

Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

**ESTRATÉGIA DE FORRAGEAMENTO DAS LARVAS DE *MYRMELEON BRASILIENSIS*
(NÁVAS, 1914) (NEUROPTERA, MYRMELEONTIDAE)**

TATIANE DO NASCIMENTO LIMA

Orientador: Dr. Josué Raizer

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação, na área de concentração Ecologia.

Campo Grande – MS

2012

AGRADECIMENTOS

Meu maior agradecimento aos meus pais, pelo carinho, compreensão e esforço empregados na minha formação. Ao meu companheiro Rogério, que soube entender a minha ausência e me auxiliou em praticamente todas as partes desta Tese, contribuindo de modo inestimável para o desenvolvimento e conclusão deste projeto em sua totalidade. Meu eterno obrigado!!!

Agradeço de modo sincero a todos aqueles que me auxiliaram no desenvolvimento deste projeto. Em especial ao amigo Augusto Ribas por ter me auxiliado nas análises. À Lucimara Modesto Nonato pela ajuda na condução dos experimentos no laboratório de Zoologia da UFMS. À Daniele Danielle Costa Ribeiro e Silva, à Leticia Laura de oliveira Bavutti, ao Daniel Máximo e ao Gabriel Ghizzi Pedra pela ajuda com o trabalho de campo.

Também agradeço à Prof. Msc. Giani Bergamo Missian e ao Prof. Dr. Manoél Araécio Fernandes Uchôa por me apresentarem as larvas de formiga-leão. Aos professores Dr. Frederico Santos Lopes, Dra. Andréa Lúcia Teixeira de Souza, Dr. Marcel Tanaka por me apresentarem as maravilhas do estudo da Ecologia. À UEMS pelo apoio logístico durante as coletas na área da reserva pertencente à instituição. E finalmente, ao meu orientador Josué Raizer pela longa orientação e pelos ensinamentos.

CONTEÚDO

Listas de figuras	-----	5
Listas de tabelas	-----	7
Resumo	-----	8
Abstract	-----	9
Introdução geral	-----	10
Bibliografia citada	-----	12

Forrageamento ótimo das larvas de *Myrmeleon brasiliensis* Návas (1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae)

Resumo	-----	15
Introdução	-----	15
Materiais e Métodos	-----	17
Resultados	-----	20
Discussão	-----	23
Bibliografia citada	-----	26

Predação de diferentes tamanhos de presas pelas larvas de formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae)

Resumo	-----	31
Introdução	-----	32
Materiais e Métodos	-----	34
Resultados	-----	36
Discussão	-----	40
Bibliografia citada	-----	44

As larvas *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae) selecionam suas presas independente do tamanho?

Resumo	-----	47
Introdução	-----	48
Materiais e Métodos	-----	50
Resultados	-----	52
Discussão	-----	57

Bibliografia citada	-----	59
---------------------	-------	----

Efeito dos agrupamentos de larvas *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 10914) (Neuroptera, Myrmeleontidae) na abundância de formigas (Hymenoptera, Formicidae)

Resumo	-----	64
Introdução	-----	64
Materiais e Métodos	-----	66
Resultados	-----	67
Discussão	-----	69
Bibliografia citada	-----	71
Conclusões Gerais	-----	78

LISTA DE FIGURAS

Forrageamento ótimo das larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae)

Figura 1. Diferença em diâmetro médio (mm) das armadilhas de larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) após 56 dias em cinco tratamentos de disponibilidade de presas. Valores positivos indicam aumento no diâmetro das armadilhas. As diferenças entre categorias de oferta de presas foram consideradas significativas (Teste de comparações múltiplas de Tukey; $\alpha = 0,05$) entre as categorias sem nenhuma letra em comum acima dos pontos. A linha indica o modelo exponencial para o investimento em obtenção do recurso e a disponibilidade dele [investimento em diâmetro da armadilha = $0,39$ (oferta de presas)^{1,3}]. ----- 21

Figura 2. Diferença em diâmetro médio (mm) das armadilhas de larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) após 56 dias em cinco tratamentos manipulação da armadilha. ----- 22

Predação de diferentes tamanhos de presas pelas larvas da formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae)

Figura 1. . Sucesso na captura das presas (*Atta laevigata*) pelos diferentes estádios larvais de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera). (Tamanho da presa: 1 = *A. laevigata* com tamanho médio de 2,25 mm; 2 = *A. laevigata* com tamanho médio de 3,44 mm; 3 = *A. laevigata* com tamanho médio de 5,46 mm). ----- 37

Figura 2. Tempo médio (segundos) gasto com a captura das presas *Atta laevigata* (Hymenoptera) pelos diferentes estádios de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera).

(Tamanho da presa: 1 = *A. laevigata* com tamanho médio de 2,25 mm; 2 = *A. laevigata* com tamanho médio de 3,44 mm; 3 = *A. laevigata* com tamanho médio de 5,46 mm).

----- 39

As larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae) selecionam suas presas de acordo com seu tamanho?

