo Lattke (2004: car. 3).

16. Forma dos lobos occipitais

0. Estreitos e longos
1. Amplos e curtos

Quando presentes os lobos occipitais podem ser estreitos e bem projetados, como nas espécies *Heteroponera inca* e *H. monticola*, ou amplos e moderadamente projetados, como em *Acanthoponera*. Este caráter se aplica apenas aos terminais com estado 1 no caráter 15.

17. Carena occipital

0. Presente e contínua
1. Presente lateralmente, indistinguível na região mediana
2. Vestigial

A carena occipital normalmente se estende de um extremo ao outro da margem occipital, sendo mais bem visualizada com a cabeça em vista posterior. Dentre as espécies incluídas na presente análise, *Aulacopone relicta* é a única a não apresentar uma carena occipital bem definida. Nos grupos em que esta carena está presente, ela pode se apresentar de forma conspícua e contínua (como em Ectatomminae e *Paraponera*) ou pode estar presente apenas lateralmente, sendo vestigial na porção mediana da margem occipital (como em *Acanthoponera*, *Heteroponera* e *Pogonomyrmex*). Caráter codificado, em parte, segundo Lattke (2004: car. 4).

18. Olhos

0. Bem desenvolvidos, formados por cinco ou mais omatídeos
1. Reduzidos, formados por menos de cinco omatídeos bem diferenciados
2. Reduzidos, sem limites distintos entre os omatídeos

A redução no número de omatídeos dos olhos compostos é observada em *Heteroponera microps*, *H.* sp. A e *H.* sp. F. Contudo, em *H. microps* e *H.* sp. F os olhos

estão tão drasticamente reduzidos que já não há limites distintos entre omatídeos, de maneira que, em um exame menos detalhado dos exemplares, os olhos parecem ser formados por uma única faceta, maior que um omatídeo “normal”. Este caráter é considerado aditivo na presente análise.

19. Escapos antenais

0. Ultrapassam a margem posterior da cabeça
1. Alcançam a margem posterior da cabeça, mas não a ultrapassam
2. Não alcançam a margem posterior da cabeça

O estado 2 deste caráter é predominante em Heteroponerinae, com duas exceções, *Heteroponera inca* e *H. monticola*, sendo que em *H. monticola* este caráter se apresenta polimórfico (1&2).

20. Funículo antenal

0. Filiforme
1. Gradativamente dilatado
2. Clavado

Diferenças na largura e no comprimento dos artículos antenais em formigas podem se refletir no formato geral do funículo. Quando todos os segmentos antenais são mais longos do que largos, o funículo apresenta um formato filiforme (como em *Paraponera clavata*). Caso os artículos aumentem gradualmente em largura e comprimento, o funículo pode se apresentar dilatado (como em Ectatomminae) ou clavado (Heteroponerinae), sendo que no último caso os artículos apicais são desproporcionalmente maiores que os precedentes. Caráter codificado segundo Lattke (1994: 7).

21. Número de artículos na clava antenal

0. 4 artículos
1. 3 artículos

Este caráter se aplica apenas aos terminais com estado 2 no caráter 20. A clava antenal de quatro artículos ocorre apenas em *Acanthoponera*, enquanto *Aulacopone* e *Heteroponera* possuem uma clava antenal de três artículos.

22. Terceiro artículo antenal

0. Mais longo do que largo
1. Tão longo quanto largo
2. Mais largo do que longo

A proporção entre a largura e o comprimento do escapo pode oferecer informações importantes na separação de alguns grupos. O estado 2 é comum a todas as espécies de Heteroponerinae. Este caráter é codificado segundo Lattke (2004: car. 12).

23. Sutura transversal do escudo premental

0. Ausente
1. Presente

O escudo premental pode apresentar uma sutura transversal que divide sua superfície em uma face proximal e uma face distal. A visualização do caráter é difícil, mas pode ser facilitada se a cabeça do exemplar for examinada em vista posterior, com uma leve inclinação lateral. Esta sutura está presente em *Acanthoponera* e ausente em *Heteroponera.* Devido à montagem do único exemplar disponível, este caráter foi codificado como lacunar (?) para *Aulacopone relicta*. Para as demais espécies a codificação segue Keller (2011: car. 45).

24. Número de artículos dos palpos maxilares

0. 6 segmentos
1. 5 segmentos
2. 4 segmentos
3. 3 segmentos
4. 2 segmentos

O número de artículos nos palpos maxilares e labiais vem sendo empregado há muito tempo em análises filogenéticas envolvendo formigas (ver Ward, 1990). *Acanthoponera* apresenta o maior número de artículos palpais enquanto *Heteroponera* é bastante variável com relação a este caráter. Devido à escassez de material e a dificuldade em se acessar as peças bucais nos indivíduos fixados a seco, este caráter foi codificado como lacunar (?) para algumas espécies. Este é o caso de *Aulacopone relicta*, *Heteroponera carinifrons*, *H, leae, H.* sp. B e *H.* sp. E.

25. Número de artículos dos palpos labiais

0. 4 segmentos
1. 3 segmentos
2. 2 segmentos

Ver comentários sobre o caráter 24.

26. Face ventral da cabeça

0. Predominantemente lisa
1. Com estrias concêntricas

A face ventral da cabeça pode apresentar estrias arqueadas distintas. Em Heteroponerinae, o estado 1 deste caráter ocorre exclusivamente em *Aulacopone relicta*, *Heteroponera dolo* e *H. robusta.*

Mesossoma

27. Ângulos umerais do pronoto

0. Ausentes, face pronotal anterior e as laterais unidas por uma curvatura suave e contínua
1. Presentes, face pronotal anterior e as laterais delimitadas por um ângulo distinto

Este caráter é facilmente observado com os exemplares em vista dorsal. Os ângulos umerais estão presentes em todos os membros do clado ectaheteromorfo (Ectatomminae + Heteroponerinae), exceto nas espécies *Ectatomma tuberculatum*, *Heteroponera brounii* e *H. carinifrons.* Caráter codificado de acordo com Lattke (2004: 19).

28. Projeções umerais

0. Ausentes
1. Presentes

Quando presentes, os ângulos umerais pronotais podem apresentar projeções conspícuas e agudas. Este caráter se aplica apenas aos terminais com estado 1 no caráter 27 e está presente exclusivamente nas espécies australianas *Heteroponera leae*, *H. relicta*, *H.* sp. B e *H.* sp. C.

29. Tubérculo mediano anterior do pronoto

0. Ausente
1. Presente

Acanthoponera minor possui um tubérculo conspícuo na margem anterior do pronoto que pode apresentar diferentes graus de desenvolvimento, desde vestigial até bem desenvolvido. Este tubérculo também é encontrado em espécies do gênero *Ectatomma*.

30. Cavidade protorácica

0. Ausente
1. Presente

No único estudo detalhado sobre a morfologia de *Aulacopone relicta*, Taylor (1980) menciona a presença de uma cavidade nas laterais do pronoto. Segundo este autor, esta cavidade seria a abertura externa de uma glândula protorácica, jamais observada em nenhuma outra espécie de formiga. O exame do material obtido no presente estudo não permite verificar se a cavidade está de fato relacionada a uma glândula. Ainda assim, a cavidade é conspícua e pode de fato ser um caráter autapomórfico para *A. relicta.*

31. Lobo mediano do processo prosternal

0. Ausente a vestigial
1. Pouco desenvolvido
2. Bem desenvolvido

Este lobo é mais bem visualizado após a remoção das pernas anteriores, mas pode ser observado caso o exemplar seja posicionado com a região ventral para cima e cuidadosamente inclinado no sentido da cabeça. O lobo está presente em todas as espécies do grupo externo examinadas, mas foi aparentemente perdido em Heteroponerinae. Infelizmente, não foi possível observar esta estrutura em *A. relicta* e para esta espécie o caráter foi codificado como lacunar (?). Este caráter foi recodificado a partir do caráter 21 de Lattke (2004).

32. Junção promesonotal

0. Articulada
1. Suturada
2. Fundida, indistinta

A junção promesonotal é definida aqui como o ponto de confluência entre a margem póstero-dorsal do pronoto e a margem anterior do mesonoto. Esta junção pode ser articulada e totalmente móvel (como em Heteroponerinae), fundida em uma sutura imóvel, mas bem impressa (como em Ectatomminae) ou inteiramente fundida, sem traços de sutura, formando um complexo promesonotal único (como em *Pogonomyrmex*). Este caráter tem um longo histórico de definições e diferentes codificações em estudos envolvendo filogenia de formigas (p.e, Ward, 1990; Lattke, 1994; Brady & Ward, 2005). Para o presente estudo a codificação segue Keller (2011: car. 49).

33. Junção pronotomesepisternal

0. Suturada
1. Articulada

A junção pronotomesepisternal é o ponto de confluência entre as margens póstero-laterais do pronoto e as marges anteriores do mesepisterno, especificamente a área correspondente ao anepisterno. O estado 1 é observado apenas em Heteroponerinae. Este caráter é codificado de maneira semelhante ao caráter 32 e segue Keller (2011: car. 50).

34. Ângulo ântero-ventral do pronoto

0. Arredondado
1. Triangular
2. Com uma projeção conspícua

O ponto de encontro entre as margens anterior e inferior do pronoto pode se apresentar como uma curvatura suave e contínua ou pode ser angulada e de formato triangular, apresentando ou não uma projeção aguda. O estado 1 é aparentemente uma sinapomorfia das ectaheteromorfas (Ectatomminae + Heteroponerinae).

35. Mesonoto

0. Contínuo com o metanoto e o propódeo em perfil
1. Longitudinalmente estreito e plano
2. Arredondado e convexo, destacado pelas suturas

O mesonoto das operárias pode ser completamente fundido ao propódeo e às estruturas torácicas ou pode ser um esclerito muito proeminente e claramente delineado no dorso do mesossoma. Um estágio intermediário pode ser observado quando o mesonoto não é proeminente, mas pode ser facilmente reconhecido por conta das suturas que o delimitam. Nesta análise, o estado 1 está presente apenas em *Acanthoponera* e nas espécies *Heteroponera brounii, H. carinifrons* e *H. mayri*. Devido à estrutura diferenciada do tronco das gines, este caráter foi aplicado apenas às espécies que possuem operárias conhecidas, o que exclui *Aulacopone relicta, Acanthoponera* sp. A e *Heteroponera* sp. E. Para estas espécies o caráter foi codificado como lacunar (?) e para as demais espécies a codificação segue Keller (2011: car. 52).

36. Sulco mediano do mesepisterno

0. Ausente
1. Presente

Quando presente, o sulco mediando do mesepisterno divide este esclerito diagonal ou horizontalmente. Em grupos em que este sulco está ausente o mesepisterno consiste em uma placa simples e não dividida. Este sulco ocorre em todas as espécies de Heteroponerinae e no gênero ectatommíneo *Rhytidoponera*. Caráter codificado de acordo com Keller (2011: car. 55).

37. Mesopleura

0. Esculpida
1. Predominantemente lisa

A mesopleura foi considerada predominantemente lisa nos casos em que, nitidamente, mais de 70% de sua superfície é desprovida de qualquer tipo de esculturação. O estado 1 ocorre em *Acanthoponera* e em cinco espécies de *Heteroponera* (*H. brounii, H. carinifrons, H. mayri, H.* sp. D e *H.* sp. E).

38. Metanoto

0. Distinguível apenas por uma depressão (sutura)
1. Indistinguível

Em operárias de formigas, o metanoto pode ser conspícuo quando localizado abaixo do nível do perfil dorsal do mesossoma, formando a sutura metanotal, ou pode ser completamente fundido aos demais escleritos do tronco, sendo então indistinguível. Este caráter foi recodificado a partir do caráter 57 de Keller (2011). Nesta análise o estado 1 está presente apenas no gênero ectatommíneo *Gnamptogenys* e em *Pogonomyrmex naegelli*. A exemplo do caráter 35, este caráter foi aplicado apenas às espécies que possuem operárias conhecidas, excluindo-se *Aulacopone relicta*, *Acanthoponera* sp. A e *Heteroponera* sp. E, para as quais o caráter foi codificado como lacunar (?).

39. Espiráculo metatorácico

0. Coberto por um lobo
1. Exposto

O segundo espiráculo torácico pode apresentar sua porção inferior coberta por um lobo arredondado e elevado formado por uma projeção posterior do mesepímero. Na análise o estado 1 deste caráter é observado apenas em *Pogonomyrmex naegelli* e nas espécies *Heteroponera relicta* e *H.* sp. C. Codificado de acordo com Keller, (2011: car. 58).

40. Dobra ventral da abertura da glândula metapleural

0. Ausente
1. Presente

Esta dobra corresponde a uma fina expansão cuticular da margem ventral da abertura externa da câmara da glândula metapleural. Ela se projeta dorsalmente na direção da abertura da glândula, aparentando ter a superfície externa convexa. A dobra ventral cobre a abertura quase totalmente, deixando um pequeno vão na forma de uma fenda oblíqua e curvada. Esta dobra foi descrita por Bolton (2003), sendo compartilhada por Ectatomminae e Myrmicinae, conforme esta análise demonstra.

41. Franja longitudinal da metapleura

0. Ausente
1. Presente

Quando presente, esta franja se estende paralelamente ao eixo do corpo através da metapleura, da metade inferior do esclerito ao dorso da abertura da glândula metapleural. A presença desta franja é uma sinapomorfia de *Acanthoponera* + *Heteroponera*. A codificação deste caráter segue, em parte, Keller (2011: car. 62).

42. Posição do espiráculo propodeal em vista lateral

0. Separado da declividade do propódeo por mais de uma vez o seu diâmetro
1. Separado da declividade do propódeo por menos de uma vez o seu diâmetro

Este caráter é codificado, em parte, segundo Lattke (2004: car. 35). O estado 1 ocorre apenas no gênero ectatommíneo *Gnamptogenys*.

43. Forma da abertura do espiráculo propodeal

0. Em forma de fenda
1. Elíptica
2. Arredondada

A abertura do espiráculo propodeal é predominantemente arredondada na maioria das espécies examinadas. Contudo, em *Acanthoponera* este caráter se apresenta consideravelmente variável, com três diferentes estados em um agrupamento de apenas seis espécies. O estado predominante é a forma elíptica (2), presente em *A. mucronata*, *A.* sp. A e *A.* sp. B. Este estado também ocorre na espécie *Ectatomma tuberculatum*, pertencente ao grupo externo.

44. Ângulos póstero-dorsais do propódeo

0. Inermes
1. Armados

Em vista lateral, a face dorsal do propódeo pode encontrar a face declive em uma curva contínua (estado 0) ou em um ângulo que se projeta na forma de abas lamelares, dentes ou espinhos (estado 1). Os ângulos póstero-dorsais do propódeo são armados em todas as espécies de Heteroponerinae.

45. Projeções póstero-dorsais do propódeo

0. Lamelares
1. Curtas e triangulares
2. Longas e agudas (espiniformes)

As projeções propodeais podem ser formadas por lamelas cuticulares arredondadas e discretas (como em *Heteroponera microps*) ou podem ser agudas e bem desenvolvidas. Em alguns casos, as projeções formam espinhos longos como, por exemplo, os espinhos propodeais típicos de *Acanthoponera*. Este caráter se aplica exclusivamente aos terminais com o estado 1 do caráter 44 e foi codificado como lacunar (?) para *Aulacopone relicta*, pois apesar desta espécie apresentar projeções propodeais, as mesmas são muito discretas e não é possível saber se o caráter se apresentaria da mesma forma nas operárias, já que há uma diferença considerável entre operárias e gines no que diz respeito ao grau de desenvolvimento destas projeções. No caso das demais espécies conhecidas apenas por gines, o comprimento das projeções nos exemplares examinados permitiu uma codificação precisa.

46. Espinhos propodeais

0. Retos a ligeiramente curvados para cima
1. Curvados para baixo

Os espinhos propodeais variam com relação à orientação, podendo ser totalmente retos na maior parte do comprimento (em alguns casos com o ápice voltado para cima) ou notavelmente voltados para baixo. O estado 1 ocorre exclusivamente em *Acanthoponera goeldii* e *A. peruviana*. Este caráter se aplica unicamente aos terminais com o estado 2 do caráter 45.

47. Cavidades metacoxais

0. Abertas
1. Fechadas

Quando abertas, o acetábulo metatorácico, dentro do qual o côndilo das coxas posteriores se articula, é conectado internamente ao forâmen propodeal. Quando fechadas, a cavidade do acetábulo metatorácico é completamente independente do forâmen propodeal. Este caráter é codificado como lacunar (?) para *Aulacopone relicta*, dada a impossibilidade de se acessar esta estrutura no único exemplar disponível. Todas

as demais espécies de Heteroponerinae apresentam as cavidades metacoxais fechadas. Caráter codificado segundo Baroni-Urbani *et al.* (1992: car. 13).

48. Garras tarsais anteriores

0. Simples
1. Com um dente na margem interna

Com uma visão aproximada das garras tarsais é possível verificar a existência de um dente na margem interna. Quando presente, este dente aparece em tamanhos e posições variáveis. De acordo com a presente análise, o dente da margem interna tem origens independentes em Ectatomminae e Heteroponerinae, podendo estar relacionado ao hábito arborícola de algumas espécies.

49. Dente das garras tarsais anteriores

0. Pré-apical
1. Submediano
2. Basal

Quando presente, o dente das garras tarsais pode aparecer em três posições ao longo da curvatura da margem interna. Nos casos em que o dente é pré-apical, o mesmo se encontra logo abaixo da curvatura distal da garra, sendo geralmente bem desenvolvido. Este é o caso de *Acanthoponera*. Quando submediano, o dente é bastante reduzido e se encontra na metade proximal das garras (como em *Heteroponera dolo*). Finalmente, a posição basal se refere ao dente que se projeta da base da curvatura interna das garras tarsais. Neste último o caso o dente também é bem desenvolvido, sendo um estado exclusivo de Ectatomminae. Este caráter só se aplica aos terminais com estado 1 no caráter 48.

50. Arólio do tarso anterior

0. Presente
1. Ausente

Para este caráter, o estado 1 se refere aos casos em que não há um arólio completamente desenvolvido, embora uma pequena estrutura membranosa possa estar presente. O arólio ausente é uma sinapomorfia das ectaheteromorfas (Ectatomminae + Heteroponerinae). Este caráter é codificado, em parte, segundo Lattke (2004: car. 59).

51. Setas rígidas na base do basitarso anterior

0. Múltiplas e enfileiradas paralelamente ao estrigilo
1. Única
2. Ausentes

A superfície posterior do basitarso anterior pode apresentar uma única seta ou uma fileira de setas rígidas. Quando única, a seta está localizada na porção proximal do entalhe. Nos casos em que as setas são múltiplas, as mesmas estão organizadas em uma fileira paralela ao pente do entalhe do estrigilo. Geralmente, a presença das setas é facilmente observada, mas em alguns casos uma manipulação muito cuidadosa da iluminação e dos exemplares se faz necessária para distinguir as setas da pilosidade adjacente. A presente análise mostra que em *Aulacopone* e *Acanthoponera* houve uma perda secundária destas setas. Este caráter é codificado segundo Keller (2011: car. 72).

52. Sulco longitudinal na superfície posterior do basitarso anterior

0. Presente
1. Ausente

Paraponera clavata possui um sulco desprovido de setas ao longo de todo comprimento da superfície posterior do basitarso anterior. Este caráter foi descrito por Bolton (2003).

53. Calcar do estrigilo

0. Com uma lamela basal
1. Pectinado

O calcar do estrigilo pode apresentar uma lamela em sua metade proximal ou ser pectinado ao longo de todo seu comprimento. O estado 1 é compartilhado por Ectatomminae, Myrmicinae e *Aulacopone*. Codificado, em parte, segundo Keller (2011: car. 74).

54. Tufo de setas da face posterior interna do calcar do estrigilo

0. Presente
1. Ausente

A superfície posterior do calcar do estrigilo pode apresentar um tufo de projeções cuticulares semelhantes a setas, localizadas paralelamente à porção basal

lamelada ou pectinada do calcar (ver caráter 53) e projetada além dela. O estado 1 é uma provável sinapomorfia de Ectatomminae + Myrmicinae. Codificado segundo Keller (2011: car. 76).

55. Quarto tarsômero do tarso anterior

0. Lateralmente lobado
1. Cônico

O quarto tarsômero do tarso anterior pode apresentar um par de lobos laterais que se estendem distalmente a uma distância igual a do próprio segmento ou pode apresentar um formato cônico e truncado, com a porção proximal mais estreita que a apical, sem apresentar projeções ou lobos laterais. Em Heteroponerinae, o tarsômero é lateralmente lobado apenas em *Acanthoponera*. Caráter parcialmente codificado de acordo com Keller (2011: car. 80).

56. Seta rígida no ápice posterior da tíbia anterior

0. Ausente
1. Presente

O ápice da tíbia anterior pode ser inerme ou apresentar uma seta rígida espiniforme na porção posterior, próximo à inserção do calcar do estrigilo. O estado 1 é compartilhado por *Pogonomyrmex*, *Ectatomma*, *Rhytidoponera* e *Heteroponera*. Este é o caráter 10 da análise de Lattke (1994).

57. Arólio dos tarsos mediano e posterior

0. Ausente
1. Presente

Esta estrutura é codificada separadamente do tarso anterior por conta de sua variação independente em diferentes grupos de formigas (ver caráter 50 para descrição). Codificado segundo Keller (2011: car. 84).

58. Número de esporões apicais na mesotíbia

0. 2
1. 1

A presença de dois esporões no ápice da mesotíbia é exclusiva de *Paraponera clavata*. Codificado, em parte, segundo Lattke (1994: car. 13).

59. Lobo basal das garras tarsais posteriores

0. Ausente
1. Presente

A margem interna das garras tarsais posteriores pode apresentar uma projeção arredondada no limite da porção proximal. O estado 1 é uma sinapomorfia de *Acanthoponera*.

60. Garras tarsais posteriores

0. Simples
1. Com um dente na margem interna

Esta característica é aqui codificada separadamente das garras tarsais anteriores, dada sua variação independente nos terminais examinados (ver caráter 48 para descrição). O estado 1 deste caráter surge independentemente em *Acanthoponera* e em quatro espécies de *Heteroponera*, sendo polimórfico (0&1) para *H. panamensis*.

61. Dente das garras tarsais posteriores

0. Pré-apical
1. Submediano
2. Basal

Codificado da mesma forma que o caráter 49, embora os estados variem independentemente nos terminais examinados. Este caráter só se aplica aos terminais com estado 1 no caráter 60.

62. Número de esporões apicais na metatíbia

0. 2
1. 1

A presença de dois esporões no ápice da metatíbia é exclusiva de *Paraponera clavata*. Codificado, em parte, segundo Lattke (1994: car. 14).

63. Esporão metatibial

0. Pectinado
1. Simples

Quando presente, o esporão posterior da metatíbia pode ser simples e longo ou levemente curvado e pectinado. O estado 1 é provavelmente uma sinapomorfia de *Ectatomma*. Caráter codificado, em parte, segundo Keller (2011, car. 89).

Metassoma

64. Pecíolo

0. Séssil
1. Pedunculado

Quando séssil, o corpo central do pecíolo (caracterizado pelo nodo peciolar) começa imediatamente após a seção articulatória anterior. Alternativamente, o pecíolo pode apresentar um pedúnculo entre a seção articulatória anterior e o corpo central. Este pedúnculo pode ser tão ou mais longo que o nodo peciolar (Keller, 2011: car. 96). O estado 1 é exclusivo de Ectatomminae e Heteroponerinae.

65. Formato do nodo peciolar em vista lateral

0. Subretangular a subquadrado
1. Subtriangular com a face dorsal plana
2. Subtriangular com a face dorsal convexa

A delimitação dos estados neste caráter se refere basicamente à forma em que o nodo peciolar se apresenta em perfil. Na maior parte das espécies o nodo é distintamente subquadrado a subretangular. Contudo, em alguns casos, as margens anterior e posterior do nodo convergem apicalmente conferindo a este um aspecto triangular. Neste caso, o ápice pode se apresentar convexo (como em *Ectatomma tuberculatum*, *Heteroponera microps* e *H.* sp. F) ou plano (como em *H. imbellis* e *H.* sp. A).

66. Carenas anteriores do tergito peciolar

0. Ausentes
1. Presentes

O tergito peciolar pode ser flanqueado por um par de carenas dorsoventrais localizadas imediatamente atrás dos côndilos tergais e à frente dos espiráculos peciolares. Este caráter foi utilizado pela primeira vez em uma análise cladística por Ward (1990: car. 29) e está presente em todas as ectaheteromorfas.

67. Laterotergitos do pecíolo

0. Delineados por suturas
1. Fundidos

Os laterotergitos são faixas cuticulares longas e estreitas, paralelas à margem ventral do tergito peciolar. Eles flanqueiam e cobrem parcialmente o pós-tergito, iniciando na porção anterior mais estreita do pecíolo e se estendendo em direção à margem posterior do segmento, aumentando gradativamente em largura. Os laterotergitos podem ser bem distintos e delineados por suturas ou podem ser totalmente fundidos. No último caso, a área ocupada pelos laterotergitos pode, às vezes, ser inferida por diferenças na escultura superficial e/ou pela falta de pilosidade. Na presente análise, laterotergitos delineados por suturas são uma sinapomorfia de *Acanthoponera*. Este caráter é codificado, em parte, segundo Ward (1990: car. 30).

68. Tergito e esternito do pecíolo (segmento abdominal II)

0. Total ou parcialmente fundidos
1. Articulados

Como em todos os segmentos abdominais do metassoma, nos pecíolos mais especializados as margens laterais do esternito são cobertas pelas margens ventrais do tergito. Geralmente, o esternito peciolar se articula com o tergito ao longo de todo o comprimento das margens confluentes. Alternativamente, o esternito pode ser completamente fundido ao tergito ao longo de todo comprimento das margens. O estado 1 é uma sinapomorfia de *Acanthoponera* e *Heteroponera*. Este caráter é codificado de acordo com Lattke (1994: car. 19).

69. Borda posterior do esternito peciolar

0. Com lobos laterais
1. Sem lobos laterais

Em alguns grupos, os cantos póstero-laterais do esternito peciolar se projetam

lateralmente sobre o tergito do hélcio, formando um lobo conspícuo. A presença destes lobos é uma sinapomorfia de *Acanthoponera* e *Heteroponera*. Este caráter é codificado de acordo com Lattke (1994: car. 23).

70. Face anterior do pecíolo em vista lateral

0. Reta
1. Inclinada para trás

Em perfil, a margem anterior do nodo peciolar pode formar um ângulo reto com a margem dorsal do pescoço (ou pedúnculo) do pecíolo, neste caso a margem anterior é visivelmente reta. No entanto, em todas as espécies ectaheteromorfas incluídas nesta análise, a margem anterior do nodo peciolar forma um ângulo aberto com a margem dorsal do pescoço, sendo visivelmente inclinada para trás.

71. Canto ântero-dorsal do nodo peciolar em vista lateral

0. Angulado
1. Arredondado

O ponto em que as margens anterior e dorsal do pecíolo se encontram normalmente se apresenta como um ângulo agudo distinto. No entanto, em alguns casos, este ângulo é substituído por uma curvatura contínua e arredondada. O estado 1 está presente em três espécies de *Acanthoponera* (*A. peruviana*, *A.* sp. A e *A.* sp. B) e em duas espécies de *Heteroponera* (*H. inermis* e *H. panamensis*). Este caráter foi codificado como inaplicável (-) para *H. leae* e *H.* sp. B, devido ao fato de que ambas as espécies apresentam uma projeção ântero-dorsal que impede a determinação do estado deste caráter.

72. Espinho ântero-dorsal do pecíolo

0. Ausente
1. Presente

Como mencionado na descrição do caráter 72, a presença de um espinho ântero-dorsal é uma sinapomorfia de *H. leae* e *H.* sp. B.

73. Canto póstero-dorsal do nodo peciolar em vista lateral

0. Arredondado
1. Angulado

O ponto de encontro entre as margens dorsal e posterior do pecíolo pode apresentar um ângulo agudo ou uma curvatura arredondada simples. O estado 1 surge em Heteroponerinae, mas é perdido em algumas espécies de *Heteroponera*.

74. Margem posterior do nodo peciolar em vista dorsal

0. Inerme
1. Armada

Em vista dorsal, a margem posterior do nodo peciolar pode ser contínua e desprovida de projeções ou apresentar saliências medianas de tamanho e forma distintos. Na presente análise o estado 1 aparece pelo menos três vezes, sendo uma em *Acanthoponera* e duas em *Heteroponera.*

75. Projeção da margem posterior do nodo peciolar

0. Subtriangular e não destacada
1. Subtriangular e destacada
2. Longa e aguda

Quando presente, a projeção mediana da margem posterior do nodo peciolar pode ser longa e aguda (como em *Acanthoponera*) ou relativamente curta e subtriangular. No último caso, a projeção pode ser uma extensão (não destacada) da margem posterior (como em *Heteroponera mayri*) ou um dente nitidamente separado da margem (como em *H. dentinodis*). Este caráter se aplica apenas aos terminais com o estado 1 do caráter 74.

76. Nodo do pecíolo em vista dorsal

0. Mais longo do que largo
1. Tão longo quanto largo
2. Mais largo do que longo, comprimido ântero-posteriormente

Os estados deste caráter são delimitados com base no formato do pecíolo em vista dorsal. Nos membros do clado ectaheteromorfo (Ectatomminae + Heteroponerinae), o pecíolo é sempre tão ou mais largo do que longo.

77. Processo subpeciolar

0. Estreito, ocupando apenas a porção anterior do esternito peciolar
1. Bem desenvolvido, arredondado ventralmente
2. Bem desenvolvido, subquadrado a subretangular

Geralmente, o esternito peciolar apresenta uma expansão cuticular ventral de formato e tamanho variáveis. A esta estrutura é dado o nome de processo subpeciolar. Este processo pode ser consideravelmente estreito e restrito ao terço anterior do esternito peciolar. Nos casos em que o processo subpeciolar é bem desenvolvido, o mesmo pode apresentar a margem ventral arredondada ou pode ser inteiramente subquadrado ou subretangular. O estado 1 é exclusivo de *Heteroponera* sp. F, enquanto o estado 2 é comum a todas as demais ectaheteromorfas.

78. Canto póstero-ventral do processo subpeciolar em vista lateral

0. Arredondado, sem projeções agudas
1. Angulado ou com uma projeção dentiforme conspícua

A junção das faces inferior e posterior do processo subpeciolar pode ser inerme, apresentando apenas uma curvatura arredondada discreta. Alternativamente, o canto póstero-ventral do processo pode ser angulado e, em alguns casos, apresentar uma projeção dentiforme distinta. Este caráter é aplicável unicamente aos terminais com estado 2 no caráter 77.

79. Tegumento do processo subpeciolar em vista lateral

0. Total ou predominantemente opaco
1. Com a metade anterior translúcida
2. Predominantemente translúcido

A delimitação de estados para este caráter leva em conta a espessura do processo subpeciolar. Quando inteiramente espesso, o tegumento do processo peciolar se apresenta total ou predominantemente opaco em perfil. Em alguns casos, o processo apresenta áreas em que a cutícula é mais fina e consequentemente translúcida. Esta condição surge em Heteroponerinae e a proporção entre áreas translúcidas e opacas varia gradualmente entre os terminais, permitindo uma codificação precisa. Desta forma, optou-se pela ordenação deste caráter.

80. Segmento abdominal III

0. Unido ao gáster
1. Diferenciado em um pós-pecíolo

Em alguns grupos de formigas, o terceiro segmento abdominal aparece isolado do gáster, formando um segundo segmento na cintura (pós-pecíolo). Nesta análise, esta condição é exclusiva de *Pogonomyrmex naegelii*.

81. Dorso do tergito do segmento abdominal III em vista lateral

0. Hemi-esférico
1. Suavemente convexo
2. Plano

Em vista lateral, a face dorsal do terceiro segmento abdominal pode apresentar uma grande variação no que diz respeito ao grau de convexidade do tergito. Em alguns casos, a convexidade do tergito é tão acentuada que o mesmo apresenta um formato hemi-esférico (como em *Heteroponera relicta*, por exemplo), enquanto em alguns grupos o tergito é virtualmente plano (por exemplo, *H. imbellis*). Um estágio intermediário pode ser observado quando o grau de convexidade do tergito é apenas moderado, mas suficiente para distingui-lo de um tergito plano. O estado 1 é predominante entre os terminais examinados.

82. Tergito do segmento abdominal III em vista dorsal

0. Mais estreito que o tergito do segmento IV
1. Tão largo quanto o tergito do segmento IV
2. Mais largo que o tergito do segmento IV

Assim como ocorre com a margem dorsal do terceiro tergito abdominal (caráter 81), o grau de convexidade das margens laterais deste tergito também pode ser empregado como caráter. Neste caso, a delimitação dos estados é feita com base na comparação da largura do terceiro e quarto tergitos abdominais. O estado 2 é exclusivo de *Heteroponera* e de uma única espécie de *Acanthoponera* (*A. minor*).

83. Carena arqueada dorsal do hélcio

0. Ausente
1. Presente

A face anterior do terceiro segmento abdominal pode apresentar uma carena arqueada sobre o hélcio. A presença desta carena é aparentemente uma sinapomorfia de *Acanthoponera* e *Heteroponera*, perdida secundariamente em *H. microps* e *H.* sp. F. Caráter codificado, em parte, segundo Lattke (1994: car. 22).

84. Apódema tergal mediano do hélcio

0. Ausente
1. Presente

Internamente, a extremidade anterior do tergito do hélcio pode consistir de uma margem pouco conspícua. No entanto, em alguns grupos, a porção mediana da margem interna se projeta na forma de um lobo cuticular, indicando a presença do apódema tergal. A presença deste caráter é compartilhada por *Pogonomyrmex naegelii* e todas as ectaheteromorfas (Keller, 2011: car. 116). Não foi possível verificar a presença desta estrutura em *Aulacopone relicta*, de forma que para este espécie o caráter foi codificado como lacunar (?).

85. Margem lateral do esternito do hélcio

0. Coberta pelo tergito
1. Articulada com o tergito

Em geral, o esternito do hélcio é coberto pelo tergito e diretamente conectado a este sem a presença de uma membrana. Alternativamente, o esternito pode não estar coberto pelo tergito, de forma que as margens laterais do esternito se articulam com a margem ventral do tergito ao longo de todo seu comprimento, formando uma estrutura tubular (Ward, 1990: car. 35). Nesta análise, este caráter é exclusivo de *Pogonomyrmex naegelli*.

86. Processo ântero-ventral do segmento abdominal III

0. Ausente
1. Faces anterior e ventral encontrando-se em um ângulo agudo
2. Projetado como uma plataforma larga

As margens anterior e ventral do terceiro segmento abdominal podem se encontrar em uma curvatura suave, sem a presença de ângulos agudos ou projeções. Em alguns casos, um processo ântero-ventral pode ser observado, geralmente formando um

ângulo agudo e pronunciado ou uma estrutura larga em forma de plataforma. O estado 1 é uma provável sinapomorfia de Heteroponerinae. Este caráter é aqui recodificado a partir do caráter 33 de Lattke (1994).

