



Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia



**EVOLUÇÃO DO FORRAGEAMENTO COOPERATIVO EM
PSEUDOESCORPIÕES: EFEITOS DAS VARIAÇÕES DOS TIPOS DE PRESAS
SOBRE A SELEÇÃO DE PERSONALIDADES**

Renan Filgueiras Ribeiro

2019

Renan Filgueiras Ribeiro

**EVOLUÇÃO DO FORRAGEAMENTO COOPERATIVO EM
PSEUDOESCORPIÕES: EFEITOS DAS VARIAÇÕES DOS TIPOS DE PRESAS
SOBRE A SELEÇÃO DE PERSONALIDADES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador
Prof. Dr. Kleber Del-Claro
Universidade Federal de Uberlândia

Coorientador
Prof. Dr. Everton Tizo Pedroso
Universidade Estadual de Goiás

UBERLÂNDIA

Fevereiro – 2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

R484e
2019 Ribeiro, Renan Filgueiras, 1995
 Evolução do forrageamento cooperativo em pseudoescorpiões
 [recurso eletrônico] : efeitos das variações dos tipos de presas sobre a
 seleção de personalidades / Renan Filgueiras Ribeiro. - 2019.

Orientador: Kleber Del-Claro.

Coorientador: Everton Tizo Pedroso.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://dx.doi.org/10.14393/ufu.di.2019.1266>

Inclui bibliografia.

Inclui ilustrações.

1. Ecologia. 2. Escorpião - Comportamento. 3. Animais -
Comportamento. I. Del-Claro, Kleber, 1965, (Orient.). II. Pedroso,
Everton Tizo, 1980, (Coorient.). III. Universidade Federal de Uberlândia.
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos
Naturais. IV. Título.

CDU: 574

Angela Aparecida Vicentini Tzi Tziboy – CRB-6/947

Renan Filgueiras Ribeiro

**EVOLUÇÃO DO FORRAGEAMENTO COOPERATIVO EM
PSEUDOESCORPIÕES: EFEITOS DAS VARIAÇÕES DOS TIPOS DE PRESAS
SOBRE A SELEÇÃO DE PERSONALIDADES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de
Uberlândia, como parte das exigências para obtenção
do título de Mestre em Ecologia e Conservação de
Recursos Naturais.

Aprovado em 21 de Fevereiro de 2019

Prof. Dr. Rodrigo Hirata Willemart
USP

Prof. Dr. Oswaldo Marçal Júnior
UFU

Prof. Dr. Kleber Del-Claro
UFU
(Orientador)

Prof. Dr. Everton Tizo Pedroso
UEG
(Coorientador)

UBERLÂNDIA
Fevereiro – 2019

Dedico esse trabalho às duas pessoas das
quais tenho mais orgulho nesse mundo,
meus pais, Sandra e Valdeir.

AGRADECIMENTOS

Agradeço,

À Deus, por me dar forças para uma caminhada mais tranquila.

Aos meus pais, que além de quaisquer outras pessoas, são minhas inspirações, exemplos de sabedoria, humildade, amor e companheirismo. Também por me aconselharem e encorajarem sempre que percebiam que algo não ia bem.

Ao meu companheiro, Kyvy, por me encorajar desde o processo seletivo e muitas vezes brigar comigo para me colocar nos eixos (kkk) durante essa jornada chamada Mestrado Acadêmico. Sou muito grato a Deus por ter você ao meu lado, meu amado, meu melhor amigo e conselheiro.

À todo o pessoal do LECI (Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações), por toda a amizade, conversas, auxílios com ideias ou discussões do trabalho. Em especial ao Egon e à Ruthe, por serem companheiros de sala, meus confidentes e também pelas horas extras jogando jogos de tabuleiro.

À Drielly Queiroga e ao Renan Moura por também participarem das noites de jogos de tabuleiros, mas também por serem grandes amigos e serem tão atenciosos, me emprestando material de trabalho e conselhos.

À todos os funcionários e professores da Pós-graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais pelo apoio teórico e também físico. Principalmente à Prof^a Vanessa Stefani por ser tão receptiva desde o momento em que pisei na UFU e estar sempre disposta a ajudar a todos. Também ao guarda (infelizmente não lembro o nome) que me encontrou quando fiquei preso durante a noite no prédio da biologia, sem qualquer comunicação (haha).

Ao meu orientador Prof. Kleber Del-Claro por aceitar me orientar e por ser, além de grande profissional, um excelente amigo e conselheiro. Também ao Prof. Everton Tizo Pedroso por me coorientar neste trabalho e por auxiliar durante toda a minha carreira acadêmica, que completou 6 anos. É um grande professor, amigo e modelo para mim, como profissional.

Aos professores Doutores Oswaldo Marçal Júnior (UFU) e Rodrigo Hirata Willemart (USP) por aceitarem meu convite para participação na banca avaliadora deste trabalho. São pessoas maravilhosas como cientistas e também como seres humanos.

À Universidade Federal de Uberlândia, pelo apoio físico e possibilitar a minha maior qualificação profissional e também à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pelo suporte financeiro, essencial para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

	Página
INTRODUÇÃO GERAL	10
REFERÊNCIAS	13
CAPÍTULO 1	
COOPERATIVE FORAGING IN NEOTROPICAL PSEUDOSCORPION: EFFECTS OF PREY CHANGES ON ADJUSTMENTS OF COLONIES	16
.....	16
ABSTRACT	17
RESUMO	18
INTRODUCTION	19
MATERIAL AND METHODS	22
RESULTS	26
DISCUSSION	31
<i>Acknowledgements</i>	33
<i>Funding information</i>	34
REFERENCES	35
CAPÍTULO 2	
PERSONALIDADE PEDRA-CHAVE E SEU IMPACTO NA EFICIÊNCIA DO FORRAGEAMENTO COOPERATIVO EM UM ARACNÍDEO SOCIAL	39
RESUMO	40
ABSTRACT	42
INTRODUÇÃO	44
MATERIAL E MÉTODOS	48
<i>Fase 1: Condicionamento aos tipos de presas</i>	50
<i>Fase 2: Indivíduo pedra-chave</i>	51
<i>Análises estatísticas</i>	52
RESULTADOS	54

DISCUSSÃO.....	58
REFERÊNCIAS.....	61
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	67

INTRODUÇÃO GERAL

Existem indícios do estudo do comportamento animal desde a existência de nossos antepassados, pois precisavam desse conhecimento para saber como caçar seu alimento e como se proteger de outros animais (Alcock 2011). Em âmbito científico, a importância dos estudos comportamentais passou a receber mais foco a partir da publicação do livro "A origem das espécies", de Charles Darwin (1859), no qual o autor apresenta sua visão revolucionária sobre as diversas áreas de conhecimento da biologia, entre elas o estudo do comportamento animal (Dennett 1995).

Com o desenvolvimento das práticas de observação comportamental, a investigação sistematizada dos animais nasce a partir do trabalho de Konrad Lorenz (1930), ao analisar o comportamento inato de aves. Desde então, surgiram diversas vertentes de estudos etológicos. Como Snowdon (1999), baseado em Darwin (1872) (A expressão das emoções no homem e nos animais) associou comportamentos animais aos comportamentos humanos, também o estudo do bem estar animal (Broom 2011) ou mesmo o estudo das sociedades animais (Alcock 2011). Extremamente importantes para o estabelecimento dos estudos etológicos da atualidade.

O manuscrito de Wilson (1971) se consagrou pela classificação dos estados sociais existentes nos insetos. Entretanto, de acordo com aquele autor, os aracnídeos não possuíam as características básicas necessárias para poderem ser classificados como detentores de vida social elaborada, e estabelecendo dois caminhos evolutivos para o estabelecimento de grupos sociais nos artrópodes: (1) a rota parassocial, que se origina da agregação de indivíduos adultos não aparentados, e, (2) a rota sob-social, em que ocorre o prolongamento do cuidado parental. Assim, há a consolidação dos grupos familiares (Kullman 1972). Contudo, estudos posteriores demonstraram que as estruturas sociais de insetos e de aracnídeos são diferentes, pois experimentaram diferentes processos de evolução (Kullmann 1972; Avilés 1997). A socialidade mais elaborada no grupo dos aracnídeos pode ser reconhecida como uma sociedade complexa não-congervente (Lubin & Bilde 2007; Tizo-Pedroso & Del-Claro 2011).

A sociedade dos insetos apresenta variados estados sociais (gregária; subsocial; social temporária; quasi-social; semi-social; eussocial primitiva e eussocial verdadeira), que caracterizam uma escala crescente de complexidade, devido a presença de dinâmicas sociais mais elaboradas inerentes a cada um desses níveis (Wilson, 1971) Desse modo, como exemplo de grupos eussociais verdadeiros têm-se as Ordens Isoptera e Hymenoptera

(Holldobler & Wilson, 1990), pois são caracterizadas pela presença de (1) divisão de castas e tarefas, (2) sobreposição de gerações, (3) realização de tarefas cooperativas, como construção de ninhos de uso comum e forrageamento, (4) compartilhamento de alimento e (5) cuidado parental cooperativo, no qual indivíduos de castas não reprodutivas auxiliam os pertencentes a castas reprodutivas) (Crespi & Yanega, 1995). A socialidade possibilita a esses grupos maior eficiência da manutenção de aspectos inerentes à colônia, como forrageamento e reprodução, ganho em massa corporal, comportamentos generalistas de forrageamento, entre outros fatores que determinam a aptidão dessas populações (D'Andrea 1987; Lubin & Bilde 2007; Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2011; Ribeiro *et al.*, 2018). Nos insetos eussociais verdadeiros ocorre a divisão de tarefas, com diferenciação de castas morfológicas entre subgrupos de indivíduos que realizam tarefas específicas (Hammel *et al.*, 2016). Desse modo, por meio da divisão de tarefas, a colônia maximiza seu sucesso reprodutivo, pois cada indivíduo otimiza seu desempenho em uma determinada função, otimizando as tarefas da colônia (Oster & Wilson, 1978; Beshers & Fewell, 2001).

Nos aracnídeos, a vida social é muito rara (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2007), ocorrendo em menos de 1% dos aracnídeos conhecidos (Lubin & Bilde, 2007; Avilés, 1997). A ordem Pseudoscorpiones possui 3.533 espécies descritas (Harvey, 2013), distribuídas em 454 gêneros e 26 famílias, representando cerca de 3% de todos os aracnídeos (Harvey, 2011). Dentre todas as espécies conhecidas de pseudoescorpiões, apenas *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888) (Atemnidae) apresenta vida social permanente, sendo comumente encontrado nas Américas (Brach, 1978; Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2008).

Estudos realizados com *P. nidificator* demonstraram que as colônias apresentam características bastante peculiares como cuidado biparental, havendo uma diluição do gasto energético individual e melhoria da aptidão individual e do casal, comportamento de caça cooperativa, o que permite a essa espécie ser generalista (Del-Claro; Tizo-Pedroso, 2009) e divisão de tarefas (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2011), característica essencial para a otimização do forrageamento e manutenção de colônias de insetos sociais (Wilson, 1971) (veja também: Clutton-Brock, 1991; Haig, 1992; Parker, 2002). As colônias de *P. nidificator* são constituídas por grupos de indivíduos responsáveis por executar conjuntos comportamentais específicos. Assim, alguns indivíduos realizam comportamentos de limpeza da colônia, enquanto outros são responsáveis pela caça e captura de presas, ou cuidado parental (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2011). Essa dinâmica de divisão de tarefas é uma

característica pouco conhecida para grupos de artrópodes além dos himenópteros e cupins (Gordon, 1996).

A partir do conhecimento de que *P. nidificator* realiza comportamentos conjuntos tão incomuns ao grupo dos pseudoescorpiões e dos aracnídeos em geral, essa espécie se torna um bom modelo para testar hipóteses sobre a evolução de tais comportamentos nesses grupos, e sobre como a vida em sociedade pode potencializar alguns tipos comportamentais. Deste modo, a presente dissertação foi constituída por dois estudos realizados com o pseudoescorpião social *Paratemnoides nidificator*, os quais avaliaram fatores de seleção das populações desse pseudoescorpião. No capítulo 1, foi testada a existência de fatores cognitivos, mediando o processo de aprendizagem de captura durante a realização do comportamento de forrageamento cooperativo, de forma a hipotetizar a existência de maior especialização na captura de uma presa quando a oferta da mesma ocorresse sucessivamente, e que a mudança no item alimentar ofertado resultaria em diferentes ajustes comportamentais para explorar adequadamente a nova presa. No capítulo 2 foi avaliada a influência de indivíduos mais especializados, denominados ‘indivíduos pedra-chave’, sobre os eventos de forrageamento conjunto e a demografia do grupo social. Desse modo, foi hipotetizado que grupos de forrageamento que fossem compostos por indivíduos-chave seriam mais eficientes durante a percepção, captura e abate das presas.

A presente dissertação foi organizada em dois capítulos. No primeiro capítulo foi analisada a existência de um componente cognitivo mediando os comportamentos de caça cooperativa de colônias de pseudoescorpiões sociais *Paratemnoides nidificator* e a existência de diferentes plasticidades comportamentais nessas colônias. Este capítulo está redigido em língua inglesa por ser caracterizado como a última versão do manuscrito que foi publicado na revista científica internacional ‘Acta Ethologica’ (Outubro de 2018, volume 21, edição 3, páginas 153 – 161). Posteriormente, no segundo capítulo, foi avaliada a influência de indivíduos ‘pedra-chave’ (mais experimentados) sobre os efeitos de agrupamento e eficiência do grupo de ataque durante comportamentos de forrageamento cooperativo em *P. nidificator*, buscando avaliar se tais indivíduos exercem influência sobre a viabilidade de colônias.

REFERÊNCIAS

- Alcock J (2011) *Comportment Animal: uma abordagem evolutiva*. 9ª ed. Artmed
- Aviles L (1997) Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. *in* Choe JC & Crespi BJ (eds) *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, 476-498
- Beshers SN & Fewell JH (2001) Models of division of labor in social insects. *Annual Review of Entomology*, 46:13-40 doi: 10.1146/annurev.ento.46.1.413
- Blick T & Harvey MS (2011) Worldwide catalogues and species numbers of the arachnid orders (Arachnida). *Arachnologische Mitteilungen*, 41:41-43 doi: 10.5431/aramit 4108
- Brach V (1978) Social behavior in the pseudoscorpion *Paratemnus elongatus* (Banks) (Pseudoscorpionida: Atemnidae). *Insectes Sociaux* 25(1): 3–11 doi: 10.1007/BF02224481
- Broom, D.M. 2011. Bem-estar animal. In: *Comportamento Animal*, 2a edn, ed. Yamamoto, M.E. and Volpato, G.L., pp. 457-482. Natal, RN; Editora da UFRN.
- Clutton-Brock T (1991) *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press
- Crespi BJ & Yanega D (1995) The definition of eusociality. *Behavioral Ecology*, 6(1): 109–115 doi:10.1093/beheco/6.1.109
- D’Andrea M (1987) Social behaviour in spiders (Arachnida: Araneae). *Ital. J. Zool. (N.S. Monography)*, 3:1-156.
- Darwin CR (1859) *On the origin of species*, John Murray, London
- Darwin C (1873) *The expression of the emotions in man and animals*, John Murray, London
- Del-Claro K & Tizo-Pedroso E (2009) Ecological and evolutionary pathways of social behavior in Pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones). *Acta Ethologica*, 12(1):13-22 doi: 10.1007/s10211-009-0052-y
- Dennett DC (1995) Darwin’s dangerous idea. *The Sciences*, 35(3):34-40 doi: 10.1002/j.2326-1951.1995.tb03633.x
- Gordon DM (1996) The organization of work in social insect colonies. *Nature*, 380:121-124 doi: 10.1002/cplx.10048

- Haig D (1992) Genomic imprinting and the theory of parent–offspring conflict. *Semin. Dev. Biol.* 3:153–160. 1992
- Hammel B *et al* (2016) Soldiers in a Stingless Bee: Work Rate and Task Repertoire Suggest They Are an Elite Force. *The American Naturalist*, 187(1):120-129 doi 10.1086/684192
- Harvey MS (2013) Pseudoscorpions of the World., 2011. Disponível em: < <http://www.museum.wa.gov.au/catalogues/pseudoscorpions> >. Acesso em: 21, Março. 2013.
- Harvey MS (2013) Order Pseudoscorpiones. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) *Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013)*. *Zootaxa*, 3703(1), 34 doi:10.11646/zootaxa.3703.1.8
- Holldobler B & Wilson EO (1990) *The Ants*. Berlin: Springer-Verlag
- Kullmann EJ (1972) Evolution of social behavior in spiders (Araneae: Eresidae and Theridiidae). *American Zoologist*, 12, 419-&.
- Lorenz K (1930) — Cf. Tinbergen N.
- Lubin Y & Bilde T (2007) The Evolution of Sociality in Spiders. *Advances in the Study of Behavior*, 83–145 doi:10.1016/s0065-3454(07)37003-4
- Oster GF & Wilson (1978) *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Parker GA, Royle NJ & Hartley R (2002) Intrafamilial conflict and parental investment: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 357:295-307 doi: 10.1098/rstb.2001.0950
- Snowdown, C.T. (1999). O significado da pesquisa em Comportamento Animal. [em linha] SCIELO – scielo.br. *Estudos de Psicologia* 4(2), 365-373
- Tizo-Pedroso E & Del-Claro K (2007) Cooperation in the neotropical pseudoscorpion, *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888): feeding and dispersal behavior. *Insectes Sociaux*, 54:124-131 doi: 10.1007/s00040-007-0931-z
- Tizo-Pedroso E & Del-Claro K (2008) A Sociedade Secreta dos Pseudoescorpiões. *Ciência Hoje*, 42:32-37

Tizo-Pedroso E & Del-Claro K (2011a) Is there division of labor in cooperative pseudoscorpions? An analysis of the behavioral repertoire of a tropical species. *Ethology*, 117(6): 498-507 doi: 10.1111/j.1439-0310.2011.01906.x

Tizo-Pedroso E & Del-Claro K (2011b) Caminhos evolutivos das sociedades complexas em artrópodes *in* Torezan-Silingardi EM & Stefani V (eds.) *Temas Atuais em Etologia e Anais do XXIX Encontro Anual de Etologia*. Uberlândia, Brasil. Comoser, p. 105-109

Wilson EO (1971) *The Insect Societies*. Harvard University Press, Cambridge, pp 548

CAPÍTULO 1

COOPERATIVE FORAGING IN NEOTROPICAL PSEUDOSCORPION: EFFECTS OF PREY CHANGES ON ADJUSTMENTS OF COLONIES

Renan Filgueiras Ribeiro, Flavia Cristina Gomes, Alinne Ferreira silva Tizo, Everton Tizo Pedroso , Kleber Del-Claro. *Acta Ethol* (2018) 21: 153. <https://doi.org/10.1007/s10211-018-0294-7>

Acta Ethologica

October 2018, Volume 21, Issue 3, pp 153–161

Original Paper

First Online: 26 June 2018

COOPERATIVE FORAGING IN NEOTROPICAL PSEUDOSCORPION: EFFECTS OF PREY CHANGES ON ADJUSTMENTS OF COLONIES

ABSTRACT

The pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator* is a generalist predator that captures large arthropods that live on tree trunks. Few pseudoscorpions species show some degree of sociality. We investigated how colonies of the pseudoscorpion *P. nidificator* adjust their cooperative capture behavior under a situation of changing prey types as a simulation of variation in prey availability. We hypothesized that colonies would be more efficient at prey capture under repeated exposure to the same prey, and that the change in the availability of prey would be followed by new behavioral adjustments to adequately exploit the new prey. Eight experimental colonies housed in the laboratory received repetitions of three different ant species as prey. The number of pseudoscorpions attacking the prey, the number of behavioral acts, and the time expended subduing prey were evaluated as measures of prey capture performance, in relation to repetitive exposure to the same prey and also in relation to prey type changes. However, only individuals' recruitment significantly responded to prey type exposure. Prey capture behavior was heterogeneous among colonies, resulting in highly variable behavioral responses. Colonies showed a tendency toward increasing capture success through repeated prey type exposure. However, 50% of the colonies were unable to capture the new prey type and died of starvation. Although it is a generalist predator, prey capture behavior could depend on different coordination components for subduing and handling large prey. Therefore, changes in prey availability could cause the attenuation of a cooperative relationship in some colonies, making them more prone to failure during capture.

Keywords: Social behavior, Generalist predator, Foraging, Pseudoscorpiones , Arachnida

FORRAGEAMENTO COOPERATIVO EM PSEUDOESCORPIÃO NEOTROPICAL: EFEITOS DA MUDANÇA DE PRESAS SOBRE OS AJUSTES DAS COLÔNIAS

RESUMO

O pseudoescorpião *Paratemnoides nidificator* é um predador generalista que captura grandes artrópodes que vivem em troncos de árvores. Poucas espécies de pseudoescorpiões apresentam algum grau de socialidade. Nós investigamos como colônias do pseudoescorpião *P. nidificator* ajustam seus comportamentos de captura cooperativa sobre uma situação de mudança nos tipos de presas como uma simulação da variação na disponibilidade de presas. Nós hipotetizamos que as colônias seriam mais eficientes na captura de presas quando ocorresse repetição do mesmo tipo de presa, e que a mudança na disponibilidade de presas poderia resultar em novos ajustes comportamentais para explorar adequadamente a nova presa. Oito colônias experimentais foram criadas em laboratório, recebendo repetições de três tipos diferentes de espécies de formigas como presas. O número de pseudoescorpiões atacando a presa, o número de atos comportamentais e o tempo necessário para subjugar a presa foram avaliados como medidas de performance de captura, em relação a exposição repetida ao mesmo tipo de presa e também em relação às mudanças dos tipos de presas. No entanto, somente o recrutamento de indivíduos respondeu significativamente a exposição ao mesmo tipo de presa. O comportamento de captura das presas foi heterogêneo entre as colônias, resultando em respostas comportamentais altamente variadas. AS colônias apresentaram uma tendência a aumentarem o sucesso na captura de presas quando expostas ao mesmo tipo de presa. Entretanto, 50% das colônias foram incapazes de capturar o novo tipo de presa e morreram de inanição. Apesar de ser um predador generalista, o comportamento de captura de presas pode depender de diferentes componentes de coordenação para subjugação e manipulação de presas grandes. Dessa forma, mudanças na disponibilidade de presas podem causar a atenuação de uma relação cooperativa em algumas colônias, tornando elas mais propensas a falharem durante a captura.

Palavras-chave: Comportamento social, Predador generalist, Forrageamento, Pseudoscorpiones, Arachnida

INTRODUCTION

Social behavior is rare among invertebrates, although it is common and diversified among hymenopterans (Wilson 1971). If social behavior is unusual in insects, it is even less frequent among arachnids and may occur in very distinct forms (Costa 2006). All social arachnids (some spiders, harvestmen, and scorpions, for example) have a gregarious life, benefiting from communal use of shelters and collective defense against natural predators, generally without specialized cooperative behaviors (Choe and Crespi 1997; Costa 2006). However, in Araneae, a few species form dense colonies mediated by complex cooperative behaviors, such as alloparental care, cooperative defense, and communal web building (Avilés 1997; Lubin and Bilde 2007).

Cooperative prey capture allows predator groups to combine efforts to catch large prey, consequently reducing individual energy investment and increasing the capture success ratio (Krebs and Davies 1997; Alcock 2009; Davies et al. 2012). Large vertebrates, such as wolves, lions, and orcas, are classic examples of species adapted to establishing complex social relationships for the cooperative capture of prey (Krebs and Davies 1997; Davies et al. 2012), enabling the development of models regarding the evolution of cooperative strategies and reciprocity (Packer and Ruttan 1988).

Cooperative capture has been identified as an important feature in the maintenance of social life in spiders (Whitehouse and Lubin 2005; Lubin and Bilde 2007). Coordination among individuals for cooperative attack and food sharing generates dual benefits: the procurement of large amounts of food (initial benefit; a result of communal living) and the suppression of intraspecific aggressiveness (causal benefit: by the reduction of hunger) (Whitehouse and Lubin 2005; Lubin and Bilde 2007). Similar complex social behavior is also found among pseudoscorpions.

Pseudoscorpions are small arachnids (2-8 mm) that live mainly in leaf litter, tree trunk, and cave walls. These predators are mainly solitary animals and feed on small insects and other arthropods (Harvey 1986; Zeh and Zeh 1997; Adis and Mahnert 2002). However, such species, like *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888), form colonies with dozens or hundreds of individuals in a complex system that involves different cooperative behaviors (Brach 1978; Zeh and Zeh 1990; Del-Claro and Tizo-Pedroso 2009).

Recently published studies have drawn attention to the social system exhibited by populations of *P. nidificator* living in the Brazilian Cerrado under the bark of trees (families

Caesalpinaceae and Fabaceae). These pseudoscorpions constitute a cooperative system involving cooperative hunting and food sharing, collective colony maintenance, and cooperative parental care (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2005, 2007, 2014). A detailed analysis of *P. nidificator*'s social system revealed that the evolution of sociality is closely related to the origin of their complex parental behaviors and collective hunting (Del-Claro and Tizo-Pedroso 2009). This species also shows an elaborate system of division of labor, in which the adults of both sexes, as well as the nymphs, have distinct tasks in colonies (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2011).

Although its cooperative behaviors enable *P. nidificator* to subdue prey like beetles, stinkbugs, ants, spiders, and other invertebrates (Garcia et al. 2016; Tizo-Pedroso and Del-Claro 2007), the mechanisms promoting these behaviors have not yet been thoroughly described. Unlike most cooperative spiders (Gonzaga 2007; Lubin and Bilde 2007), pseudoscorpions do not forage using webs to catch their prey. Instead, *P. nidificator* ambushes invertebrates that occasionally walk over the tree bark. This behavior generates a component of random encounter of prey, in which pseudoscorpions may attack a wide range of arthropods (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2007, 2018; Moura et al. 2018). Only after the beginning of the attack can pseudoscorpions evaluate the prey and decide to evade (in case of risky prey) or persist in the attack.

Thus, we predict that to capture a wide variety of prey in a rich environment, colonies of *P. nidificator* must adjust their capture behavior to adequately subdue each type of prey in accordance with its size, body mass, aggressiveness, and defensive behaviors. Alternatively, if some kind of prey predominates in the habitat, colonies might present behaviors to specialize in its capture, becoming more efficient in their attempts. Thus, the social pseudoscorpion *P. nidificator* becomes a good model for experimentation and for testing hypotheses about the evolution of cooperative foraging.

This study aimed to investigate cooperative prey capture in *P. nidificator*, analyzing how pseudoscorpion colonies adjust their prey capture behaviors under a situation of changing prey types as a simulation of changes in prey availability. We hypothesized that colonies would be more efficient at prey capture under repeated exposure to the same prey, and that the change in the availability of prey would be followed by new behavioral adjustments to adequately exploit the new prey. To evaluate prey capture efficiency, we expected that consecutive captures of the same prey would be followed by (i) a reduction in time required to subdue prey (individuals would spend less time to capture it); (ii) an increase

in number of pseudoscorpions attacking the prey (familiarization with prey would stimulate the engagement of more individuals); and (iii) a reduction in number of behavioral acts required to capture and manipulate prey (optimized prey capture would demand fewer behavioral acts).

MATERIAL AND METHODS

For this study, eight colonies of *P. nidificator* (with numbers of individuals ranging from 15 to 30 adult pseudoscorpions) were collected from the region of Morrinhos municipality, Goiás State, Brazil (17° 44' 20.39" S and 49° 7' 42.43" W) (Cerrado biome). The colonies used here were collected under the bark of sibipiruna trees (*Caesalpinia peltophoroides* Benth.; Caesalpinaceae). A group of individuals living under the same piece of bark and sharing the silk chambers was considered a colony. Only one colony per tree was collected.

Pseudoscorpions were collected using thin brushes and temporarily housed in plastic boxes containing bark fragments. Later, the colonies were transported to the Laboratory of Behavioral Ecology of Arachnids at the State University of Goiás, Morrinhos. Adult pseudoscorpions were marked using a procedure applied in previous study (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2018). Each colony was housed on a glass plate (20 cm×10 cm and 2 mm) containing fragments of bark fixed with hot glue and small pieces of moistened cotton. Each plate of glass was housed inside a transparent plastic box, and the boxes were maintained in an incubator chamber (under conditions of 12-h light and 12-h dark and constant temperature of 23 °C).

We offered three different prey species to the experimental colonies maintained under laboratory conditions, simulating an effect of change in prey type to evaluate the responses in terms of capture behaviors. The ants are natural and common prey for *P. nidificator*, being the most abundant food resource during the dry season (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2007). Individuals of *Camponotus mus* Roger, 1863 (prey I), *Cephalotes clypeatus* (Fabricius, 1804) (prey II), and *Camponotus crassus* Mayr, 1862 (prey III) were used as prey (Fig. 1). These three ant species were chosen because they have an arboreal habit, co-occur with pseudoscorpions, and are active throughout the year, ensuring the continuity of experiments. All three ant species are larger than adult pseudoscorpions. However, both *Camponotus* species are aggressive and more active than *C. clypeatus*. *Cephalotes clypeatus* is the largest of the three species, although it is more docile and slow. Although the three species of ants are similar, they can be considered morphologically and behaviorally different. Prey II shows some morphological differences in relation to other two species. *Cephalotes clypeatus* shows smooth exoskeleton and short mandibles and does not have formic acid.



Fig. 1 Species of ants used as prey for colonies of *Paratemnoides nidificator* kept in the laboratory: a *Camponotus mus*, prey type I; b *Cephalotes clypeatus*, prey type II; and c *Camponotus crassus*, prey type III. The scale bars indicate 1 mm.

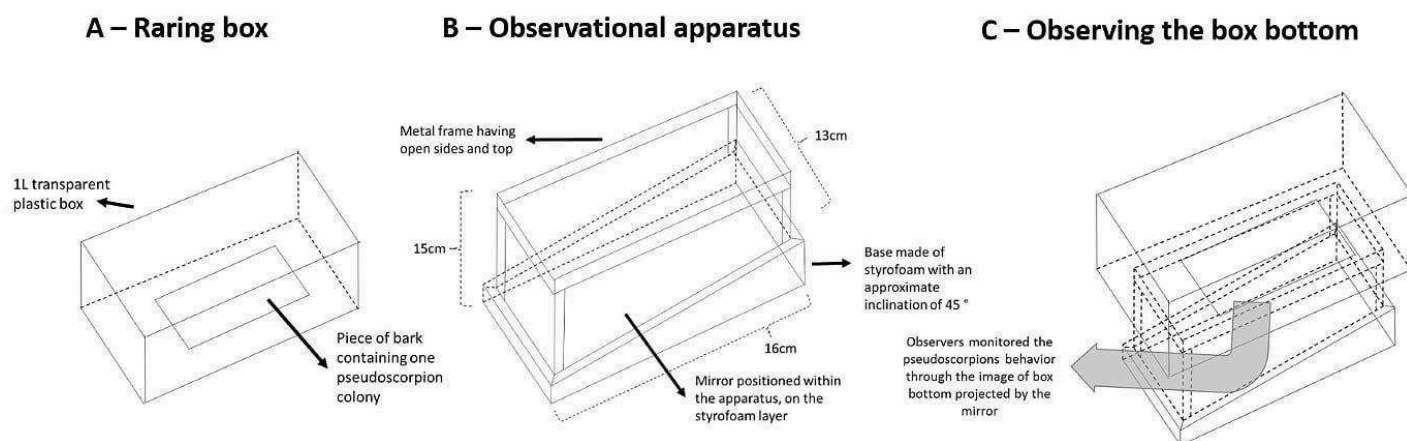


Fig. 2 Description of the methodology and observation apparatus used during observations of prey capture behaviors of pseudoscorpion colonies in the Laboratory.

Each colony was exposed to independent predation events for each type of prey (following the sequence of prey I, II, and III; species were determined previously by a draw). First, we made 10 predation events with prey type I, then we changed to prey II, with 10 events, and finally prey III, with 10 events. An interval of 3 days was allowed for each predation event (both for successful or incomplete capture events). In each predation event, the plastic box containing the glass plate was positioned on an observational support containing a mirror (Fig. 2). After waiting 5 min, the prey was inserted onto the plastic box. The pseudoscorpion colonies were observed by recording the prey capture behaviors. A period of 20 min was granted to evaluate whether predation would occur. When pseudoscorpions did not respond, the observer removed the prey and the observation was considered incomplete.

When captures were successful, the observations followed the *ad libitum* sampling method (Altmann 1974), which allows the recording of all behaviors in continuous and sequential mode during a maximum time of 60 min. This sampling is highly applicable to

colonies of *P. nidificator*, because individuals are relatively slow and could be easily followed by the observer (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2011). This period of observation was sufficient to record the immobilization process, prey subduing process (which usually takes 15– 25 min; Tizo-Pedroso and Del-Claro 2005, 2007), and the beginning of the feeding process. At the end, the plastic box was returned to the incubator chamber. Ten complete assays were carried out for each of the three prey types. In the case of failed events, the ants were freed to avoid reuse of the same individuals. The observers recorded the number of successful capture and failed events for each prey type. Additionally, the number of adult pseudoscorpions involved in capture (NPS), the number of behavioral acts performed during capture (NBA) (an estimated mean number of behavioral acts performed per colony per capture event, according to the already known behavioral types (Table 1), as described by Tizo- Pedroso and Del-Claro (2011)), and the time spent subduing the prey (TSP) were recorded. The behavioral acts were categorized according to their function and the phase of the capture.