87. Constrição entre os segmentos abdominais III e IV

0. Superficial
1. Profunda

Nos grupos de formigas que não apresentam um pós-pecíolo isolado, o terceiro segmento abdominal é também o primeiro segmento do gáster. Neste caso, é possível observar uma constrição que separa os segmentos abdominais III e IV. A profundidade desta constrição varia consideravelmente, mas pode ser dividida basicamente em superficial (quando o dorso do pretergito do segmento abdominal IV está próximo do nível da margem posterior do segmento III) e profunda (quando o dorso do pretergito do segmento abdominal IV está muito abaixo do nível da margem posterior do segmento III). O estado 1 é uma sinapomorfia das ectaheteromorfas, perdida em *Acanthoponera minor*, *Heteroponera carinifrons* e *H.* sp. D. Este caráter não se aplica a *Pogonomyrmex naegelii*, já que nesta espécie o terceiro segmento abdominal corresponde ao pós-pecíolo e não ao primeiro segmento gastral.

88. Superfície do segmento abdominal III

0. Brilhante
1. Opaca

Neste caráter foi levada em consideração a intensidade com que o tegumento do terceiro segmento abdominal reflete a luz incidida sobre ele. Esta característica está relacionada com a porosidade da superfície do tegumento. O estado 1 é uma sinapomorfia de *Acanthoponera*. Devido ao fato de que o único exemplar disponível de *Aulacopone relicta* foi coberto por ouro para um estudo de microscopia eletrônica (Taylor, 1980), não foi possível observar o grau de opacidade do segmento abdominal III. Desta forma, este caráter foi codificado como lacunar (?) para esta espécie.

89. Escultura no dorso do tergito abdominal III

0. Inteiramente lisa
1. Fracamente pontuada
2. Finamente estriada
3. Finamente reticulada
4. Inteiramente foveolada
5. Foveolada-rugosa e áspera

Apesar da dificuldade em se delimitar padrões constantes em caracteres de esculturação superficial, em alguns casos é possível observar intervalos discretos que podem fornecer informações importantes para a análise. Este é o caso dos padrões de esculturação observados no dorso do tergito abdominal III dos terminais examinados aqui. A condição foveolada-rugosa e áspera é predominante em Heteroponerinae.

90. Fusão tergo-esternal do segmento abdominal III

0. Presente
1. Ausente

As margens laterais do pós-tergito e pós-esternito do terceiro segmento abdominal podem apresentar uma sobreposição mínima, sendo completamente fundidas ao longo de todo o seu comprimento, resultando em suturas laterais imóveis. Em outra condição, os escleritos podem se sobrepor de forma crescente em direção à porção posterior do segmento, sendo amplamente articulados entre si. O estado 1 é exclusivo de *Pogonomyrmex naegelii*. Este caráter foi parcialmente codificado de acordo com Keller (2011: car. 120).

91. Estridulito do pretergito abdominal IV

0. Presente
1. Ausente

Um órgão estridulatório pode estar presente entre o terceiro e o quarto segmentos abdominais (Ward, 1990: car. 39). Quando presente, um estridulito de formato oval a subtriangular pode ser observado no dorso do quarto segmento abdominal. O estado 1 é compartilhado por todos os membros de Heteroponerinae. Este caráter não foi observado em *A. relicta*, sendo então codificado como lacunar (?).

92. Estridulito do presternito abdominal IV

0. Ausente
1. Presente

Um órgão estridulatório ventral ocorre entre o terceiro e o quarto segmentos abdominais em *Rhytidoponera metallica* (Keller, 2011: 125).

93. Presclerito do segmento abdominal IV

0. Estreito e separado do presternito por uma constrição
1. Dilatado como um "pescoço" ou de forma tubular

O presclerito do segmento abdominal IV pode estar separado da porção posterior do segmento por uma constrição ou pode se apresentar fortemente dilatado como um pescoço ou colar de forma tubular, cujo limite posterior encobre discretamente o restante do segmento. O estado 1 está presente em todas as ectaheteromorfas. Caráter codificado segundo Lattke (1994: car. 32).

94. Segmento abdominal IV

0. Tubular
1. Curvado em 45º
2. Curvado em 70º

Quando tubular, o tergito e esternito do quarto segmento abdominal possuem comprimentos similares e as aberturas anterior e posterior são alinhadas com o eixo longitudinal do corpo. Quando curvado em 45º, o tergito é arqueado e comparativamente maior que o esternito, de forma que o eixo longitudinal do gáster é levemente voltado para baixo. Nos casos em que o segmento é curvado em 70º o tergito é fortemente arqueado e de tamanho significativamente maior que o esternito, de maneira que o eixo do gáster é voltado fortemente para baixo em um ângulo de quase 70º. O estado 1 está presente nas ectaheteromorfas, exceto em *Acanthoponera* (estado 0) e nas espécies *Heteroponera leae* e *H.* sp. B. Este caráter é codificado em parte com base no caráter 126 de Keller (2011).

95. Cantos ântero-laterais do segmento abdominal IV

0. Inermes
1. Com uma projeção aguda

Em *Heteroponera* sp. C, os cantos ântero-laterais do quarto segmento abdominal apresentam uma pequena projeção aguda, melhor observada com o exemplar em vista dorsal.

96. Carena posterior do pigídio

0. Ausente
1. Presente

Esta é uma carena transversal que se estende gradualmente na direção do ápice do pigídio, formando um limite transversal contínuo logo acima da margem pigidial posterior. Em perfil, esta carena é vista como uma aba que encobre a margem posterior do pigídio (Keller, 2011: car. 133). A presença desta carena é compartilhada pelos gêneros *Gnamptogenys* e *Ectatomma*. Não foi possível verificar a presença desta estrutura em *Aulacopone relicta*, de forma que para esta espécie o caráter foi codificado como lacunar (?).

<u>Caracteres comportamentais e de estratégia reprodutiva</u>

97. Gines normais (aladas)

0. Presentes
1. Ausentes

Gines aladas parecem ser a forma reprodutora mais comum nos terminais examinados. Contudo, de acordo com a presente análise, esta forma foi perdida em pelo menos dois eventos em *Heteroponera* (seis espécies). Assim como os demais caracteres de estratégia reprodutiva, esta condição só se aplica às espécies bem representadas em coleções mirmecológicas e que tenham a gine conhecida. Especificamente neste caso, o caráter foi codificado como lacunar para *Heteroponera angulata*, *H. monticola* e *H.* sp. D.

98. Gines ergatóides

0. Ausentes
1. Presentes

Alguns grupos de formigas apresentam fêmeas reprodutoras de morfologia muito semelhante à das operárias, denominadas ergatóides (Peeters, 2011). Gines

ergatóides não apresentam asas ou escleritos alares distintos e possuem ocelos reduzidos ou vestigiais. Por outro lado, as ergatóides apresentam ovários desenvolvidos permitindo que elas acasalem e assumam a função reprodutiva da colônia. Entre os grupos aqui estudados, esta forma reprodutora está presente apenas em alguns membros de *Heteroponera*, sendo que, em algumas espécies, a ergatóide é a única gine da colônia enquanto outras espécies podem apresentar tanto a forma ergatóide quanto a gine alada. Este caráter não se aplica às espécies cujo número de exemplares em coleções é escasso ou que sejam conhecidas exclusivamente por operárias (*Heteroponera angulata, H. monticola, H.* sp. A, *H.* sp. D, *H.* sp. E e *H.* sp. F).

99. Fisiogastria das gines ergatóides

0. Ausente
1. Presente

Em alguns casos, as gines ergatóides podem se aproximar de uma condição conhecida como dictadiiforme. Gines dictadiiformes também carecem de asas e apresentam ocelos vestigiais ou ausentes, mas ao contrário das formas ergatóides simples, há uma notável alteração na estrutura do tronco causada por um aumento da profundidade das suturas mesossomais e, mais importante, gines dictadiiformes apresentam o gáster excepcionalmente expandido (fisiogastria) para comportar ovários muito desenvolvidos. Neste estudo, gines ergatóides com fisiogatria extrema foram observadas em *Heteroponera brounii, H. carinifrons, H. imbellis, H. inca, H. relicta* e *H.* sp. C. Este caráter só se aplica aos terminais com estado 1 no caráter 98.

100. Estrato de nidificação

0. Solo
1. Serapilheira
2. Vegetação

Pesquisas na literatura, informações de rótulo e observações diretas no campo permitiram traçar com relativa precisão os hábitos de nidificação e forrageamento de boa parte das espécies incluídas na presente análise, possibilitando a inclusão destas informações na matriz de caracteres. Com relação ao estrato de nidificação, os estados podem ser delimitados de acordo com o hábitat em que os ninhos das espécies são normalmente encontrados. O estabelecimento de ninhos exclusivamente na vegetação é

uma condição única de *Acanthoponera*. Em *Heteroponera* o estado 1 parece ser a condição predominante, sendo que algumas espécies são polimórficas para este caráter (1&2), nidificando tanto na serapilheira quanto na vegetação (*H. inermis*, *H. monticola* e *H. panamensis*). Devido à falta de informações biológicas, este caráter foi codificado como lacunar (?) para as espécies *Aulacopone relicta* e *H. angulata.*

101. Estrato de forrageamento

0. Vegetação
1. Serapilheira
2. Solo

O estrato de forrageamento em formigas não está necessariamente restrito ao ambiente em que estas nidificam. Desta forma, o presente caráter é codificado separadamente do anterior. Enquanto as espécies de *Acanthoponera* forrageiam exclusivamente na vegetação, a análise mostra que o estado 1 é predominante em *Heteroponera*, com pelo menos duas espécies polimórficas para este caráter (0&1), *H. inermis* e *H. panamensis*. Não existem informações precisas acerca do estrato de forrageamento em *Aulacopone relicta* e *H. angulata*, de forma que para estas espécies o presente caráter foi codificado como lacunar (?).

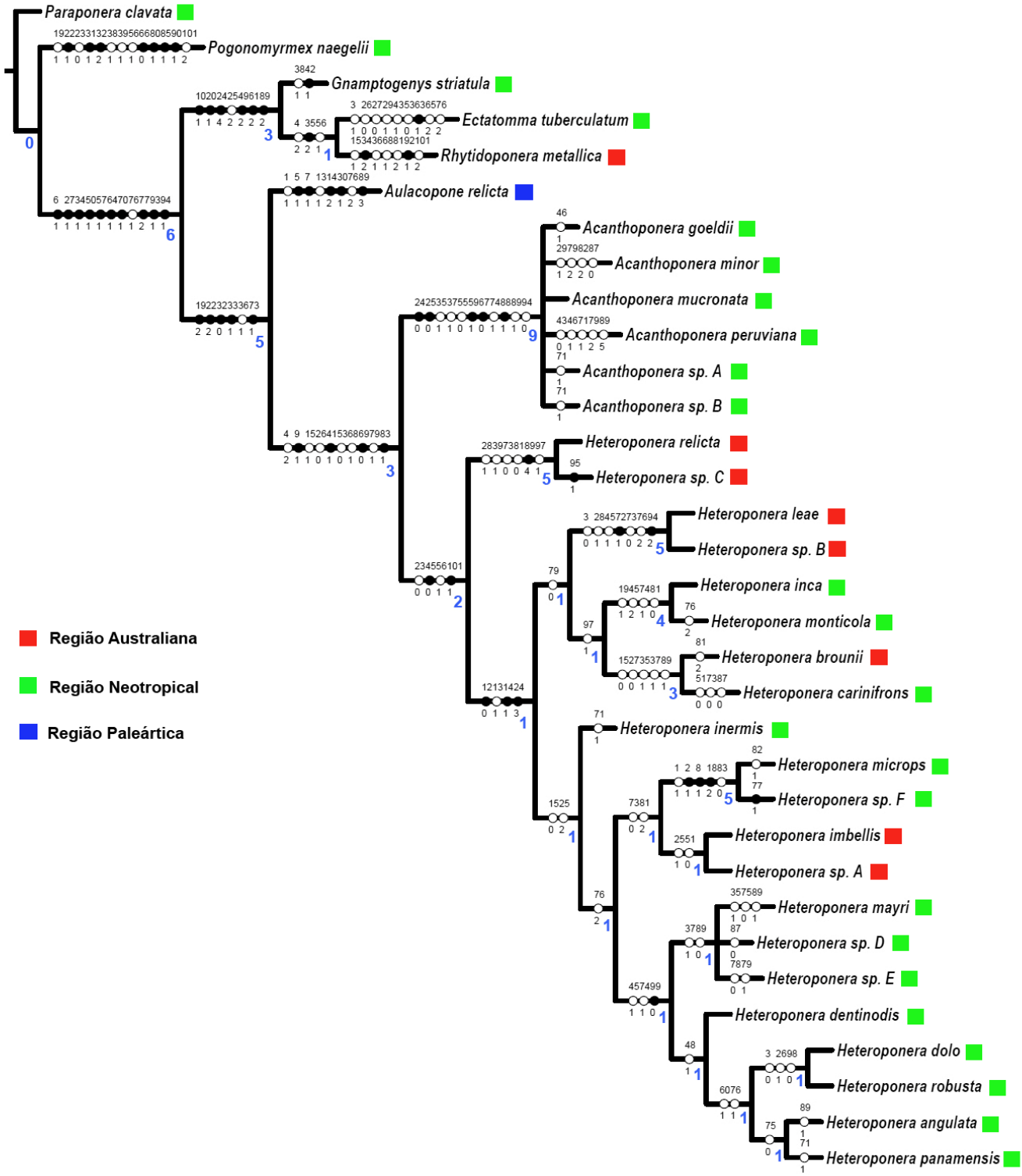

Figura 04. Consenso estrito das 16 árvores igualmente parcimoniosas obtidas com a pesagem equivalente dos caracteres (254 passos; Ci = 0,53; Ri = 0,74). Os números em azul indicam os valores do suporte de Bremer.

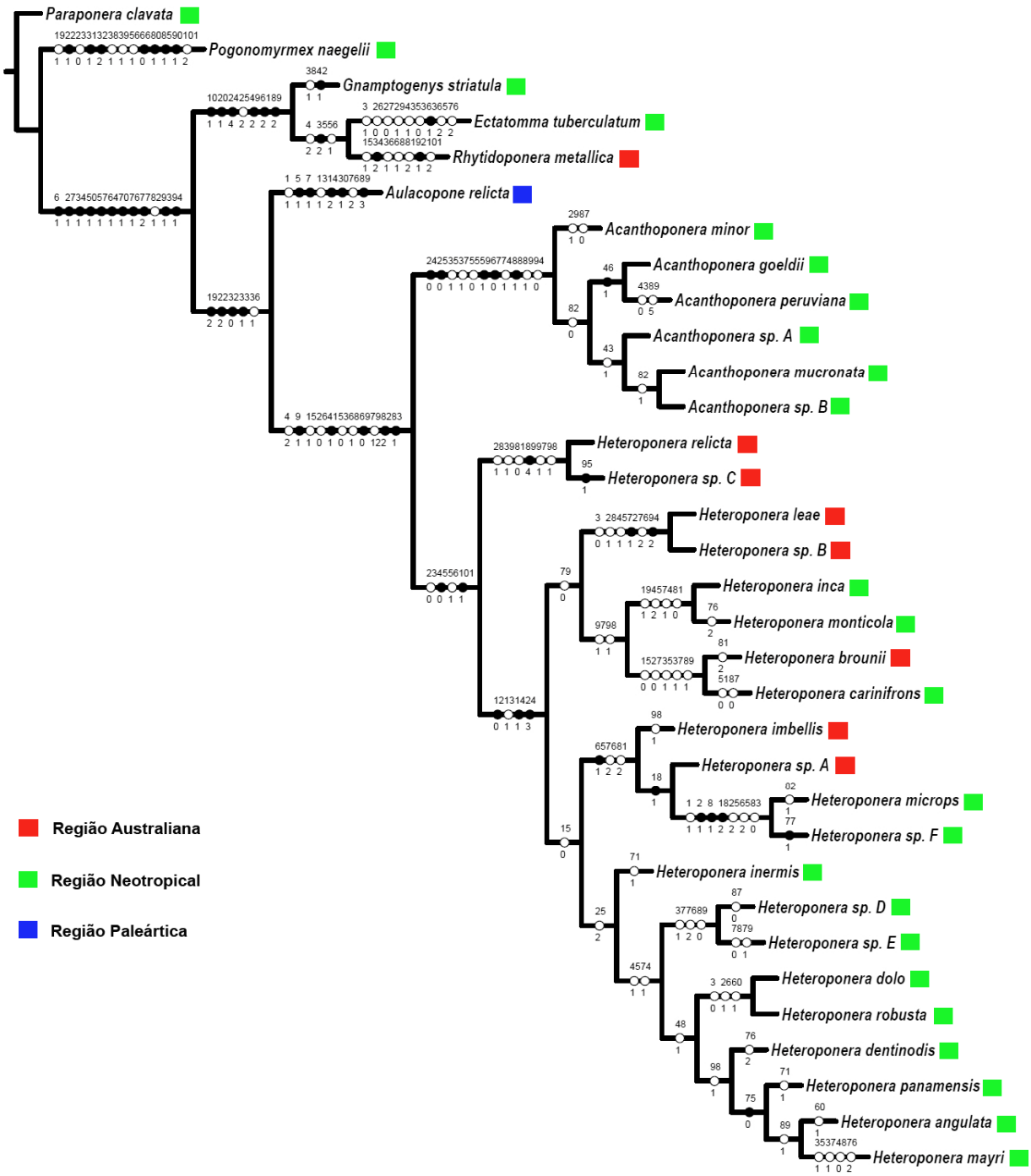

Figura 05. Cladograma obtido através da análise com pesagem implícita dos caracteres (ajuste total = 20,24).

DISCUSSÃO

Os cladogramas resultantes das análises aqui realizadas corroboram os resultados obtidos por diferentes autores (com dados morfológicos e moleculares) que demonstraram a relação de grupo-irmão entre Ectatomminae e Heteroponerinae (Bolton, 2003; Moreau *et al*., 2006; Ouellette *et al*., 2006; Brady *et al*., 2006; Keller, 2011).

O objetivo geral deste trabalho não foi avaliar a monofilia de ectaheteromorfa (Ectatomminae + Heteroponerinae) e poucos terminais representativos de Ectatomminae foram utilizados. Ainda assim, os caracteres construídos permitiram demonstrar esta relação com relativa robustez, com pelo menos 10 sinapomorfias exclusivas sustentando este clado (índice de Bremer = 6). Apesar da proximidade entre membros de Ectatomminae e Heteroponerinae ter sido estabelecida há mais de meio século (Brown, 1958a), apenas recentemente a relação filogenética entre estes grupos foi explicitamente descrita com a partição de Ponerinae em múltiplas subfamílias por Bolton (2003), que dividiu os membros da então tribo Ectatommini nas subfamílias Ectatomminae e Heteroponerinae. No entanto, as evidências moleculares e morfológicas, incluindo o presente estudo, sugerem que a divisão destes grupos por Bolton pode ter sido uma ação desnecessária e que todos os gêneros pertencentes às duas subfamílias poderiam ter sido combinados unicamente em Ectatomminae (detentora da prioridade nomenclatural), que passaria então a ter três tribos: Ectatommini, Heteroponerini e Typhlomyrmecini.

A monofilia de Heteroponerinae é confirmada na presente análise, resultado que também concorda com diferentes estudos prévios (Kugler, 1991; Lattke, 1994; Keller, 2000; Bolton, 2003; Keller, 2011). Pelo menos quatro sinapomorfias exclusivas oferecem suporte à subfamília (índice de Bremer = 5): escapos antenais curtos (car. 19 – 2), terceiro artículo antenal mais largo do que longo (car. 22 – 2), junção promesonotal articulada (car. 32 – 0) e junção pronotomesepisternal articulada (car. 33 – 1). Além das sinapomorfias citadas, há também alguns estados homoplásticos importantes na delimitação e suporte do grupo, como a presença de escrobos antenais (car. 11 – 1, compartilhado com *Paraponera clavata*) e a presença do sulco mediano que divide o escudo do mesepisterno (car. 36 – 1, compartilhado com *Rhytidoponera metallica*).

Internamente, observamos o gênero monotípico *Aulacopone* ocupando uma posição basal em Heteroponerinae, isolado já na primeira dicotomia deste clado. Apesar

de ter sido incluída na tribo Ectatommini de Ponerinae desde sua descrição original (Arnol'di 1930a), a posição de *Aulacopone* é há muito tempo motivo de discussão entre os taxônomos (Brown, 1958a; Taylor, 1980; Lattke, 1994; Bolton, 2003), especialmente por conta do isolamento geográfico deste gênero. A única espécie conhecida, *A. relicta*, foi coletada em apenas dois eventos (1929 e 1936) na Região Paleártica, mais precisamente no Azerbaijão, onde não há registros de outros grupos ectaheteromorfos (restritos às regiões Indo-Australiana e Neotropical). Bolton (2003) considera *Aulacopone* como *incertae sedis* em Heteroponerinae, reconhecendo as similaridades morfológicas gerais deste gênero com os táxons incluídos nesta subfamília, mas levando em consideração seu isolamento geográfico e o fato de que *A. relicta* é conhecida apenas por gines, impedindo um estudo morfológico mais detalhado.

O presente estudo é o primeiro a incluir *Aulacopone* em uma análise filogenética e corrobora a hipótese de Bolton de que o gênero é realmente um heteroponeríneo. No entanto, pelo fato do material disponível para estudo ser composto por um único exemplar, sendo este uma gine metalizada, receio que a posição de *Aulacopone* em Heteroponerinae possa ser um artefato da análise, já que o estado do exemplar e a impossibilidade de se acessar os caracteres de operária foram responsáveis por um grande número de caracteres lacunares conferidos à *A. relicta* (18%). Esta falta de informação refletida nos cladogramas e o isolamento geográfico do gênero são as razões pelas quais opto por seguir a classificação de Bolton (2003), mantendo *Aulacopone* como *incertae sedis* em Heteroponerinae.

As relações entre os dos demais gêneros heteroponeríneos é mais clara e bem suportada. A relação de grupo-irmão entre *Acanthoponera* e *Heteroponera* (índice de Bremer = 3) é sustentada por diversas sinapomorfias, sendo quatro delas exclusivas deste clado: o acetábulo dos soquetes antenais hemi-esféricos (car. 9 – 1); a presença da franja longitudinal da metapleura (car. 41 – 1); a presença de lobos laterais na borda posterior do esternito peciolar (car. 69 – 0) e a presença da carena arqueada dorsal do hélcio (car. 83 – 1). O suporte robusto para este clado confirma as suspeitas de Brown (1958a), que já apontava a proximidade filogenética entre *Acanthoponera* e *Heteroponera* e os resultados encontrados em estudos mais recentes (Lattke, 1994; Bolton, 2003; Moreau *et al*., 2006; Brady *et al*., 2006; Keller, 2011).

Acanthoponera constitui o clado de maior suporte na presente análise (índice de Bremer = 9), sendo sustentado por cinco sinapomorfias inequívocas: seis artículos nos palpos maxilares (car. 24 – 0); quatro artículos nos palpos lábias (car. 25 – 0); presença

dos lobos basais das garras posteriores (car. 59 – 1); laterotergitos do pecíolo delineados por suturas (car. 67 – 0) e superfície do segmento abdominal III opaca (car. 88 – 1). No entanto, as relações internas do gênero analisadas à luz da árvore de consenso estrito resultante da análise com pesagem equivalente simplesmente carecem de qualquer resolução. O efeito das homoplasias é significativo e uma resolução razoável só é obtida através da pesagem implícita.

Sob pesagem, a topologia obtida apresenta *Acanthoponera minor* como grupo-irmão das demais espécies do gênero, que por sua vez formam um clado sustentado pelo estado 0 do caráter 82 (terceiro segmento abdominal mais estreito que o quarto). Este clado se divide em uma dicotomia, formada pelo agrupamento de *A. goeldii* + *A. peruviana*, que compartilham os espinhos propodeais curvados para baixo (car. 46 – 1), e pelo clado (*A.* sp. A (*A. mucronata* + *A.* sp. B) suportado pelo compartilhamento da abertura do espiráculo propodeal elíptica (car. 43 – 1). Finalmente, a relação de grupo-irmão entre *A. mucronata* + *A.* sp. B é sustentada pelo compartilhamento do terceiro segmento abdominal tão largo quanto o quarto (car. 82 – 1). Considerando o variável número de arranjos nas topologias resultantes da análise sem pesagem e o relativo baixo suporte dos clados na árvore obtida através da pesagem implícita, torna-se evidente a necessidade do levantamento de caracteres potencialmente mais informativos (morfologia interna, caracteres das formas aladas, dados moleculares, etc.) para uma melhor compreensão das relações internas em *Acanthoponera*.

Heteroponera é o gênero mais rico em espécies da subfamília e foi reconstruído como monofilético em todos os tratamentos aplicados ao conjunto de dados aqui examinado (índice de Bremer = 2). Quatro sinapomorfias suportam o gênero: sutura transversal do escudo premental ausente (car. 23 – 0); projeções póstero-dorsais do propódeo predominantemente lamelares (car. 45 – 0); seta rígida do ápice da tíbia anterior presente (car. 56 – 1); serapilheira como estrato de forrageamento predominante (car. 101 – 1).

Nas 16 árvores obtidas na análise de pesagem equivalente e mesmo aplicando-se a pesagem implícita, o clado formado por *Heteroponera relicta* + *H.* sp. C (índice de Bremer = 5) aparece como grupo-irmão de todas as demais espécies do gênero. De fato, estas são espécies morfologicamente muito peculiares. Os escrobos antenais profundos, longos e lisos (car. 12 – 1, 13 e 14 – 0); o espiráculo metatorácico exposto (car. 39 – 0) e o dorso do tergito do terceiro segmento abdominal inteiramente foveolado (car. 89 – 4) formam uma combinação única em *Heteroponera*, sendo que a última é uma

sinapomorfia exclusiva destas espécies.

O ramo seguinte da topologia, englobando todas as demais *Heteroponera*, é suportado pelos escrobos antenais superficiais e longitudinalmente estriados (car. 12 – 0 e 14 – 1) e pelos palpos maxilares de três artículos (car. 24 – 3). Este ramo se divide em uma dicotomia que apresenta no primeiro clado espécies das Regiões Australiana (*H. brounii, H. leae* e *H.* sp. B) e Neotropical (*H. carinifrons, H. inca, H. monticola*). Este clado "andino-australiano" é sustentado pela opacidade do tegumento do processo subpeciolar (car. 79 – 0).

A relação de grupo-irmão entre *H. leae* e *H.* sp. B é bem suportada por pelo menos seis sinapomorfias (índice de Bremer = 5), sendo duas delas exclusivas deste clado: a presença de um espinho ântero-dorsal no pecíolo (car. 72 – 1) e o segmento abdominal IV curvado em aproximadamente 70º (car. 94 – 2). Ambas as espécies aparecem como grupo-irmão de um ramo sustentado pela ausência de gines normais e pela presença de gines ergatóides (car. 97 e 98 – 1). Neste agrupamento dois clados foram reconstruídos: *H. inca* + *H. monticola* e *H. brounii* + *H. carinifrons*, ambos sustentados por pelo menos quatro sinapomorfias. Ressalta-se que as espécies *H. inca* e *H. monticola* estão restritas aos Andes colombianos, enquanto *H. carinifrons* é encontrada apenas no Chile e *H. brounii* é um elemento endêmico da fauna neozelandesa.

A presença de grupos de distribuição disjunta nos clados descritos acima pode ser um reflexo da falta de caracteres sinapomórficos para os agrupamentos basais de *Heteroponera* ou pode, de fato, sugerir uma evolução independente de diferentes linhagens do gênero. No caso específico de *H. brounii* + *H. carinifrons*, a proximidade filogenética é sugerida não apenas pelas sinapomorfias que unem as espécies, mas pela notável semelhança morfológica das gines ergatóides de ambas. De fato, em uma comparação direta das formas reprodutivas de *H. brounii* e *H. carinifrons* sem o exame das operárias, considero virtualmente impossível distinguir as espécies.

O clado seguinte ao agrupamento "andino-australiano" é o que comporta o maior número de terminais e que, aparentemente, é o mais sensível ao efeito das homoplasias. Este clado é sustentado basicamente pela ausência de lobos occipitais (car. 15 – 0). A análise com pesos iguais mostra *H. inermis* como grupo-irmão das demais espécies, que por sua vez se dividem em dois grandes ramos. O primeiro comporta espécies que compartilham o canto póstero-dorsal do nodo peciolar arredondado (car. 73 – 0) e o dorso do terceiro tergito abdominal plano (car. 82 – 2). Este ramo divide-se em dois

clados: *Heteroponera microps* + *H.* sp. F e *H. imbellis* + *H.* sp. A. No primeiro encontram-se espécies neotropicais de hábito aparentemente críptico, caracterizadas por reduções morfológicas drásticas como, por exemplo, mandíbulas subfalcadas (car. 1 – 1) e olhos diminutos, sem limites distintos entre os omatídeos (car. 18 – 2). O segundo clado é composto pelas espécies australianas com menor tamanho corporal, unidas pela presença de três artículos nos papos labiais (car. 25 – 1) e pela presença de setas rígidas múltiplas na base do basitarso anterior (car. 51 – 0).

O ramo seguinte é composto exclusivamente por espécies neotropicais, divididas em dois clados, sendo que um deles se apresenta como uma politomia envolvendo *H. mayri*, *H.* sp. D e *H.* sp. E e o segundo é um agrupamento com a relação (*H. dentinodis* ((*H. dolo* + *H. robusta*) + (*H. angulata* + *H. panamensis*))). O primeiro clado (contendo *H. mayri*) é suportado pela ausência de escultura na mesopleura (car. 37 – 1) enquanto as espécies agrupadas no segundo clado compartilham a presença de um dente submediano na margem interna das garras tarsais anteriores (car. 48 – 1).

No cladograma resultante da análise com pesagem implícita, as relações internas deste clado composto exclusivamente por espécies neotropicais sofrem alterações significativas. *Heteroponera inermis* é hipotetizada como o grupo-irmão de todas as demais espécies neotropicais. *Heteroponera mayri* assume uma posição apical ao lado de *H. angulata*, ambas unidas à *H. panamensis* por apresentarem uma projeção subtriangular não destacada na margem posterior do nodo peciolar (car. 75 – 0). Ressalta-se que a relação de grupo-irmão entre *H. dolo* e *H. robusta* se mantém tanto na análise com pesos equivalentes quanto no tratamento que penaliza as homologias.

Lattke (1994) sugere que a presença de uma glândula metabibial pode ser considerada uma sinapomorfia de *Heteroponera.* Contudo, embora esta estrutura possa ser facilmente observada em alguns grupos de formigas pela simples inspeção da face abdutora da metatíbia, em outros grupos a presença desta glândula só pode ser confirmada através de um estudo histológico detalhado. Desta forma, opto por excluir este caráter do presente estudo.

As incertezas quanto às relações filogenéticas internas em *Acanthoponera* e nos ramos mais apicais de *Heteroponera* não impedem o reconhecimento de algumas linhagens como evolutivamente independentes, mas evidenciam a necessidade de um aumento no esforço para a construção de mais caracteres potencialmente informativos para a resolução destes grupos ou do uso de ferramentas que permitam novas interpretações destas relações. De qualquer forma, o reconhecimento de linhagens em

pelo menos duas regiões biogeográficas e a proximidade filogenética encontrada entre grupos neotropicais e australianos revelam um interessante cenário biogeográfico a ser investigado e que certamente terá grande importância na tentativa de se esclarecer como se deu a diversificação em Heteroponerinae. Não menos importante é o potencial da subfamília como modelo para a compreensão da evolução de castas reprodutoras intermorfas (ergatóides) em formigas, particularmente em *Heteroponera*.

REFERÊNCIAS

Agosti, D. & Johnson, N.F. 2005**. Antbase.org**. Publicação eletrônica. Disponível em: http://www.antbase.org/. (Acessado em 20 de Julho de 2011).

Amorim, D.S. 2002. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. Holos Editora. Ribeirão Preto. 156 pp.

Aria, C.; Perrichot, V. & Nel, A. 2011. Fossil Ponerinae (Hymenoptera: Formicidae) in Early Eocene amber of France. **Zootaxa, 2870**: 53-62.

Arias-Penna, T.M. & Fernández, F. 2008. Subfamilia Heteroponerinae. *In*: Jiménez E.; Fernández, F.; Arias, T.M. & Lozano-Zambrano F.H. (Eds.). **Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá. p. 109-117.

Arnett, R.H. Jr.; Samuelson, G.A. & Nishida, G.M. 1993. **The Insect and Spider Collections of the World. Sandhill**. Crane Press. Gainesville, Florida. 310 pp.

Arnol'di, K.V. 1930a. Studien uber die Systematik der Ameisen. IV. Aulacopone, eine neue Ponerinengattung (Formicidae) in Rußland. **Zoologischer Anzeiger, 89**: 139-144.

Arnol'di, K.V. 1930b. Sur les représentants de deux tribus des Ponerinae (Hymenoptera) nouvelles pour la faune de l'URSS. **Russkoye Entomologicheskoye Obozreniye 24**: 156-161.

Ashmead, W.H. 1905. A skeleton of a new arrangement of the families, subfamilies, tribes and genera of the ants, or the superfamily Formicoidea. **Canadian Entomologist, 37**: 381-384.

Astruc, C.; Julien, J.F.; Errard, C. & Lenoir, A. 2004. Phylogeny of ants (Formicidae) based on morphology and DNA sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution, 31**: 880-893.

Baroni Urbani, C. 1989. Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion of the role of behaviour in evolutionary processes. **Ethology, Ecology and Evolution, 1**: 137-168.

Baroni Urbani, C.; Bolton, B. & Ward, P. 1992. The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology, 17**: 301-329.

Bihn, J.H. 2007. **The Ants of Cachoeira Nature Reserve**. Publicação eletrônica. Disponível em: http://www.ants-cachoeira.net/Ants/Heteroponera/Heteroponera.html (Acessado em 20 de Julho de 2011).

Bolton, B. 1990a. Abdominal characters and status of cerapachyine ants (Hymenoptera, Formicidae). **Journal of Natural History, 24**: 53-68.

Bolton, B. 1990b. The higher classification of the ant subfamily Leptanillinae (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology, 24**: 53-68.

Bolton, B. 1990c. Army ants reassessed: The phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera: Formicidae). **Journal of Natural History, 24**: 1339-1364.

Bolton, B. 1994. **Identification guide to the ant genera of the world**. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 222 pp.

Bolton, B. 1995a. **A New General catalogue of the Ants of the Word**. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 504 pp.

Bolton, B. 1995b. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa. **Journal of Natural History, 29**: 1037-1056.

Bolton, B. 2000. The ant tribe Dacetini. **Memoirs of the American Entomological Institute, 65**: 1-1028.

Bolton, B. 2003. Synopsis and classification of Formicidae. **Memoirs of the American Entomological Institute, 71**: 1-370.

Bolton, B.; Alpert, G.; Ward, P.S. & Naskrecki, P. 2006. **Bolton's catalogue of ants of the world: 1758-2005**. Cambridge: Harvard University Press, CD interativo.

Bolton, B. & Fisher, B.L. 2011. Taxonomy of Afrotropical and West Palaearctic ants of the ponerine genus *Hypoponera* Santschi (Hymenoptera: Formicidae). **Zootaxa, 2843**: 1-118.

Borges, D.S.; Delabie, J.H.C.; Mariano, C.S.F. & Pompolo, S.G. 2004. Notes écologiques et étude cytogénétique de la Fourmi néotropicale *Heteroponera dolo* (Roger, 1981) (Hymenoptera, Formicidae, Heteroponerinae). **Bullettin de la Société Entomologique de France, 109**: 257-261.

Borgmeier, T. 1939. Nova contribuição para o conhecimento das formigas neotropicais. **Revista de Entomologia, 10**: 403-428.

Borgmeier, T. 1957. Myrmecologische Studien. 1. **Anais da Academia Brasileira de Ciencias, 29**: 103-128.

Borgmeier, T. 1959. Myrmecologische Studien. 2. **Anais de Academia Brasileira de Ciencias, 31**: 309-319.

Brady, S.G.; Schultz, T.R.; Fisher, B.L. & Ward, P.S. 2006. Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 13(48)**: 18172-18177.

Brady, S.G. & Ward P.S. 2005. Morphological phylogeny of army ants and other dorylomorphs (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology, 30 (4)**: 593-618.

Brandão, C.R.F. 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). **Revista Brasileira de Entomologia, 35 (2)**: 319-412.

Brandão, C.R.F. 2000. Major regional and type collections of ants (Formicidae) of the world and sources for the identification of ant species. *In*: Agosti, D.; Majer, J.D.; Alonso, L.E. & Schultz, T.R. (Eds). **Ants: Standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Smithsonian Institution Press. Washington, DC. p. 172-269.

Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics, 10**: 295-304.

Brown, W.L., Jr. 1952. *Heteroponera* Mayr reinstated (Hymenoptera : Formicidae). **Psyche, 59(2)**: 70.

Brown, W. L., Jr. 1954. Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. **Insects Sociaux, 1**: 21-31.

Brown, W. L., Jr. 1958a. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard College**, **118**: 175-362.

Brown, W.L., Jr. 1958b. A review of the ants of New Zealand (Hymenoptera). **Acta Hymenopterologica, 1(1)**: 1-50.

Cheeseman, T. F. 1920. Obituary. **Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand, 52**: 9

Clark, J. 1926. Australian Formicidae. **Journal of the Royal Society of Western, 12**: 43-51.

Clark, J. 1930. New Formicidae, with notes on some little-known species. **Proceedings of the Royal Society of Victoria, 43**: 2-25.

Dalla Torre, C.G.de. 1893. **Catalogus Hymenopterorum, hucusque descriptorum systematicus et synonymicus. Formicidae (Heterogyna)**. Lipsiae (7). 289 pp.

Darlington, P.J. 1957. **The zoogeography: The geographical distribution of animals**. Wiley Publishing. New York. 675 pp.

Davidson, D.W.; Cook, S.C.; Snelling, R.R. & Chua, T.H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. **Science, 300**: 969-972.

Donisthorpe, H. 1938. Five new species of ant, chiefly from New Guinea. **Annals and Magazine of Natural History, 11 (1)**: 140-148.

Donisthorpe, H. 1943. A list of the type-species of the genera and subgenera of Formicidae. **Annals and Magazine of Natural History, 11 (10)**: 617-688

Dlussky, G.M.; Brothers, D.J.; & Rasnitsyn, A.P. 2004. The first Late Cretaceous ants (Hymenoptera: Formicidae) from southern Africa, with comments on the origin of the Myrmicinae. **Insect Systematics and Evolution, 35**: 1-13.

Emery, C. 1894. Studi sulle formiche della fauna Neotropica. **Bulletino della Società Entomologica Italiana, 26**: 137-241.

Emery, C. 1895. Descriptions de quelques fourmis nouvelles d'Australie. **Annales de la Société Entomologique de Belgique, 39**: 345-358.

Emery, C. 1896. Studi sulle formiche della fauna Neotropica. **Bullettino della Società Entomologica Italiana, 28**: 33-107.

Emery, 1906. Studi sulle formiche della fauna Neotropica. **Bullettino della Società Entomologica Italiana, 37 (1905)**: 107-194.

Emery, C. 1911. Hymenoptera, Fam. Formicidae, Subfam. Ponerinae. *In*: Wytsman, P. **Genera Insectorum**. Fasc. 118. 124 pp.

Engel, M.S. & Grimaldi, D.A. 2005. Primitive new ants in Cretaceous amber from Myanmar, New Jersey, and Canada (Hymenoptera: Formicidae). **American Museum Novitates, 3485**: 1-23.

Farris, J.S. 1983. The Logical Bases of Phylogenetic Analysis. *In*: Platnick, N.I. & Funk, V.A. (Eds). **Advances in Cladistics, 2**. Columbia University Press. New York. p. 7-36.

Feitosa, R.M. & Brandão, C.R.F. 2008. A taxonomic revision of the Neotropical myrmicine ant genus *Lachnomyrmex* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae**). Zootaxa, 1890**: 1-49.

Feitosa, R.M.; Hora, R.R.; Delabie, J.H.C.; Valenzuela, J. & Fresnau, D. 2008. A new social parasite in the ant genus *Ectatomma* F. Smith. **Zootaxa, 1713**: 47-52.

Fernández, F. 1993. Hormigas de Colombia III: los géneros *Acanthoponera* Mayr, *Heteroponera* Mayr y *Paraponera* Fr. Smith. **Caldasia, 17**: 249-258.

Fernández, F. & Arias-Penna, T.M. 2008. Las hormigas cazadoras en la región Neotropical. *In*: Jíminez, E., Fernández, F., Arias, T.M. & Lozano-Zambrano, F.H. (Eds). **Sistematica, biogeografia y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia**: Instituto Alexander von Humboldt, Bogotá. p. 3-39.

Fernández, F. & Ospina, M. 2003. Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical. *In*: Fernández, F. (Ed). **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt. Bogotá. P. 49-64.

Fernández, F.; Palacio, E.E.; Mackay, W.P. & Mackay, E.S. 1996. Introducción al estudio de las hormigas de Colombia. *In*: Andrade, M., Amat-García, G. & Fernández, F. (Eds). **Insectos de Colombia**. Estudios Escogidos. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Bogotá. p. 349-412.

Fisher, B.L. 2011. **Antweb – Ants of the World**. Publicação eletrônica. Disponível em: http://www.antweb.org/. (Acessado em 20 de Julho de 2011).

Folgarait, P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. **Biodiversity and Conservation, 7**:1221-1244.

Forel, A. 1892. Die Ameisen Neu-Seelands. **Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, 8**: 331-343.

Forel, A. 1895. Nouvelles fourmis d'Australie, récoltées à The Ridge, MacKay, Queensland par M. Gilbert Turner. **Annales de la Société Entomologique de Belgique, 39**: 417-428.

Forel, A. 1899. **Biologia Centrali-Americana**; ou, contributions to the knowledge of the fauna and flora of Mexico and Central America. Insecta. Hymenoptera. **3** (Formicidae). Bernard Quaritch LTD. London. 169 pp.

Forel, A. 1905. A revision of the species of Formicidae (ants) of New Zealand. **Transactions and Proceedings of the New Zealand Institute, 37 (1904)**: 353-355.

Forel, A. 1912. Formicides Néotropiques. Part I. **Annales de la Société Entomologique de Belgique, 56**: 28-49.

Forel, A. 1913. Fourmis d'Argentine, du Brésil, du Guatémala el de Cuba. Reçues de MM. Bruch, Prof. v. Ihering, Mlle Baez, M. Peper et M. Rovereto. **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, 49**: 203-250.

Forel, A. 1917. Cadre synoptique actuel de la faune universelle des fourmis. **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, 51**: 229-253.

Forey P.L. & Kitching, I.J. 2000. Experiments in coding multistate characters. *In*: Scotland R. & Pennington T. (Eds.). **Homology and systematics: coding characters for phylogenetic analysis**. Systematics Association Special Volume, Series 58. p. 54-80 .

Frakes, L.A. 1999. Evolution of Australian environments. *In*: Orchard, A.E. & Thompson, H.S. (Eds.). **Flora of Australia. (1)**. ABRS/CSIRO. Melbourne. p. 163-203.

Françoso, M.F.L. 1995. **Biologia e Taxonomia de Heteroponera Mayr, 1887 Neotropicais (Hymenoptera: Formicidae)**. Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, Brasil. 125 pp.

Gallardo, A. 1918. Las hormigas de la República Argentina. Subfamilia Ponerinas. **Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires, 30**: 1-112.

Goloboff, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. **Cladistics, 9**: 83-91.

Goloboff, P.A.; Camilo I. & Mattoni A.S. 2006. Continuous characters analyzed as such. **Cladistics, 22**: 589-601.

Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2003. **TNT: Tree analysis using new technology**. Program and documentation. *Software* distrbuído pelos autores. Tucumán, Argentina. Disponível em: http://www.cladistics.com/aboutTNT.html. (Acessado em 10 Março 2011).

Grimaldi, D. & Agosti, D. 2000. A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 97**: 13678-13683.

Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. **Evolution of the Insects**. Cambridge University Press. Cambridge, Massachussets. 755 pp.

Grimaldi, D.; Agosti, D. & Carpenter, J.M. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships. **American Museum Novitates, 3208**: 1-43.

Guerrero, R.J. & Olivero D.Y. 2007. Nuevos registros de hormigas del Caribe colombiano, incluyendo claves taxonómicas para *Acanthoponera*, *Heteroponera* & *Platythyrea*. **Revista Colombiana de Entomología, 33 (2)**: 193-196.

Harris, R. A. 1979. A glossary of surface sculpture. **Occasional Papers of the Bureau of Entomology of the California Department of Agriculture, 28**: 1-32.

Hashimoto, Y. 1991a. Phylogenetic study of the family Formicidae based on the sensillum structure on the antennae and labial palpi (Hymenoptera: Aculeata). **Japanese Journal of Entomology, 59**: 125-140.

Hashimoto, Y. 1991b. Phylogenetic implications of the spur structure of the hind tibia in the Formicidae (Hymenoptera). **Japanese Journal of Entomology, 59**: 289-294.

Hawkins, J.A., Hughes C.E. & Scotland R.W. 1997. Primary homology assessment, characters and character states. **Cladistics 13**: 275-283.

Hennig, W. 1966. **Phylogenetic Systematics**. University of Illinois Press. Urbana. 263 pp.

Heterick, B.E. 2009. A guide to the ants of South-western Australia. **Records of the Western Australian Museum supplement, 76**: 206 pp.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. The Ants. Harvard University Press. Harvard. 732 pp.

Imai, H.T.; Crozier, R.H. & Taylor, R.W. 1977. Karyotype evolution in Australian ants. **Chromosoma, 59**: 341-393.

Jaffé, K. 1993. **El mundo de las hormigas**. Ediciones de la Universidad Simón Bolívar. Caracas. 188 pp.

Kaspari, M. 2005. Global energy gradients and size in colonial organisms: Worker mass and worker number in ant colonies. **Proceedings of the National Academy of Science USA, 102**: 5079-5083.

Kean, J.M. & Barlow, N.D. 2004. Exploring rarity using a general model for distribution and abundance. **American Naturalist, 163**: 407-416.

Keller, R.A. 2000. Cladistics of the tribe Ectatommini (Hymenoptera: Formicidae): a reappraisal. **Insect Systematics & Evolution, 31**: 59-69.

Keller, R.A. 2011. A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. **Bulletin of the American Museum of Natural History, 355**: 1-90.

Kempf, W.W. 1962. Retoques à classificação das formigas do gênero *Heteroponera* Mayr (Hym., Formicidae). **Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia, 15**: 29-47.

Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da Região Neotropical. **Studia Entomologica, 15**: 3-344.

Kempf, W.W. & Brown, W.L. Jr. 1968. Report on some neotropical ant studies. **Papéis Avulsos de Zoologia, 22(10)**: 89-102.

Kempf, W.W. & Brown, W.L., Jr. 1970. Two new ants of tribe Ectatommini from Colombia. **Studia Entomologica, 13**: 311-320.

Ketterl, J. & Verhaagh, M. 2004. *Acanthoponera mucronata* (Roger, 1860) (Hymenoptera: Formicidae), first record in Peru and Rio Grande do Sul, Brazil, with description of its male. **Revista Peruana de Entomologia, 44**: 65-68.

Kitching, I.J.; Forey, P.L.; Humphries, C.J. & Williams D.M. 1998. **Cladistics**. **Second Edition. The theory and practice of parsimony analysis**. Oxford University Press. New York. 228 pp.

Kugler, C. 1978. A comparative study of the Myrmicinae sting apparatus. **Studia Entomologica, 20**: 413-548.

Kugler, C. 1991. Stings of ants of the tribe Ectatommini (Formicidae: Ponerinae). **Insecta Mundi, 5(3-4)**: 153-166.

Kusnezov, N. 1954. Phyletische Bedeutung der Maxillar- und Labialtaster der Ameisen. **Zoologischer Anzeiger, 153**: 28-38.

Kusnezov, N. 1956. Claves para la identificación de las hormigas de la fauna Argentina. **Idia, 104-105**: 1-56.

Kusnezov N. 1962. El ala posterior de las hormigas. **Acta Zoologica Lilloana, 18**: 367-378.

Ladiges, P.Y.; Udovicic, F. & Nelson, G. 2003. Australian biogeographical connections and the phylogeny of large genera in the plant family Myrtaceae. **Journal of Biogeography, 30**: 989-998.

Lattke, J.E. 1985. Hallazgos de hormigas nuevas para Venezuela (Hymenoptera: Formicidae**). Boletin Entomológico Venezolano, 4(10)**: 82-84.

Lattke, J.E. 1994. Phylogenetic relationships and classification of ectatommine ants (Hymenoptera: Formicidae). **Entomologica Scandinavica**, **25**: 105-119.

Lattke, J.E. 2003. Subfamilia Ponerinae. *In*: Fernández, F. (Ed). **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt. Bogotá. p. 261-276.

Longino, J.T. 2005. **Ants of Costa Rica**. Publicação eletrônica. Disponível em: http://www.evergreen.edu/ants/AntsofCostaRica.html. (Acessado em 20 de Julho de 2011).

Longino, J.T. 2011. **Leaf Litter Arthropods of Mesoamerica (LLAMA)**. Publicação eletrônica. Disponível em: http://llama.evergreen.edu/. (Acessado em 20 de Julho de 2011).

Lach, L.; Parr, C.L. & Abbott, K.L. 2010. **Ant Ecology**. Oxford University Press. New York. 402 pp.

Luederwaldt, H. 1918. Notas myrmecologicas. **Revista do Museu Paulista, 10**: 29-64.

Luederwaldt, H. 1926. Observações biológicas sôbre formigas brasileiras, especialmente do Estado de São Paulo. **Revista do Museu Paulista, 14**: 185-304.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2009. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**. Version 2.72. *Software* distribuídos pelos autores. Disponível em: http://mesquiteproject.org.

Mayr, G.L. 1862. Myrmekologische Studien. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien**, **12**: 649-776.

Mayr, G.L. 1863. Formicidarum index synonymicus. **Verhandlungen der k.k. Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 13**: 385-460.

Mayr, G.L. 1887. Sudamerikanische Formiciden. **Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien, 37**: 511-632.

Moreau, C.S.; Bell, C.D.; Vila, R.; Archibald, B. & Pierce, N.E. 2006. Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. **Science, 312**: 100-104.

Nel, A.; Perrault, G.; Perrichot, V. & Ne´raudeau, D. 2004. The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). **Geologica Acta, 2**: 23-9.

Nixon, K.C. 2002. **Winclada ver. 1.00.08.** *Software* distribuído pelo autor, Ithaca, NY, EUA.

Nixon, K.C. & Carpenter, J.M. 1996. On consensus, collapsibility and clade concordance. **Cladistics, 12**: 305-321.

Ouellette, G.D.; Fisher, B.L. & Girman, D.J. 2006. Molecular systematics of basal subfamilies of ants using 28S rRNA (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution, 40**: 359-369.

Peeters, C.P. 2011. Convergent evolution of wingless reproductives across all subfamilies of ants, and sporadic loss of winged queens (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News, 16**: 75-91.

Perrault, G.H. 1998. *Heteroponera georgesi* n. sp. de Guyane française. **Bulletin de la Société Entomologique de France, 103**: 475-477.

Perrault, G.H. 1999. L'architecture thoracique associée à la jonction pronoto-mésothoracique des ouvrières de fourmis (Hymenoptera : Formicidae). Intérêt pour la phylogénie du groupe. **Annales de la Société entomologique de France, 35(2)**: 125-163.

Perrichot, V.; Lacau, S.; Ne´raudeau, D. & Nel, A. 2008. Fossil evidence for the early ant evolution. **Naturwissenschaften, 95**: 85-90.

Perrichot, V.; Nel, A.; Ne´raudeau, D.; Lacau, S. & Guyot, T. 2008. New fossil ants in French Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae). **Naturwissenschaften, 95**: 91-97.

Poe, S. & Wiens, J.J. 2000. Character selection and the methodology of morphological phylogenetics. *In*: J.J. Wiens (Ed.). **Phylogenetic Analysis of Morphological Data**. Smithsonian Institution Press. Washington. p.20-36.

Rabeling, C.; Brown J.M. & Verhaagh, M. 2008. Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. **Proceedings of the National Academy of Science, 105 (39)**: 14913-14917.

Rae, T.C. 1998. The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. **Cladistics, 14**: 221-228.

Rodríguez, E.R. 2005. **Diversidade de hormigas em um gradiente altitudinal del Parque Nacional Henri Pittier (Hymenoptera: Formicidae)**. Trabajo de grado para optar al titulo de Ingeniero Agrónomo, Mención Fitotecnia. Instituto de Zoología Agrícola. Universidad Central de Venezuela, Maracay, Venezuela. 74 pp.

Roger, J. 1860. Die Ponera-artigen Ameisen. (Schluss.). **Berliner Entomologische Zeitschrift, 4**: 278-312.

Roger, J. 1863. Verzeichniss der Formiciden-Gattungen und Arten. **Berliner Entomologische Zeitschrift, 7(Beilage)**: 1-65.

Sandoval, V.E. 2010. **Filogenia de la subfamilia Heteroponerinae (Hymenoptera: Formicidae) basada en caracteres morfológicos**. Tesis de grado para optar al título de Magíster en Ciencias. Posgrado en Ciencias – Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 205 pp.

Santschi, F. 1921. Ponerinae, Dorylinae et quelques autres formicides néotropiques. **Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles, 54**: 81-103.

Scott-Santos, C.P. 2009. **Distribuição e diversidade de formigas de serapilheira (Hymenoptera, Formicidae) ao longo de um gradiente elevacional do Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, São Paulo, Brasil**. Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 70 pp.

Schultz, T.R. & Brady, S.G. 2008. Major evolutionary transitions in ant agriculture. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 105**: 5435-5440.

Shattuck, S.O. 1992. Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae and Formicinae (Hymenoptera: Formicidae). **Systematic Entomology, 17**: 199-206.

Shattuck, S.O. 1999. Australian ants: their biology and identification. CSIRO Publishing. Camberra. 256 pp.

Shattuck, S.O. & Barnett, N. 2011. **Ants Down Under (CSIRO)**. Publicação eletrônica. Disponível em: http://anic.ento.csiro.au/ants/. (Acessado em 20 de Julho de 2011).

Silva, R.R. 2004. **Estrutura de guildas de formigas (Hymenoptera: Formicidae) de serapilheira em quatro áreas de Floresta Atlântica do Sul e Sudeste do Brasil**.

Tese de doutorado apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. 179 pp.

Silva, R.R. & Brandão, C.R.F. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. **Ecological Monographs, 80(1):** 107-124.

Silvestre, R.; Brandão, C.R.F. & Silva, R.R. 2003. Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del Cerrado. *In*: Fernández, F. (Ed). **Introducción a las Hormigas de la Región Neotropical**. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt. Bogotá. p. 113-148.

Snelling, R.R. & Hunt, J.H. 1976. The ants of Chile. **Revista Chilena de Entomologia, 9**: 63-129.

Sullender, B. 1998. **A molecular phylogeny for the Formicidae**. Publicação eletrônica. Disponível em: http://www.ruf.rice.edu/-bws/molecular_phylogeny.html. (Acessado em 20 de Março de 2011).

Taylor, R.W. 1980. Notes on the Russian endemic ant genus *Aulacopone* Arnoldi (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche, 86**: 353-361.

Taylor, R.W. 1987. A checklist of the ants of Australia, New Caledonia and New Zealand. **CSIRO Division of Entomology Report No. 41**: 1-92.

Taylor, R.W. & Brown, D.R. 1985. **Zoological Catalogue of Australia 2. Hymenoptera: Formicoidea, Vespoidea and Sphecoidea**. Canberra. 381 pp.

Ward, P.S. 1990. The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. **Systematic Entomology, 15**: 449-489.

Ward, P.S. 2007. Phylogeny, classification, and species-level taxonomy of ants. **Zootaxa, 1668**: 549-563.

Wagner, D.W. 1997. The influence of ants nests on Acacia seed production, herbivory and soil nutrients. **Journal of Ecology, 85**: 83-93.

Weber, N.A. 1939. New ants of rare genera and a new genus of ponerine ants**. Annals of the Entomological Society of America, 32**: 91-104.

Wheeler, G.C. & Wheeler, J. 1952. The ant larvae of the subfamily Ponerinae. Part 1. **American Midland Naturalist, 48**: 111-144.

Wheeler, G.C. & Wheeler, J. 1964. The ant larvae of the subfamily Ponerinae: supplement. **Annals of the Entomological Society of America, 57**: 443-462.

Wheeler, G.C. & Wheeler, J. 1976. Supplementary studies on ant larvae: Ponerinae. **Transactions of the American Entomological Society, 102**: 41-64.

Wheeler, W.M. 1910. **Ants, their structure, development and behaviour**. Columbia University Biological Series 9. New York. 663 pp.

Wheeler, W.M. 1911. A list of the type species of the genera and subgenera of Formicidae. **Annals of the New York Academy of Sciences, 21**: 157-175.

Wheeler, W. M. 1915. *Paranomopone*, a new genus of ponerine ants from Queensland. **Psyche, 22(4)**: 117-120.

Wheeler, W.M. 1922. The ants of the Belgian Congo. **Bulletin of the American Museum of Natural History, 45**: 1-1139.

Wheeler, W.M. 1923. Ants of the genera *Myopias* and *Acanthoponera*. **Psyche, 30(6)**: 175-192.

Wiley, E.O. 1981. **Phylogenetics: the theory and practice of systematics**. John Wiley & Sons, Inc. New York. 439pp.

Wilson, E.O. 1955. A monographic revision of the ant genus *Lasius*. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, 113**: 1-201.

Wilson, E.O. 1984. Tropical social parasites in the ant genus *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome. **Insectes Sociaux, 31**: 316-334.

Wilson, E.O. 2003. ***Pheidole* in the New World. A dominant, hyperdiverse ant genus**. Harvard University Press. Cambridge. Massachusetts. 794 pp.

Wilson, E.O. & Hölldobler, B. 2005. Eusociality: origin and consequences. **Proceedings of the National Association of Science, 102**: 13367-13371.

Yoshimura, M. & Fisher, B.L. 2011. A revision of male ants of the Malagasy region (Hymenoptera: Formicidae): Key to genera of the subfamily Dolichoderinae. **Zootaxa, 2794**: 1-34.

APÊNDICES

TABELA 01: Matriz dos estados de caráter propostos para a análise filogenética de Heteroponerinae: (-) dados ausentes, (?) dados inaplicáveis.

	01				05					10					15					20					25		
Paraponera clavata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	1	1	1	0	0
Pogonomyrmex naegelii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	0	-	1	0	1	2	0	1	0	2	1	1	0
Ectatomma tuberculatum	0	0	1	2	0	1	0	0	0	1	0	-	-	-	0	-	0	0	0	1	-	0	1	4	2	0	0
Gnamptogenys striatula	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	-	-	-	0	-	0	0	0	1	-	0	1	4	2	1	1
Rhytidoponera metallica	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	-	-	-	1	1	0	0	0	1	-	0	1	4	2	1	1
Acanthoponera goeldii	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	2	0	2	1	0	0	0	1
Acanthoponera minor	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	2	0	2	1	0	0	0	1
Acanthoponera mucronata	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	2	0	2	1	0	0	0	1
Acanthoponera peruviana	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	2	0	2	1	0	0	0	1
Acanthoponera sp. A	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	2	0	2	1	0	0	0	1
Acanthoponera sp. B	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	2	0	2	1	0	0	0	1
Aulacopone relicta	1	0	2	1	1	?	1	-	0	0	1	1	1	2	0	-	2	0	2	2	1	2	?	?	?	1	1
Heteroponera angulata	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	3	2	0	1
Heteroponera brounii	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	3	1	0	0
Heteroponera carinifrons	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	?	?	0	0
Heteroponera dentinodis	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	3	2	0	1
Heteroponera dolo	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	3	2	1	1
Heteroponera imbellis	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	3	1	0	1
Heteroponera inca	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	2	1	2	0	3	1	0	1
Heteroponera inermis	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	3	2	0	1
Heteroponera leae	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	2	1	2	0	?	?	0	1
Heteroponera mayri	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	3	2	0	1
Heteroponera microps	1	1	1	2	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	-	1	2	2	2	1	2	0	3	2	0	1
Heteroponera monticola	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0&1	2	1	2	0	3	1	0	1
Heteroponera panamensis	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	3	2	0	1
Heteroponera relicta	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	2	1	2	0	2	1	0	1
Heteroponera robusta	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	3	2	1	1
Heteroponera sp. A	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	1	2	2	1	2	0	3	1	0	1
Heteroponera sp. B	0	0	0	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	2	1	2	0	?	?	0	1
Heteroponera sp. C	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	2	2	1	2	0	2	1	0	1
Heteroponera sp. D	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	3	2	0	1
Heteroponera sp. E	0	0	1	2	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	-	1	0	2	2	1	2	0	?	?	0	1
Heteroponera sp. F	1	1	1	2	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	-	1	2	2	2	1	2	0	3	2	0	1

TABELA 01: Cont.

			30					**35**					**40**					**45**					**50**				
Paraponera clavata	-	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	1	0	0	0	0	0	0
Pogonomyrmex naegelii	-	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	2	1	2	-	1	0	-	0	1	1	1	1
Ectatomma tuberculatum	-	1	0	2	1	0	1	2	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	-	0	1	2	1	0	1	0	0
Gnamptogenys striatula	0	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	2	0	-	-	0	1	2	1	1	1	1	1
Rhytidoponera metallica	0	0	0	2	1	0	2	2	1	0	0	0	1	0	0	2	0	-	-	0	1	2	1	0	1	1	1
Acanthoponera goeldii	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	2	1	2	1	1	1	0	1	2	1	0	0
Acanthoponera minor	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	2	1	2	0	1	1	0	1	2	1	0	0
Acanthoponera mucronata	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1	2	1	0	0
Acanthoponera peruviana	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	0	1	2	1	0	0
Acanthoponera sp. A	0	0	0	0	0	1	1	?	1	1	?	0	0	1	0	1	1	2	?	1	1	0	1	2	1	0	0
Acanthoponera sp. B	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1	0	1	2	1	0	0
Aulacopone relicta	0	0	1	?	0	1	1	?	1	0	?	?	0	0	0	2	1	?	-	?	0	-	1	2	1	1	0
Heteroponera angulata	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	-	1	1	1	1	1	1	0	0
Heteroponera brounii	-	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	2	1	0	-	1	0	-	1	1	1	0	0
Heteroponera carinifrons	-	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	2	1	0	-	1	0	-	1	0	1	0	0
Heteroponera dentinodis	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	-	1	1	1	1	1	1	0	0
Heteroponera dolo	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	-	1	1	1	1	1	1	0	0
Heteroponera imbellis	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	0	-	1	0	-	1	0	1	0	0
Heteroponera inca	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	2	0	1	0	-	1	1	1	0	0
Heteroponera inermis	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	0	-	1	0	-	1	1	1	0	0
Heteroponera leae	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	-	1	0	-	1	1	1	0	0
Heteroponera mayri	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	2	1	1	-	1	0	-	1	1	1	0	0
Heteroponera microps	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	0	-	1	0	-	1	1	1	0	0
Heteroponera monticola	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	2	0	1	0	-	1	1	1	0	0
Heteroponera panamensis	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	-	1	0&1	1	1	1	1	0	0
Heteroponera relicta	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	2	1	0	-	1	0	-	1	0	1	0	0
Heteroponera robusta	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	-	1	1	1	1	1	1	0	0
Heteroponera sp. A	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	0	-	1	0	-	1	0	1	0	0
Heteroponera sp. B	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	1	-	1	0	-	1	1	1	0	0
Heteroponera sp. C	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	2	1	0	-	1	0	-	1	0	1	0	0
Heteroponera sp. D	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	2	1	1	-	1	0	-	1	1	1	0	0
Heteroponera sp. E	0	0	0	0	0	1	1	?	1	1	?	0	0	1	0	2	1	1	-	1	0	-	1	1	1	0	0
Heteroponera sp. F	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	2	1	0	-	1	0	-	1	1	1	0	0

TABELA 01: Cont.

	55					60					65					70					75				80		
Paraponera clavata	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	0	1
Pogonomyrmex naegelii	1	1	0	1	0	0	-	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-	0	0	-	0	1	1
Ectatomma tuberculatum	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	0	0	0	-	2	2	0	0	0	1
Gnamptogenys striatula	1	0	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	-	1	2	1	0	0	1
Rhytidoponera metallica	1	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	-	1	2	0	0	0	2
Acanthoponera goeldii	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	2	1	1	0	1
Acanthoponera minor	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	2	1	2	0	1
Acanthoponera mucronata	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	2	1	2	1	1	0	1
Acanthoponera peruviana	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	2	1	2	1	2	0	1
Acanthoponera sp. A	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	2	1	2	1	1	0	1
Acanthoponera sp. B	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	2	1	2	1	1	0	1
Aulacopone relicta	1	0	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	-	2	2	0	0	0	1
Heteroponera angulata	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	2	1	2	0	1
Heteroponera brounii	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	-	1	2	1	0	0	2
Heteroponera carinifrons	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	-	1	2	1	0	0	1
Heteroponera dentinodis	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	2	2	1	2	0	1
Heteroponera dolo	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	2	0	1
Heteroponera imbellis	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	-	2	2	1	2	0	2
Heteroponera inca	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	1	2	1	0	0	0
Heteroponera inermis	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	-	1	2	1	2	0	1
Heteroponera leae	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	-	1	0	0	-	2	2	1	0	0	1
Heteroponera mayri	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	2	2	1	2	0	1
Heteroponera microps	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	2	1	1	1	0	1	0	0	0	0	-	2	2	1	2	0	2
Heteroponera monticola	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	2	2	2	1	0	0	0
Heteroponera panamensis	1	1	1	1	0	0&1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	2	1	2	0	1
Heteroponera relicta	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	-	1	2	0	2	0	0
Heteroponera robusta	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	2	1	2	0	1
Heteroponera sp. A	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	-	2	2	1	2	0	2
Heteroponera sp. B	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	-	1	0	0	-	2	2	1	0	0	1
Heteroponera sp. C	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	-	1	2	0	2	0	0
Heteroponera sp. D	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	2	2	1	2	0	1
Heteroponera sp. E	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	2	2	0	1	0	1
Heteroponera sp. F	1	1	1	1	0	0	-	1	0	1	2	1	1	1	0	1	0	0	0	0	-	2	1	-	2	0	2

TABELA 01: Cont.

				85					90					95					100	
Paraponera clavata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0
Pogonomyrmex naegelii	0	0	1	1	0	-	0	5	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-	0	2
Ectatomma tuberculatum	1	0	1	0	2	1	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	-	0	0
Gnamptogenys striatula	1	0	1	0	2	1	0	2	0	1	0	1	1	0	1	0	0	-	1&2	0&1
Rhytidoponera metallica	1	0	1	0	2	1	0	2	0	0	1	1	1	0	0	0	0	-	0	2
Acanthoponera goeldii	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-	2	0
Acanthoponera minor	2	1	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-	2	0
Acanthoponera mucronata	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-	2	0
Acanthoponera peruviana	0	1	1	0	1	1	1	5	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-	2	0
Acanthoponera sp. A	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-	2	0
Acanthoponera sp. B	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	-	2	0
Aulacopone relicta	1	0	?	0	1	1	?	3	0	?	0	1	1	0	?	0	?	?	?	?
Heteroponera angulata	2	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	?	?	?	?	?
Heteroponera brounii	2	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Heteroponera carinifrons	2	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Heteroponera dentinodis	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
Heteroponera dolo	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	0	0	-	1	1
Heteroponera imbellis	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1
Heteroponera inca	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Heteroponera inermis	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	0	0	-	1&2	0&1
Heteroponera leae	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	2	0	0	0	0	-	1	1
Heteroponera mayri	2	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1
Heteroponera microps	1	0	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	0	0	-	1	1
Heteroponera monticola	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	?	?	?	1&2	1
Heteroponera panamensis	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1&2	0&1
Heteroponera relicta	2	1	1	0	1	1	0	4	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1
Heteroponera robusta	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	0	0	-	1	1
Heteroponera sp. A	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	0	?	?	1	1
Heteroponera sp. B	2	1	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	2	0	0	0	0	-	1	1
Heteroponera sp. C	2	1	1	0	1	1	0	4	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
Heteroponera sp. D	2	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	?	?	?	1	1
Heteroponera sp. E	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	?	?	1	1
Heteroponera sp. F	2	0	1	0	1	1	0	5	0	1	0	1	1	0	0	0	?	?	1	1

PRANCHAS DE IMAGENS

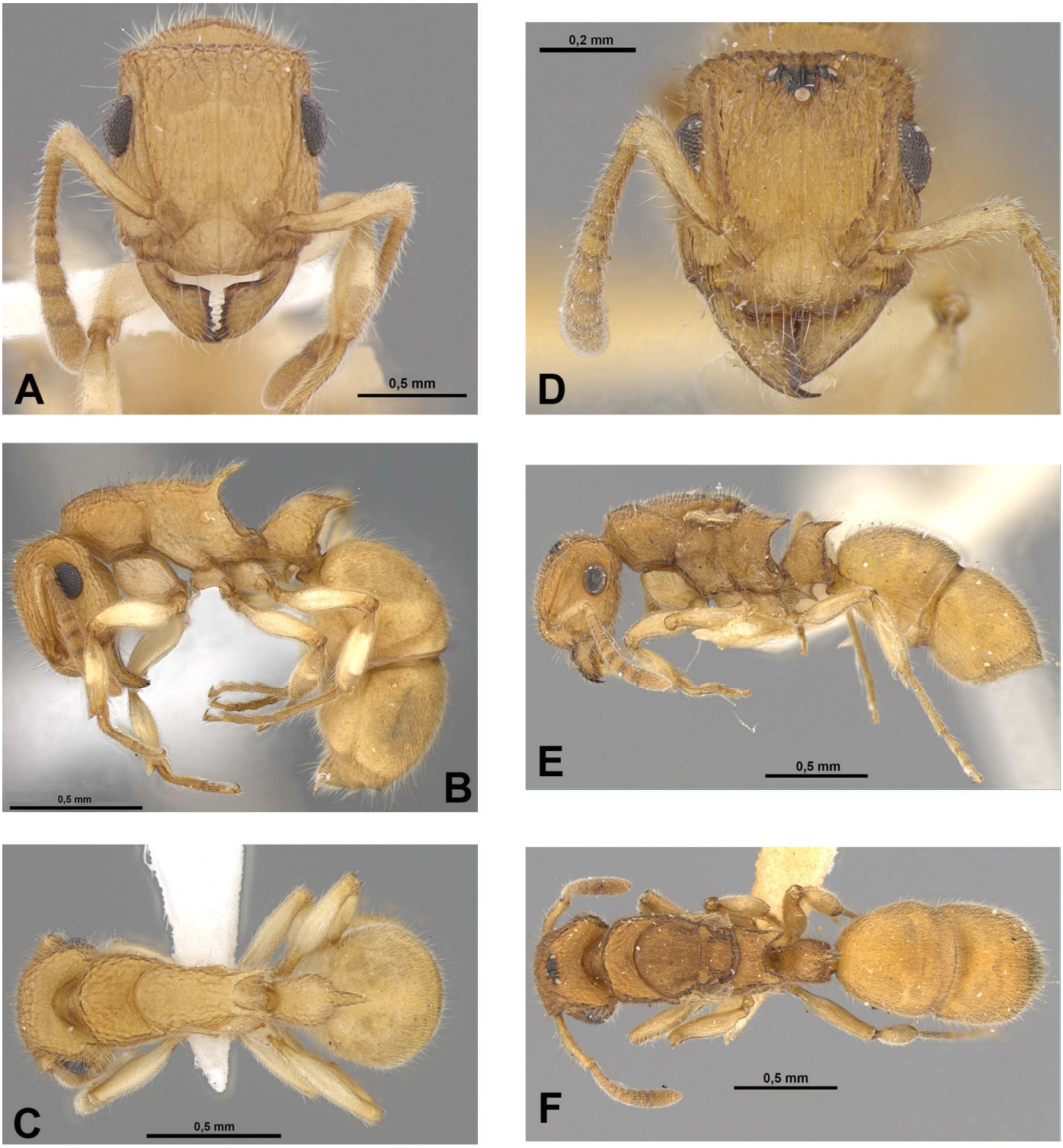

Figura 06. *Acanthoponera goeldii*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Sete Barras). D-F: Gine em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SC: Seara).