Table 1 Description of behavioral acts quantified during the capture of *Camponotus mus*, *Camponotus crassus*, and *Cephalotes clypeatus* by the social pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator*.

Behavioral acts	Description
Orientation to prey	Redirecting the pedipalps (sense organs) in the direction of the prey
Prey chase	The action of moving quickly or slowly to the location of the stimulus generated by the prey. Alternatively, the action of remaining on the edge of the tree bark with pedipalps extended out of the bark and with open palpal fingers.
Attack	Holding the prey with the pedipalps and injecting venom.
Cleaning	Removal of debris from the pedipalps and sensory structures.

Handling	Transportation of the immobilized prey to the bottom of the tree bark and/or the accommodation of prey near the nests to feeding, as well as the search for prey body joints.
Feeding	Action of holding the body part of the prey with the chelicerae while injecting digestive enzymes and ingesting dissolved tissues.

First, we evaluated differences in the proportion of successes or fails in prey capture using the *G* test. Second, to evaluate the importance of measured variables in the prey capture behaviors; NPS, NBA, and TSP were compared with the categorical variables (the effect of different colonies, cumulative effect of predation events, and different types of prey) using ANOVA for main effects. We expected that a more efficient prey capture would occur faster, engage more individuals, and require fewer behavioral acts. For these analyses, NPS and NBA were log₁₀ transformed to the assumption of normal distribution.

Lastly, to evaluate if the number of pseudoscorpions engaging in prey capture interfered with the sequences of behaviors and the duration of the capture process, NPS was correlated with NBA and TSP using Spearman's rank correlation coefficient. Throughout the study period, the change in offered prey was followed by the death of some colonies (these colonies rejected the new prey and probably died of inanition), causing a reduction in sample size. Therefore, to avoid inconsistencies in the comparison of sample groups during statistical analysis, we used the procedure of resampling (based on 1000 resamples) from the original data to complete the treatments for analysis. Original data was submitted to random resampling with replacement. Finally, the tendencies toward increasing capture success over repeated exposure of the same prey were verified using logistic regressions.

RESULTS

Predation tests showed that colonies of *P. nidificator* usually failed to capture at a ratio near 1:1. In total, 176 observation events were performed (totaling 134 h of observation). Ninety-two events (52.27%) were considered successful, and 84 events (47.73%) were incomplete. However, the proportions of success and failure were different when the prey types were analyzed separately. For prey I (*C. mus*), there were 40 successful events and 33 failures, while for prey II (*C. clypeatus*), there were 20 successful events and 30 failures. Moreover, for prey III (*C. crassus*), there were 32 successful events and 21 failures. The analysis showed that a higher tendency toward failure occurred with prey type II (G test = 8.93; DF = 2; $p = 0.01$; Fig. 3). In total, we evaluated the effects of prey change for eight experimental colonies; however, two colonies did not accept prey II, and later, other two colonies rejected prey III. Thus, four colonies died following the change in the prey, probably because of inanition.

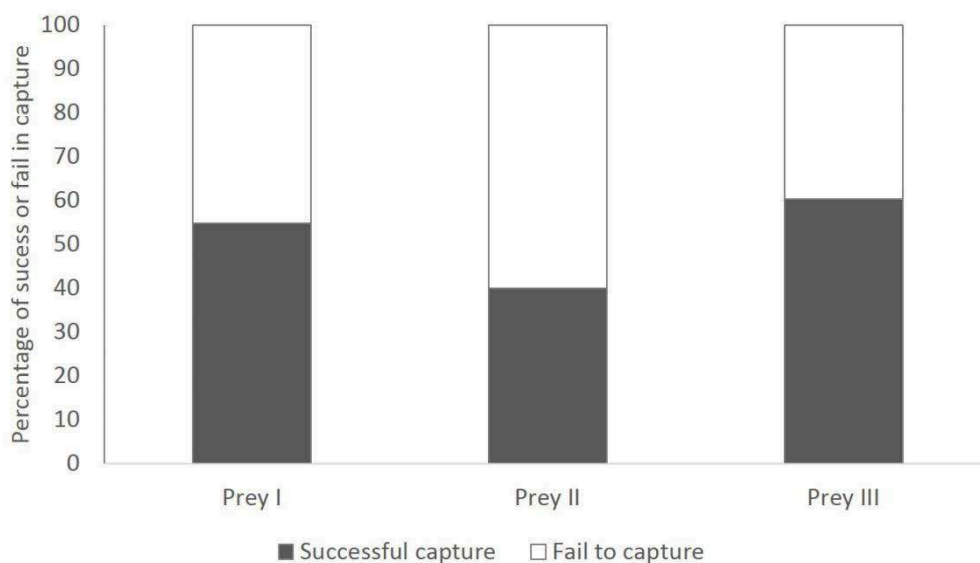


Fig. 3 Percentage of successful and failed attempts to capture prey, according to prey type.

The analysis of main effects showed that for the three prey types, there were significantly different responses for the tested variables (Table 2). First, NPS was significantly affected by colony factor (Fig. 4a) and was markedly variable among the studied colonies. The size of attack groups increased with repetition of prey type, but its effect was not significant (Fig. 4b). However, the size of attack groups varied in relation to prey type (Fig. 4c). Prey II attracted more pseudoscorpions than the other prey.

Table 2 Results of main effects ANOVA comparing the number of recruited pseudoscorpions; number of behavioral acts performed during the capture; and time spent to prey subdue in relation to colony, prey type, and repetitive exposure to the same type of prey.

Number of behavior acts performed in prey capture					
Effect	SS	DF	MS	F	<i>p</i>
Intercept	110.81	1	110.81	9923.87	0.00000
Colonies	0.26	7	0.04	3.36	1
Observation	0.06	9	0.01	0.58	0.002
Prey	2.24	2	1.12	100.22	0.81
Error	2.47	221	0.01	–	0.00000
Number of pseudoscorpions attacking prey					
Effect	SS	DF	MS	F	<i>p</i>
Intercept	62.41	1	62.41	1607.66	0.00000
Colonies	3.1	7	0.44	11.42	0.00000
Observation	0.38	9	0.04	1.1	1
Prey	0.67	2	0.33	8.63	0.36
Error	8.58	221	0.04	–	0.0002
Time to subdue prey					
Effect	SS	DF	MS	F	<i>p</i>
Intercept	126,353.24	1	126353.24	1520.71	0.00000
Colonies	1612.68	7	230.38	2.77	1
Observation	1622.09	9	180.23	2.17	0.009
Prey	1010.84	2	505.42	6.08	0.02
Error	18,362.55	221	83.09	–	0.003

The number of behavioral acts performed to prey capture was also affected by the colony and type of prey, but it was not affected by repeated exposure to the same kind of prey (Table 2). NBA was markedly different among studied colonies (Fig. 4d). However, NBA did not increase after repeated exposure to a prey type (Fig. 4e), although it was higher during the capture of prey III (Fig. 4f).

The last parameter, the time spent to subdue prey, was also influenced by the colony, the type of prey, and repetition of the same type of prey (Table 2). TSP varied significantly among colonies, with two colonies showing more rapid capture processes and one colony needing more time to subdue its prey (Fig. 4g). TSP was affected by repetition of the same

prey. In general, colonies showed a reduction in TSP along with the predation events. The mean TSP tended to be established after the fifth capture event with the same prey (Fig. 4h). Finally, in relation to the kind of prey, colonies spent less time to subdue prey I and needed more time for prey II (Fig. 4i).

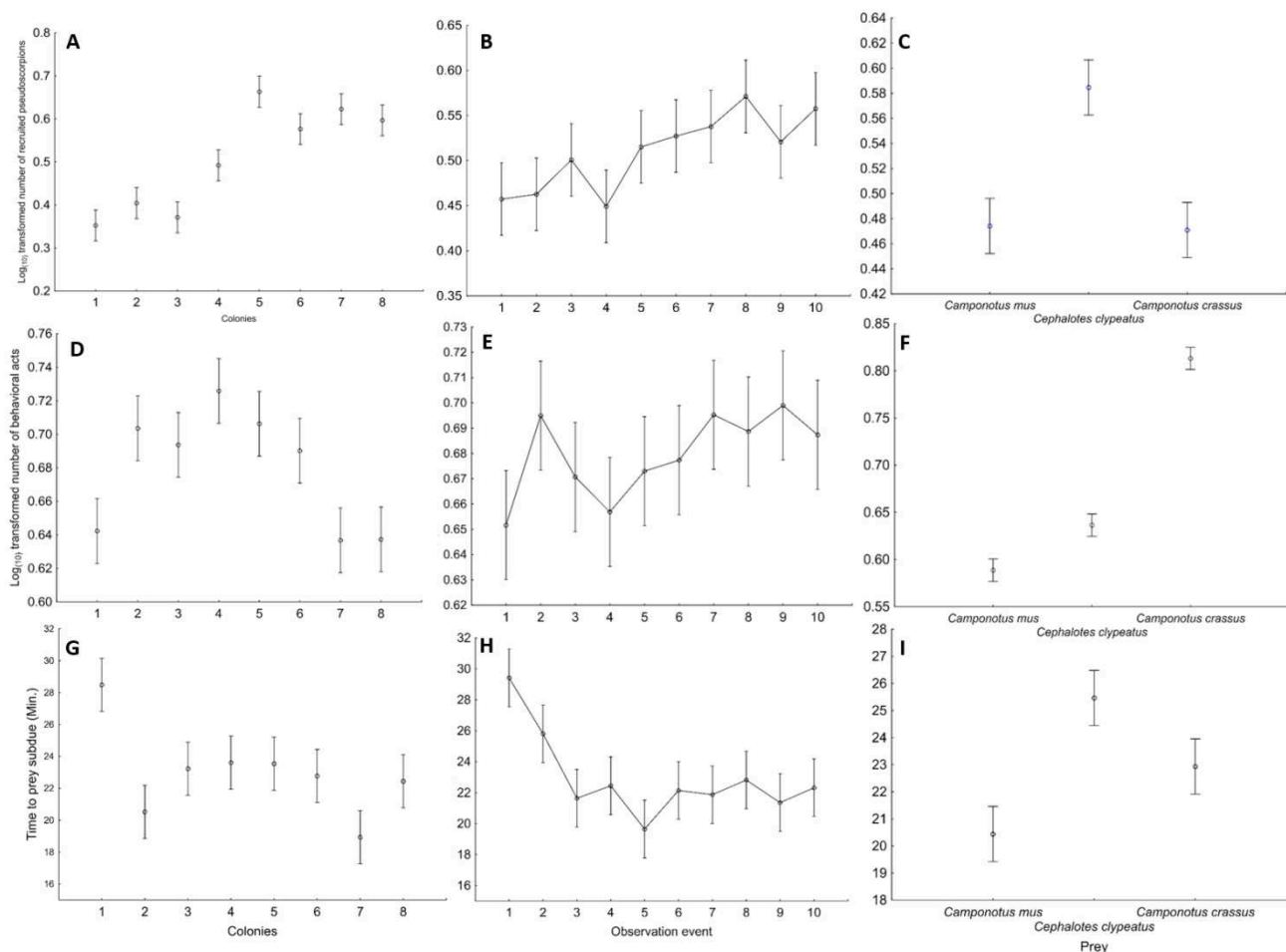


Fig. 4 Analysis of behavioral attributes in relation to colonies, prey type, and repetition. Number of recruited pseudoscorpions in relation to (a) experimental colonies, (b) repeated exposure to the same type of prey, and (c) prey type. Number of behavioral acts performed to capture prey in relation to (d) experimental colonies, (e) repeated exposure to same type of prey, and (f) prey type. Time spent in prey capture in relation to (g) experimental colonies, (h) repeated exposure to same type of prey, and (i) prey type.

The number of pseudoscorpions involved in each successful capture (NPS) was positively correlated with the number of behavioral acts necessary to subdue prey (NBA) and the time spent to subdue prey (TSP). For prey type I (*C. mus*), NBA was positively correlated with NPS ($R_s = 0.56$; $N = 79$; $p < 0.05$; Fig. 5a). In addition, TSP was positively correlated with NPS, but the relationship can be considered weak ($R_s = 0.25$; $N = 79$; $p < 0.05$; Fig. 5b). For prey type II (*C. clypeatus*), NBA also was positively correlated with NPS ($R_s = 0.48$; $N =$

30; $p < 0.05$; Fig. 5c). However, there was no relationship between TSP and NPS ($R_s = -0.18$; $N = 30$; $p > 0.05$; Fig. 5d). Finally, for prey type III (*C. mus*), NBA was positively related to NPS ($R_s = 0.68$; $N = 17$; $p < 0.05$; Fig. 5e). However, there was no correlation between NPS and TSP ($R_s = -0.11$; $N = 30$; $p > 0.05$; Fig. 5f).

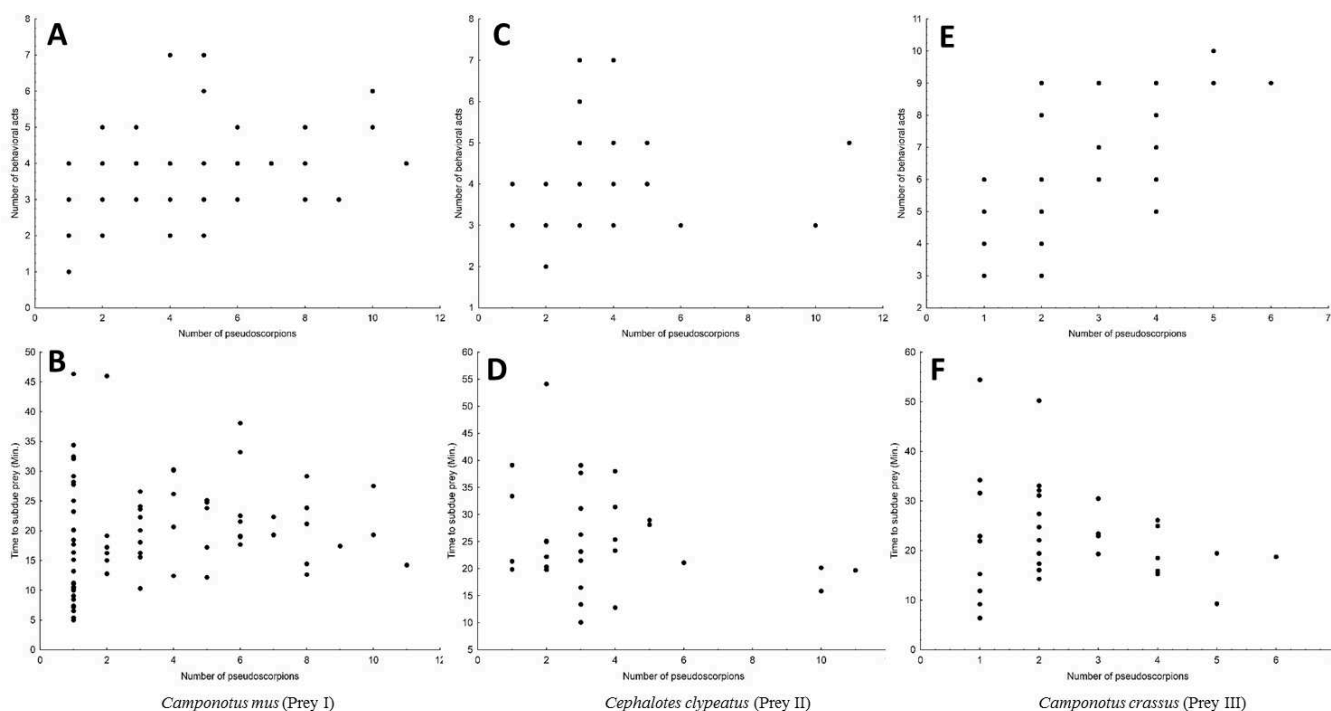


Fig. 5 Spearman's rank correlation between: the number of pseudoscorpions involved in prey capture and the number of behavioral acts for *Camponotus mus* (A), *Cephalotes clypeatus* (C) and *Camponotus crassus* (E); and number of pseudoscorpions involved in capture versus the time required to subdue prey in relation to prey type, for *C. mus* (B), *C. clypeatus* (D) and *C. crassus* (F).

Although the colonies used in this study had similar numbers of individuals, the size of the attack group could be influenced by colony size. To confirm this, we compared the number of pseudoscorpions involved in prey capture with the total number of individuals per colony. We found a correlation between NPS and colony size ($R_s = 0.07$; $N = 176$; $p < 0.05$); however, the effect can be considered weak. Thus, we assumed that because of the chosen experimental design, colony size had little influence on the other investigated parameters, and we removed the colony sizes from the analyses to avoid statistical mistakes. Additionally, we analyzed the main effect of colony success over repeated exposure to the same type of prey using logistic regression. Although the colonies showed marked variation in prey capture success, the general effects did not indicate a tendency toward increasing capture success over

repeated prey exposure for prey I ($\chi^2 = 2.76$; $N = 73$; $p = 0.10$) or prey II ($\chi^2 = 0.88$; $N = 50$; $p = 0.35$); however, there was a significant effect for prey III ($\chi^2 = 5.47$; $N = 53$; $p = 0.02$).