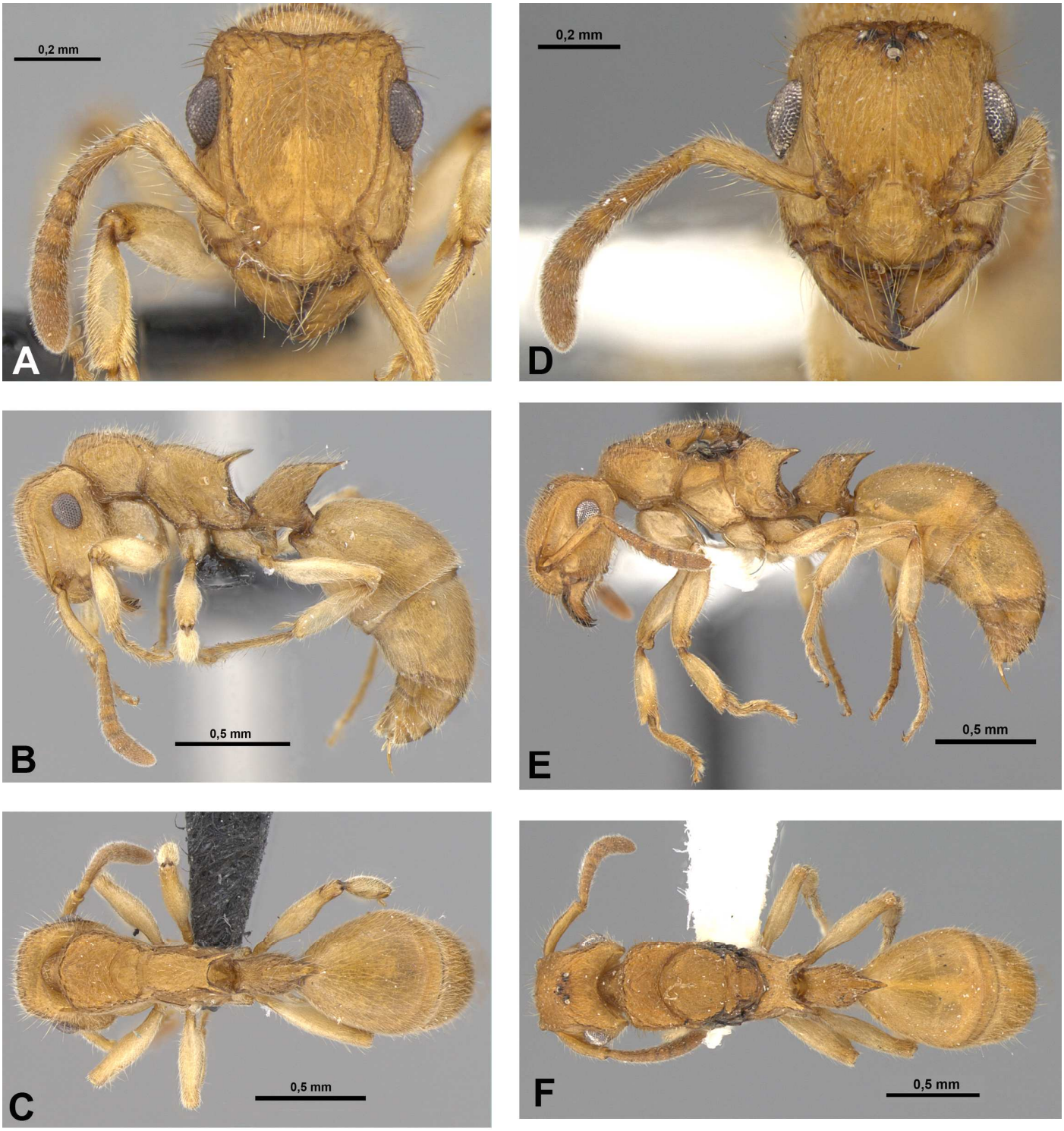

Figura 07. *Acanthoponera minor*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Costa Rica: Heredia: La Selva). D-F: Gine em vista frontal, lateral e dorsal (Costa Rica: Limón: Guapiles).

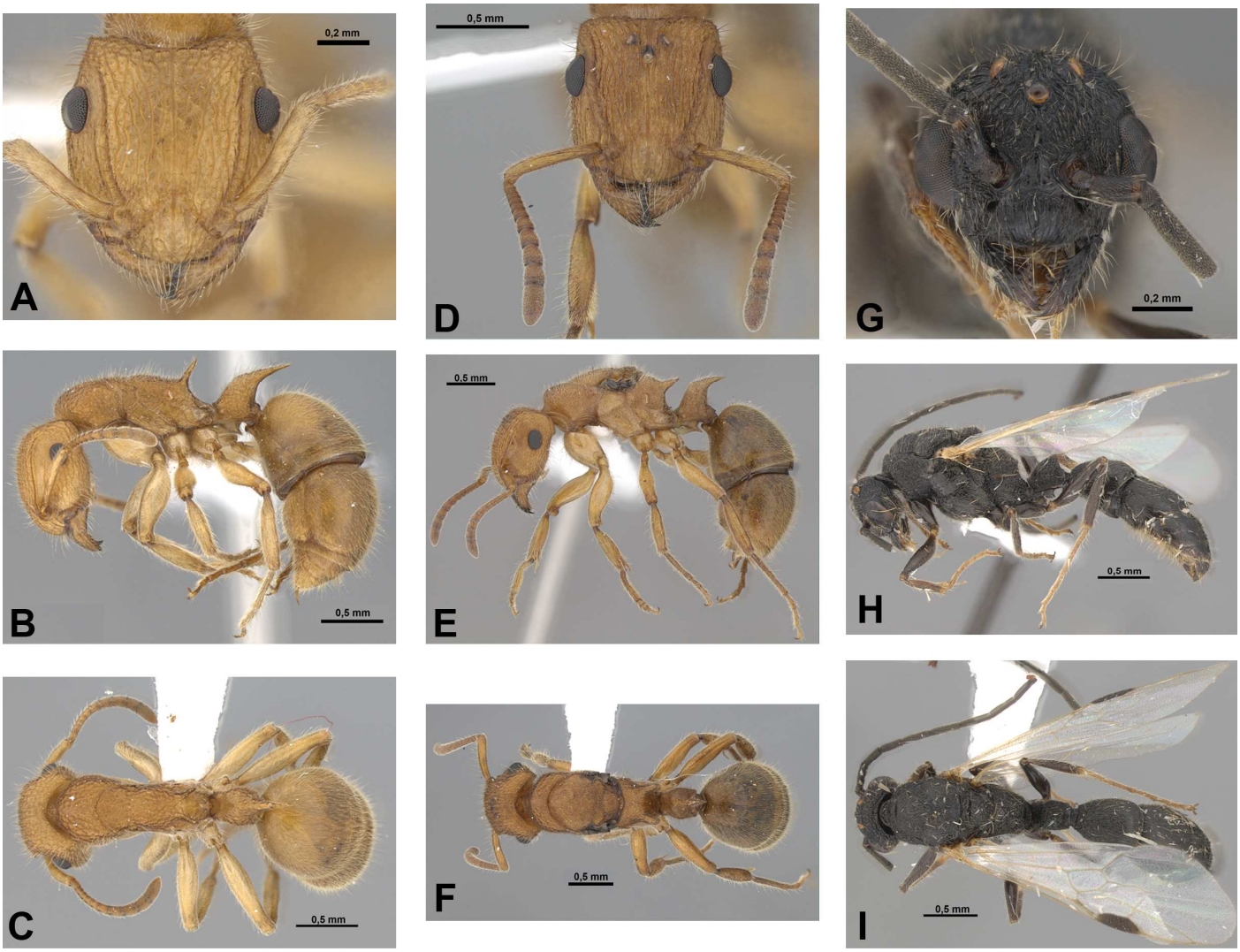

Figura 08. *Acanthoponera mucronata*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP, Ubatuba). D-F: Gine em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: São Paulo). G-I: Macho em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: MG: Viçosa).

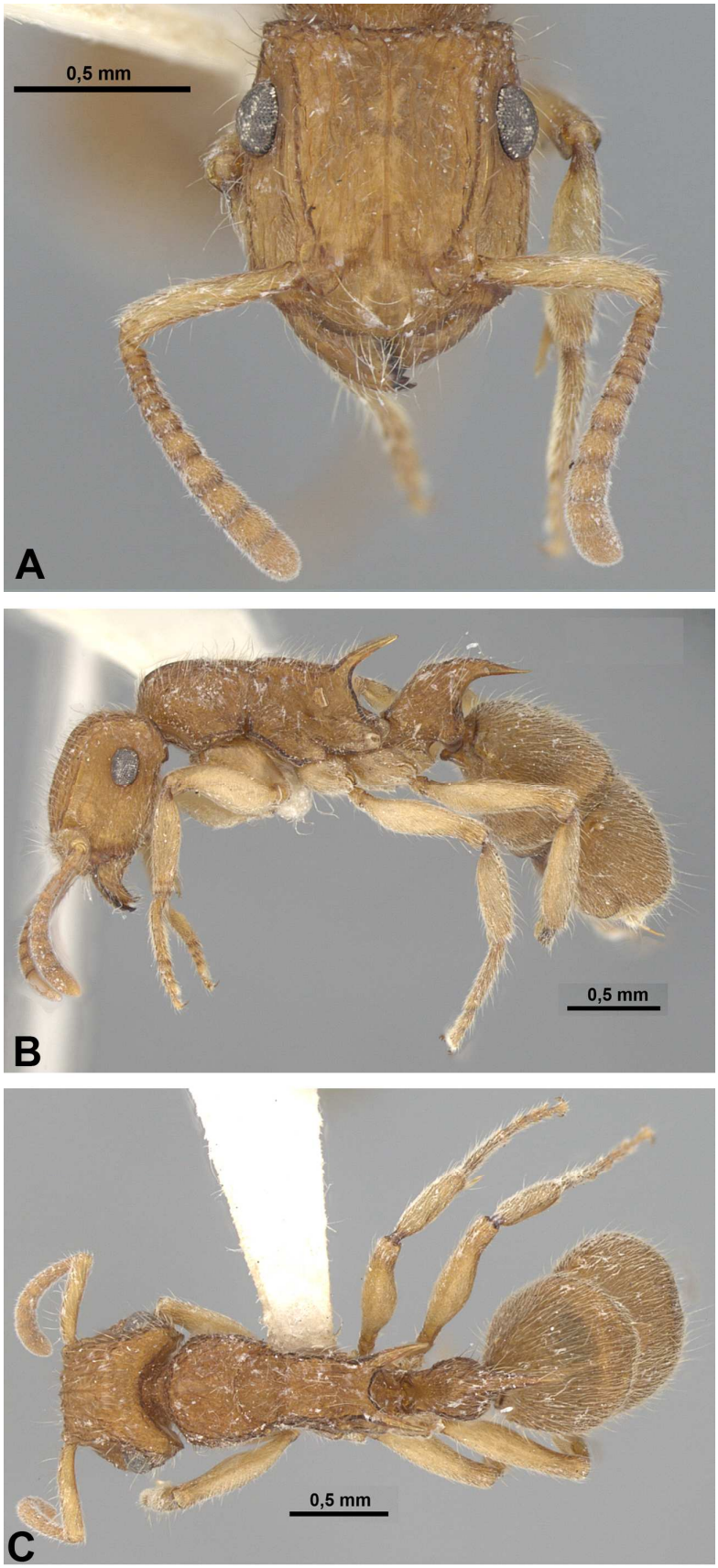

Figura 09. *Acanthoponera peruviana*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Equador: Morona-Santiago: Los Tayos).

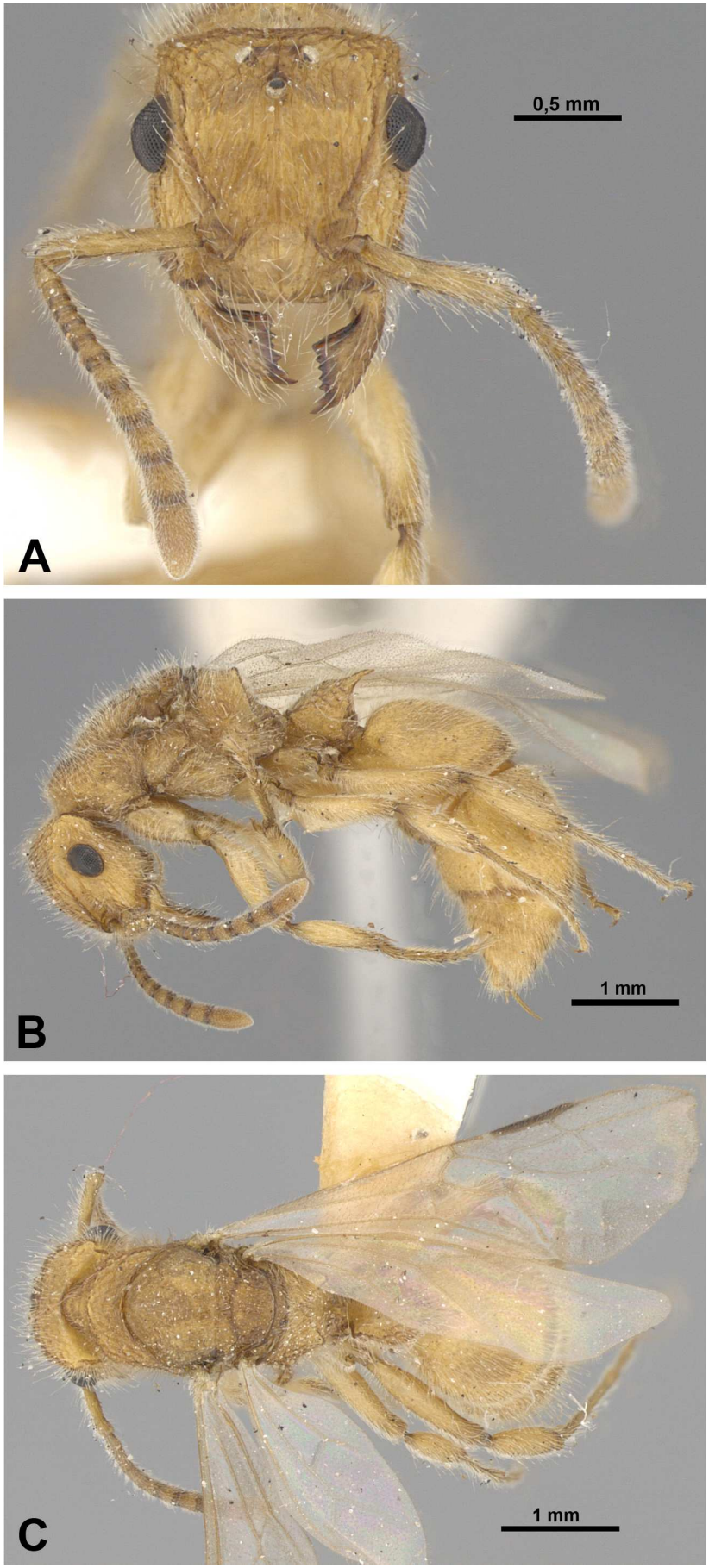

Figura 10. *Acanthoponera* sp. n. A. A-C: Gine em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SC: Seara).

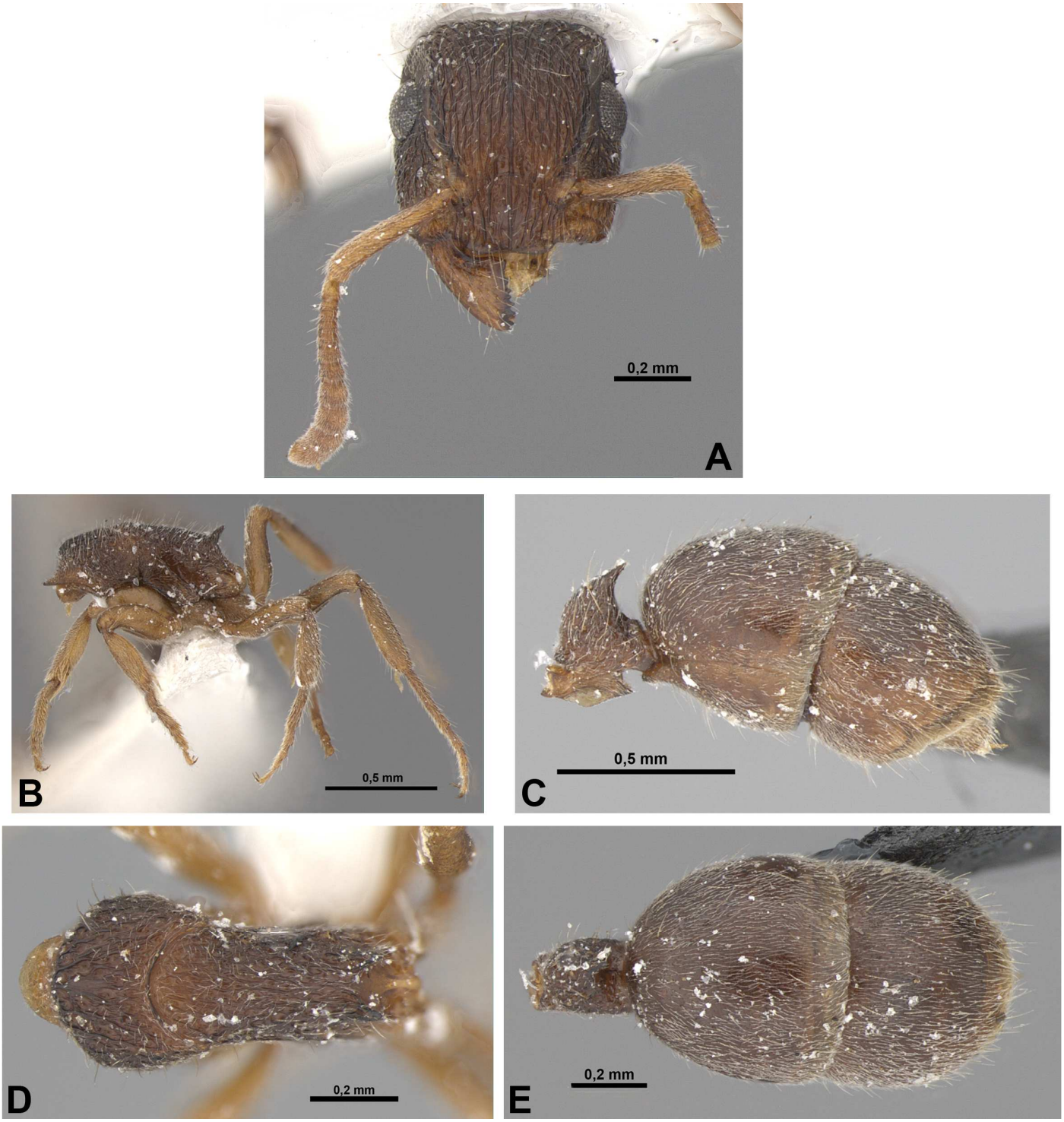

Figura 11. *Acanthoponera* sp. n. B. Operária em vista frontal (A), lateral (B-C) e dorsal (D-E) (Uruguai: Rivera: Minas de Corrales).

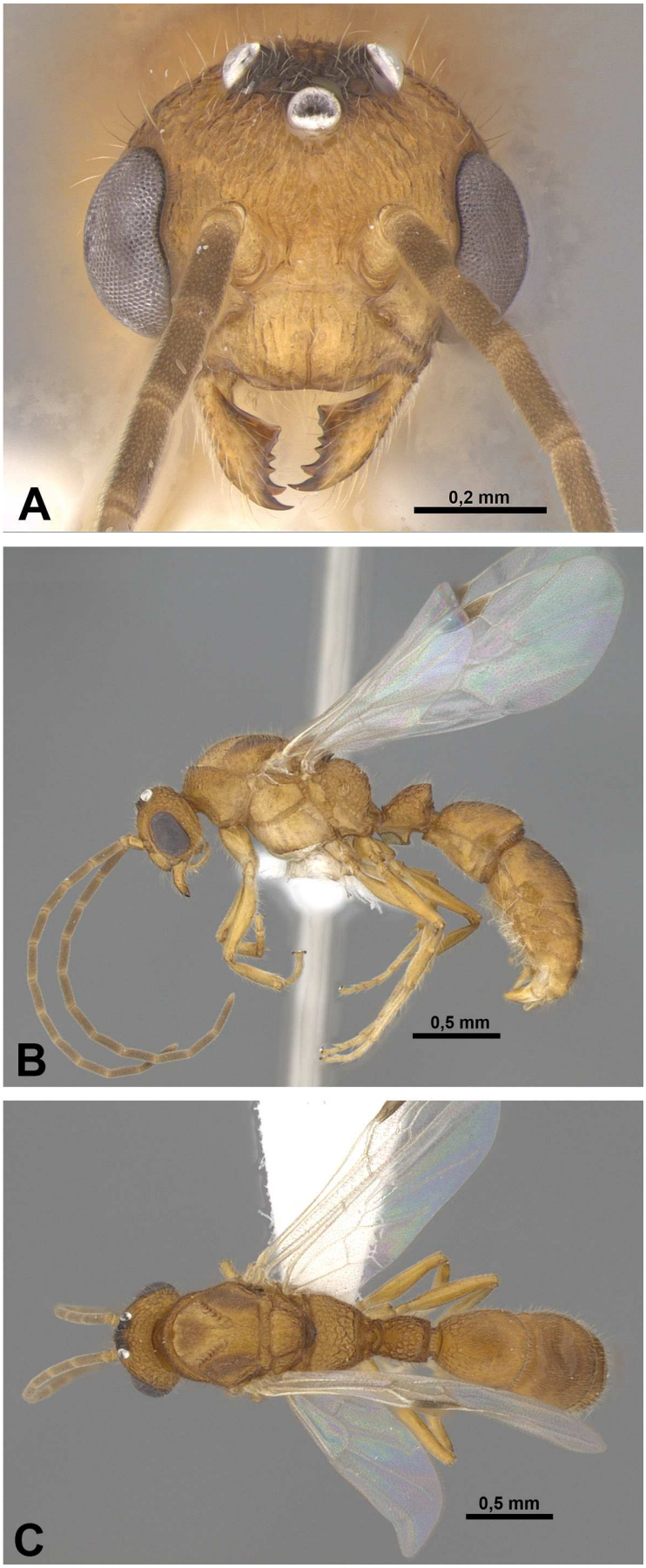

Figura 12. *Acanthoponera* sp. Macho não identificado. A-C: vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Campinas).

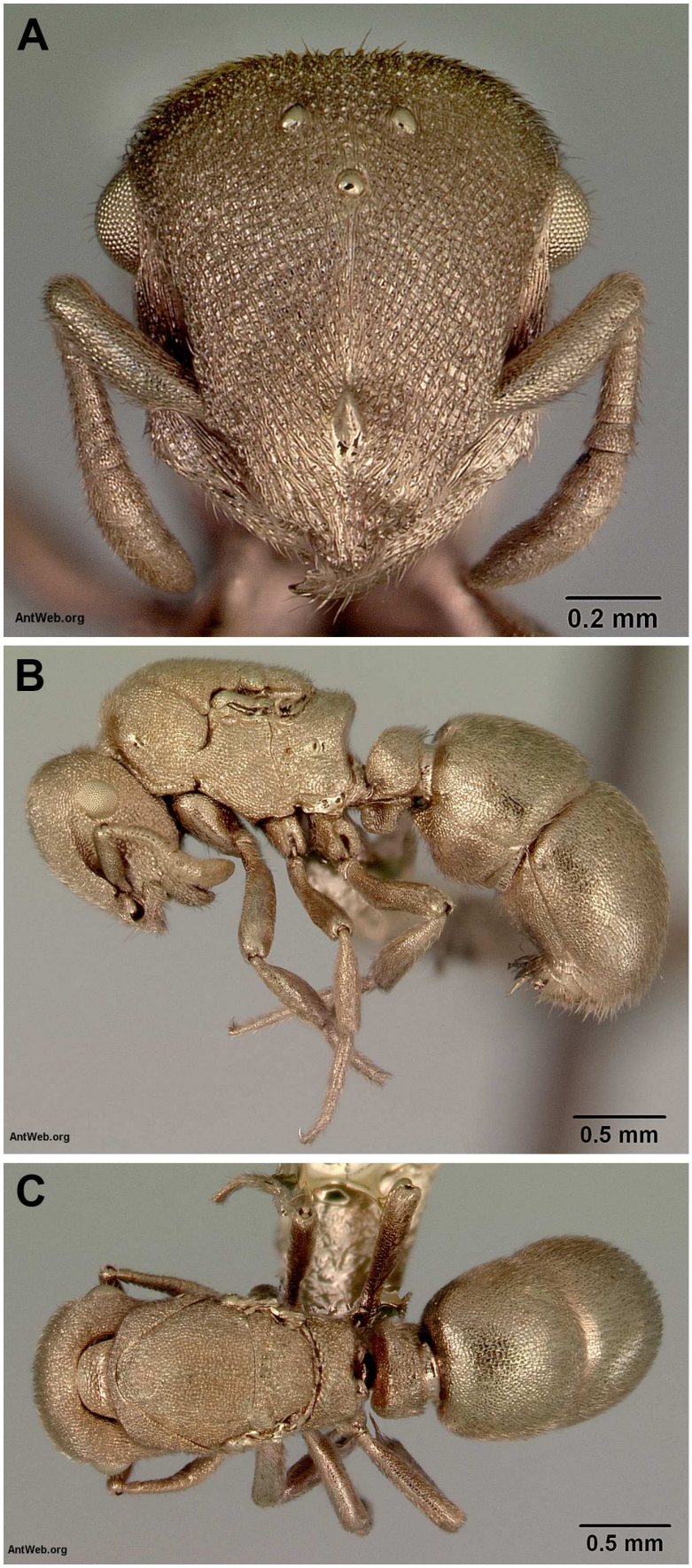

Figura 13. *Aulacopone relicta*. A-C: Gine (metalizada) em vista frontal, lateral e dorsal (Azerbaijão: Alekseyevka). Imagem de April Nobile (CASC). Espécime CASENT0172182.

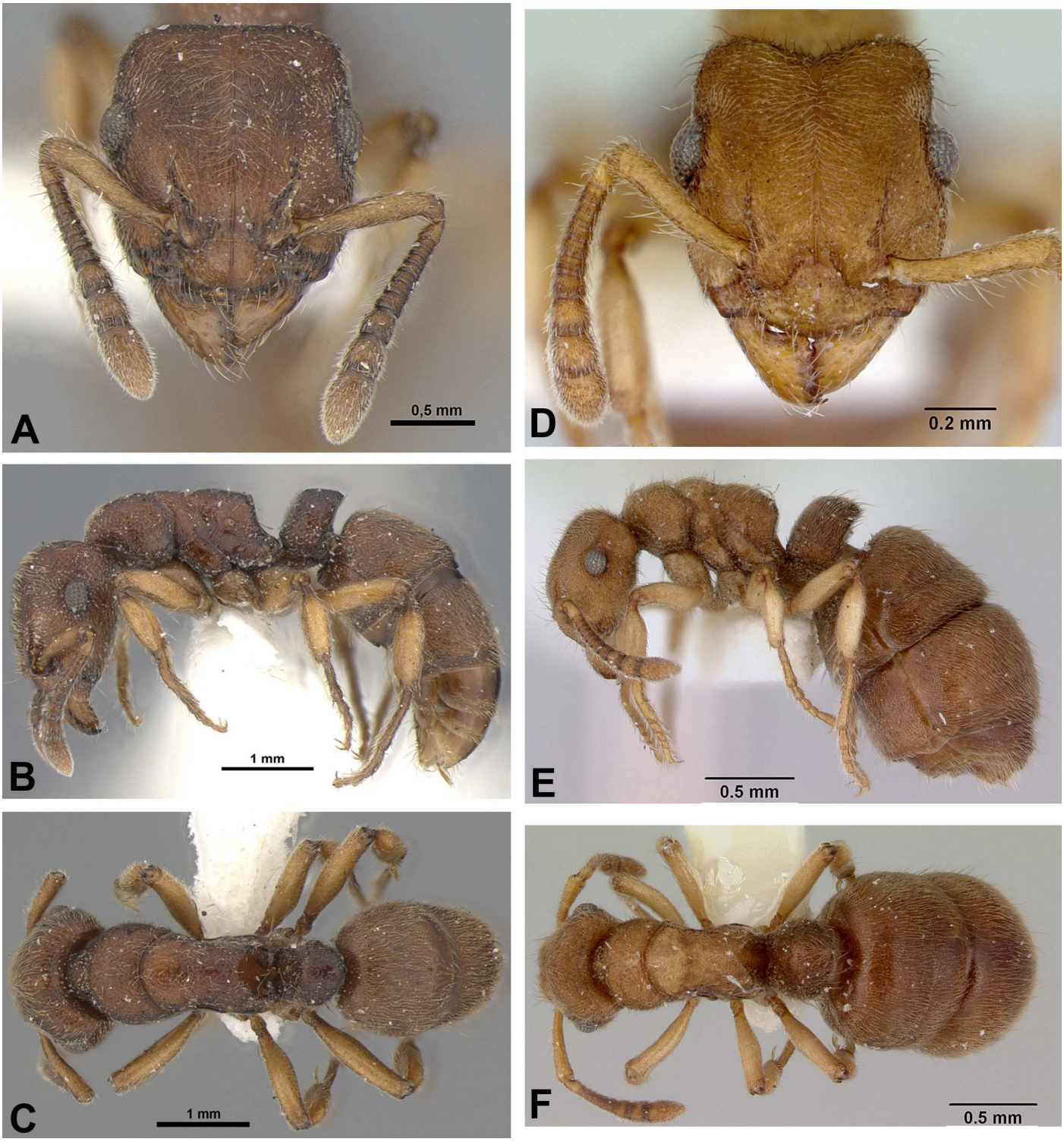

Figura 14. *Heteroponera brounii*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Nova Zelândia: Auckland: Nikotahu). D-F: Ergatóide em vista frontal, lateral e dorsal (Nova Zelândia: Auckland: Waitakere Range). Imagem da ergatóide feita por April Nobile (CASC). Espécime CASENT0172108.

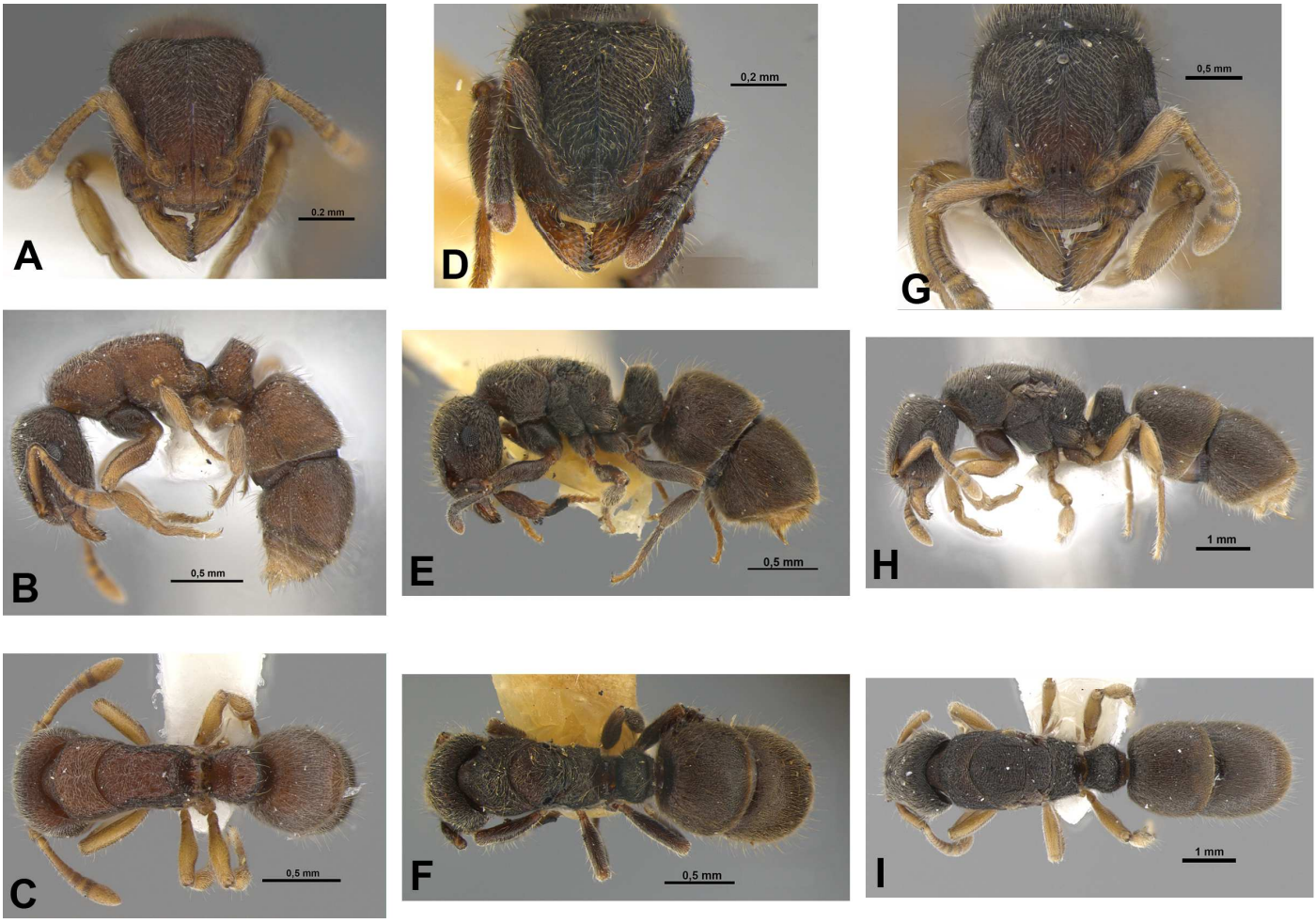

Figura 15. *Heteroponera imbellis*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: NSW: Caramba). D-F: Ergatóide em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: Victoria: One Tree Hill). G-I: Gine alada em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: NSW: Wyong).