DISCUSSION

The results showed some interesting effects and could suggest that each colony can behave in a relatively different way when exposed to a new type of prey. Colonies were more able to capture prey when we offered the same type repeatedly. After this improvement, changing the type of prey resulted in a loss of efficiency at the beginning, followed by gradual improvement foraging by some of the colonies. However, the tested effects did not confirm the study hypotheses, because of criteria (i) a reduction in time required to subdue prey (individuals would spend less time to capture it) and (iii) a reduction in number of behavioral acts required to capture and manipulate prey (optimized prey capture would demand fewer behavioral acts).

The ability to adjust feeding behavior is considered an important feature of prey capture performance (Lauder 1981). It is expected that the ability to modulate prey capture acts to increase the use of different food items and feeding performance (Bolnick and Ferry-Graham 2002; Ferry-Graham *et al.* 2002; VanWassenbergh *et al.* 2006). Thus, behavioral adjustments would be likely in generalist predators. Predation tests involving three different prey species showed that although the capture success was around 50%, changes in prey availability resulted in some degree of prey rejection by colonies of *P. nidificator*. Although all colonies were able to capture prey type I, half of them died after the change of prey. There was a reduction in the number of colonies capturing prey types II and III, consecutively. These colonies did not feed after the change of prey and probably died of starvation. Such evidence suggests that different colonies of *P. nidificator* do not behave under the same adjustment capabilities when the prey type changes and, eventually, become more abundant in the natural environment during a given period. Alternatively, some colonies may specialize in capture of a more abundant type of prey. This effect can result in mortality of colonies that are unable to adjust their behaviors when prey availability changes.

The type of prey caused significant changes in the number of behavioral acts among the colonies in relation to repetition of the same prey type. Colonies exhibited a higher number of behavioral acts when capturing prey III. *Camponotus crassus* is more active and fast-moving as compared to the other ants (prey I and II). This difference in ant behaviors might have caused the increase in the number of pseudoscorpion behavioral acts; a more active and agile prey possibly demands more versatility and handling time. In a study with social spiders, there were differences in capture success of two different prey species, considering that one type of prey was winged and more able to escape (Pasquet and Krafft

1992). However, in the case of pseudoscorpions, differences in ant species morphology and behaviors were enough to cause a lack of response by some colonies. Colonies attacked the three prey types; however, failed attack attempts were more frequent with prey II. Moreover, this prey type attracted the largest number of pseudoscorpions and required more time to be subdued, despite being a slower and less active ant. Prey mobility is important in stimulating searching and hunting behaviors in *P. nidificator* (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2007, 2018).

The differences in the number of pseudoscorpions attacking all prey types could reflect the variability in colony behavior against a new kind of prey. The change of prey resulted in the reduction of the colonies, also probably reducing the variability of behaviors among the colonies. The results showed marked variation in colonies' responses to different prey types. This fact may suggest that some colonies are more efficient at catching a new type of prey as compared to other colonies. However, colonies that survived prey changes were more efficient at prey capture with repeated exposure to the prey, reaching a stable time to subdue prey after the fifth or sixth repetition of prey type. These marked behavioral responses among *P. nidificator* colonies could be related to genetic and plastic variations in populations. Colonies tend to be strongly territorial, with limited dispersal and gene flow and high endogamy (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2007, 2011, 2014). Such behavioral and reproductive patterns could restrict the distribution of important alleles among colonies, affecting their behavioral plasticity. More genetically varied colonies might be more plastic and responsive to prey variability.

During prey capture, the involvement of larger number of pseudoscorpions resulted in an increased number of behavioral acts. This was different than the expected outcome, which was that there would be a reduction in the number of behavioral acts as a consequence of prey capture adjustment and optimization. The increased number of pseudoscorpions possibly resulted in the increased prey handling time. In social spiders, the number of spiders involved in an attack favors faster immobilization of prey (Souza et al. 2007). However, in *P. nidificator*, it is possible that the number of recruited pseudoscorpions could be followed by an increased variety of behavioral acts, increasing the handling time. Colonies of *P. nidificator* engage in division of labor; mainly in parental care, colony maintenance, and foraging (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2011). This element could be involved in the extension of handling time. A preliminary study indicated that the variety of tasks involved in prey capture is higher in large colonies with groups of individuals performing distinct behaviors such as holding prey, injecting venom, and handling prey. This type of task partitioning may

cause an increase in the time each individual spent performing a specific group of behaviors. The social spider *Anelosimus eximius* shows polymorphic behavior, with some individuals tending to defend colonies against predators while others cooperate in colony maintenance (Pruitt *et al.* 2008; Pruitt and Riechert 2011a). These variations could favor individuals acting in specific tasks in colonies (Pruitt and Riechert 2011b; Grinsted *et al.* 2013). Social pseudoscorpions might also show variation in individual behaviors that could interfere in a colony's foraging tendencies.

Behavioral optimization of foraging activities can occur because of learning processes during prey capture events (Byrne and Bates 2006). However, the reduced behavioral complexity could be a consequence of limited diversity of food items (Tinker *et al.* 2008). In the case of *P. nidificator*, there is high arthropod species richness associated with tree trunks in the Brazilian tropical savanna, where the pseudoscorpion occurs (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2007). Such diversity can have a dilution effect, avoiding the selection of more specific capture strategies. However, the process of selecting behavioral strategies can be measured through behavioral simplification.

Ants constitute the main food item of *P. nidificator* during the dry season (Tizo-Pedroso and Del-Claro 2007, 2018). However, the seasonal generalist feeding habits of this pseudoscorpion could be associated with the existence of different strategies of prey capture. Behavioral diversity is a component associated with behavioral plasticity, allowing the species to colonize heterogeneous environments. In the premise of this study, it was expected that repetition of the same type of prey would promote increasing prey capture success. Additionally, environmental heterogeneity that reflects better prey availability and a greater diversity of food items can be related to the evolution of different strategies for exploiting resources (Alcock 2009). However, in other contexts, the inverse effect can be found, in which the limitation of food resources tends to encourage increased behavioral diversity (Tinker *et al.* 2008). Although *P. nidificator* is recognized as a generalist and opportunistic predator, colonies can experience high levels of mortality when failing to adjust their reactions under severe changes in natural prey availability. Further studies will investigate the behavioral variation among the colonies and its implication for their adaptive value.

Acknowledgements

We would like to thank Breendow César Barbosa and Nayanny Gonçalves for their valuable assistance during the implementation of the study and while obtaining the results. We also thank three anonymous reviewers for their significant contributions to the manuscript.

Funding information

We thank the Universidade Estadual de Goiás (UEG) and the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the scholarships granted to the students involved in this study. We also thank the Programa de Bolsa de Incentivo à Pesquisa e Produção Científica (PROBIP-UEG) for their financial support. K. Del-Claro thanks CNPq and FAPEG and E. Tizo-Pedroso thanks CNPq and FAPEG for research grants.

REFERENCES

- Adis J, Mahnert V (2002) Pseudoscorpiones. In: Adis J (ed) Amazonian Arachnida and Myriapoda: identification keys, to all classes, orders, families, some genera, and lists of known terrestrial species. Pensoft Publ, Sofia, pp 367–380
- Alcock J (2009) Animal behavior: an evolutionary approach. 9th ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Altmann J (1974) Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour 48:227–265
- Avilés L (1997) Causes and consequences of cooperation and permanent sociality in spiders. In: Choe JC, Crespi BJ (eds) The evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge, pp 476–498
- Bolnick DI, Ferry-Graham LA (2002) Optimizing prey-capture behavior to maximize expected net benefit. Evol Ecol Res 4:843–855
- Brach V (1978) Social behavior in the pseudoscorpion *Paratemnus elongatus* (Pseudoscorpionida: Atemnidae). Insect Soc 25:3–11
- Byrne RW, Bates LA (2006) Why are animals cognitive? Curr Biol 16:445–448
- Choe JC, Crespi BJ (eds) (1997) The evolution of social behaviour in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge
- Costa JT (2006) The other insect societies. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge
- Davies NB, Krebs JR, West SA (2012) An introduction to behavioural ecology. 4th ed. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Del-Claro K, Tizo-Pedroso E (2009) Ecological and evolutionary pathways of social behavior in pseudoscorpions (Arachnida: Pseudoscorpiones). Acta Ethol 12:13–22 doi: 10.1007/s10211-009-0052-y
- Ferry-Graham LA, Bolnick DI, Wainwright PC (2002) Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. Integr Comp Biol 42:265–277 doi: 10.1093/Icb/42.2.265
- García LF, González-Gómez JC, Valenzuela-Rojas JC, Tizo-Pedroso E, Lacava M, (2016) Diet composition and prey selectivity of Colombian populations of a social pseudoscorpion. Insect Soc 63(4):635–640. doi: 10.1007/s00040-016-0505-z

- Gonzaga MO (2007) Socialidade e cuidado parental. In: Gonzaga MO, Santos AJ, Japyassú HF (eds) Ecologia e comportamento de aranhas. Editora Interciência, Rio de Janeiro, pp 185–207
- Grinsted L, Pruitt JN, Settepani V, Bilde T (2013) Individual personalities shape task differentiation in a social spider. *Proc R Soc B Biol Sci* 280:20131407 doi: 10.1098/rspb.2013.1407
- Harvey MS (1986) The systematics and biology of pseudoscorpions. In: Austin AD, Heather NW (eds) Australian Arachnology. Australian Entomological Society, Brisbane, pp 75–85
- Krebs JR, Davies NB (1997) Behavioural ecology: an evolutionary approach. 4th ed. Wiley-Blackwell, Hoboken.
- Lauder GV (1981) Intraspecific functional repertoires in the feeding mechanisms of the characoid fishes, *Lebiasina*, *Hoplias*, and *Chalceus*. *Copeia* 1981:154–168 doi: 10.2307/1444050
- Lubin Y, Bilde T (2007) The evolution of sociality in spiders. *Adv Study Behav* 37:83–145 doi: 10.1016/S0065-3454(07)37003-4
- Moura RF, Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2018) Colony size, habitat structure, and prey size shape the predation ecology of a social pseudoscorpion from a tropical savanna. *Beh Ecol Sociobiol* 72(7):103–111. doi: 10.1007/s00265-018-2518-2
- Packer C, Ruttan L (1988) The evolution of cooperative hunting. *Am Nat* 132:159–198 doi: 10.1086/284844
- Pasquet A, Krafft B (1992) Cooperation and prey capture efficiency in a social spider, *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Ethology* 90:121–133 doi: 10.1111/j.1439-0310.1992.tb00826.x
- Pruitt JN, Riechert SE (2011a) How within-group behavioural variation and task efficiency enhance fitness in a social group. *Proc R Soc B Biol Sci* 278:1209–1215 doi: 10.1098/rspb.2010.1700
- Pruitt JN, Riechert SE (2011b) Within-group behavioral variation promotes biased task performance and the emergence of a defensive caste in a social spider. *Behav Ecol Sociobiol* 65:1055–1060 doi: 10.1007/s00265-010-1112-z

- Pruitt JN, Riechert SE, Jones TC (2008) Behavioural syndromes and their fitness consequences in a socially polymorphic spider, *Anelosimus studiosus*. *Anim Behav* 76:871–879 doi: 10.1016/j.anbehav.2008.05.009
- Souza ALT, Gonzaga MO, Vasconcellos-Neto J (2007) Prey capture behavior in the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae : Theridiidae): responses to prey size and type. *Ethology* 113:856–861 doi: 10.1111/j.1439-0310.2007.01384.x
- Tinker MT, Bentall G, Estes JA (2008) Food limitation leads to behavioral diversification and dietary specialization in sea otters. *Proc Natl Acad Sci U S A* 105:560–565 doi: 10.1073/pnas.0709263105
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2005) Matriphagy in the neotropical pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888) (Atemnidae). *J Arachnol* 33:873–877 doi: 10.1636/S03-61.1
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2007) Cooperation in the neotropical pseudoscorpion, *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888): feeding and dispersal behavior. *Insect Soc* 54:124–131 doi: 10.1007/s00040-007-0931-z
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2011) Is there division of labor in cooperative pseudoscorpions? An analysis of the behavioral repertoire of a tropical species. *Ethology* 117:498–507 doi: 10.1111/j.1439-0310.2011.01906.x
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2014) Social parasitism: emergence of the cuckoo strategy between pseudoscorpions. *Behav Ecol* 25: 335–343 doi: 10.1093/beheco/art114
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2018) Capture of large prey and feeding priority in the cooperative pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator*. *Acta Ethol* 21:109–117 doi: 10.1007/s10211-018-0288-5
- Van Wassenbergh S, Herrel A, Adriaens D, Aerts P (2006) Modulation and variability of prey capture kinematics in clariid catfishes. *J Exp Zool A Comp Exp Biol* 305A:559–569 doi: 10.1002/Jez. A.293
- Whitehouse MEA, Lubin Y (2005) The functions of societies and the evolution of group living: spider societies as a test case. *Biol Rev* 80:347–361 doi: 10.1017/S1464793104006694
- Wilson EO (1971) *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge

Zeh JA, Zeh DW (1990) Cooperative foraging for large prey by *Paratemnus elongatus* (Pseudoscorpionida, Atemnidae). *J Arachnol* 18:307–311 doi: 10.2307/3705436

Zeh DW, Zeh JA (1997) Sex via the substrate: sexual selection and mating systems in pseudoscorpions. In: Choe JC, Crespi BJ (eds) *The evolution of mating systems in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 329–339

CAPÍTULO 2

PERSONALIDADE PEDRA-CHAVE E SEU IMPACTO NA EFICIÊNCIA DO FORRAGEAMENTO COOPERATIVO EM UM ARACNÍDEO SOCIAL

RESUMO

A variação comportamental entre indivíduos de uma mesma espécie é conhecida como um dos fatores que modulam a viabilidade de um grupo social. Em espécies animais que possuem vida social complexa, indivíduos que exercem maior influência sobre os demais são denominados indivíduos “pedra-chave” para a estrutura social. A presença desses indivíduos no grupo social pode resultar em maior sucesso em eventos de forrageamento, maior ganho em massa corporal e maior taxa de sobrevivência da população. A espécie de pseudoescorpião *Paratemnoides nidificator* possui elaborada socialidade, sendo um ótimo objeto de estudo para investigar a influência de indivíduos-chave sobre o forrageio da colônia. Dessa forma, esse estudo objetivou analisar como a presença de indivíduos chave modula a dinâmica de caça cooperativa em colônias do pseudoescorpião social *P. nidificator*. Desse modo, as seguintes hipóteses foram testadas: se (1) os indivíduos pedra-chave exercem influência sobre os demais componentes do grupo, (2) a ação dos indivíduos-chave podem ser medidas pela experiência prévia, (3) indivíduos pedra-chave exercem efeitos positivos sobre o grupo social, o tornando mais eficiente em eventos de forrageamento cooperativo. Para isso, foram realizados estudos experimentais em laboratórios, que possibilitaram a observação de todos os comportamentos realizados durante os eventos de forrageamento e também o isolamento de efeitos como a interferência de presas não desejadas. Foram utilizadas para avaliar a viabilidade das colônias as métricas ‘latência para o início do ataque à presa’, o ‘tempo necessário para o abate da presa’, o ‘número de indivíduos atacando a presa’ e a ‘proporção de sucesso e falha na captura das presas’. Essas métricas são diretamente influenciadas por características de composição de grupos e frequentemente usadas para avaliação de eficiência em sociedades animais. Nós esperávamos que o indivíduo pedra-chave, na espécie de pseudoescorpião social *P. nidificator*, modificasse positivamente estas métricas durante a realização de comportamentos de forrageamento cooperativo. Foi encontrado um aumento na proporção de eventos de captura bem sucedidos na presença de indivíduos-chave. Houve redução na latência para início do ataque e no tempo para abate da presa e aumento no número de indivíduos participando dos eventos de captura. Ademais, a influência desses indivíduos foi mais facilmente visualizada ao analisar a captura da presa exótica *Palembus dermestoides*, ao inferir sobre o número de indivíduos participando dos ataques. O maior agrupamento em *P. nidificator* beneficiou o grupo porque possibilita a diluição no tempo e energia gastos durante cada evento de captura e permite o investimento em mais eventos de forrageamento. Como resultado observou-se maior ganho em massa corporal e menor

agressão intraespecífica. Dessa forma, a influência de indivíduos pedra-chave sobre as colônias de *P. nidificator* parecem ter um reflexo direto sobre o ganho em aptidão, plasticidade e viabilidade do grupo.

Palavras chave: Arachnida, pseudoescorpiões, forrageamento social, eficiência de grupo.

ABSTRACT

Behavioral variation among individuals of the same species is known to be one of the factors that modulates the viability of a social group. In animal species that have complex social lives, individuals who exert more influence over others are called “keystone” individuals within the social structure. The presence of these individuals in the social group can result in greater success during foraging events, increase in body mass, and a higher population survival rate. The pseudoscorpion species *Paratemnoides nidificator* has elaborated sociality, being a useful object of study to investigate the influence of key individuals on the foraging of the colony. Thus, this study aimed to analyze how the presence of key individuals modulates the dynamics of cooperative hunting in colonies of the social pseudoscorpion *P. nidificator*. The following hypotheses were tested: if (1) keystone individuals exert influence over the other components of the group, (2) key individuals’ actions can be measured by previous experience, (3) keystone individuals have positive effects on the social group, making the group more efficient during cooperative foraging events. To this end, experimental studies were carried out in a laboratory setting, which allowed the observation of all the behaviors performed during foraging events, and also the isolation of effects such as interference from unwanted prey. The metrics ‘latency to the beginning of prey attack’, the ‘time required to perceive and begin to attack the prey’, the ‘number of individuals attacking the prey’ and the ‘success rate and failure rate’ were used to evaluate the ability to subdue prey. These metrics are directly influenced by features of group composition and are often used to evaluate efficiency in social animals. We expected that the keystone presence would positively modify those metrics of the foraging behavior in *P. nidificator*. We found an increase in the proportion of successful attack events in the presence of keystone individuals. There was a reduction in the latency to the beginning of the attack and in the time required to kill prey, and an increase in the number of individuals participating in the attacks. In addition, the influence of these individuals was more easily visualized when analyzing the predation of the exotic prey *Palembus dermestoides*, when inferring the number of individuals participating in the attacks. The largest grouping in *P. nidificator* benefited the group because it enabled reduction in the time and energy spent during each attack event and allowed investment in more foraging events. As a result, there was a greater increase in body mass and less intraspecific aggression. Thus, the influence of keystone individuals on the colonies of *P. nidificator* seems to have a direct reflection on fitness gain, group plasticity, and group viability.

Keywords: Arachnida, pseudoscorpions, social foraging, group efficiency.

INTRODUÇÃO

Entre predadores sociais, o forrageamento cooperativo favorece a captura de presas de grande porte físico. Além disso, o trabalho coletivo reduz o esforço individual e amplia o sucesso dos eventos de captura (Krebs & Davies 1997, Alcock 2009, Davies *et al.* 2012). Esta relação permite a otimização do forrageamento com a melhor conservação de energia de cada integrante do grupo (Whitehouse & Lubin 2005). Adicionalmente, o benefício gerado pelo forrageamento coletivo, indiretamente, também amplia a coesão do grupo, por meio da redução da fome e agressão intraespecífica (Lubin & Bilde 2007).

O forrageio social constitui então um dos elementos essenciais para a manutenção da vida social em grupos cooperativos, tais como os aracnídeos (Whitehouse & Lubin, 2005; Lubin & Bilde 2007). Entretanto, estes elementos podem não ser tão harmônicos entre os integrantes do grupo de forrageamento. Estudos recentes tem demonstrado que a performance do grupo podem variar de acordo com características populacionais, genéticas, morfológicas, ambientais ou mesmo cognitivas (Wright *et al.* 2009; Bolnick *et al.* 2011; Pruitt, Grinsted & Settepani 2013; Crutinger *et al.* 2015; Pruitt & Keiser 2014). No entanto, nas últimas décadas, houve aumento no número de estudos focados em avaliar os possíveis benefícios das variações individuais do comportamento sobre a organização social dessas espécies (Bell & Wilson 1998; Hankison & Laskowski 2009; Merten, Zwolak & Rychlik 2017). Por exemplo, em *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae) essas variações individuais no grupo de captura resultam em maior sucesso na imobilização e abate de presas (Lichtenstein *et al.* 2016). Nesta espécie, os caçadores mais ousados, indiretamente, fortalecem a coesão do grupo, estimulando outros indivíduos a atacarem as presas. Conseqüentemente, o grupo captura presas em maior frequência e obtém maior ganho de massa corporal (Keiser & Pruitt 2014). Em médio e longo prazo, esses indivíduos afetam diretamente a demografia do grupo, por meio da diminuição da mortalidade (Ribeiro *et al.* 2018).

Os indivíduos específicos que exercem tais modulações sobre os demais integrantes do grupo são chamados de ‘indivíduos pedra-chave’ (Sih & Watters, 2005; Pruitt & Keiser 2014; Modlmeier *et al.* 2014a). O termo faz referência à definição proposta por Power *et al.* (1996) para espécies que interferem positiva e diretamente em seus nichos ecológicos. Outros exemplos de indivíduos pedra-chave ocorrem em espécies cujos machos realizam lek (Ballard & Robel 1974), indivíduos alpha em primatas (Alberts, Sapolsky & Altmann 1992), ou rainhas em colônias de insetos eussociais (Aron, Passera & Keller 1994). Os indivíduos podem ser estabelecidos como pedra-chave de acordo com três características: (1) Idade,

porque, em algumas sociedades, indivíduos mais velhos exercem importante papel em situações de escolha, como demonstra McComb *et al.* (2011) em elefantes; (2) nível de personalidade, como encontrado em aranhas sociais, em que indivíduos mais ousados lideram o grupo em situações perigosas (Pruitt *et al.* 2019); e (3) experiências prévias, casos em que os indivíduos mais experimentados induzem ou lideram os indivíduos menos experientes do grupo em comportamentos sociais, como forrageamento cooperativo (Conradt & Roper 2003).

As relações sociais envolvendo indivíduos pedra-chave estão sendo encontradas em diferentes grupos taxonômicos, por exemplo, em orcas (*Orcinus orca*), em que as fêmeas mais velhas e experientes lideraram eventos de forrageamento cooperativo (Brent *et al.*, 2015); ou em aves da espécie *Tympanuchus cupido pinnatus* (Linnaeus, 1758), em que o macho dominante modula a taxa de sucesso em eventos de cópula, realizados pelo grupo. Dentre os invertebrados, por exemplo, na aranha social *Stegodyphus dumicola* (Pocock, 1898), indivíduos com personalidade mais agressiva exercem papel chave nestas colônias, por meio da modulação da personalidade coletiva de cada grupo (Sih & Watters 2005), fazendo com que colônias que possuem em sua composição indivíduos ousados ganhem mais peso que as com ausência de tais indivíduos, devido a maior participação do grupo em eventos de forrageamento cooperativo (Keiser *et al.* 2014). Ou seja, a presença de indivíduos-chave é capaz de modular comportamentos coletivos e determinar diferentes personalidades coletivas em grupos sociais (Sih & Watters 2005, McComb *et al.* 2011, Keiser *et al.* 2014). Contudo, colônias que tendam a apresentar personalidade sinérgica, encontram maiores benefícios na captura de grandes presas, obtendo conseqüentemente maior crescimento e sobrevivência (Pruitt & Riechert, 2009).

Dentre os aracnídeos, os pseudoescorpiões também constituem grupos cooperativos, sendo bons modelos de estudos das dinâmicas sócio-evolutivas (Tizo-Pedroso & Del-Claro 2008). A espécie *Paratemnoides nidificator*, distribuída por biomas da América Central e do Sul, principalmente no Cerrado Brasileiro, realiza construção cooperativa de ninhos, cuidado parental cooperativo, dispersão coletiva e captura cooperativa de presas e compartilhamento de alimento (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2005; 2007; 2011; Ribeiro *et al.*, 2018). Esta espécie apresenta hábitos alimentares generalistas, capturando presas de grande porte como besouros, percevejos, formigas, aranhas e outros invertebrados, (Tizo-Pedroso & Del-Claro 2007, 2011; Garcia *et al.* 2016; Moura *et al.* 2018). Para explorar presas com morfologia, comportamentos e tamanhos diferentes, as colônias empregam diferentes estratégias de caça (Ribeiro *et al.*

2018), utilizando também, como fenótipo estendido, a estrutura das cascas de árvores onde fazem seus ninhos para imobilizar presas agressivas (Moura *et al.* 2018).

Estudos prévios com este pseudoescorpião demonstraram que as dinâmicas de captura de presas e de alimentação são bastante complexas, ocorrendo distinção entre indivíduos que participam ou não dos ataques, o que resulta no acesso diferenciado ao alimento (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2018). Nestes casos, os indivíduos que participam ativamente do ataque obtêm privilégios no acesso ao alimento, resultando em diferenças comportamentais e nutricionais entre os integrantes da colônia dependendo do seu envolvimento ou não nos eventos de captura (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2018). Além disso, diferenças comportamentais também foram detectadas ao nível de colônias. Embora sejam aracnídeos generalistas e apliquem estratégias diferentes para a captura de diferentes presas, a capacidade de ajuste comportamental não ocorre similarmente entre colônias (Garcia *et al.* 2016). Ou seja, algumas colônias podem ser mais plásticas do que outras no processo de captura de um tipo novo e mais agressivo de presas (Ribeiro *et al.* 2018). Como consequência, algumas colônias exibem gatilhos comportamentais para explorar presas novas enquanto outras não, tornando os grupos menos plásticos mais propensos à mortalidade (Ribeiro *et al.*, 2018) (Capítulo 1 desta dissertação). Além disso, o fato de, em uma mesma colônia, indivíduos forrageiros responderem diferentemente ao estímulo da presa (Tizo-Pedroso & Del-Claro, 2018) sugere que os indivíduos estejam sob influência de diferentes estados de personalidades, ou indivíduos pedra-chave. Deste modo, é possível que existam diferentes personalidades interferindo nos comportamentos dos pseudoescorpiões adultos, o que ajudaria a compreender a organização inter-individual e a razão pela qual alguns indivíduos são forrageiros e outros cuidam da prole. Variações de personalidades entre os adultos forrageiros também ajudariam a esclarecer as diferenças de plasticidade entre colônias distintas, que as tornam mais ou menos propensas a explorarem presas novas e/ou agressivas no ambiente.

Tizo-Pedroso e Del-Claro (2018) observaram que, no processo de captura de uma presa, alguns indivíduos adotam comportamentos de “atacantes agressivos”, enquanto outros hesitam durante o ataque, agindo como “aproveitadores” das presas. É possível que estes indivíduos desempenhem um papel específico naquelas colônias que se mostram mais aptas a capturarem presas diferentes e novas no ambiente. A ação destes indivíduos pode ser baseada na idade, na personalidade ou então com base na experiência adquirida com um tipo de presa. Assim sendo, o presente estudo objetivou avaliar se, em um grupo de ataque em colônias de *P. nidificator*, os indivíduos mais experimentados desempenham papel de pedra-chave e se

esta ação está relacionada com a experiência prévia com um tipo de presa. Especificamente, nós hipotetizamos que (1) existem indivíduos de *P. nidificator* que exercem papel de pedra-chave em suas colônias; (2) a ação do indivíduo como pedra-chave é mediada pela experiência prévia do indivíduo com um tipo específico de presa; e (3) indivíduos pedra-chave devem exercer efeito positivo sobre o grupo social, o tornando mais eficiente em eventos de captura. Para testar hipóteses foram elaborados experimentos em laboratório para estimular que um indivíduo atue como pedra-chave no grupo de captura. Deste modo, esperando-se que na presença deste indivíduo ocorra: (i) a redução na latência necessária para captura da presa; (ii) a diminuição no tempo necessário para manuseio e abate da presa; (iii) o aumento no número de indivíduos participando do grupo de ataque à presa.

MATERIAL E MÉTODOS

Para a realização desse estudo, pseudoescorpiões sociais da espécie *Paratemnoides nidificator* foram coletados no Parque do Sabiá (18.9107° S, 48.2367° W), localizado na cidade de Uberlândia, Minas Gerais, Brazil. Todas as amostras foram coletadas nos dias 01 e 02 de Fevereiro do ano de 2018 as coletas foram realizadas sob as cascas de uma árvore sibipiruna (*Caesalpinia peltophoroides* Benth.; Caesalpinaceae). Para as coletas das colônias utilizou-se uma pinça fina para auxílio na remoção das cascas de árvore, um pincel fino para remover os pseudoescorpiões das cascas sem feri-los e 10 potes de plástico com um fragmento de casca para armazenamento e transporte das colônias de pseudoescorpiões. Os potes foram transportados para o Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações (LECI), localizado na Universidade Federal de Uberlândia, campus Umuarama, na cidade de Uberlândia, MG. Então foi concedido um intervalo de 24 horas antes do início dos experimentos.

Para testar a influência de indivíduos mais experientes na dinâmica do forrageamento cooperativo, foi desenvolvido um experimento buscando alinhar colônias de *P. nidificator* capturando diferentes tipos de presas. Desse modo, para conduzir esse tipo de experimento se fizeram necessárias colônias que permitissem a troca de indivíduos entre elas. Ou seja, todos os indivíduos foram coletados em um mesmo ponto, assim, o grau de parentesco seria maior, reduzindo a taxa de mortalidade por agressão ao inseri-los em novas colônias (Tizo-Pedroso & Del-Claro 2014). Outra característica essencial para a amostragem foi o acondicionamento das colônias em laboratório, pois os parâmetros analisados não poderiam ser mensurados em campo.

Em laboratório foram preparadas 20 colônias experimentais para o estudo do efeito de indivíduo pedra-chave. Para isto, foram selecionados 6 pseudoescorpiões adultos para a composição de cada colônia. As colônias foram preparadas em placas de Petri com 150 mm de diâmetro, contendo um fragmento de casca de árvore. Para este experimento, o número reduzido de adultos facilitaria o monitoramento e a quantificação dos comportamentos. Os indivíduos foram marcados com tintas atóxicas, de acordo com os procedimentos utilizados por Tizo-Pedroso e Del-Claro (2011), sendo utilizadas seis cores diferentes. As colônias foram mantidas em uma estufa de criação - Biochemical Oxygen Demand machine (B.O.D.) - , com temperatura média de 23°C e regime de luminosidade de 12h de luz e 12h de escuro.

Para avaliar os comportamentos dos indivíduos durante o processo de captura de presas, nós selecionamos dois tipos de presas, sendo uma delas comumente utilizada como alimento pelas colônias naturais de pseudoescorpiões, as formigas *Camponotus melanoticus* Emery 1894 (Hymenoptera: Formicidae) (Fig. 1B) e a segunda, besouros introduzidos *Palembus dermestoides* Fairmaire 1893 (Coleoptera: Tenebrionidae) (Fig 1A), como um recurso alimentar exótico. A utilização do besouro anularia qualquer experiência prévia dos pseudoescorpiões com o tipo de presa, uma vez que as presas modulam o comportamento de captura cooperativa em *P. nidificator* (Ribeiro et al. 2018).

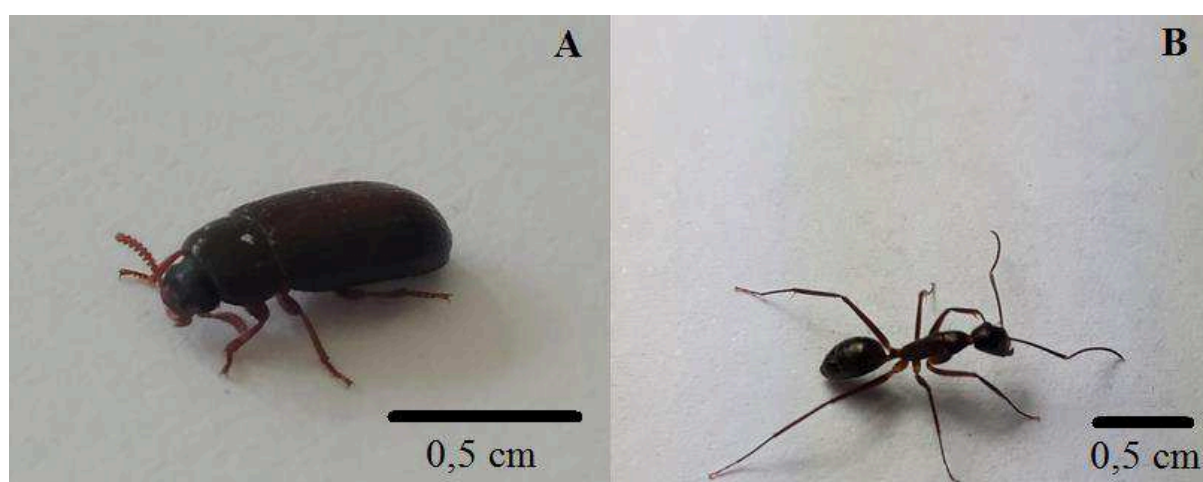


Fig 1: Insetos ofertados como presas. Em A) tenébrios da espécie *Palembus dermestoides*; em B) formigas da espécie *Camponotus melanoticus*.