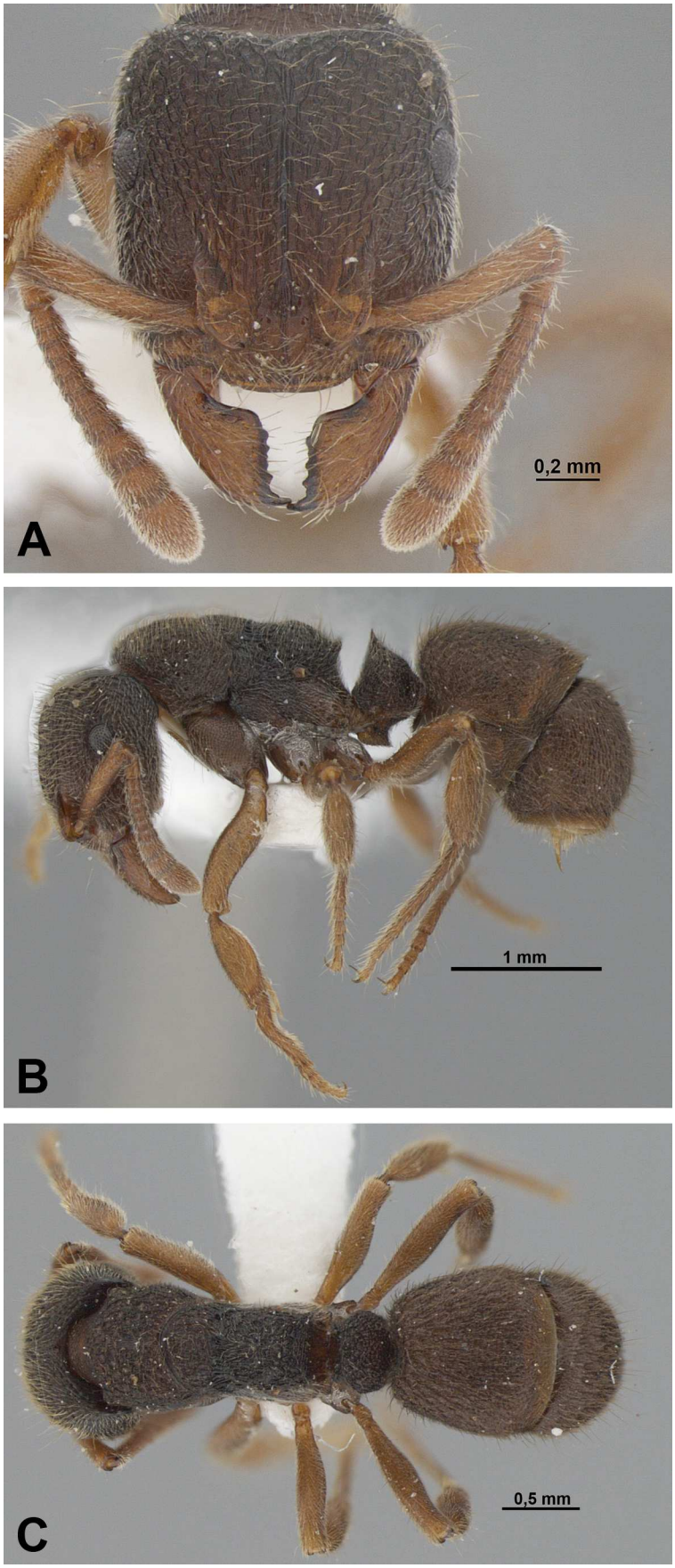

Figura 16. *Heteroponera leae*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: NSW: Sydney).

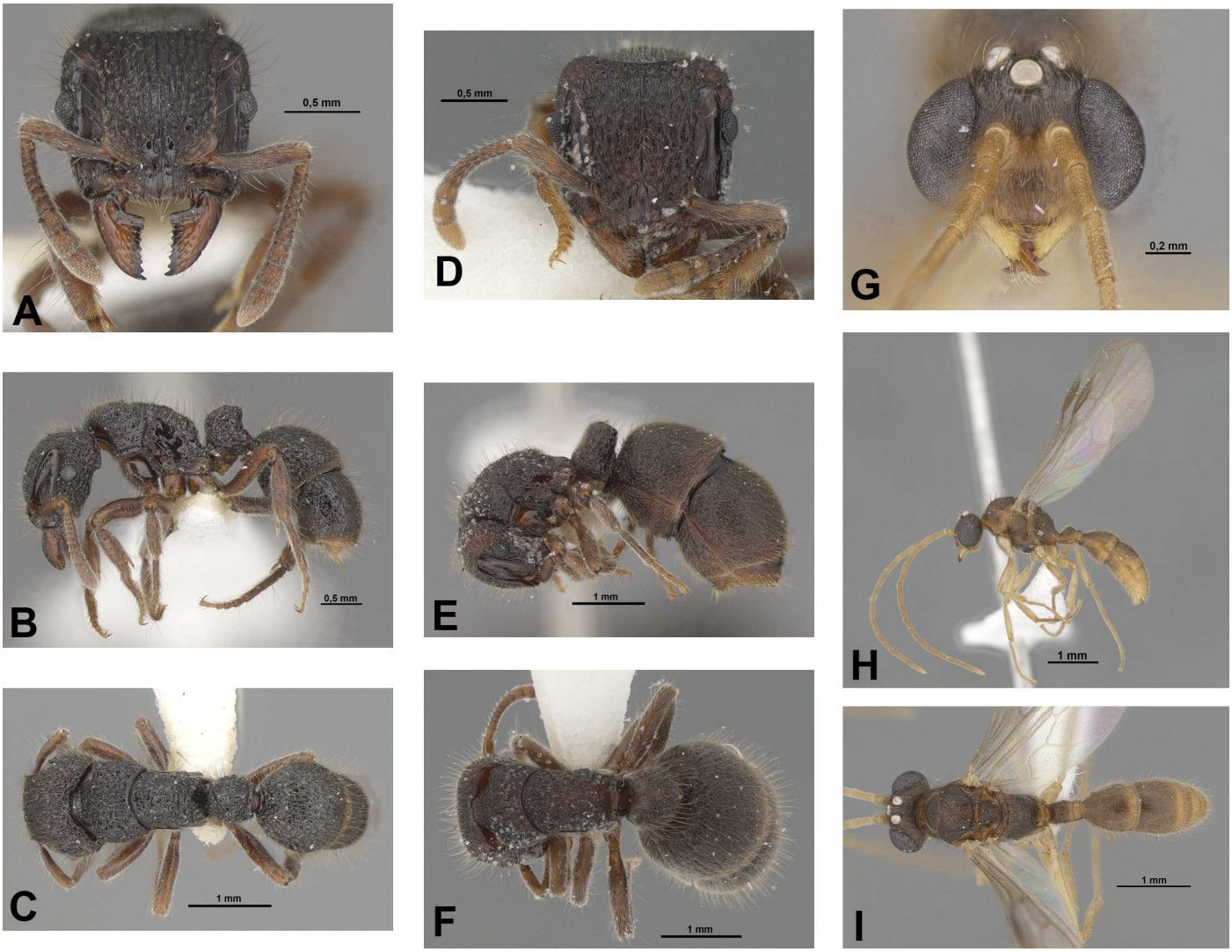

Figura 17. *Heteroponera relicta*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: Queensland: Mary Creek). D-F: Ergatóide em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: Queensland: Lake Eacham). G-I: Macho em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: Queensland: Cape Tribulation).

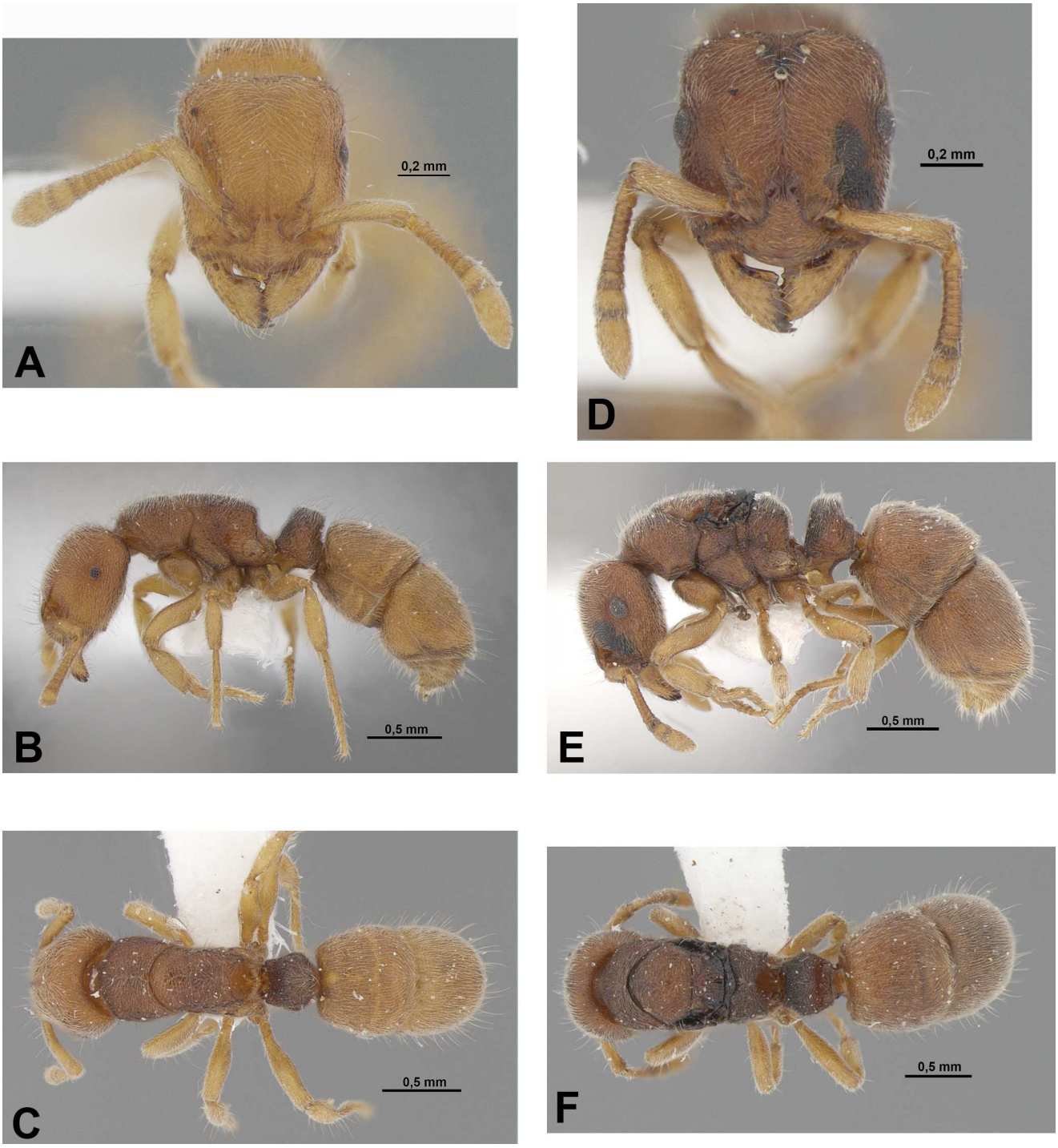

Figura 18. *Heteroponera* sp. n. A. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: NSW: Barrington). D-F: Gine alada em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: NSW: Barrington).

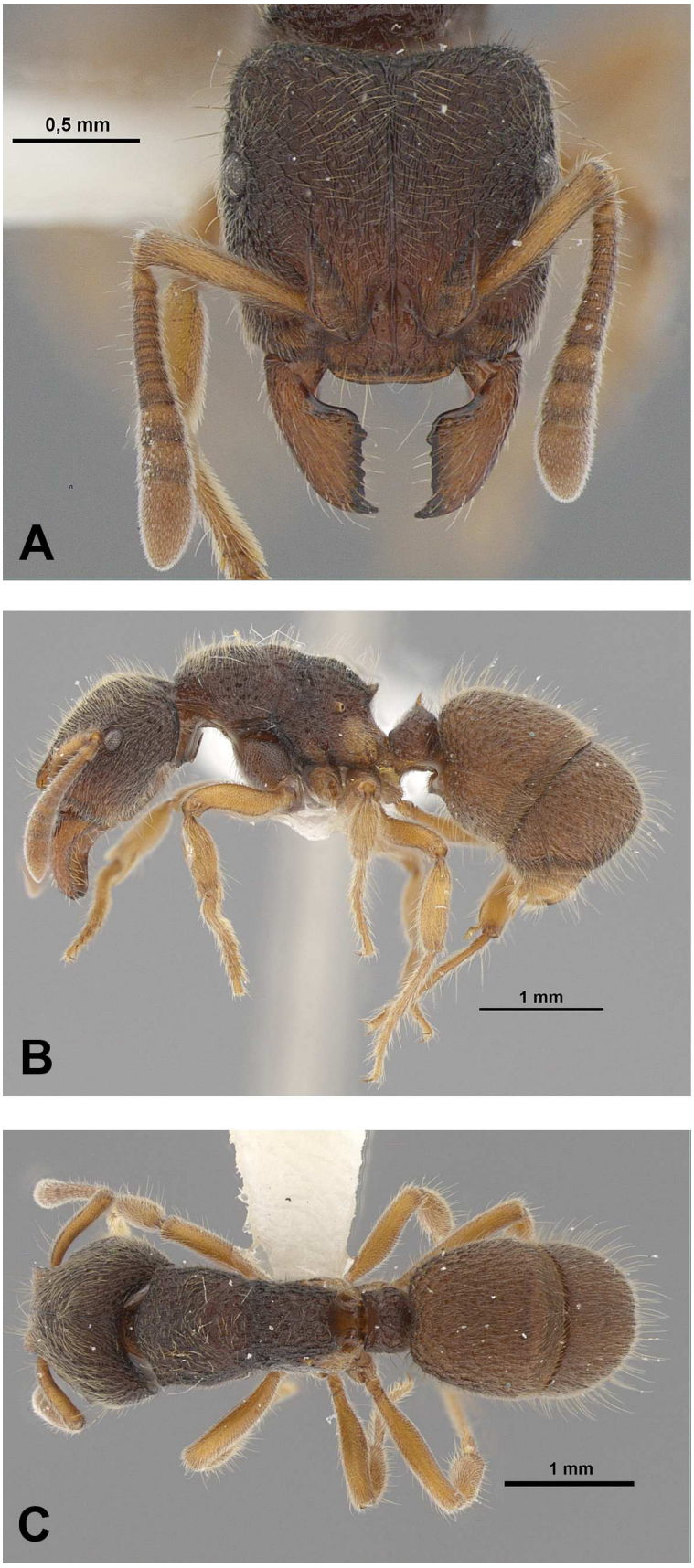

Figura 19. *Heteroponera* sp. n. B. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: Queensland: Eungella).

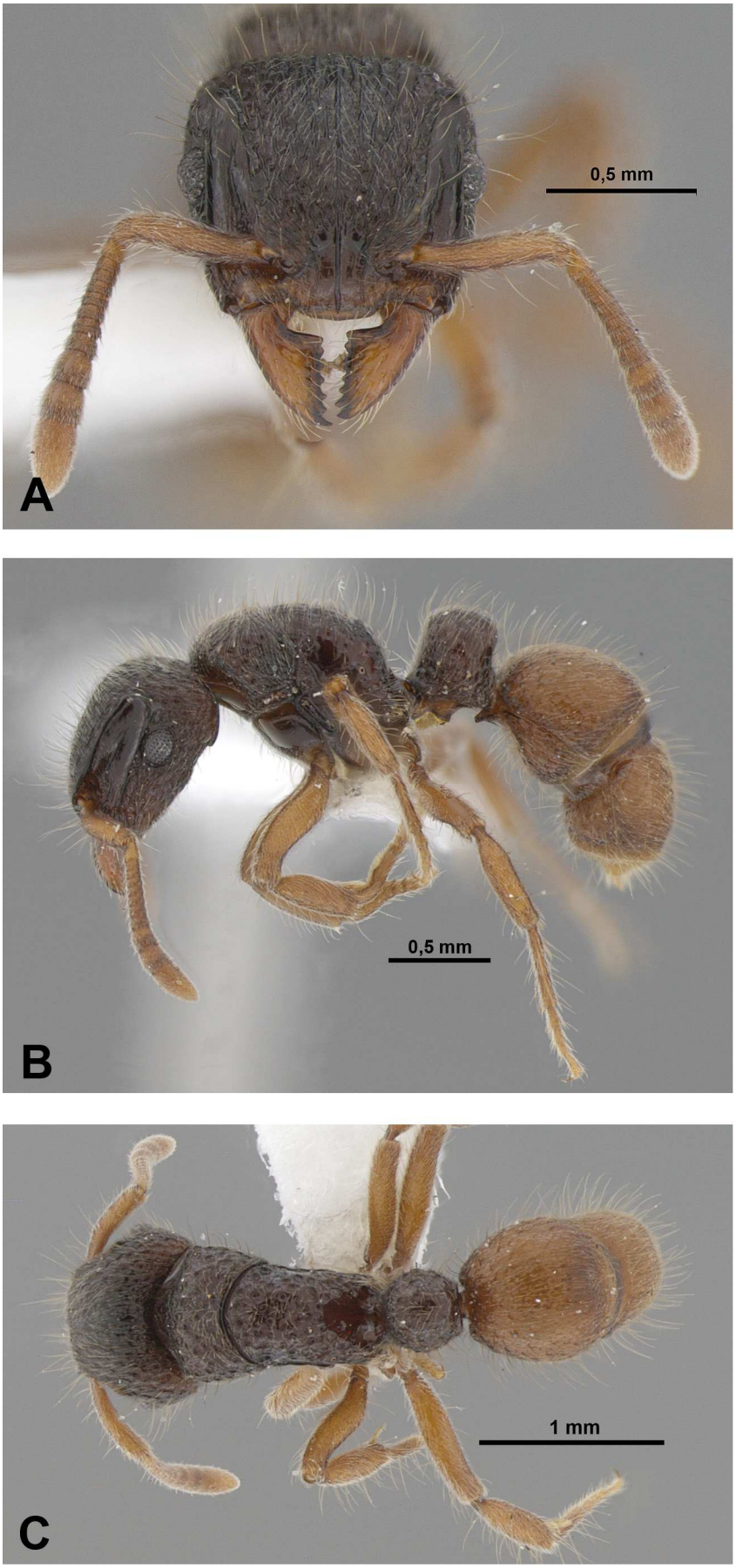

Figura 20. *Heteroponera* sp. n. C. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Austrália: Queensland: Cape Tribulation).

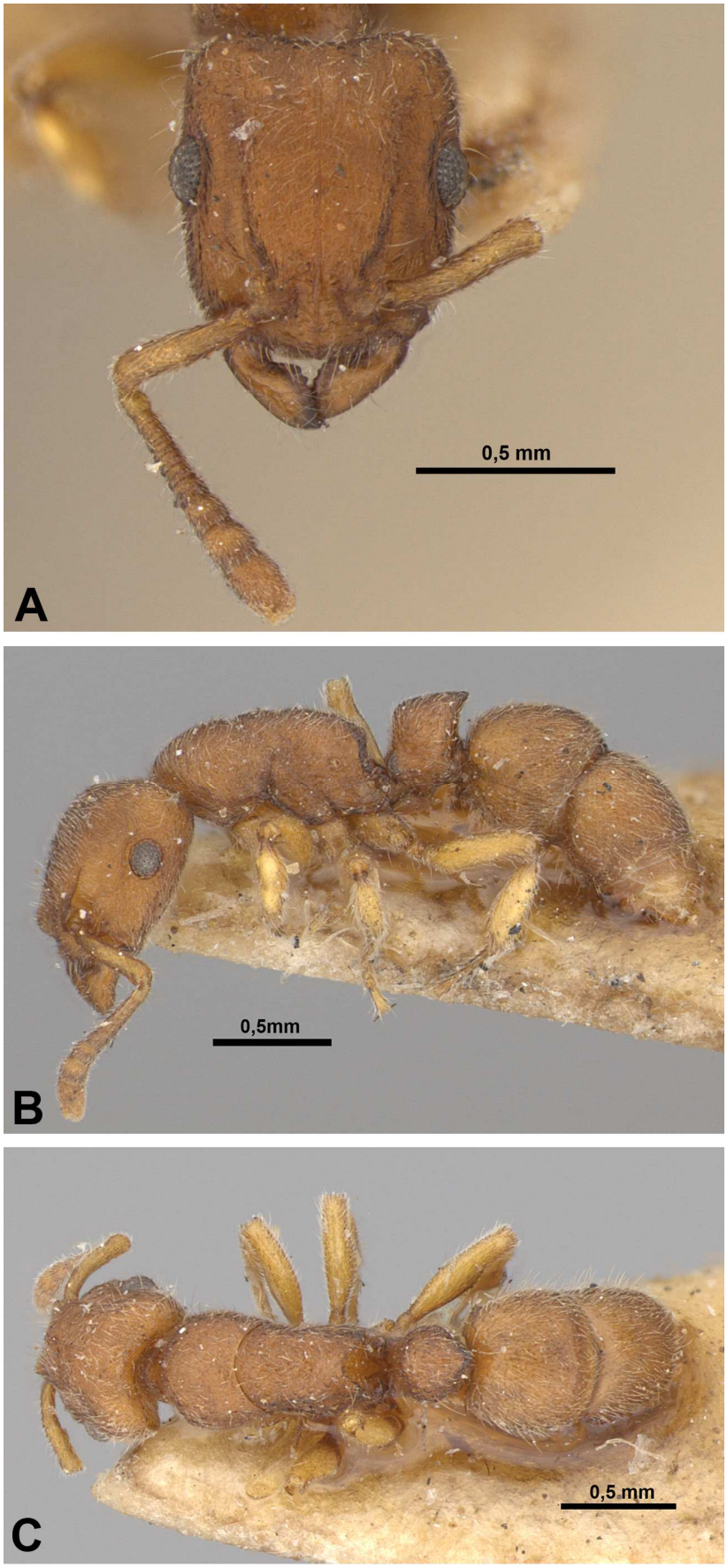

Figura 21. *Heteroponera angulata*. A-C: Operária (síntipo) em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: ES: Santa Teresa).

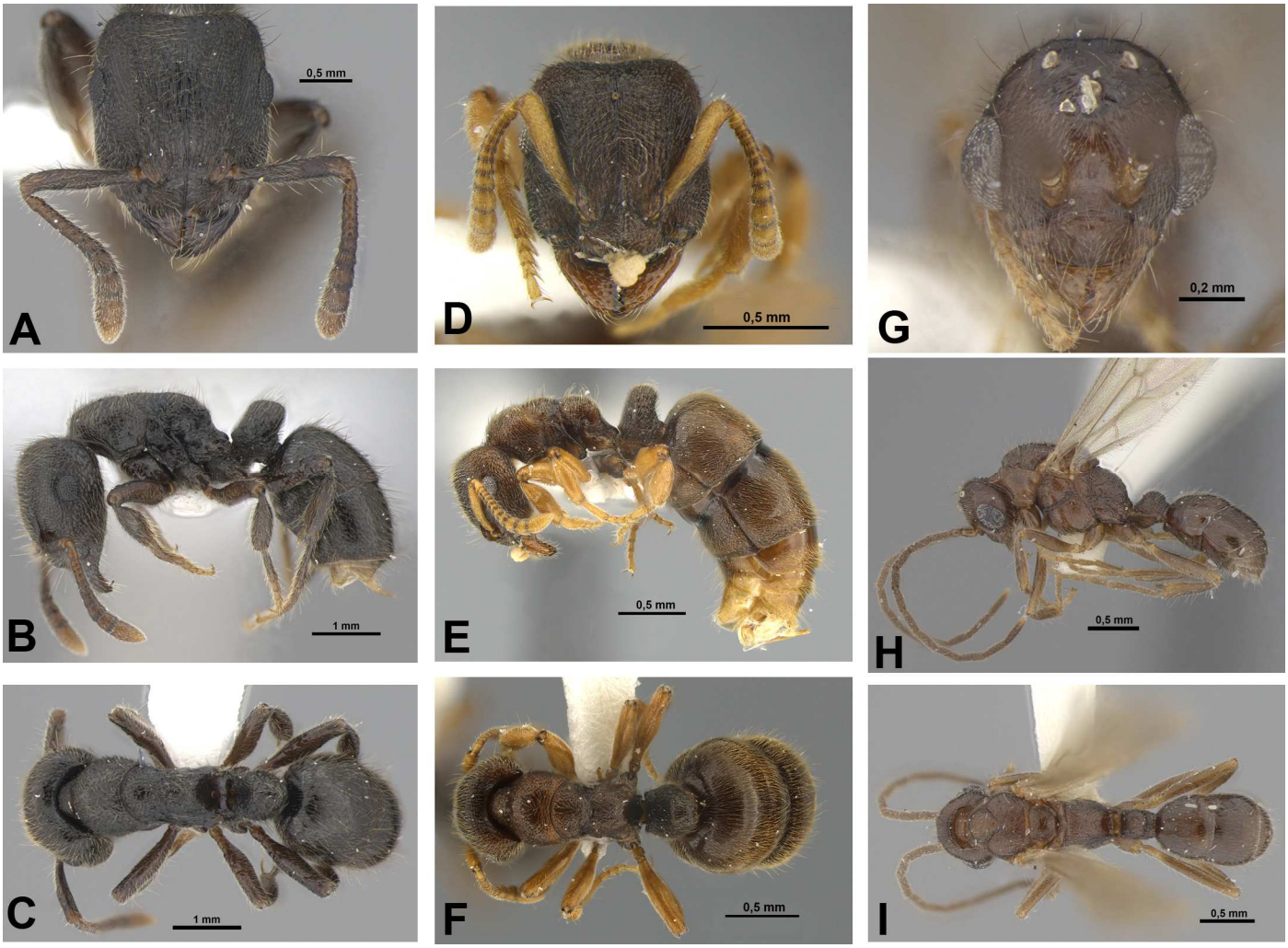

Figura 22. *Heteroponera carinifrons*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Chile: La Araucanía: Temuco). D-F: Ergatóide em vista frontal, lateral e dorsal (Chile: Biobío: Arauco). G-I: Macho em vista frontal, lateral e dorsal (Chile: Los Ríos: Valdivia).

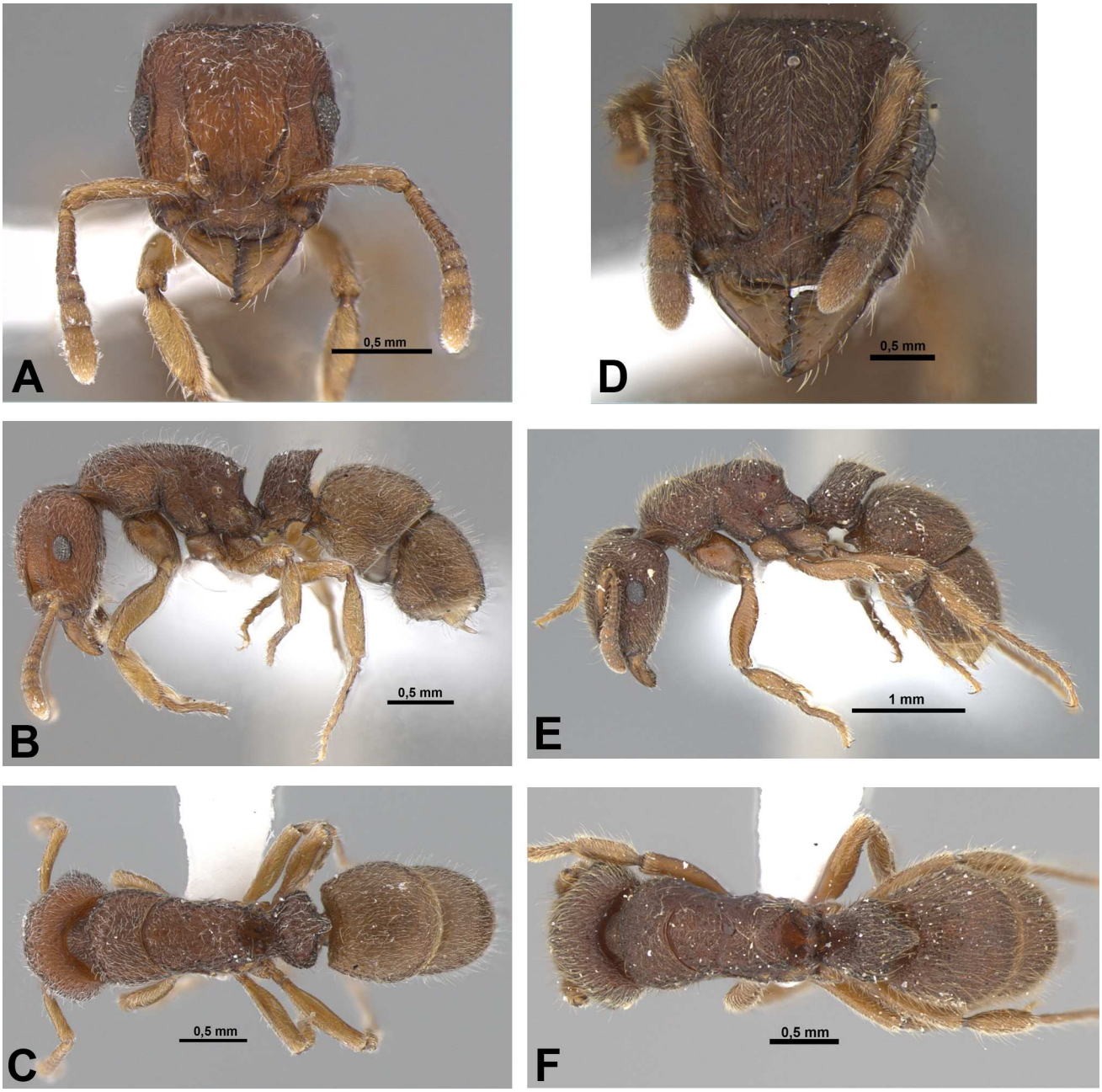

Figura 23. *Heteroponera dentinodis*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Salesópolis). D-F: Ergatóide em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Praia Grande).

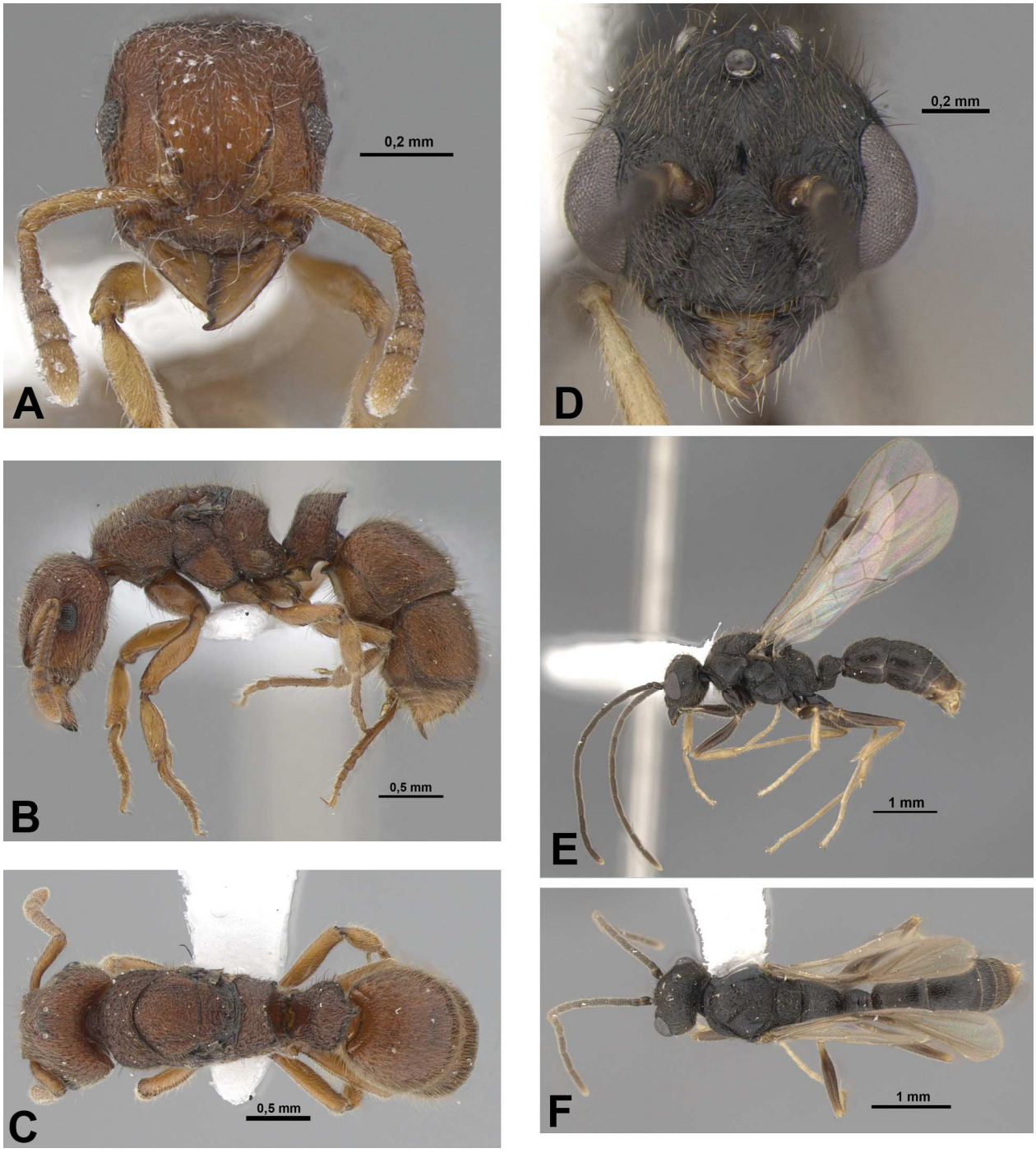

Figura 24. *Heteroponera dentinodis*. A-C: Gine alada em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: São Paulo). D-F: Macho em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Salesópolis).

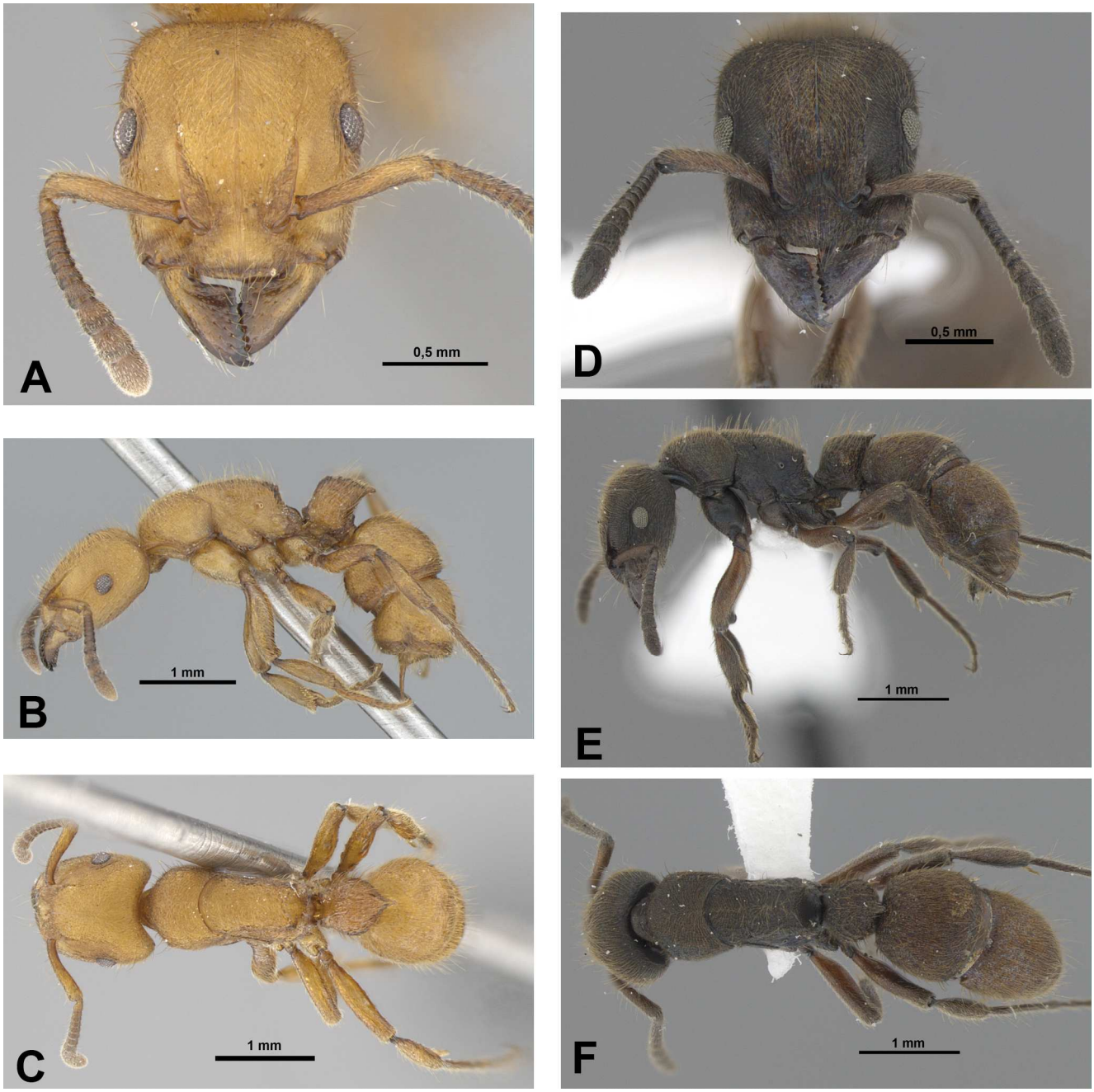

Figura 25. *Heteroponera dolo*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: RS: Itati). D-F: Operária (variedade escura) em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: MG: Viçosa).

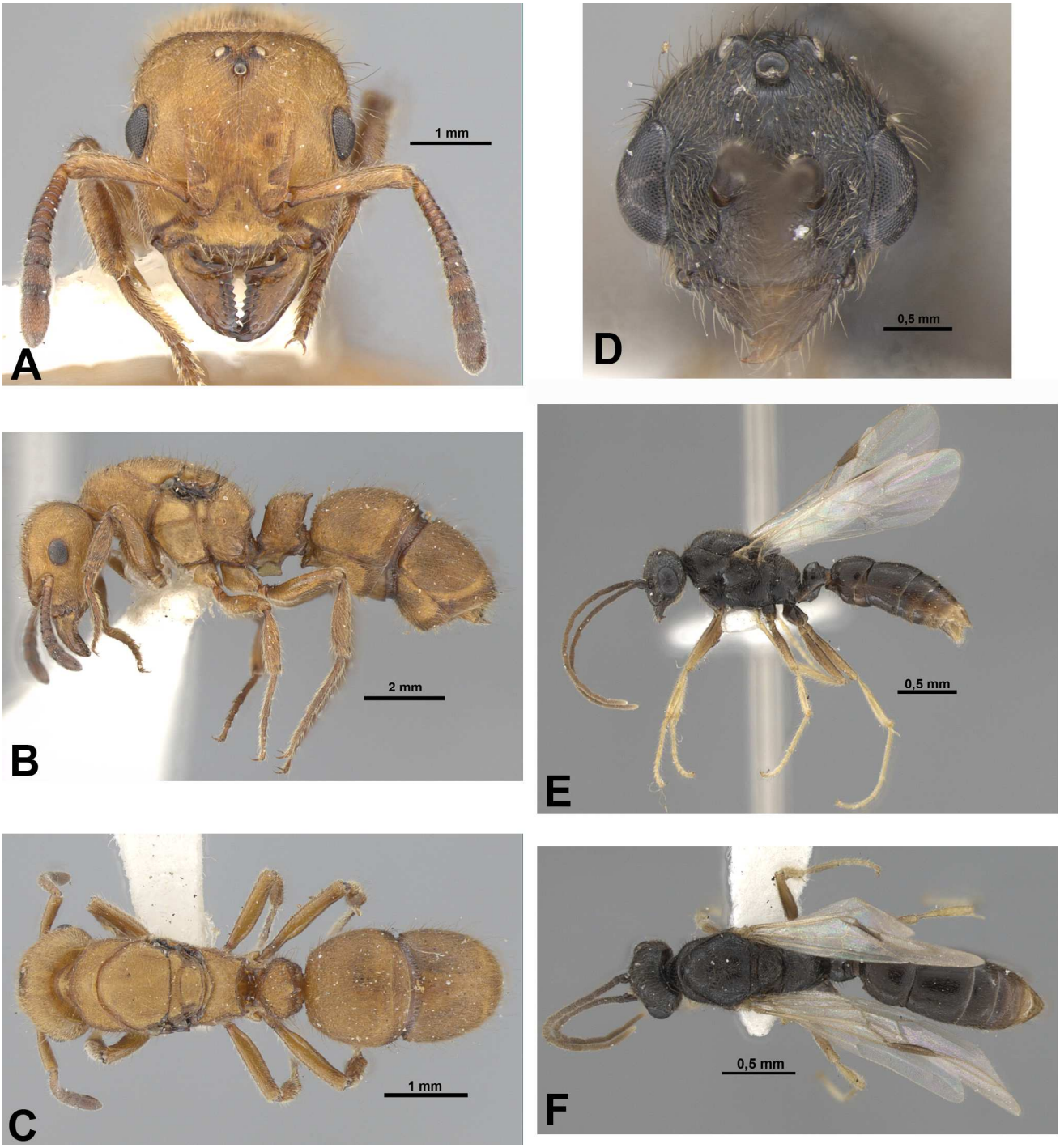

Figura 26. *Heteroponera dolo*. A-C: Gine alada em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: São Paulo). D-F: Macho em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: São Paulo).

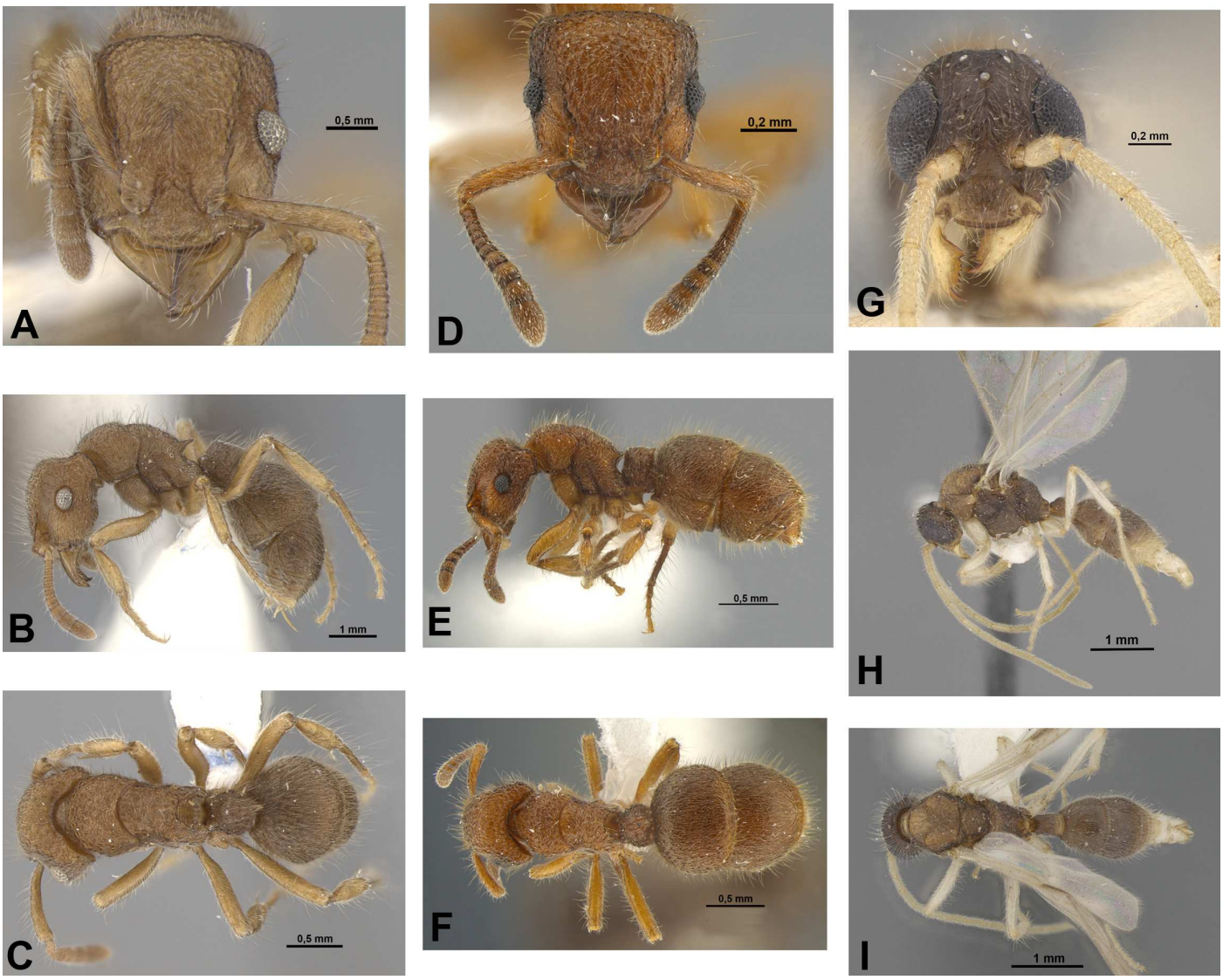

Figura 27. *Heteroponera inca*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Colômbia: Valle del Cauca: Cali). D-F: Ergatóide em vista frontal, lateral e dorsal (Colômbia: Valle del Cauca: Cali). G-I: Macho em vista frontal, lateral e dorsal (Colômbia: Valle del Cauca: Cali).

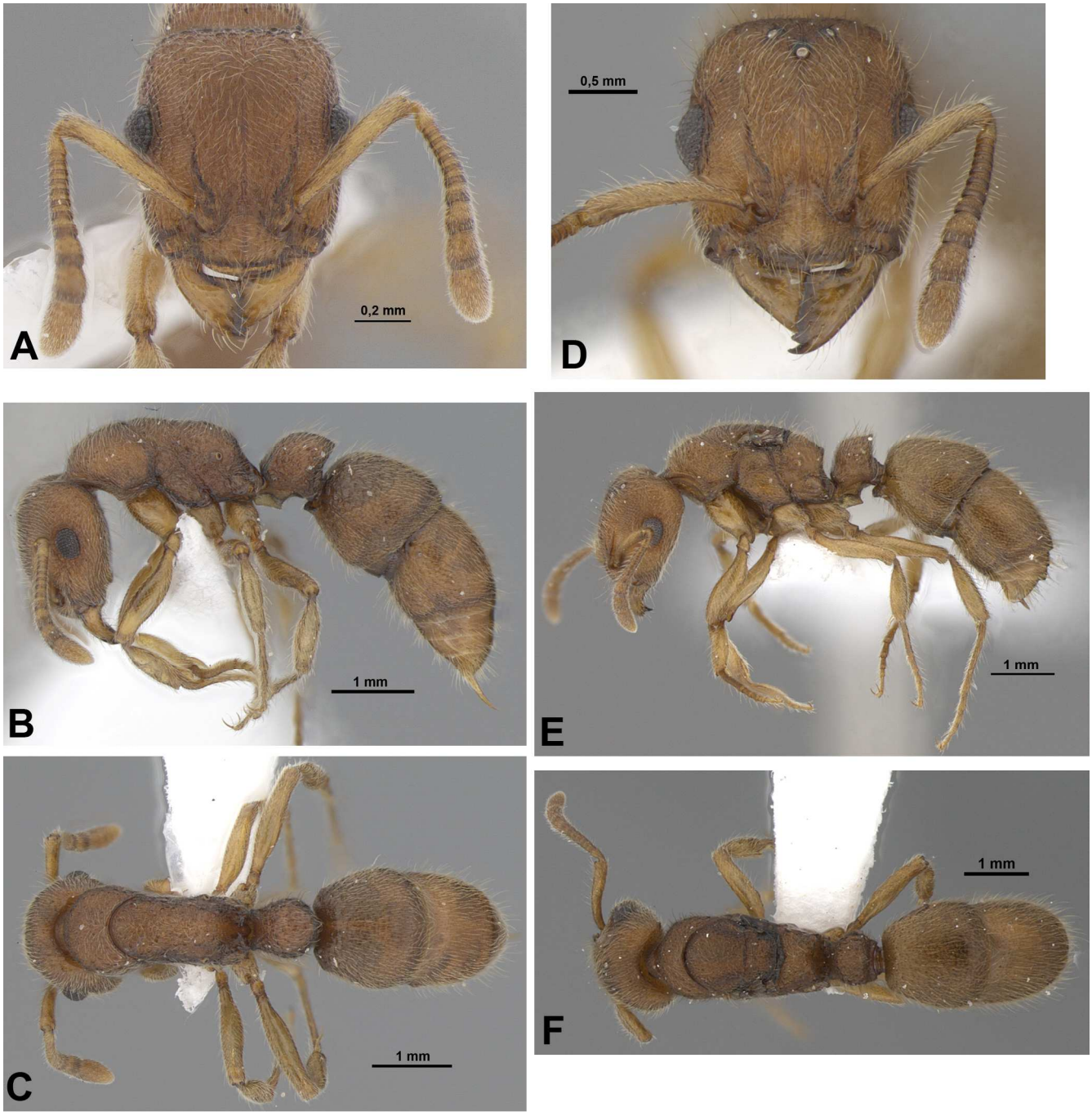

Figura 28. *Heteroponera inermis*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: RS: São Francisco de Paula). D-F: Gine alada em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Ubatuba).

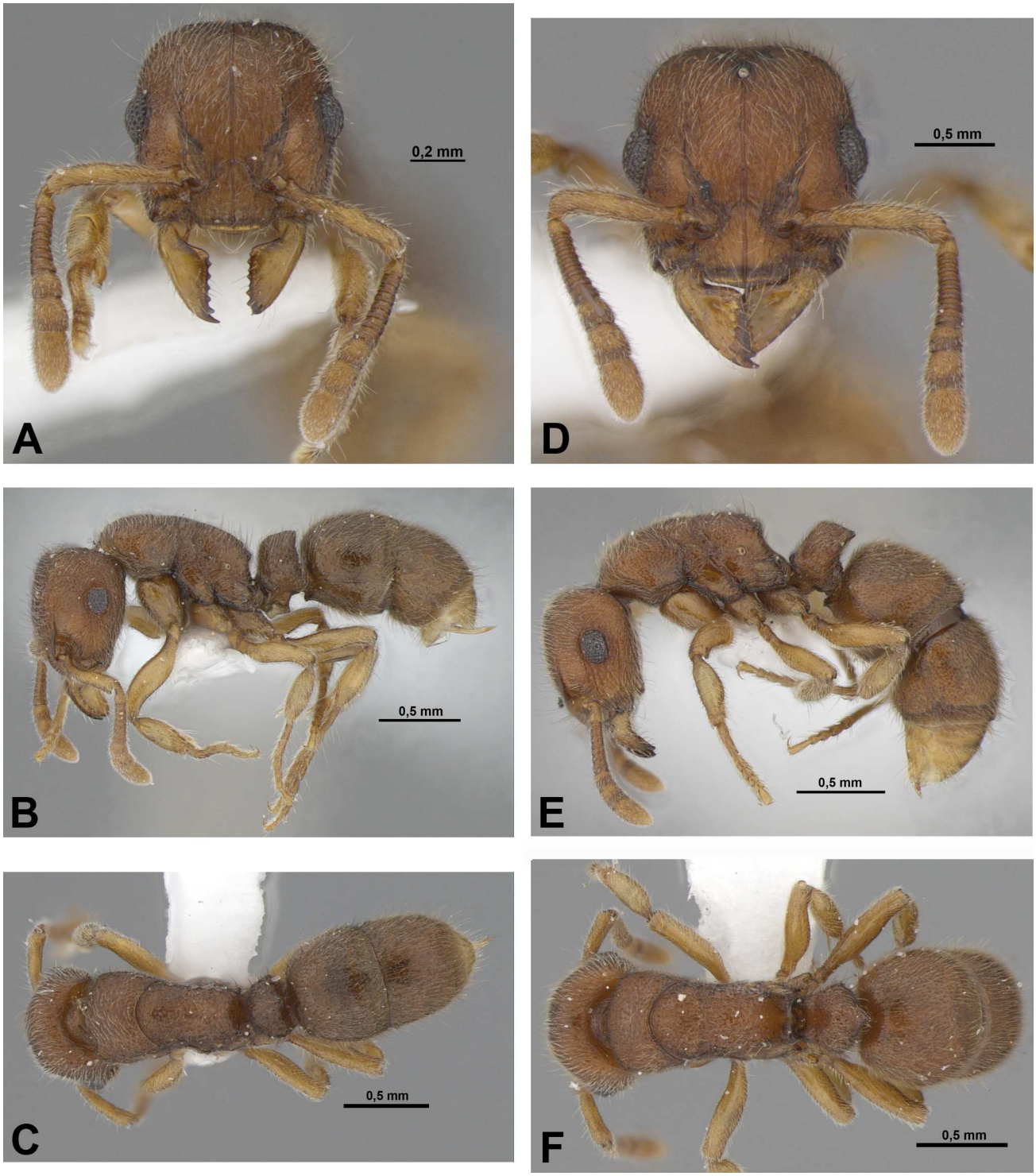

Figura 29. *Heteroponera mayri*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Cunha). D-F: Ergatóide em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Cunha).

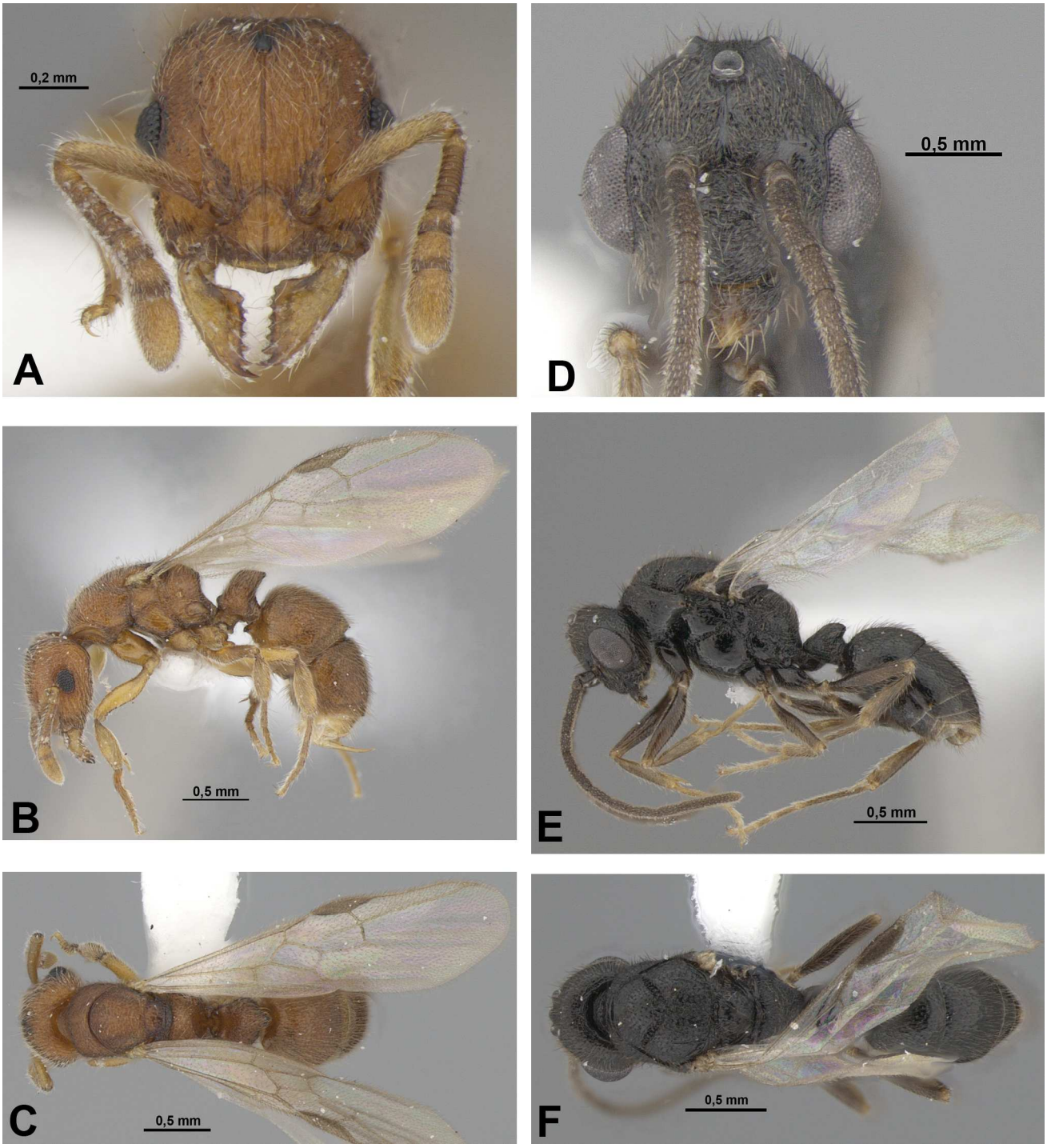

Figura 30. *Heteroponera mayri*. A-C: Gine alada em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Cunha). D-F: Macho em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Ubatuba).

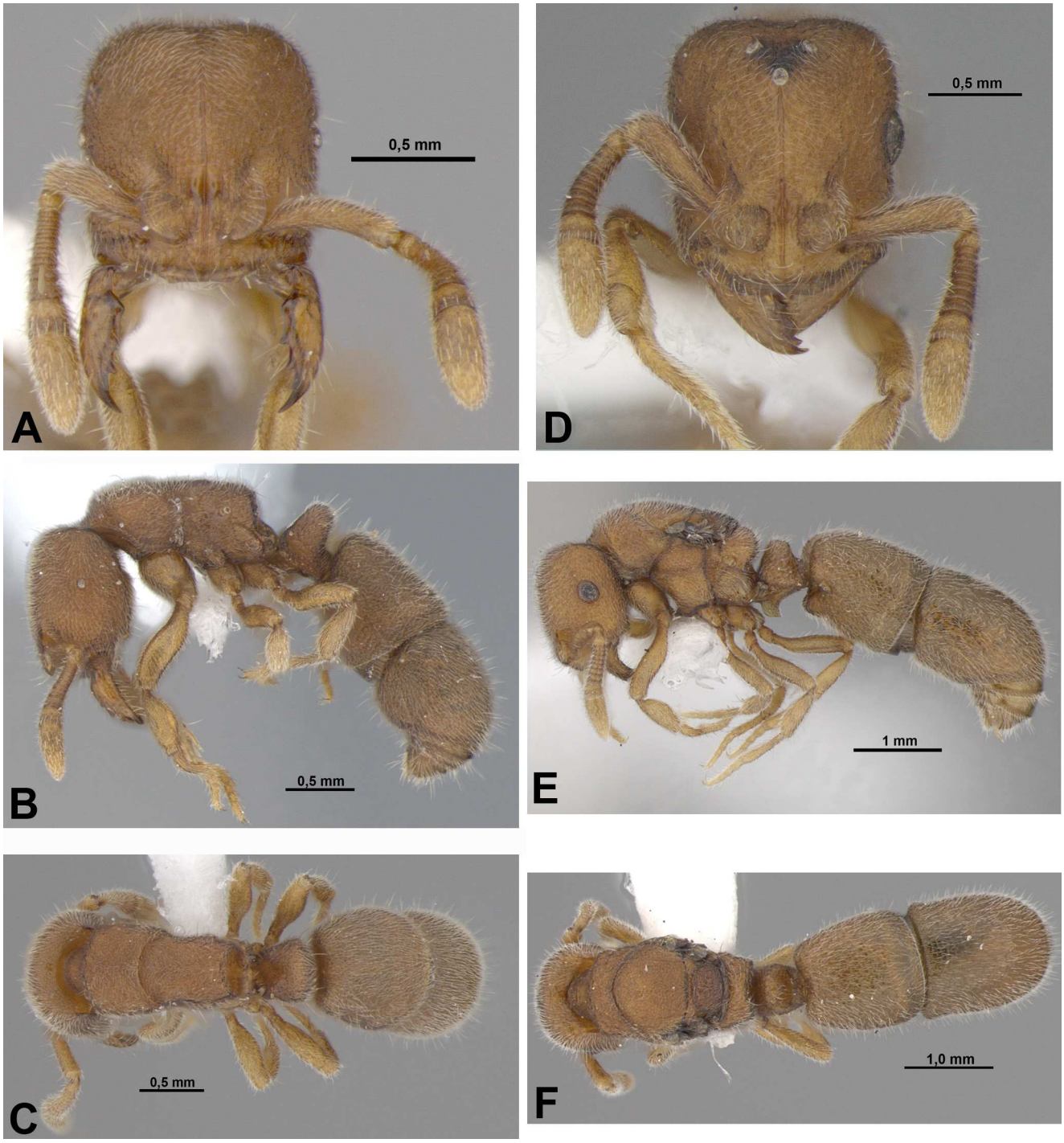

Figura 31. *Heteroponera microps*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: RO: Porto Velho). D-F: Gine alada em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Ubatuba).

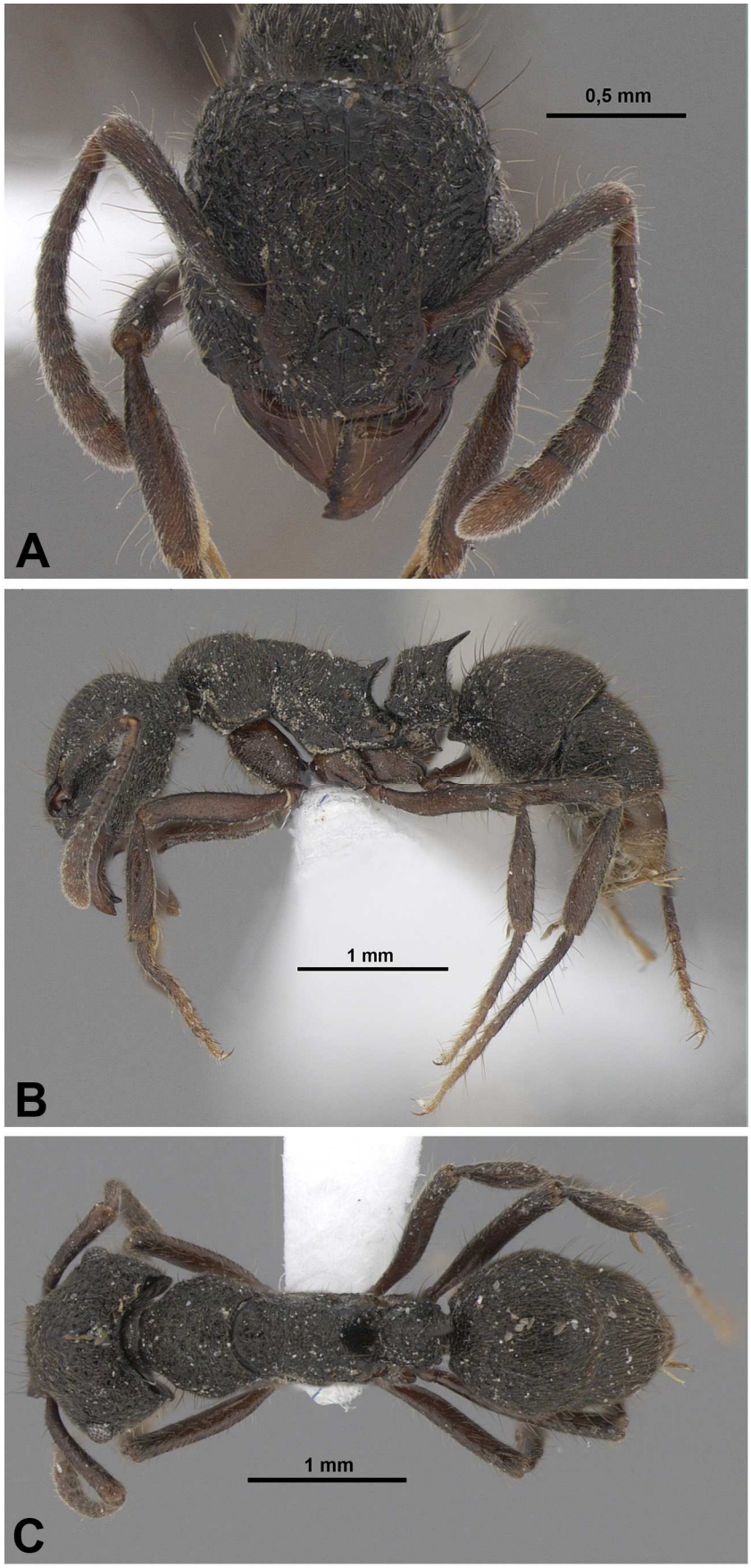

Figura 32. *Heteroponera monticola*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Colômbia: Risaralda: Pereira).

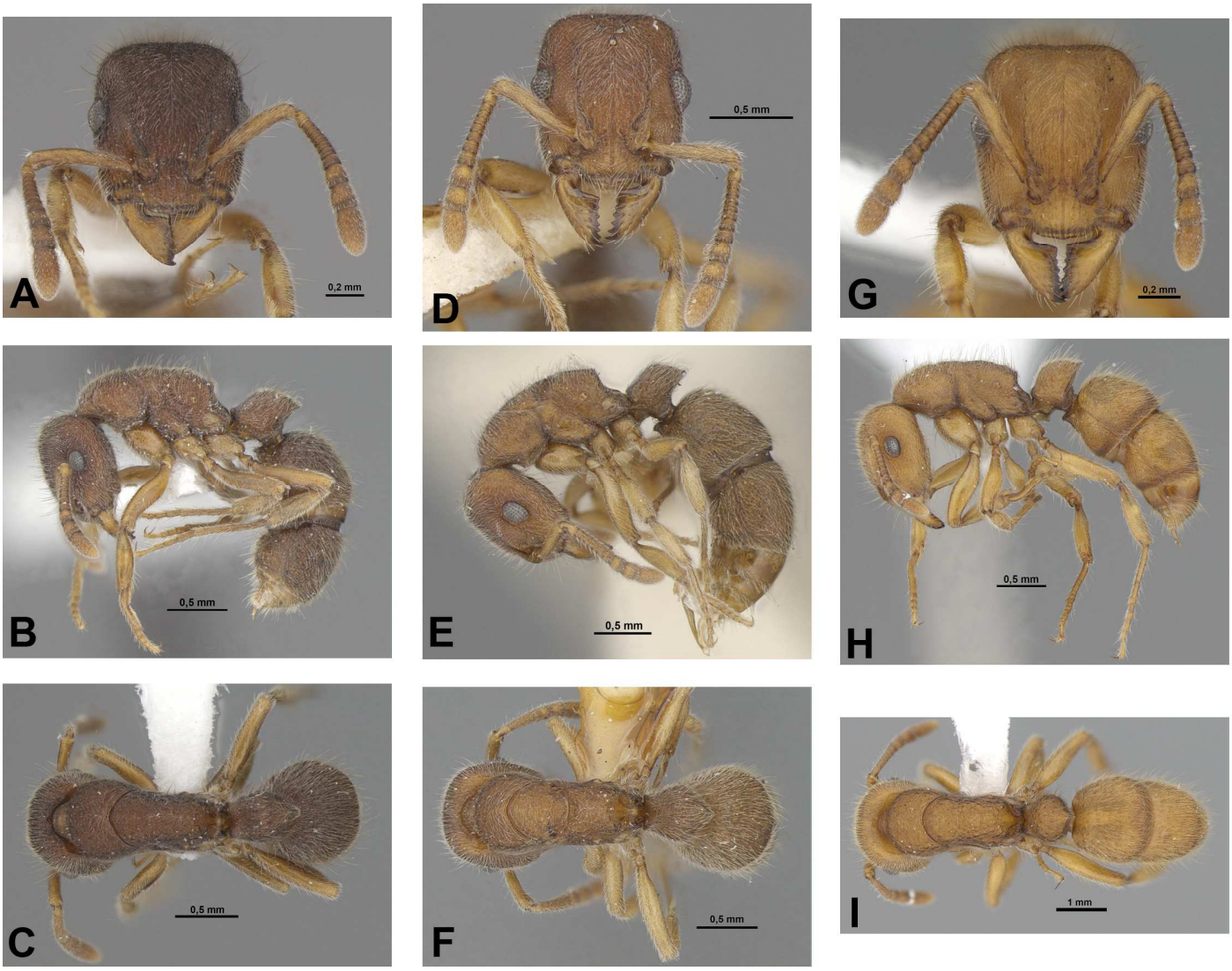

Figura 33. *Heteroponera panamensis*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Costa Rica: Alajuela: Volcán Arenal). D-F: Ergatóide em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Salesópolis). G-I: Operária (*H. flava*) em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Sete Barras).