Para testar o efeito do indivíduo pedra-chave, foi realizado um experimento com um grupo tratamento e um grupo controle. No grupo controle os indivíduos foram mantidos em contato com um mesmo tipo de presa, para avaliar o comportamento de predação ao longo do tempo. No grupo tratamento, o tipo de presa foi alterado ao longo dos eventos de observação e fora inserido em cada colônia um indivíduo com experiência prévia com o tipo de presa, para avaliar se esse novo indivíduo influenciaria a performance dos demais pseudoescorpiões.

Assim, em cada colônia experimental, os seis pseudoescorpiões pertencentes à mesma colônia foram marcados com seis cores distintas, permitindo posterior diferenciação entre os indivíduos da mesma colônia e o monitoramento dos comportamentos de cada indivíduo ao longo dos experimentos. Para isso, usamos tinta atóxica (Acrilex®), a qual foi aplicada sobre o abdômen de cada indivíduo com o auxílio da ponta de um alfinete, sob esteriomicroscópio. Desse modo, foram utilizados e marcados 60 indivíduos adultos de *P. nidificator*. Posteriormente, para a instalação das colônias, foram confeccionadas 10 placas experimentais

em placas de petri (150mm x 25mm x 3mm), nas quais foram fixados fragmentos de cascas de árvore utilizando cola para EVA e isopor (Acrilex ®), em que os fragmentos foram previamente esterilizados e secos por um período de 48 horas em estufa (*sensu* Tizo-Pedroso e Del-Claro 2011, 2018).

As análises comportamentais foram realizadas utilizando o método de observação de amostragem de todas as ocorrências (*sensu* Altmann 1974, Del-Claro 2010), o qual permitiu avaliar todos os comportamentos realizados pelos pseudoescorpiões envolvidos na captura da presa.

Fase 1: Condicionamento aos tipos de presas

As 10 colônias experimentais foram separadas igualmente em dois grupos, que passaram a receber tratamentos distintos, caracterizados pela presa ofertada. O grupo ‘A’ recebeu formigas da espécie *C. melanoticus* Emery 1894 (Hymenoptera: Formicidae), enquanto o grupo “B” recebeu besouros da espécie *P. dermestoides* Fairmaire 1893 (Coleoptera: Tenebrionidae). Dessa forma, os grupos de colônias foram alimentados e observados por 10 semanas consecutivas, sendo realizada uma observação por semana e após sua finalização, a oferta de mais presas, sendo estabelecida a proporção de 1 presa para cada 3 indivíduos de *P. nidificator* na colônia, caracterizando o montante semanal de alimento. Entretanto, antes de começar cada observação, foi estabelecido um período de 5 minutos, após a movimentação da placa com a colônia para o balcão, intervalo necessário para aclimação dos pseudoescorpiões após o estresse causado pelo movimento. Para possibilitar as observações, foi utilizado um aparato de suporte sobre o qual foi colocada a placa de Petri contendo a colônia. Esse aparato possuía um espelho instalado em um ângulo que permitiu a visualização de todos os comportamentos durante os eventos de observação (Fig. 2), semelhante ao utilizado em Ribeiro *et al* (2018).

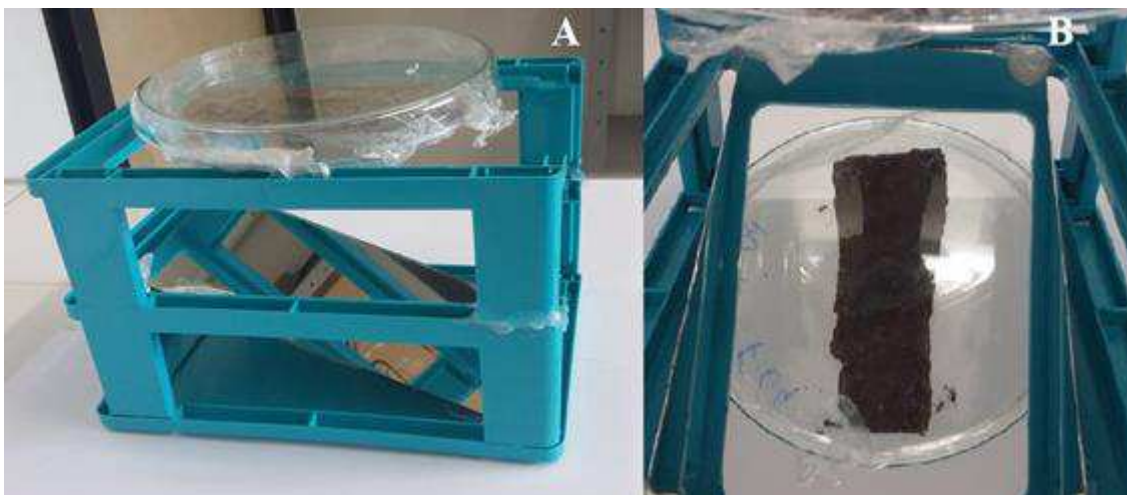


Fig 2. Aparato com espelho desenvolvido para a realização das observações: A) Suporte para observação + placa de petri com colônia já posicionada para a observação; B) ângulo de visão do observador, através do espelho presente no aparato.

Para melhores inferências em relação ao tempo de realização dos comportamentos, utilizou-se a metodologia *Ad libitum*. Este método é caracterizado como sendo de ‘observações livres’, em que o pesquisador estabelece um intervalo de tempo e então analisa todos os comportamentos realizados durante esse período (Del-Claro 2004). Dessa forma, durante o evento de forrageamento, um cronômetro foi disparado quando a presa foi inserida, e todos os comportamentos realizados por cada pseudoescorpião na colônia e o tempo em que cada um foi executado puderam ser constatados. O evento de observação se encerrava quando os pseudoescorpiões começavam a se alimentar da presa. Em casos em que não houve interesse na presa ofertada ou em que os *P. nidifactor* foram incapazes de subjugar a presa, o evento de forrageamento foi determinado como falho (baseado na metodologia usada por Ribeiro *et al.* (2018)).

Fase 2: Indivíduo pedra-chave

Após as 10 primeiras semanas de estudo (conclusão de 10 eventos de captura por colônia) foi iniciada a segunda fase de observações. Nesta etapa, nós selecionamos o indivíduo de cada colônia que mais participou dos eventos de forrageamento e os individualizamos em eppendorfs (cada eppendorf continha furos para permitir a troca de odores, mas impedia a passagem do pseudoescorpião) e então inseridos em uma colônia do grupo oposto. Cada pseudoescorpião foi mantido dentro do eppendorf por 48 horas, de modo a permitir que o odor da colônia os impregnasse, evitando assim o não reconhecimento e a

exclusão pelos demais indivíduos das colônias (procedimento baseado em Tizo-Pedroso & Del-Claro 2014). Então, foram realizadas 10 novas ofertas de presas para cada colônia, mas dessa vez, os dois grupos passaram a receber os itens alimentares opostos. O primeiro grupo passou a ser alimentado com besouros *P. dermestoides*, enquanto o segundo passou a receber formigas *C. melanoticus*. Dessa forma, cada colônia passou a ser composta por 5 indivíduos não expostos ao novo tipo de presa + um indivíduo-chave, caracterizado como aquele que já era experiente na captura da presa que passou a ser ofertada (Fig. 3).

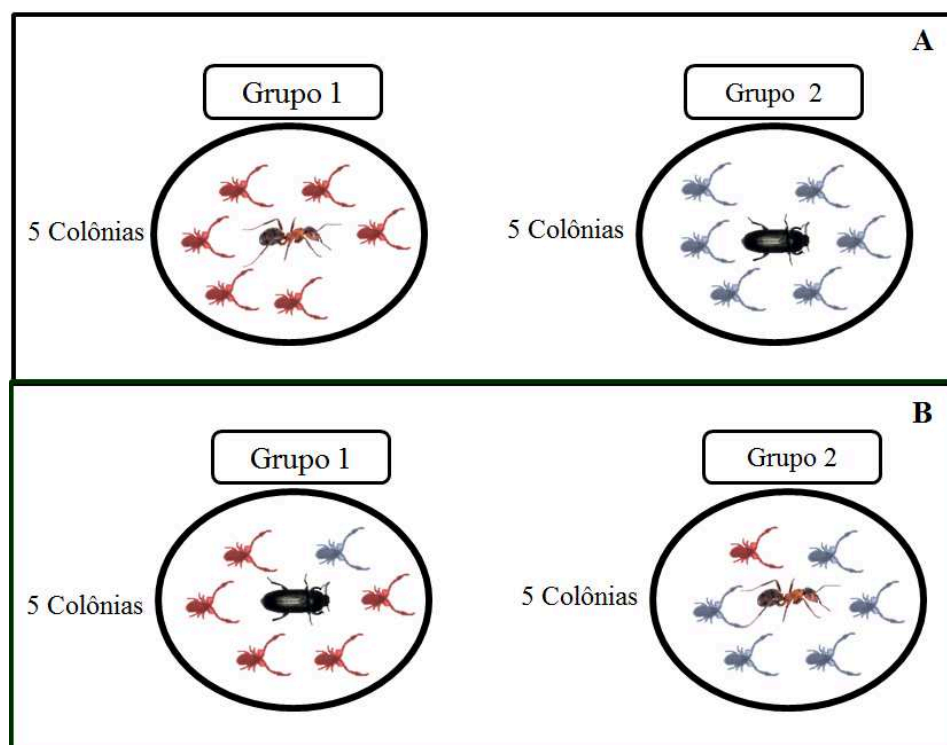


Fig. 3: Esquema ilustrando a oferta de presas para colônias de *P. nidificator*: **A)** Grupos de colônias estabelecidos e as respectivas presas ofertadas na primeira etapa de observações. **B)** Segunda etapa de observações, na qual ocorreu a inversão das presas e também de pseudoescorpiões entre os grupos.

Análise de dados

Cada observação foi categorizada como bem ou mal sucedida, em que eventos bem sucedidos foram aqueles com captura e abate da presa e alimentação; eventos mal-sucedidos foram aqueles com falha na captura e/ou abate. Também foram quantificados e analisados ‘o Número de Pseudoescorpiões Participando do ataque’, estabelecido como a quantidade de indivíduos realizando comportamento de imobilização da presa e injetando veneno (NOP); a ‘Latência para início do ataque’, em que os pseudoescorpiões viram seus pedipalpos em

direção à presa e começam a perseguir o estímulo provocado pela presa (LTA) e a partir da captura da presa, o “Tempo necessário para o abate e início da alimentação”, determinado como o instante em que os pseudoescorpiões começam a inserir enzimas digestivas na presa usando as quelíceras (ATD) foram também analisadas. Adicionalmente, para posteriores análises, a escala temporal foi convertida para segundos.

Primeiramente, foi utilizado o teste G para comparar a proporção de sucesso e falha na captura das presas. Posteriormente, para avaliar a influência do indivíduo-chave sobre o tempo necessário para a realização do forrageamento dos dois tipos de presas, as variáveis dependentes NOP, LTA e ATD foram comparadas com as variáveis independentes (presença de indivíduo-chave, tipo de presa e o efeito cumulativo dos eventos de predação), utilizando-se ANOVA fatorial. Finalmente, para avaliar se o número de pseudoescorpiões compondo o grupo de ataque foi influenciado pelos tratamentos, o NOP foi comparado com as variáveis ‘tipo de presa’ e ‘presença do indivíduo-chave, utilizando para isso o teste ANOVA fatorial.

RESULTADOS

O teste G demonstrou que as proporções de sucesso e falha foram significativamente diferentes entre os tratamentos (G test = 154,218; DF = 3, $p = 0,001$; Fig. 4), em que, o sucesso de captura de formigas *C. melanoticus* foi de 66%, na ausência de indivíduo pedra-chave, e de 76% na presença do indivíduo pedra-chave. Para a presa *P. dermestoides*, na ausência de indivíduos-chave, a taxa de sucesso foi de 50%, aumentando para 68% na presença do indivíduo-chave.

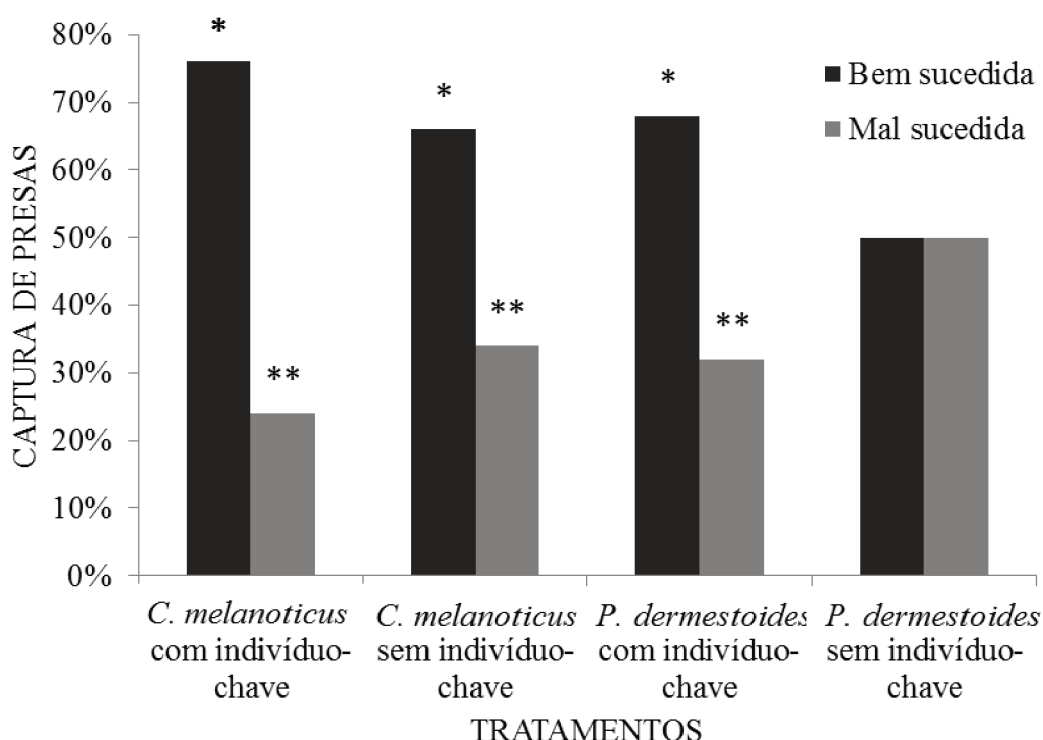


Fig. 4 Porcentagem de eventos de captura bem e mal sucedidos em relação aos diferentes tratamentos das colônias.

O teste de ANOVA de dois fatores demonstrou diferenças significativas para as variáveis testadas. Primeiramente, o LTA foi significativamente influenciado pelo tipo de presa ($F_{1,122} = 3,977$; $p = 0,048$; Fig. 5A); o LTA foi menor para formigas *C. melanoticus* que para besouros *P. dermestoides*. Contudo, não houve diferença no LTA em relação à influência do indivíduo pedra-chave ($F_{1,122} = 2,265$; $p = 0,134$; Fig. 5B). Adicionalmente, observou-se que a oferta continuada do mesmo tipo de presa foi acompanhada do aumento em LTA ($F_{18,104} = 2,495$; $p = 0,002$; Fig. 5C).