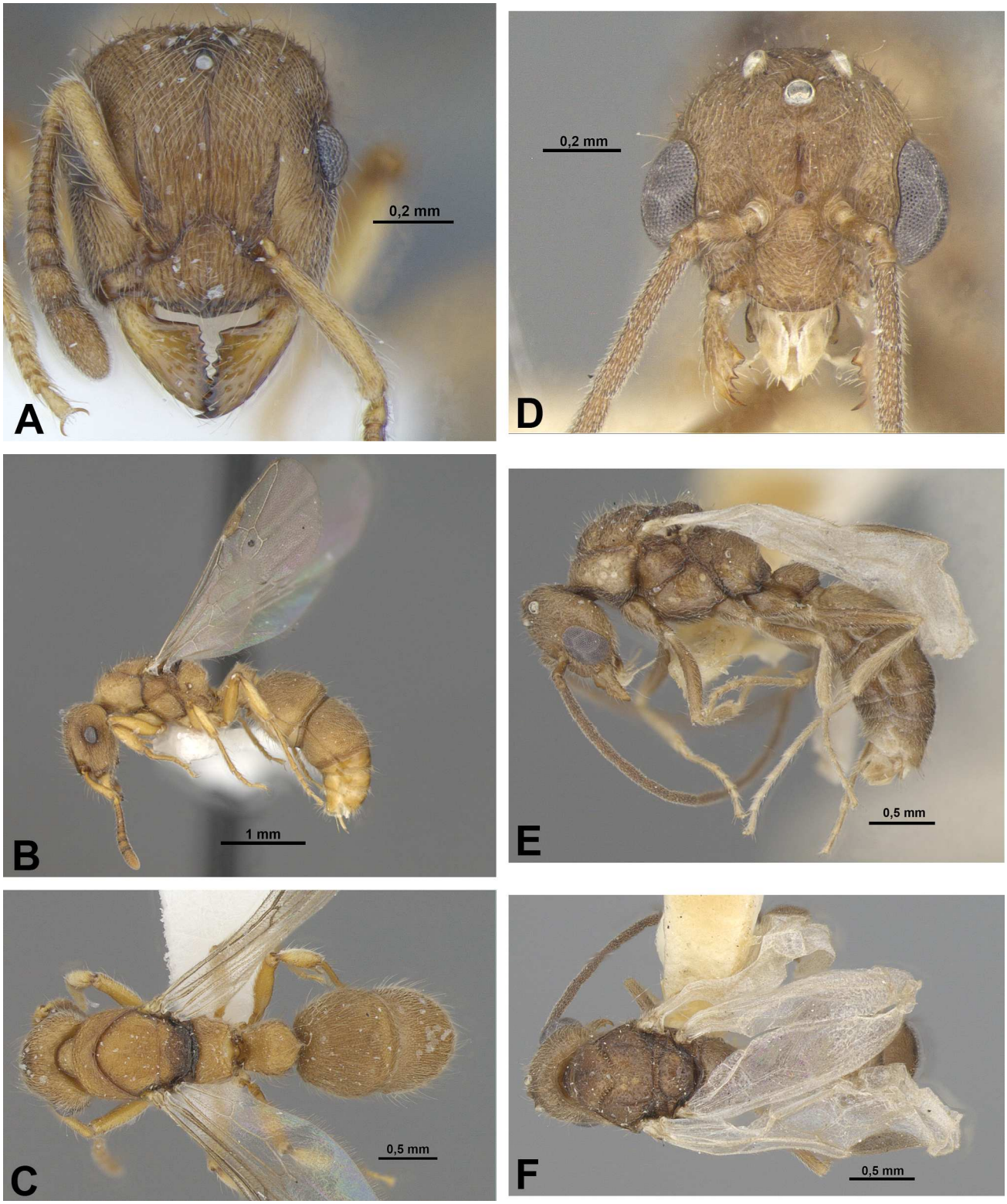

Figura 34. *Heteroponera panamensis*. A-C: Gine alada em vista frontal, lateral e dorsal (Costa Rica: Puntarenas: Las Alturas). D-F: Macho em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Salesópolis).

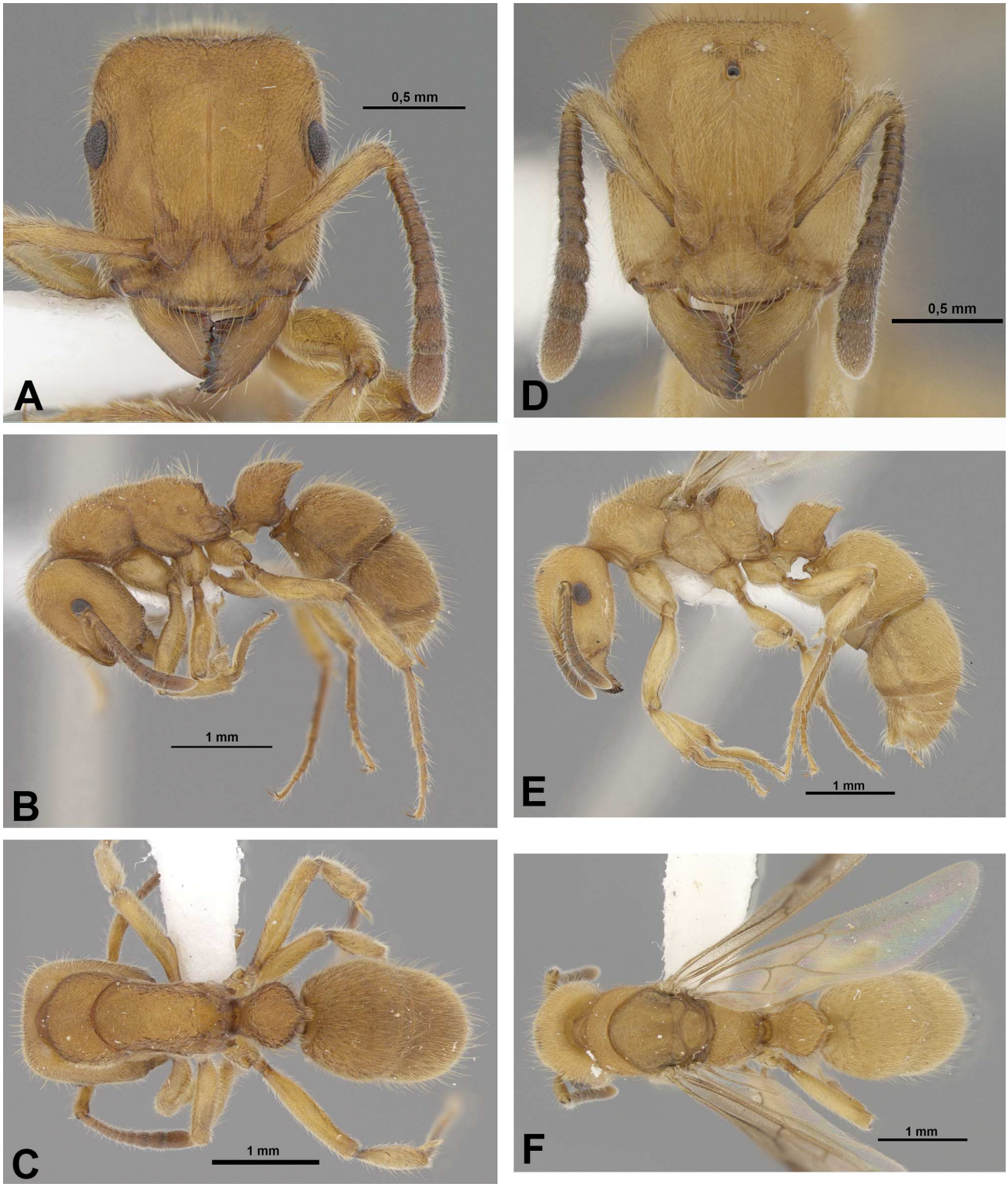

Figura 35. *Heteroponera robusta*. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Ubatuba). D-F: Gine alada em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Salesópolis).

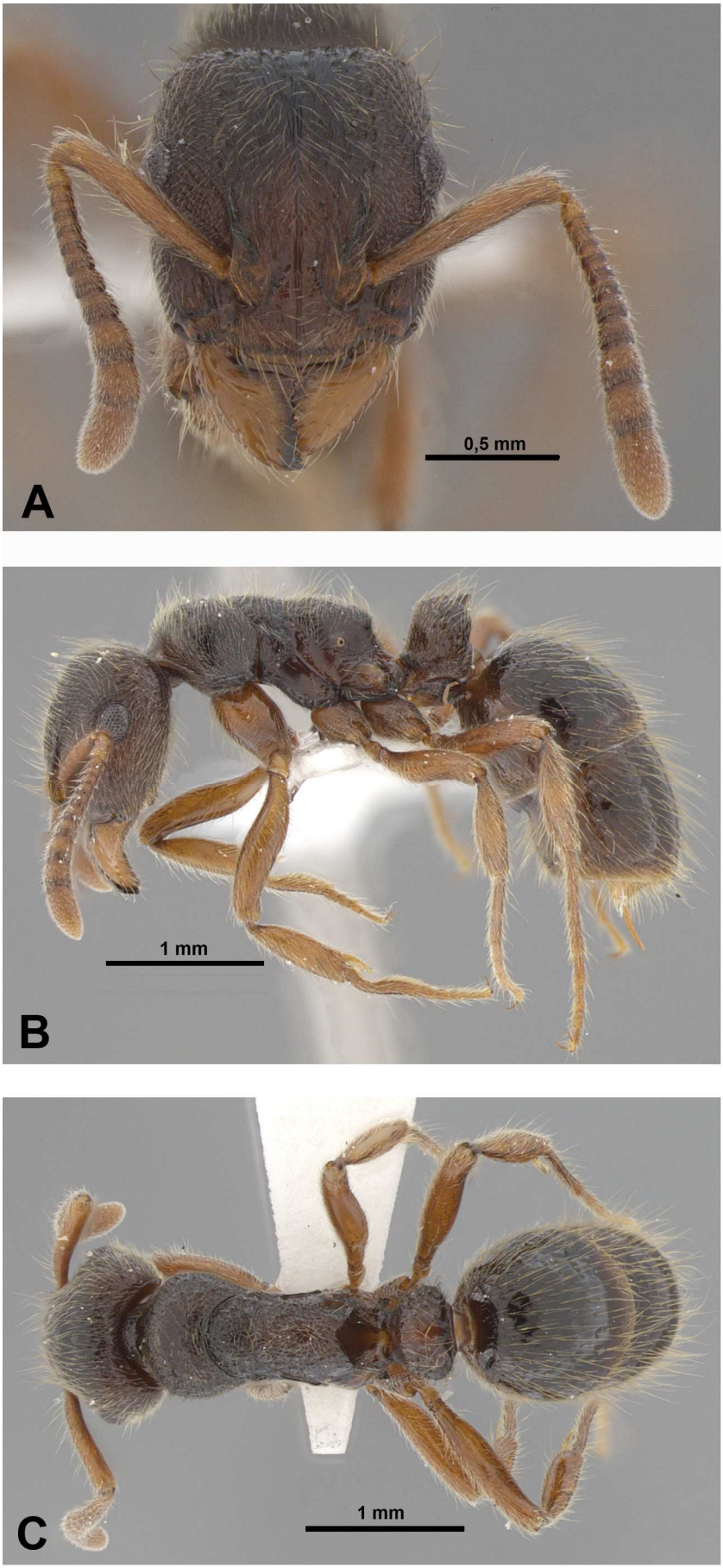

Figura 36. *Heteroponera* sp. n. D. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: RJ: Teresópolis).

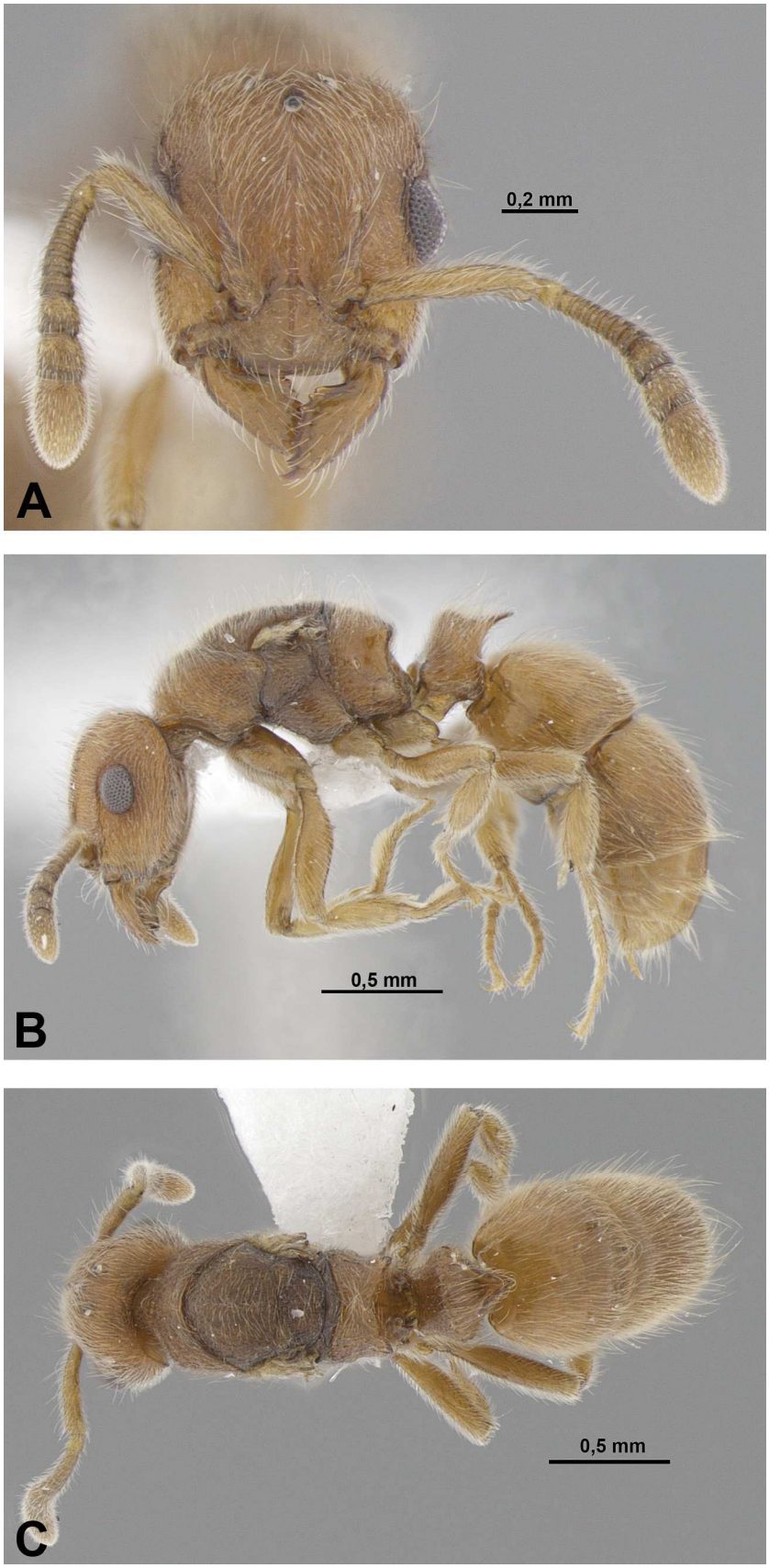

Figura 37. *Heteroponera* sp. n. E. A-C: Gine alada em vista frontal, lateral e dorsal (Brasil: SP: Tapiraí).

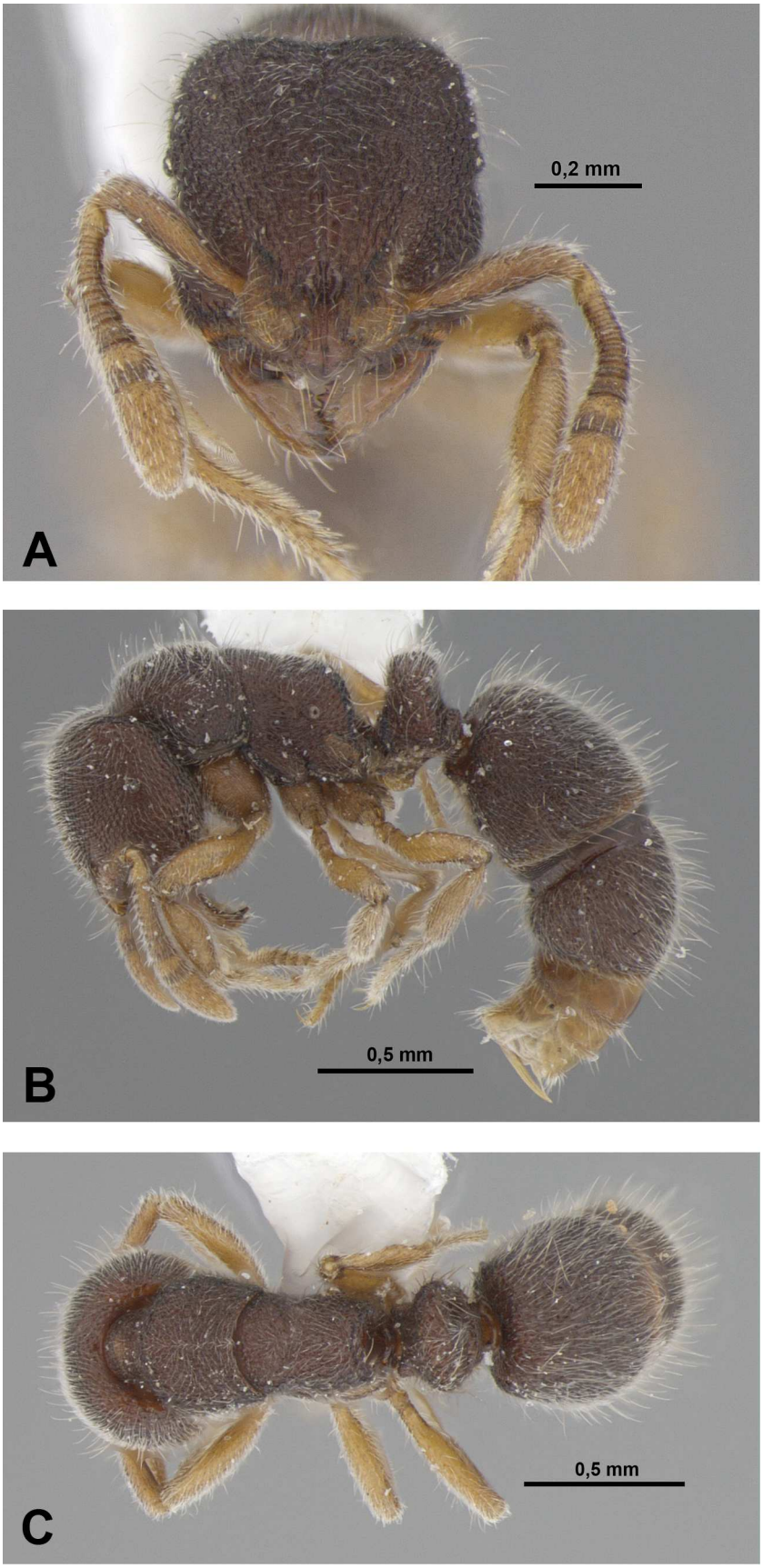

Figura 38. *Heteroponera* sp. n. F. A-C: Operária em vista frontal, lateral e dorsal (Equador: Pastaza: Puyo).

MAPAS DE DISTRIBUIÇÃO

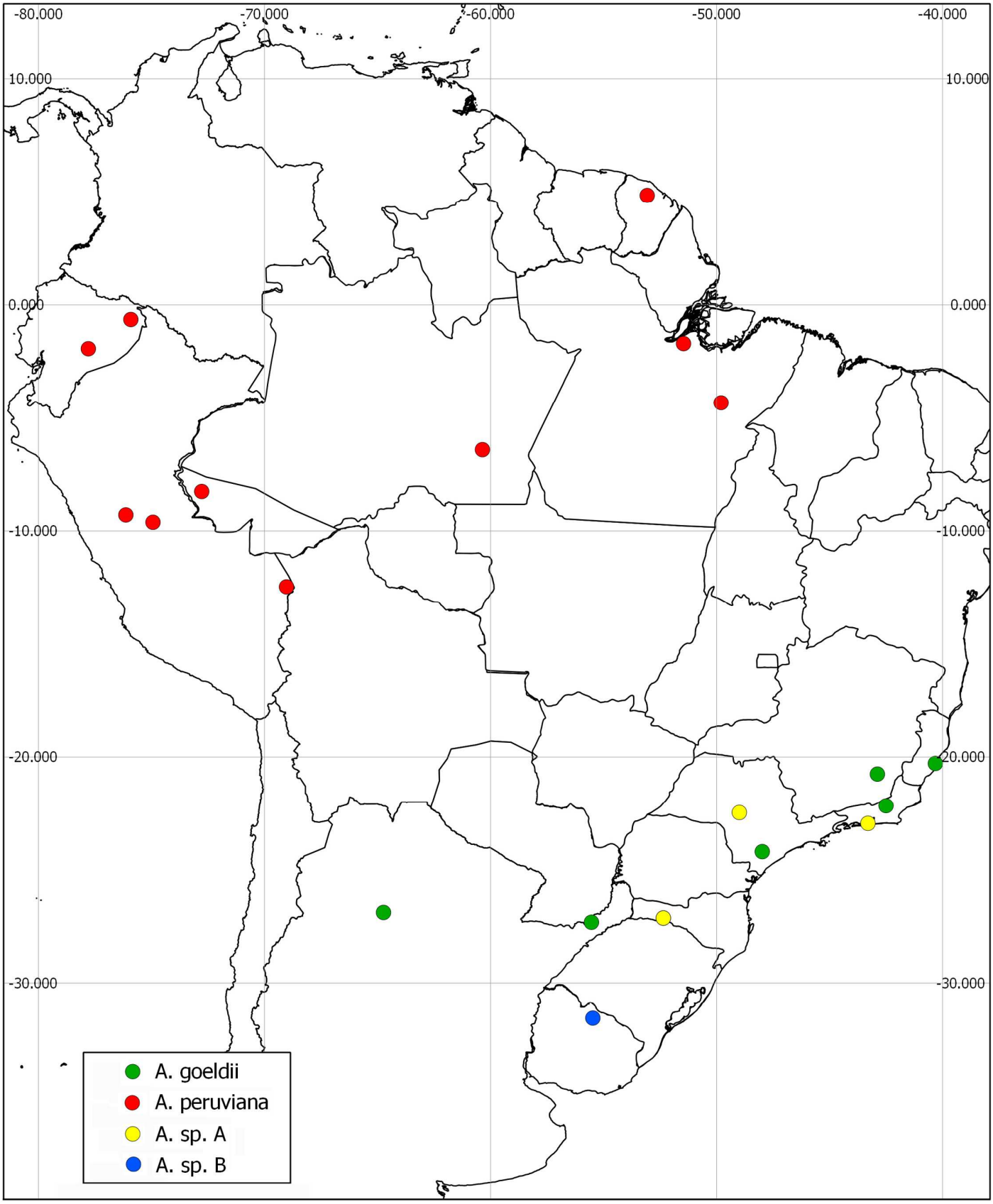

Figura 39. Mapa de distribuição para *Acanthoponera goeldii*, *A. peruviana*, *A.* sp. n. A e *A.* sp. n. B.

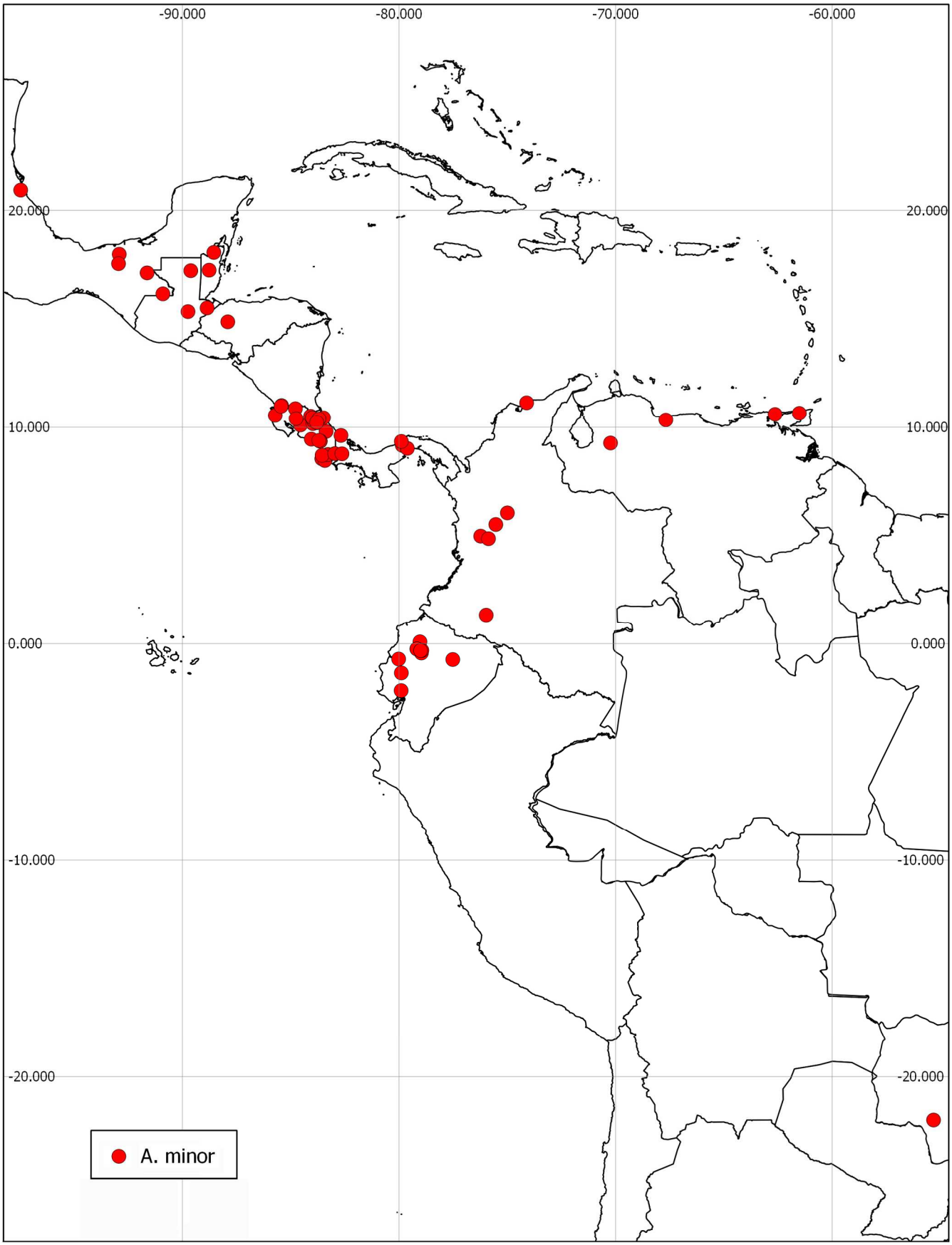

Figura 40. Mapa de distribuição para *Acanthoponera minor*.

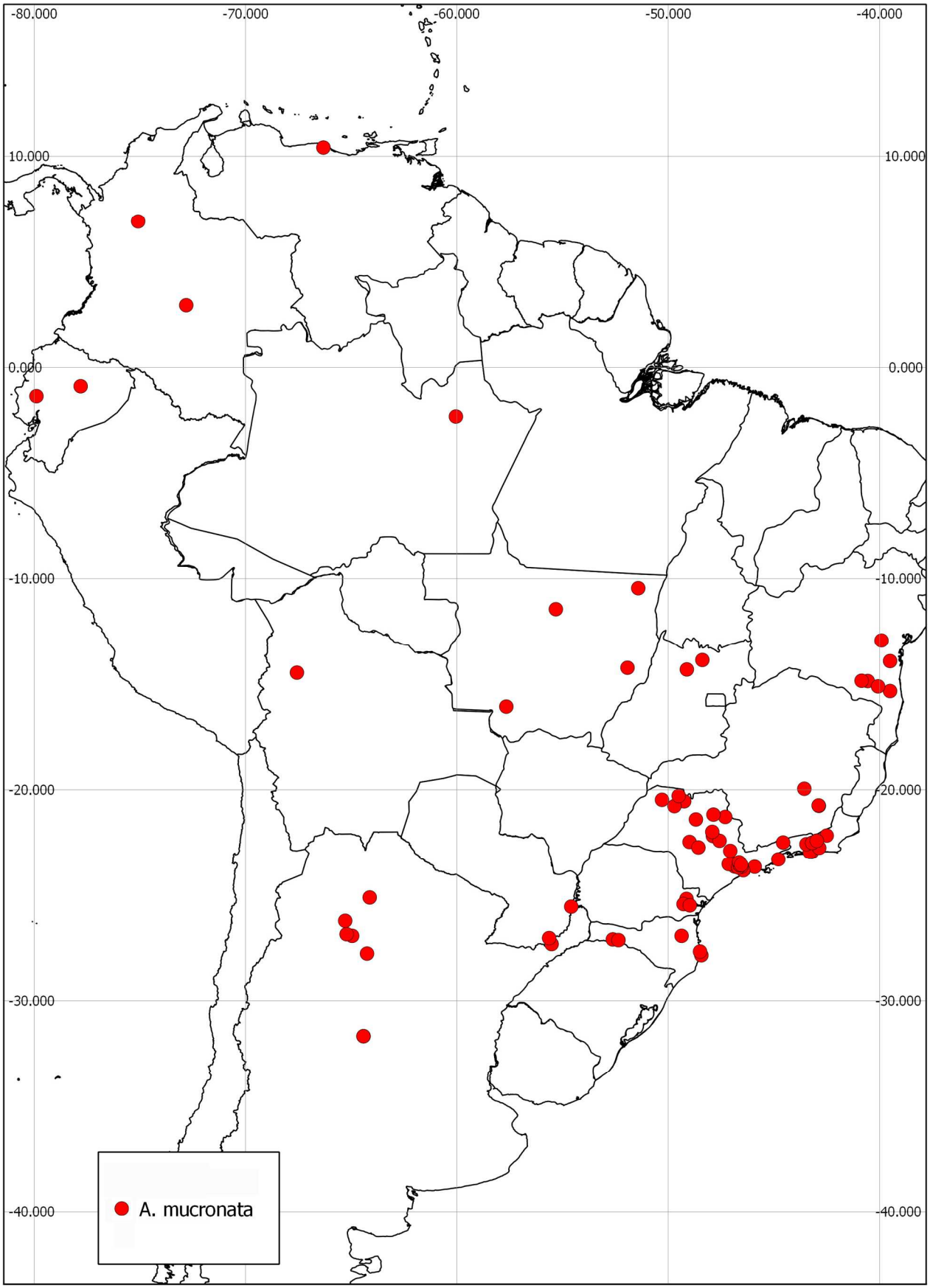

Figura 41. Mapa de distribuição para *Acanthoponera mucronata*.

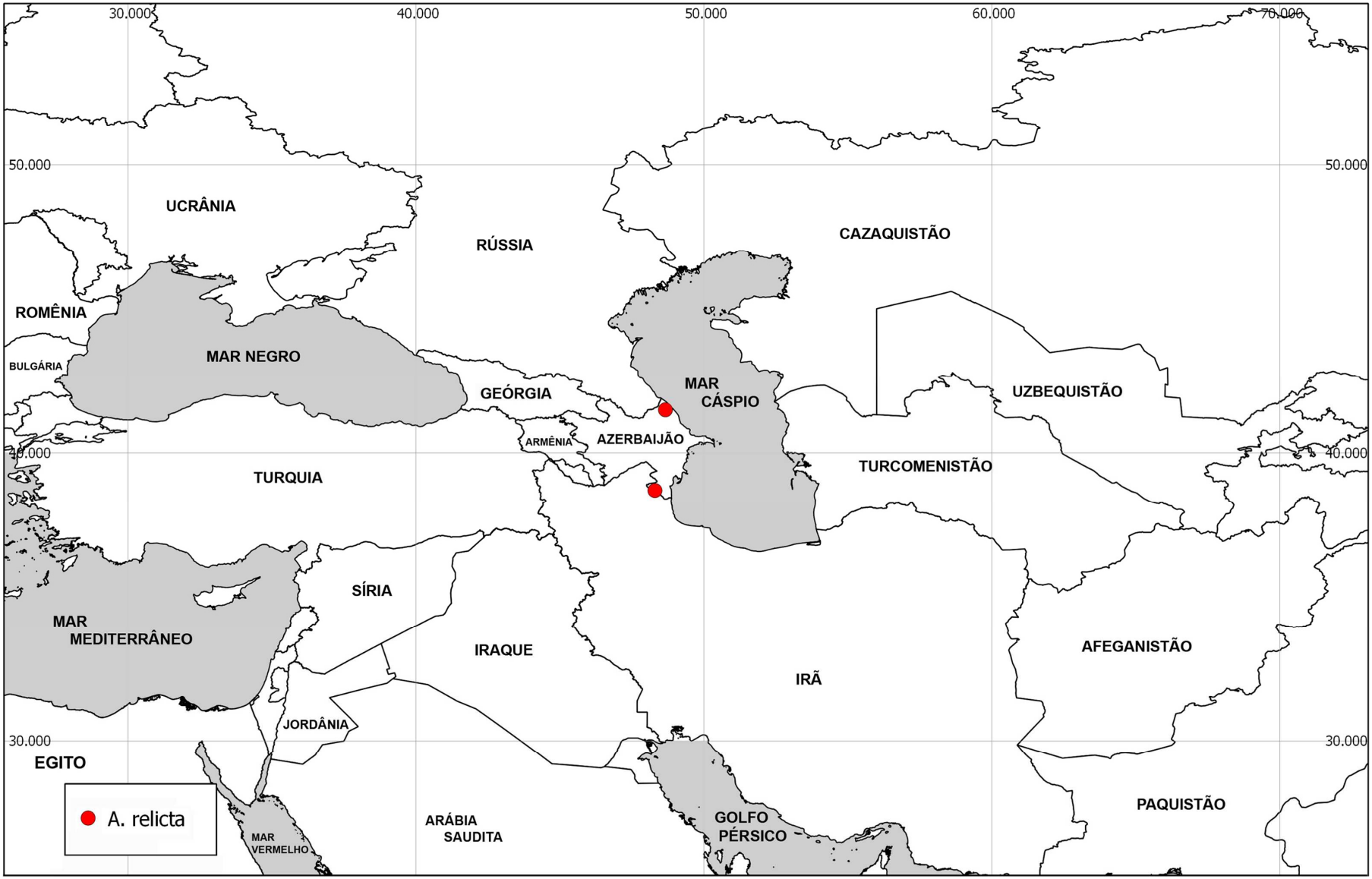

Figura 42. Mapa de distribuição para *Aulacopone relicta*.

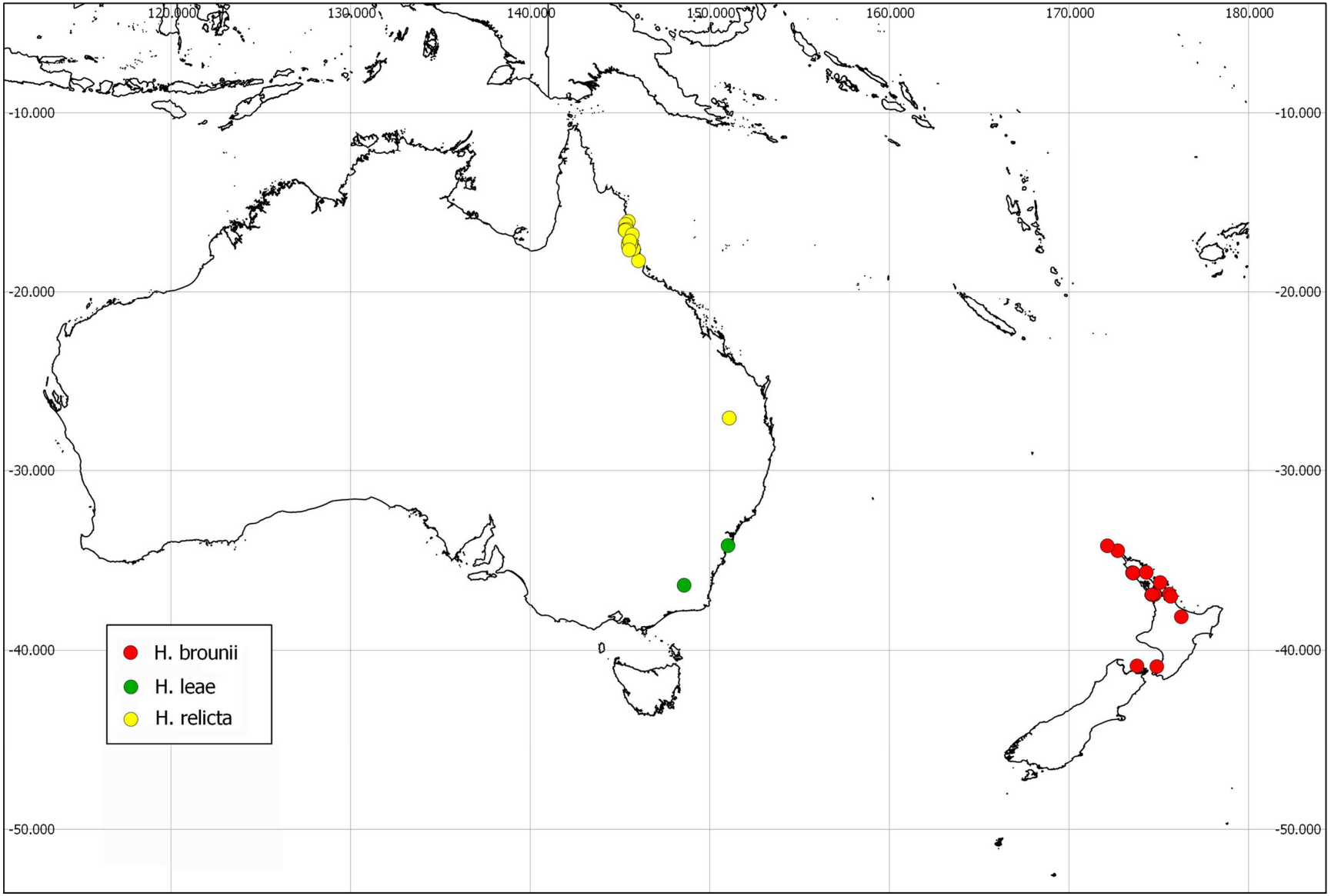

Figura 43. Mapa de distribuição para *Heteroponera brounii*, *H. leae* e *H. relicta*.

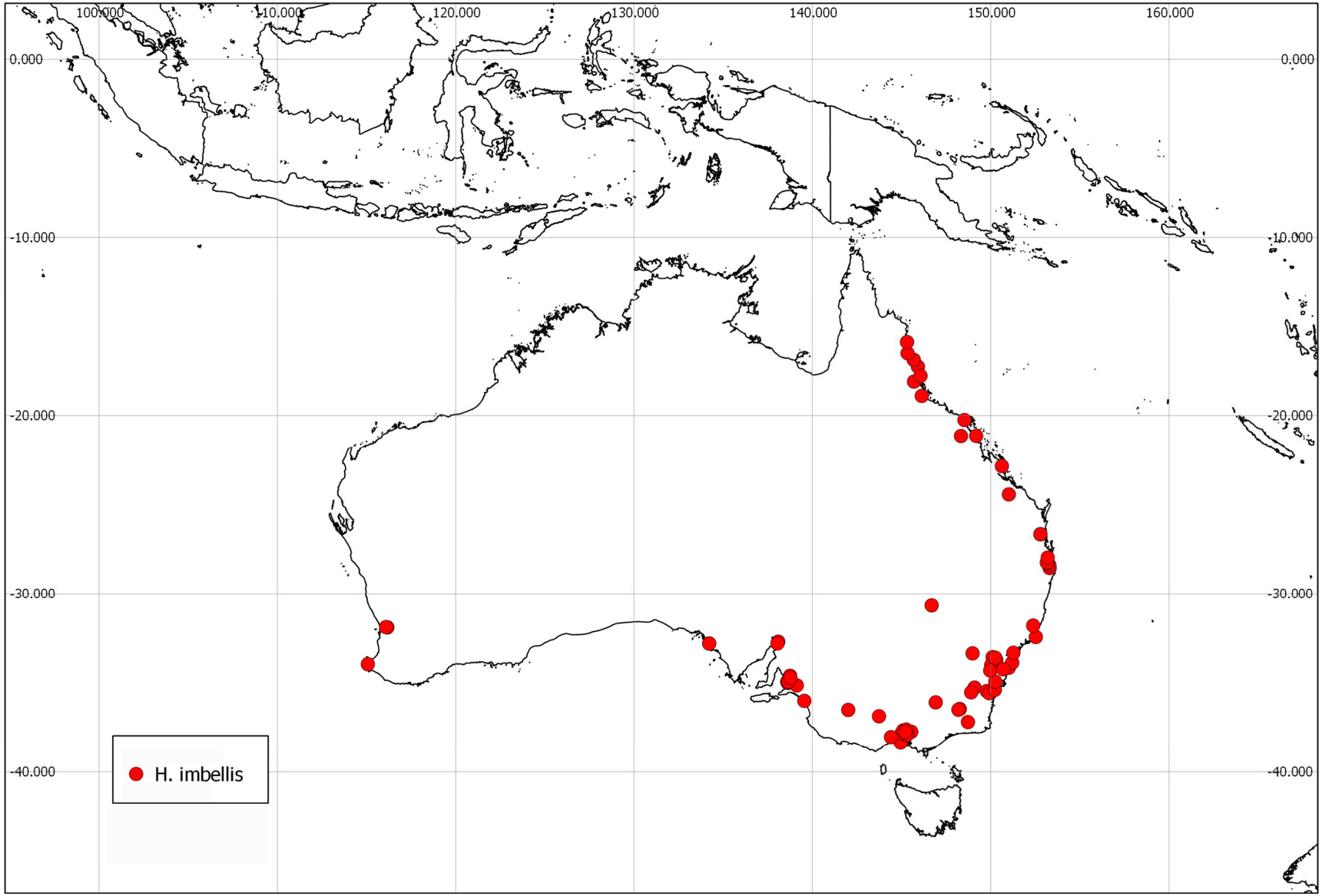

Figura 44. Mapa de distribuição para *Heteroponera imbellis*.

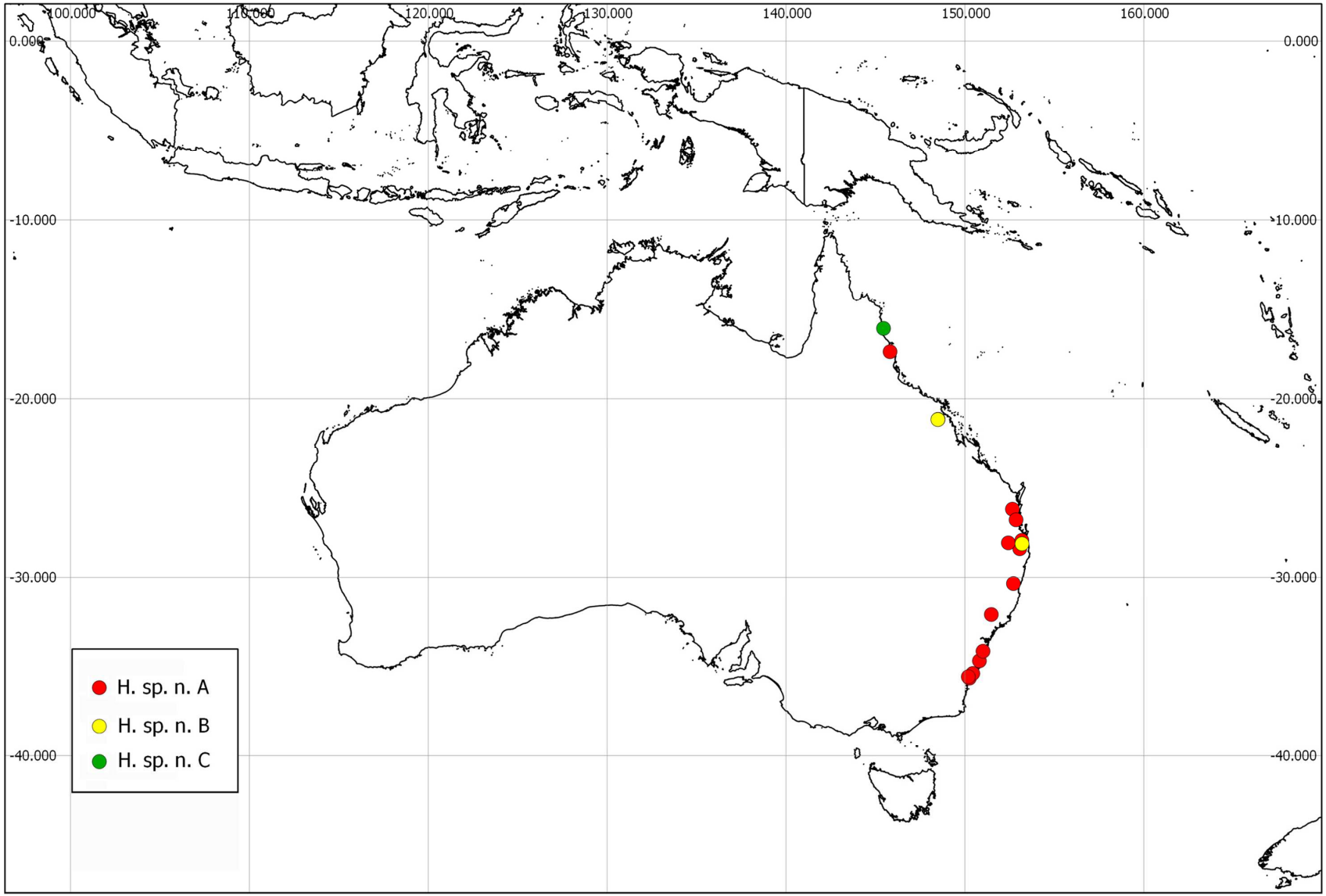

Figura 45. Mapa de distribuição para *Heteroponera* sp. n. A, *H.* sp. n. B e *H.* sp. n. C.

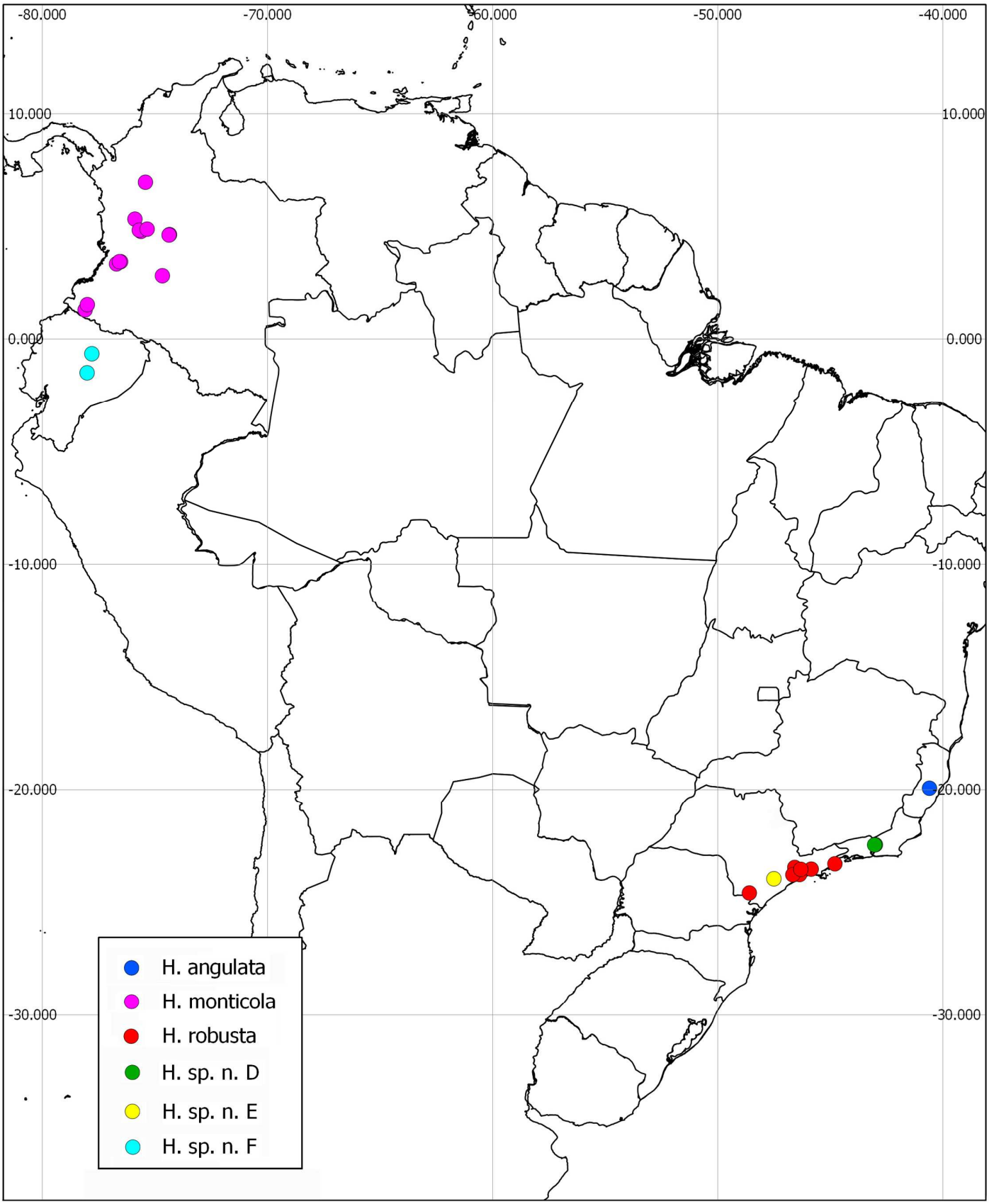

Figura 46. Mapa de distribuição para *Heteroponera angulata*, *H. monticola*, *H. robusta*, *H.* sp. n. D, *H.* sp. n. E e *H.* sp. n. F.

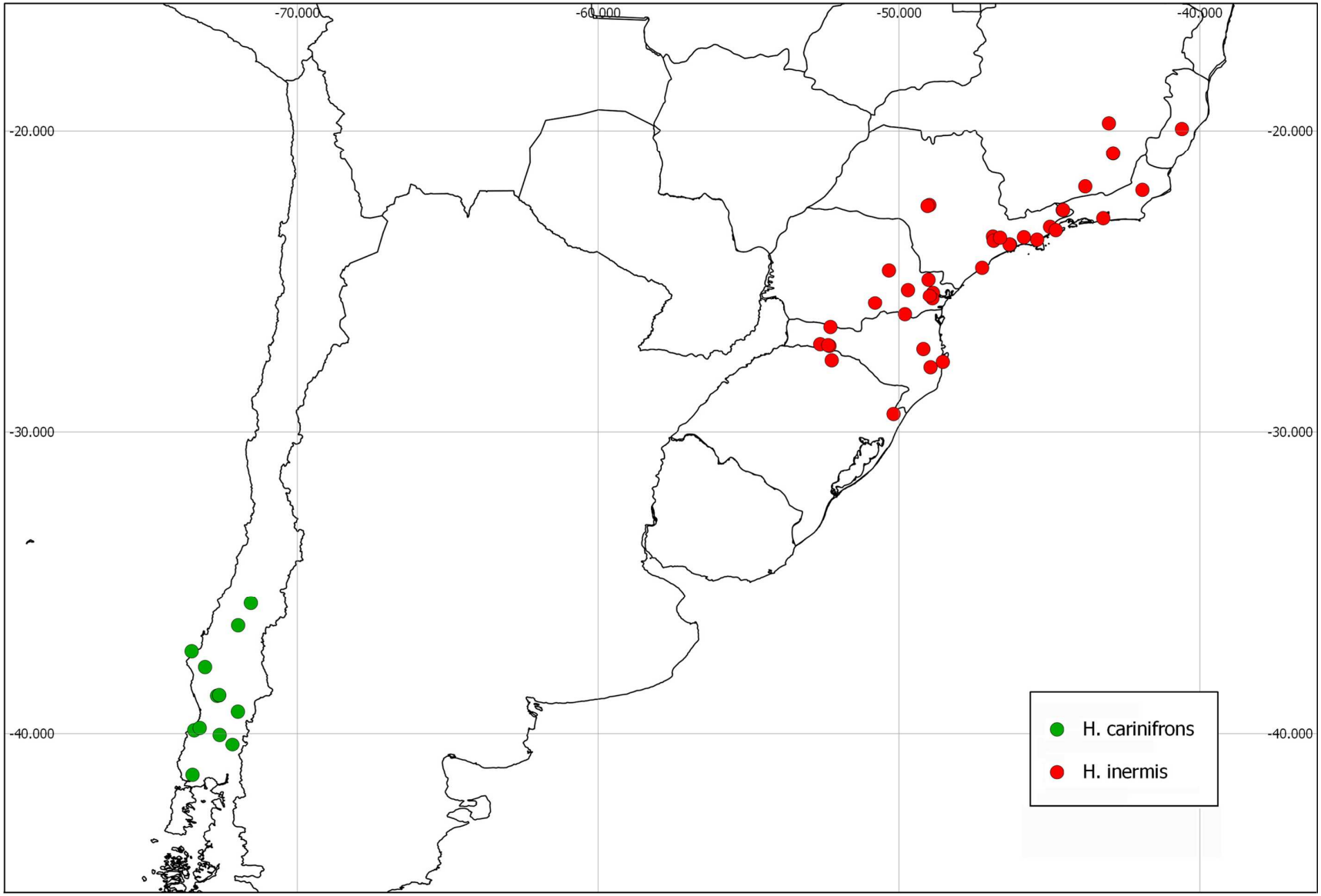

Figura 47. Mapa de distribuição para *Heteroponera carinifrons* e *H. inermis*.

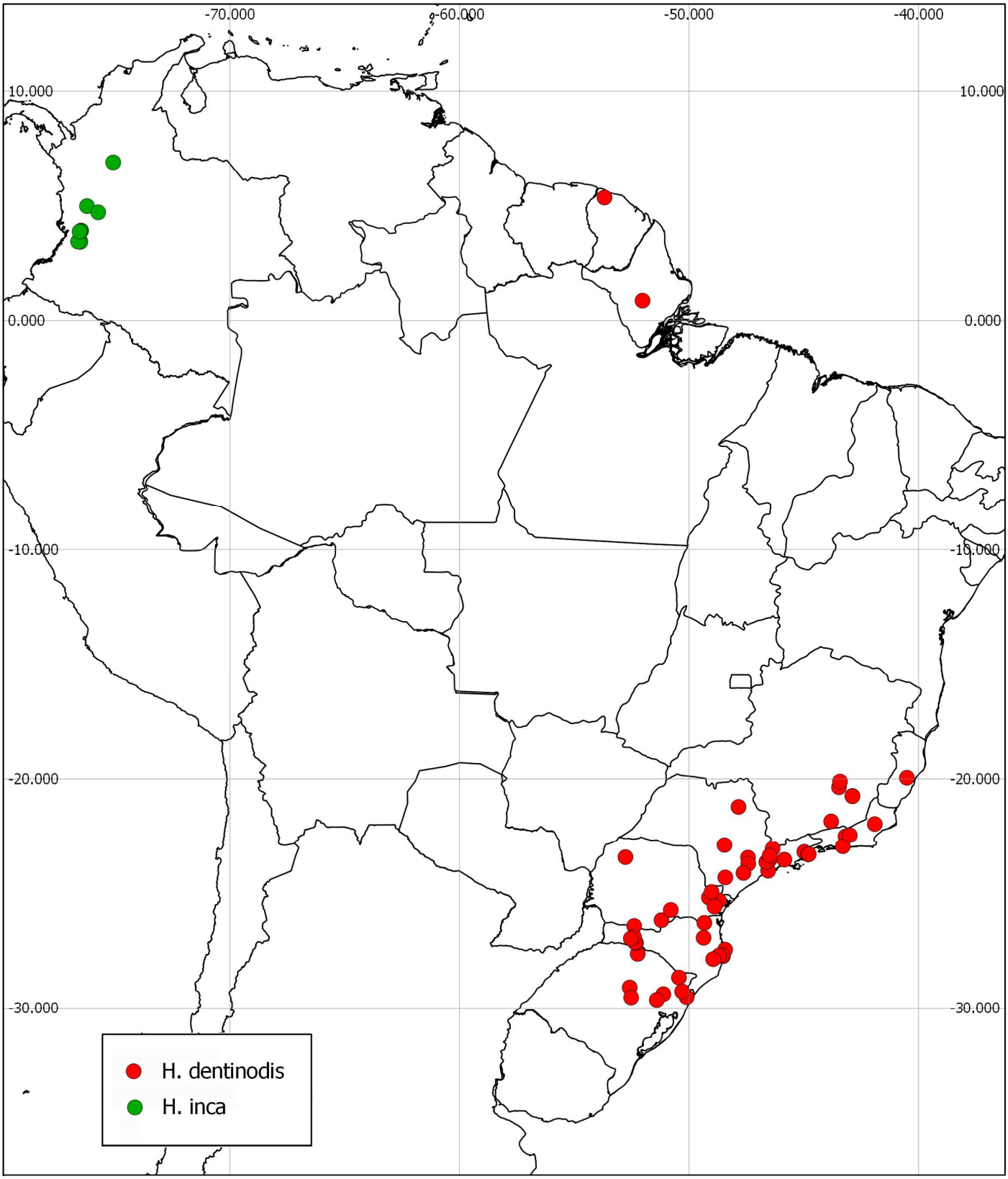

Figura 48. Mapa de distribuição para *Heteroponera dentinodis* e *H. inca*.

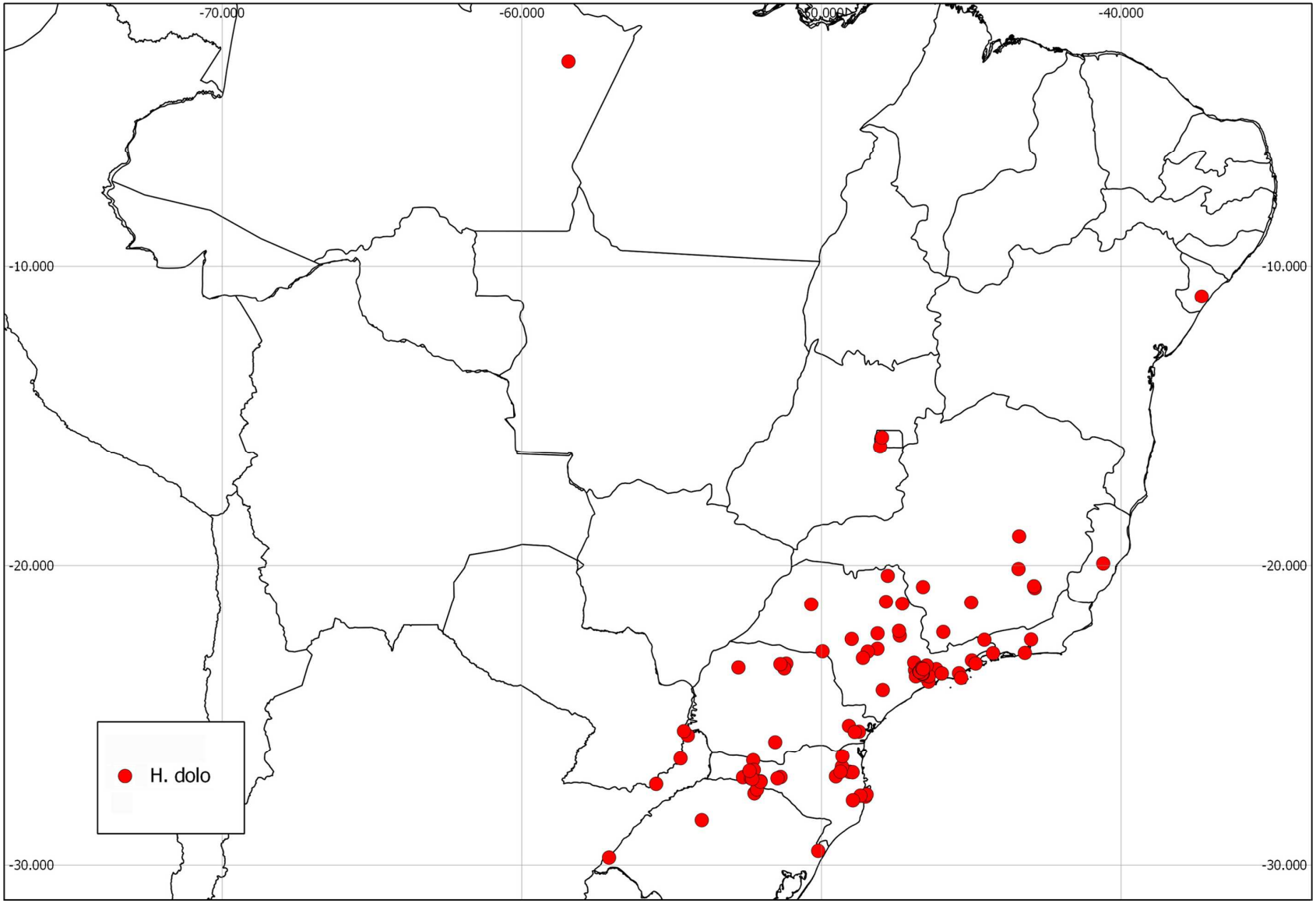

Figura 49. Mapa de distribuição para *Heteroponera dolo.*

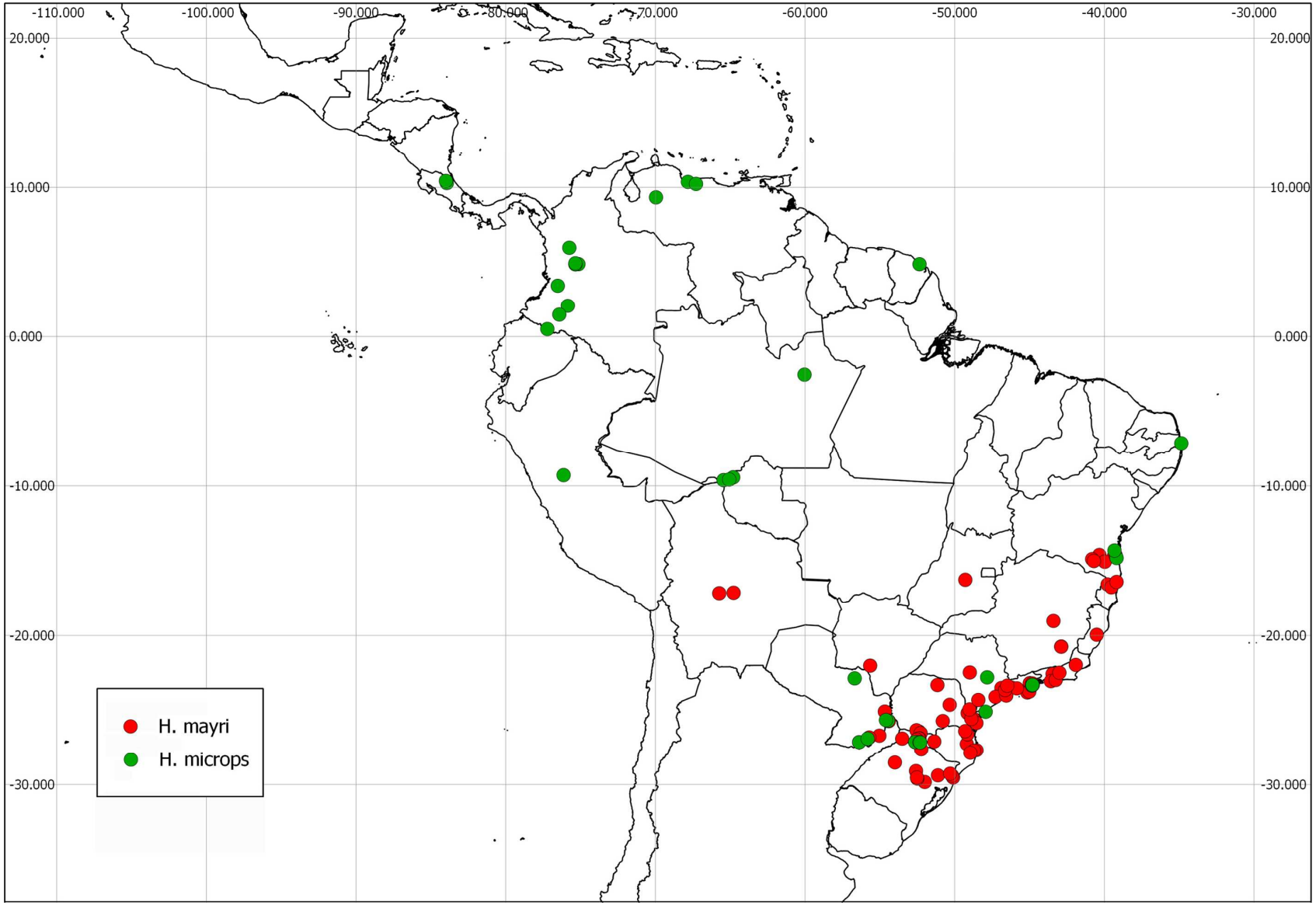

Figura 50. Mapa de distribuição para *Heteroponera mayri* e *H. microps.*

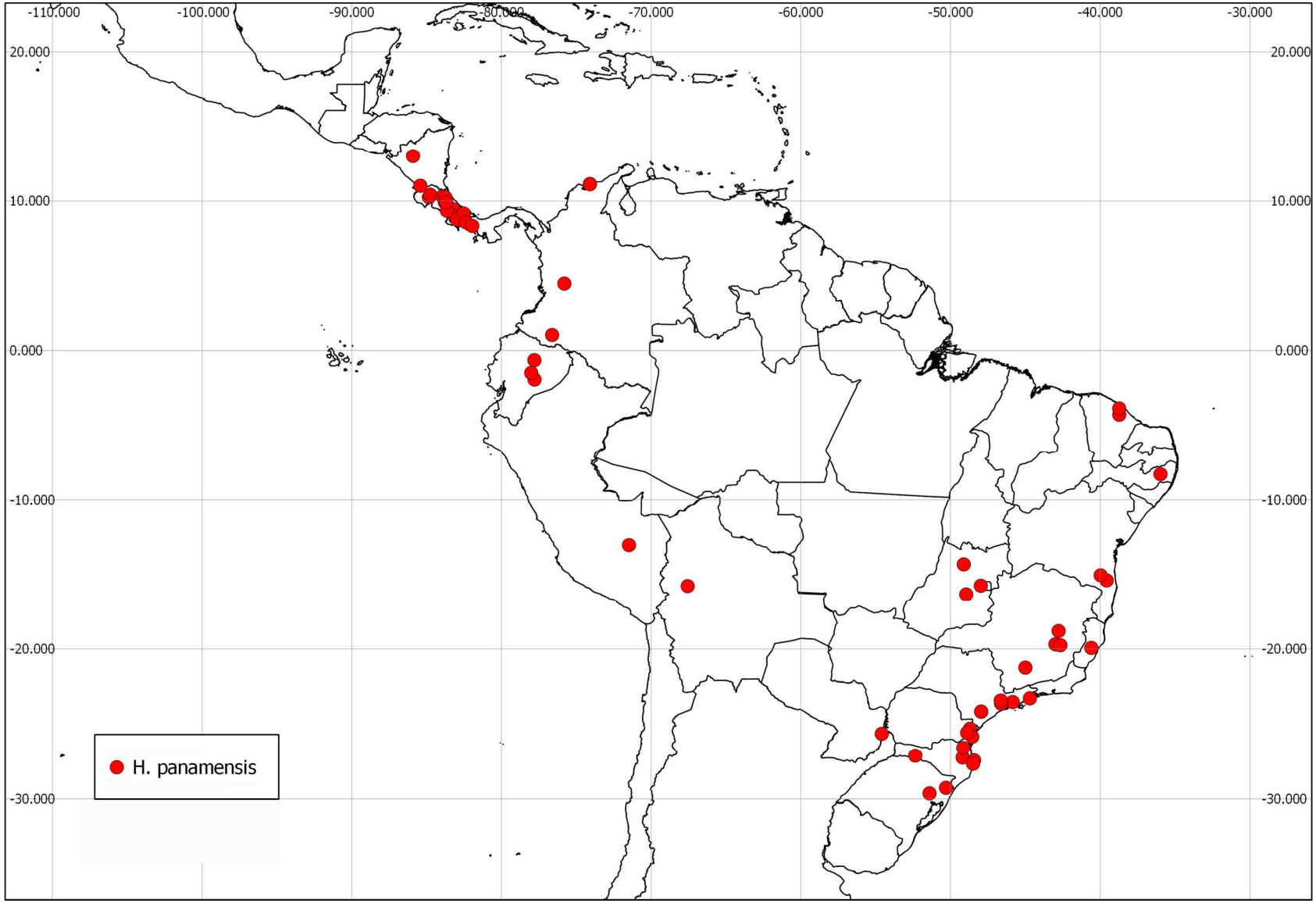

Figura 51. Mapa de distribuição para *Heteroponera panamensis*.