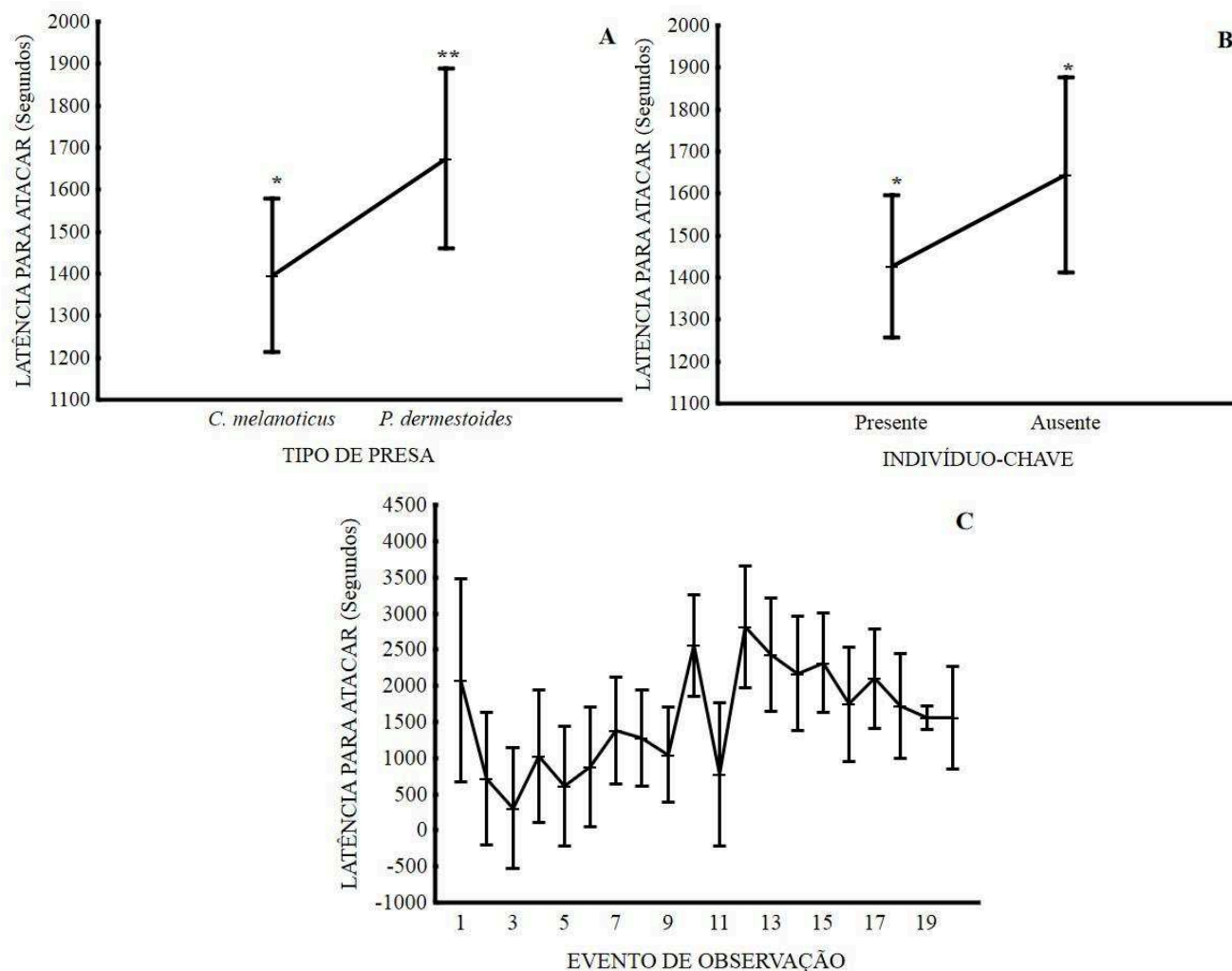


Fig 5: Latência para atacar presa (LTA). A) em relação ao tipo de presa; B) na presença ou ausência do indivíduo chave; C) em relação a ofertas consecutivas de presas.

Ao analisar a duração do ataque (ATD), um efeito significativo da presença do indivíduo-chave foi encontrado, resultando na redução de ATD ($F_{1,122} = 59,347$; $p < 0,001$; Fig. 6A). Entretanto, não houve diferença no ATD em relação aos tipos de presas ($F_{1,122} = 0,397$; $p = 0,530$; Fig. 6B). Por último, a oferta continuada das presas foi acompanhada pela redução em ATD, sendo claramente percebida a mudança de presas a partir da observação 11 ($F_{18,104} = 4,453$; $p < 0,001$; Fig. 6C).

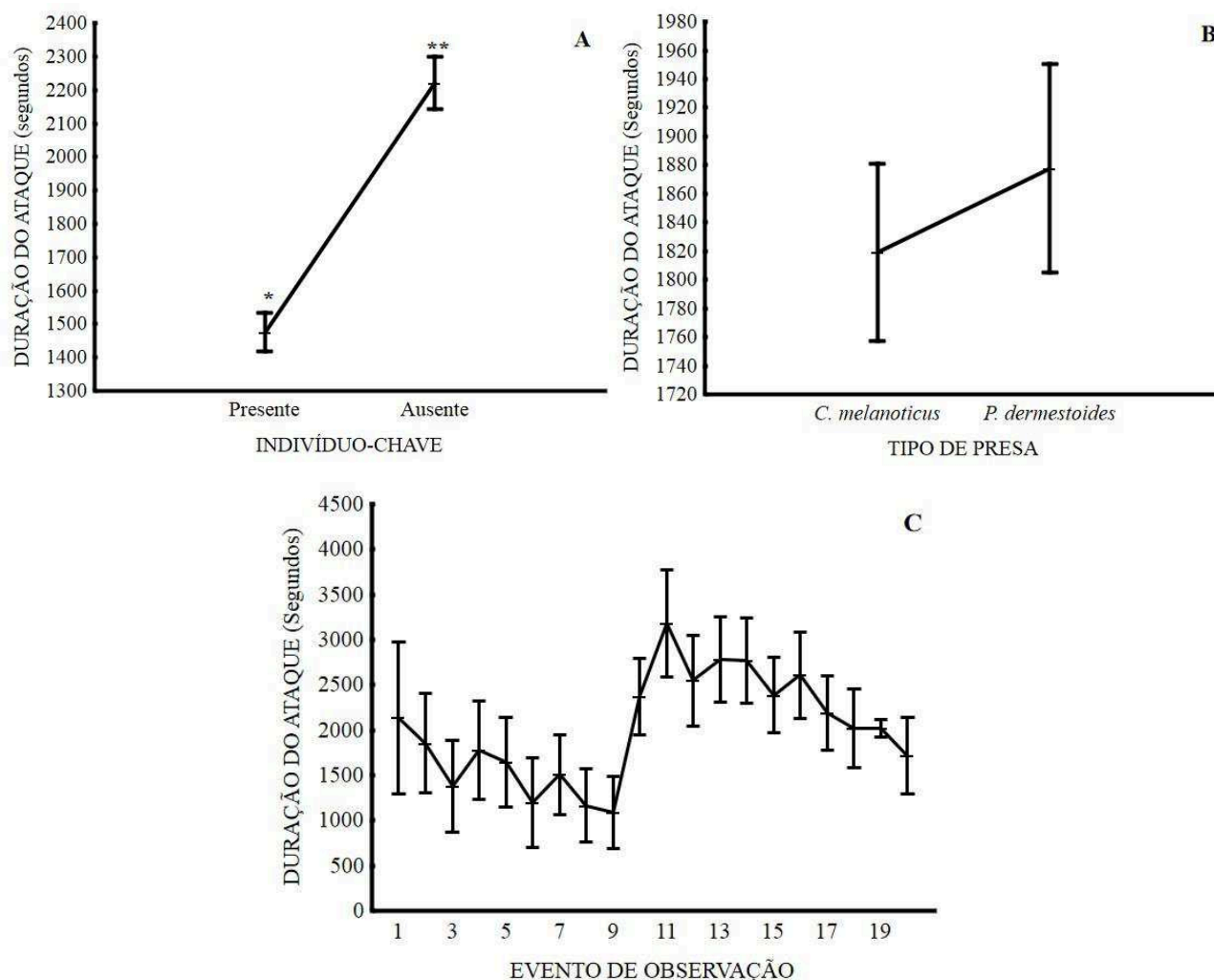


Fig 6: Tempo atacando a presa, A) em relação ao tipo de presa; B) na presença e ausência do indivíduo chave; C) em relação a ofertas consecutivas de presas.

Em relação ao último parâmetro, o número de pseudoescorpiões compondo o grupo de ataque (NOP), as análises demonstraram que os pseudoescorpiões se agrupam de forma diferenciada para cada tipo de presa ($F_{1,104} = 21,482$; $p < 0,001$; Fig. 7A), observando-se maior número de indivíduos em grupos de ataque a *C. melanoticus*. Em relação à oferta continuada de presas, a média do NOP tendeu a aumentar nos últimos eventos registrados ($F_{18,104} = 5,208$; $p < 0,001$; Fig 7B). Finalmente, o teste de ANOVA fatorial demonstrou que o NOP foi maior na presença do indivíduo-chave ($F_{1,121} = 246,847$; $p < 0,001$; Fig. 8), e que houve interação entre o tipo de presa (*C. melanoticus* e *P. dermestoides*) e a presença do indivíduo pedra-chave ($F_{1,121} = 4,943$; $p < 0,028$; Fig. 8). Ademais, o tamanho maior do agrupamento se assemelhou para as duas presas, na presença do indivíduo mais especializado.

Entretanto, na ausência do indivíduo-chave, os grupos de ataque são menores quando atacam a presa exótica *P. dermestoides*.

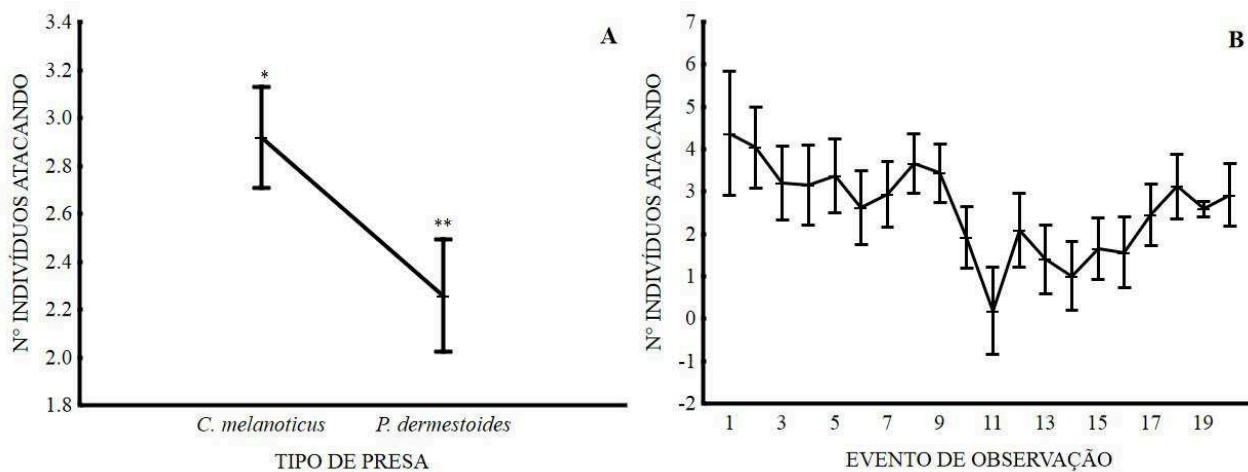


Fig 7: Número de pseudoscorpíões atacando presa (NOP), A) em relação ao tipo de presa; B) em relação a ofertas consecutivas de presas.

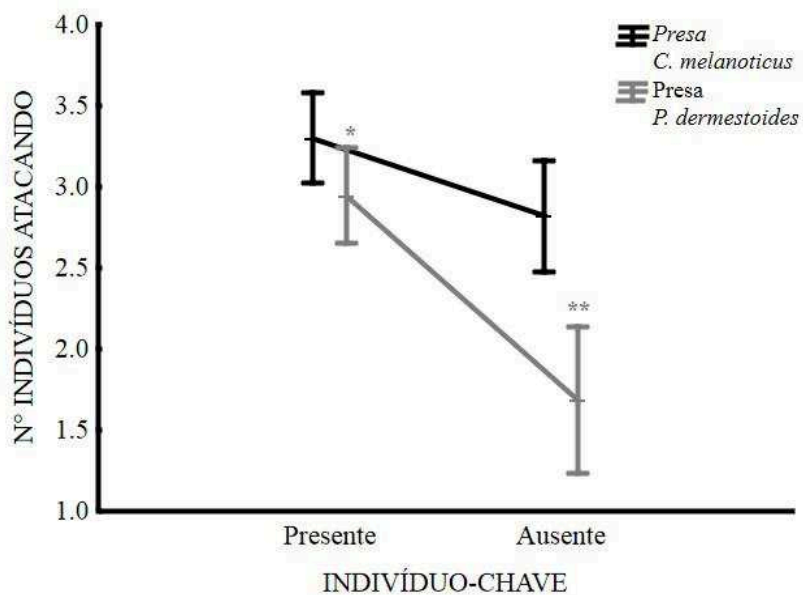


Fig 8: Número de pseudoscorpíões atacando a presa (NOP) em relação a combinação dos fatores 'tipo de presa' e 'indivíduo-chave'.

DISCUSSÃO

Nas colônias do aracnídeo social neotropical *P. nidificator* há a ocorrência de indivíduos pedra-chave, ou seja, a personalidade individual tem impacto significativo no aumento do sucesso de forrageamento, corroborando as hipóteses principais desse estudo. As colônias de *P. nidificator* demonstram maior eficácia durante o forrageamento cooperativo em eventos nos quais o indivíduo-chave compunha o grupo de ataque (indivíduo com experiência prévia na captura da presa). Dessa forma, os testes confirmam a hipótese de estudo pois um pseudoescorpião mais experiente exerce efeito de maior agregação sobre toda a colônias, resultando em (i) redução na latência para atacar presa (LTA); (ii) diminuição no tempo necessário para abater presa (ATD); (iii) e o número de pseudoescorpiões participando dos eventos de captura aumentou (NOP).

Estudos previamente realizados com insetos sociais, aranhas sociais e alguns vertebrados demonstraram que os indivíduos que compõem o grupo e os comportamentos realizados cooperativamente podem ser os fatores que exercem maior influência sobre o fitness individual e o sucesso do grupo (Dyer *et al.* 2009, Modlmeier & Foitzik 2011; Modlmeier, Liebmann & Foitzik 2012, Pruitt *et al.* 2012). Nosso estudo corrobora esses trabalhos e apresenta similaridades com inferências de Pruitt *et al.* (2012) com aranhas sociais do gênero *Anelosimus*, no qual os autores encontraram maior sobrevivência e ganho de massa quando indivíduos específicos compunham a colônia e participavam de comportamentos de forrageamento cooperativo.

Ademais, Flack *et al.* (2005), utilizando primatas como objeto de seu estudo, chama a atenção para a possibilidade de que a influência de um indivíduo sobre o grupo pode afetar o sucesso de toda a dinâmica social. Resultado também encontrado por Pruitt & Keiser (2014), que relatou maior influência de um indivíduo específico sobre os demais componentes do grupo na aranha social *Stegodyphus dumicola* sobre duas métricas do forrageamento cooperativo (latência para o ataque e número de atacantes), influenciando diretamente o sucesso nos eventos de captura. E em *Paratemnoides nidificator*, a presença de indivíduos mais especializados na captura da presa também exerce grande influência sobre todo o processo de forrageamento (desde a percepção, agrupamento, ataque e abate das presas) (Ribeiro *et al.* 2018).

Os testes de predação mostraram que a presença do indivíduo-chave resultou no aumento do número de eventos de captura bem sucedidos para os dois tipos de presas. O aumento na taxa de captura de uma presa desconhecida, com a presença do indivíduo pedra-

chave, é bastante significativo para os pseudoescorpiões, pois são animais que caçam por espreita, contando assim com um efeito de aleatoriedade nos tipos de presas que caminham sobre as colônias de *P. nidificator* na (Moura *et al.* 2018). Desse modo, a presença de indivíduos-chave nas colônias pode melhorar a dinâmica de caça porque podem tornar os indivíduos mais generalistas.

De acordo com Witte, Schliessmann & Hashim (2010), as espécies predadoras necessitam reduzir o tempo entre a detecção e a captura da presa. Pois a menor latência para atacar e o maior número de atacantes podem melhorar a eficiência na captura de presas através da redução de tempo e esforço necessário para imobilizar a presa (Pasquet & Krafft 1992). E em *P. nidificator*, encontramos que houve uma tendência a diminuição do tempo de ataque à presa quando o indivíduo mais experimentado estava presente na colônia. Foi necessário cerca de 20% mais tempo para o início da captura da presa exótica em relação à presa natural. Esse resultado apresenta um exemplo de como espécies exóticas podem impactar dinâmicas de forrageamento de populações naturais (Strauss *et al.* 2006; Cattau *et al.* 2012), e especificamente em *P. nidificator*, o aumento em ATD causa grande impacto nas colônias, pois o forrageio social demanda grande quantidade de energia e tempo (Tizo-Pedroso 2007, Ribeiro *et al.* 2018).

Foi encontrado também que com o auxílio do indivíduo-chave, o tempo gasto manuseando e abatendo a presa capturada foi reduzido em mais de 50%, demonstrando quão grandioso pode ser o impacto de indivíduos mais experientes sobre os demais componentes do grupo (Modlmeier *et al.* 2014b, Brent *et al.* 2015). Ademais, a oferta continuada do mesmo tipo de presa demonstrou haver uma tendência à diminuição das métricas ‘latência para início do ataque’ e ‘duração do ataque’, sugerindo a existência de um componente cognitivo mediando os comportamentos de forrageamento cooperativo nos *P. nidificator* (Ribeiro *et al.* 2018).

Indivíduos mais experientes ou que possuem papel chave, tendem a liderar o grupo em comportamentos cooperativos como o de forrageamento, em espécies que apresentam vida social (Brent *et al.* 2015) e podem exercer pressões seletivas sobre o grupo que resultam em maiores agrupamentos durante o forrageio, como demonstra Modlmeier *et al.* (2014b) em aranhas sociais *Stegodipus dumicola*. E assim como encontrado para essa espécie de aranha, os *P. nidificator* também apresentaram grande aumento no número de indivíduos participando dos eventos de caça cooperativa para os dois tipos de presas, na presença do indivíduo mais experimentado. Em que os grupos capturando a presa natural e a exótica se igualam em tamanho, enquanto na ausência do indivíduo-chave, o grupo de ataque é bem menor para a

presa exótica, *Palembus dermastoides*. Outro benefício provocado pelo maior agrupamento é que as colônias do pseudoescorpião *P. nidificator* se tornam capazes de subjugar presas maiores e mais rentáveis energeticamente (Nentwig 1985, Yip, Powers & Avilés 2008), e como ocorre na aranha social *Stegodipus dumicola*, a maior taxa de captura de presas e a diminuição no esforço individual fazem com que haja o benefício de maior ganho em massa corporal (Lichtenstein *et al.* 2017).

Finalmente, trabalhos da última década tem demonstrado como as dinâmicas do grupo social podem ser moduladas pelos indivíduos que os compõem, devido a existência de diferentes personalidades animais (Lichtenstein *et al.* 2017, Merten *et al.* 2017; Pruitt *et al.* 2013). E em várias sociedades animais, indivíduos mais ousados e agressivos se especializam em forrageamento cooperativo (Aplin *et al.* 2014, Wright *et al.* 2014). Dessa forma, esses espécimes passam a possuir papel chave na composição de seus grupos (Pruitt *et al.* 2013). Em Ribeiro *et al.* (2018) foram encontradas diferenças comportamentais entre colônias do pseudoescorpião *Paratemnoides nidificator*. Sendo que algumas colônias possuíam maior plasticidade em mudanças comportamentais necessárias para capturar presas novas, enquanto outras não se adaptaram à mudança de presas e acabaram morrendo. Talvez, as colônias mais plásticas possuíssem em sua composição indivíduos mais ousados ou mais experimentados, que possibilitaram o maior sucesso nos eventos de ataque às presas e sobrevivência de suas colônias. Dessa forma, se faz necessário, em estudos consecutivos, categorizar e avaliar se a influência dos diferentes tipos de personalidades afetam fatores como ganhos de massa, sobrevivência e viabilidade das colônias de *P. nidificator* e demais grupos que apresentam vida social semelhante. No presente estudo, demonstramos como um indivíduo mais experimentado já é capaz de influenciar grandemente esses aspectos. A influência dos indivíduos-chave sobre as dinâmicas de forrageamento em *P. nidificator* possibilita ao grupo o aumento no número de presas capturadas e a diminuição do tempo e energia gastos em cada evento de predação. Dessa forma, podem investir em mais eventos de forrageamento (Whitehouse & Lubin 2005), resultando assim no aumento em ganho de aptidão individual e do grupo devido à diminuição da agressão intraespecífica causada pela fome (Lubin & Bilde 2007) e o aumento no ganho de massa corporal (Pruitt & Keiser 2014).

Podemos concluir que a viabilidade das sociedades animais pode ser determinada pelos indivíduos que as compõem. Existindo indivíduos que possuem papel preponderante para a facilitação da realização de comportamentos cooperativos. Dessa forma, esse tipo de estudo de caracterização comportamental e composição de grupos passa a ter essencial importância para avaliar tendências à extinção de populações.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alberts SC, Sapolsky RM, Altmann J (1992) Behavioral, endocrine, and immunological correlates of immigration by an aggressive male into a natural primate group. *American Journal of Primatology* 26:167-178 doi: 10.1002/ajp.1350260407
- Alcock J (2009) *Animal behavior: an evolutionary approach*. 9th ed. Sinauer Associates, Sunderland
- Aplin LM, Farine DR, Mann RP, Sheldon BC (2014) Individual-level personality influences social foraging and collective behaviour in wild birds. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 281:10-16 doi: 10.1098/rspb.2014.1016
- Aron S, Passera L, Keller L (1994) Queen-worker conflict over sex ratio: A comparison of primary and secondary sex ratios in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis*. *J. evol. Biol.* 7: 403-418 doi: 10.1046/j.1420-9101.1994.7040403.x
- Ballard WB, Robel RJ (1974) Reproductive importance of dominant male greater prairie chickens. *American Ornithologists' Union*. 91:75-85 doi: 10.2307/4084663
- Bell AM, Hankison SJ, Laskowski KL (2009) The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour* 77:771-783 doi: 10.1016/j.anbehav.2008.12.022
- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araujo, R. Burger, J. M. Levine, M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban, and D. A. Vasseur (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution*. 26:183-192 doi: 10.1016/j.tree.2011.01.009
- Brach V (1978) Social behavior in the pseudoscorpion *Paratemnus elongatus* (Pseudoscorpionida: Atemnidae). *Insect Soc* 25:3-11 doi:10.1007/bf02224481
- Brent LNJ, Franks DW, Foster EA, Balcomb KC, Cant MA, Croft DP (2015) Ecological Knowledge, Leadership, and the Evolution of Menopause in Killer Whales. *Current Biology* 25:746-750 doi: 10.1016/j.cub.2015.01.037
- Brown GP, Phillips BL, Shine R (2014) The straight and narrow path: the evolution of straight-line dispersal at a cane toad invasion front. *Proc. R. Soc. B*. 281:13-20 doi: 10.1098/rspb.2014.1385

- Cattau CE, Martin J, Kitchens WM (2010) Effects of an exotic prey species on a native specialist: Example of the snail kite. *Biological Conservation* 143:513-520 doi:10.1016/j.biocon.2009.11.022
- Crutsinger GM (2015) A community genetics perspective: Opportunities for the coming decade. *Tansley insight* 210:65-70 doi: 10.1111/nph.13537
- Davies NB, Krebs JR, West SA (2012) *An introduction to behavioural ecology*. 4th ed. Wiley-Blackwell, Oxford
- Dyer JRG, Croft DP, Morrell LJ, Krause J (2009) Shoal composition determines foraging success in the guppy. *Behavioral Ecology*. 20:165-171 doi: 10.1093/beheco/arn129
- Flack JC, Krakauer DC, Waal FBM (2005) Robustness mechanisms in primate societies: a perturbation study 272:1091-1099 doi: 10.1098/rspb.2004.3019
- Garcia LF, Gonzalez-Gomez JC, Valenzuela-Rojas JC, Tizo-Pedroso E, Lacava M, (2016) Diet composition and prey selectivity of Colombian populations of a social pseudoscorpion. *Insec Soc* 63(4):635-640 doi: 10.1007/s00040-016-0505-z
- Hahn NS, Mattiesen FA (1993) Notas biológicas sobre *Paratemnus minor* (Pseudoscorpiones, Atemnidae) *Rev. Bras. Biol.* 53: 571 – 574
- Hughes AR, Stachowicz JJ (2011) Seagrass genotypic diversity increases disturbance response via complementarity and dominance. *Journal of Ecology* 99:445-453 doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01767.x
- Johnson MTJ, Agrawal AA (2005) Plant genotype and environment interact to shape a diverse arthropod community on evening primrose (*Oenothera biennis*). *Ecology* 86: 874-885 doi: 10.1890/04-1068
- Keiser CN, Jones DK, Modlmeier AP, Pruitt JN (2014) Exploring the effects of individual traits and within-colony variation on task differentiation and collective behavior in a desert social spider. *Behav Ecol Sociobiol* 68:839–850 doi: 10.1007/s00265-014-1696-9
- Krebs JR, Davies NB (1997) *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. 4th ed. Wiley-Blackwell, Hoboken

- Lichtenstein JLI, Colin MW, Lauren PL, Graham AM, Noa PW, Pruitt JN (2017) Participation in cooperative prey capture and the benefits gained from it are associated with individual personality. *Current Zoology* 63:561-567 doi: 10.1093/cz/zow097
- Lubin Y, Bilde T (2007) The evolution of sociality in spiders. *Adv Study Behav* 37:83-145 doi: 10.1016/S0065-3454(07)37003-4
- McComb M, Shannon G, Durant SM, Sayialel K, Slotow R, Poole J, Moss C (2011) Leadership in elephants: the adaptive value of age. *Proc. R. Soc. B* 278, 3270–3276 doi:10.1098/rspb.2011.0168
- Merten S, Rafael Z, Leszek R (2017) Social personality: A more social shrew species exhibits stronger differences in personality types. *Animal Behaviour* 127:125-134 doi: 10.1016/j.anbehav.2017.02.021
- Modlmeier AP, Foitzik S (2011) Productivity increases with variation in aggression among group members in *Temnothorax* ants. *Behavioral Ecology* 22:1026-1032 doi: 10.1093/beheco/arr086
- Modlmeier AP, Liebmann JE, Foitzik S (2012) Diverse societies are more productive: A lesson from ants. *Proc. R. Soc. B*. doi:10.1098/rspb.2011.2376
- Modlmeier AP, Keiser CN, Watters JV, Sih A, Pruitt JN (2014a) The keystone individual concept: An ecological and evolutionary overview. *Animal Behaviour* 89:53-62 doi: 10.1016/j.anbehav.2013.12.020
- Modlmeier AP, Laskowski KL, DeMarco AE, Coleman A, Zhao K, Brittingham HA, McDermott DR, Pruitt NJ (2014b). Persistent social interactions beget more pronounced personalities in a desert-dwelling social spider. *Biology Letters* 10:04-19 doi: 10.1098/rsbl.2014.0419
- Modlmeier AP, Liebmann JE, Foitzik S (2012) Diverse societies are more productive: a lesson from ants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279:2142-2150 doi: 10.1098/rspb.2011.2376
- Moura RF, Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2018) Colony size, habitat structure, and prey size shape the predation ecology of a social pseudoscorpion from a tropical savanna. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 72:103 doi: 10.1007/s00265-018-2518-2

- Nentwig W (1985) Social spiders catch larger prey: A study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17:79-85 doi: 10.1007/bf00299433
- Pasquet A, Krafft B (1992) Cooperation and prey capture efficiency in a social spider, *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Ethology* 90:121-133 doi: 10.1111/j.1439-0310.1992.tb 00826.x
- Power ME, Tilman D, Estes JA, Menge BA, Bond WJ, Mills LS, Daily G, Castilla JC, Lubchenco J, Paine RT (1996) Challenges in the Quest for Keystones: Identifying keystone species is difficult - but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *Bioscience* 48:609-620 doi: 10.2307/1312990
- Pruitt JN, Ferrari MCO (2011) Intraspecific trait variants determine the nature of interspecific interactions in a habitat-forming species. *Ecology* 92(10): 1902–1908 doi: 10.1890/11-0701.1
- Pruitt JN, Grinsted L, Settepani V (2013) Linking levels of personality: Personalities of the ‘average’ and ‘most extreme’ group members predict colony-level personality. *Animal Behaviour* 30:1-9 doi: 10.1016/j.anbehav.2013.05.030
- Pruitt JN, Keiser CN (2014) The personality types of key catalytic individuals shape colonies’ collective behaviour and success. *Animal Behaviour* 93:87-95 doi: 10.1016/j.anbehav.2014.04.017
- Pruitt JN, Oufiero CE, Aviles L, Riechert SE (2012) Iterative evolution of increased behavioral variation characterizes the transition to sociality in spiders and proves advantageous. *American Naturalist* 180:496-510 doi: 10.5061/dryad.08np6
- Pruitt JN, Riechert SE (2009) Sex matters: Sexually dimorphic fitness consequences of a behavioural syndrome. *Animal Behaviour* 78:175-181 doi: 10.1016/j.anbehav.2009.04.016
- Ribeiro RF, Gomes FC, Tizo AFS, Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2018) Cooperative foraging in neotropical pseudoscorpions: Effects of prey changes on behavioral adjustments of colonies. *Acta Ethologica*. doi: 10.1007/s10211-018-0294-7
- Sih A, Watters JV (2005) The mix matters: Behavioural types and group dynamics in water striders. *Behaviour* 142:1417-1431 doi: 10.1163/156853905774539454
- Stephens DW, Krebs JR (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, NJ

- Tizo-Pedroso E (2007) História natural e comportamento no pseudoescorpião social *Paratemnoides nidificator* (Balzan 1888) (Arachnida): Cuidado parental, cooperação e divisão de trabalho. Dissertação (Mestrado em Ecologia). Universidade Federal de Uberlândia, Minas Gerais
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2005) matrophagy in the neotropical pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator* (balzan 1888) (Atemnidae). *Journal of Arachnology* 33(3):873-877. doi: 10.1636/S03-61.1
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2007) Cooperation in the neotropical pseudoscorpion, *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888): feeding and dispersal behavior. *Insectes Sociaux* 54:124-131 doi: 10.1007/s00040-007-0931-z
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2008) Natural history and social behaviour in neotropical pseudoescorpions, in *Internacional Commission on Tropical Biology and Natural Resources* [Eds. Kleber Del Claro, Paulo S. Oliveira, Victor Rico-Gray, Ana Angelica Almeida Barbosa, Arturo Bonet, Fabio Rubio Scarano, Francisco Jose Morales Garzon, Gloria Carrion Villarnovo, Lisias Coelho, Marcus Vinicius Sampaio, Mauricio Quesada, Molly R. Morris, Nelson Ramirez, Oswaldo Marcal Junior, Regina Helena Ferraz Machado, Robert J. Marquis, Rogerio Parentoni Martins, Silvio Carlos Rodrigues, Ulrich Luttge], in *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, UK, [<http://www.eolss.net>] [Retrieved July 18, 2008]
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2014) Social Parasitism: Emergence of the Cuckoo strategy between Pseudoscorpions. *Behav Ecol* 25:335-343 doi: 10.1093/beheco/art114
- Tizo-Pedroso E, Del-Claro K (2018) Capture of large prey and feeding priority in the cooperative pseudoscorpion *Paratemnoides nidificator*. *Acta ethologica* 21:109-117 doi: 10.1007/s10211-018-0288-5
- Whitehouse MEA, Lubin Y (2005) The functions of societies and the evolution of group living: Spider societies as a test case. *Biol Rev* 80:347-361 doi: 10.1017/S1464793104006694
- Wilson DS (1998) Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 353(1366), 199-205 doi: 10.1098/rstb.1998.0202

- Witte V, Schliessmann D, Hashim R (2010) Attack or call for help? Rapid individual decisions in a group-hunting ant. *Behavioral Ecology* 21(5):1040-1047 doi: 10.1093/beheco/arq100
- Wright CM, Holbrook CT, Pruitt JN (2014) Animal personality aligns task specialization and task proficiency in a spider society. *Proc Natl Acad Sci* 111:9533-9537 doi: 10.1073/pnas.1400850111
- Wright JS, Muller-Landau HC, Schipper J (2009) The future of tropical species on a warmer planet. *Conservation Biology* 23(6): 1418–1426 doi: 10.1111/j.1523-1739.2009.01337.x
- Yip EC, Powers KS, Aviles L (2008) Cooperative capture of large prey solves scaling challenge faced by spider societies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:11818-11822 doi: 10.1073/pnas.0710603105
- Zeh JA, Zeh DW (1990) Cooperative foraging for large prey by *Paratemnus elongatus* (Pseudoscorpionida, Atemnidae). *J Arachnol* 18:307-311 doi: 10.2307/3705436

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estudo realizado foi de essencial importância para compreender um pouco mais sobre como as dinâmicas sociais complexas são selecionadas em um animal da Classe Arachnida, a qual possui em sua grande maioria de Ordens e espécies, vida e dinâmicas comportamentais solitárias. Entretanto, por diversas pressões ambientais e demográficas, os pseudoescorpiões *Paratemnoides nidificator* sofreram processos de seleção que os tornaram parecidos, comportamentalmente, com insetos sociais, como abelhas e cupins, que apresentam cuidado parental prolongados, forrageamento coletivo, divisão de alimento e de tarefas.

Os estudos demonstraram como as características de composição do grupo e disponibilidade de presas são fatores que exercem pressões seletivas na comunidade dos pseudoescorpiões *P. nidificator*, resultando em aspectos de viabilidade dos grupos através da plasticidade e aptidão, como feedbacks a essas pressões. Tais achados demonstram como cada indivíduo em uma composição social pode exercer papel preponderante para o sucesso do grupo a partir de sua maior experimentação de determinados comportamentos.

Devido a semelhança comportamental encontrada entre os *P. nidificator* e os insetos sociais extremos, principalmente em relação a divisão de tarefas, estudos futuros avaliando a existência de castas crípticas associadas a comportamentos divergentes nesses pseudoescorpiões se tornam bastante importantes. Pois pode ser um indicativo da existência de um processo de especialização em castas complexas. Sendo esses indicativos importantes para entender como surge e se desenvolve a socialidade nas espécies animais e realizar predições para características futuras dessas sociedades.