Figura 1. Riqueza de presas estimadas por Chao 2 para as armadilhas construídas por *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) e armadilhas simuladas (representada pelas armadilhas de queda). ----- 53

Figura 2. Distribuição dos tamanhos de presas capturadas por larvas *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) em cada estágio e por armadilhas de queda (linhas tracejadas) com diâmetros da abertura igual às médias de diâmetros das armadilhas usadas pelas larvas de cada estágio. ----- 56

Efeito dos agrupamentos de larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 10914) (Neuroptera, Myrmeleontidae) na abundância de formigas (Hymenoptera, Formicidae)

Figura 1. Número de formigas que caíram nas armadilhas montadas nos agrupamentos e fora dos agrupamentos de *Myrmeleon brasiliensis*. Cada ponto representa a quantidade de formigas de cinco amostras aleatórias de quatro armadilhas. ----- 68

Figura 2. Ordenação de amostras aleatórias de formigas por análise de coordenadas principais. Pontos preenchidos correspondem a amostras com armadilhas de queda montadas nos agrupamentos de larvas *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) e pontos vazios fora destes agrupamentos. ----- 69

LISTA DE TABELAS

As larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae) selecionam suas presas de acordo com seu tamanho?

Tabela 1. Média (\pm SD) dos parâmetros utilizados para diferenciação dos estádios larvais de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera). -----52

Tabela 2. Presas capturadas por larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) de três estádios e por armadilhas de queda com diâmetros iguais ao diâmetro médio das armadilhas utilizadas pelas larvas de cada estágio para a captura de presas. ----- 53

Efeito dos agrupamentos de larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 10914) (Neuroptera, Myrmeleontidae) na abundância de formigas (Hymenoptera, Formicidae)

Tabela 1. Número de formigas registradas em armadilhas de queda montadas nos agrupamentos de larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) e fora deles. ----- 68

RESUMO

Neste trabalho foram estudados alguns aspectos envolvidos na estratégia de forrageamento das larvas da formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae). As larvas foram observadas e coletadas em uma área de reserva florestal de mata ciliar em Aquidauana, Mato Grosso do Sul, entre março de 2009 e fevereiro de 2011. Em laboratório, foram montados experimentos nos quais foram observadas as relações entre os custos e os benefícios da captura de presas por larvas de *M. brasiliensis*. Foi observado que as larvas tendem a adaptar o tamanho de suas armadilhas de acordo com as variações de oferta de alimento e da frequência de perturbação imposta às suas armadilhas. Com a construção de uma armadilha grande, o ganho com o sucesso na captura de presas sobrepõe os custos da sua manutenção. Também foi observado que há uma relação negativa entre o tamanho da presa e o sucesso de predação e uma relação positiva entre o tamanho da presa e o tempo gasto com a sua captura. O aumento no tamanho da presa não acarreta na destruição na armadilha, e sugere que a captura de presas pequenas pelas larvas de *M. brasiliensis* seja mais vantajosa para todos os estádios larvais. Nos estudos desenvolvidos no ambiente natural foi observado se a presença de *M. brasiliensis* afeta o forrageamento das formigas (Hymenoptera, Formicidae). Também foi observado que as larvas de *M. brasiliensis* consumiram presas que representaram somente uma parcela das espécies de presas disponíveis. Sendo que, as larvas capturaram uma maior proporção de presas dos tamanhos mais frequentes em todos os estádios. Além disso, as estimativas de riqueza de espécies de presas aumentaram em função do aumento no tamanho das armadilhas.

ABSTRACT

In this work, it was studied some aspects of the foraging strategy of ant lions larvae, *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae). These larvae are generalist predators that build traps to prey capture. Larvae were captured and observed in a gallery forest reserve in Aquidauana municipality, state of Mato Grosso do Sul, from March 2009 to April 2011. In the laboratory, it was made experiments in which it was observed trade-off relationships in prey capture by *M. brasiliensis* larvae. It was observed that the larvae tend to adapt trap size according to food variation and disturbance frequency imposed to their traps. When building a large trap, the gains in terms of prey capture is greater than the costs of maintaining the trap. It was observed a positive relationship between prey size and predation success, and between prey size and time spent in capture. The increase in prey size does not result in trap destruction, suggesting that the capture of small prey by *M. brasiliensis* larvae would be more advantageous for all larval instars. In the field, it was observed that species richness and captured prey size by all larval instars of *M. brasiliensis*. It was observed that the main food item of ant-lion larvae, i.e. ants (Hymenoptera, Formicidae), avoid foraging near clusters of traps. Moreover, *M. brasiliensis* larvae feed on prey that are just a portion of the available ant species. and the estimates of prey species richness increased in large traps. Besides, it was observed that the larvae of all instars captured a large portion of the more common sizes of preys.

INTRODUÇÃO GERAL

Para os predadores, as estratégias de forrageamento variam desde comportamentos do tipo ‘senta-e-espera’, nos quais o predador depende da mobilidade da presa, até comportamentos de busca ativa, nos quais o predador investe na procura pela presa (Scharf *et al.* 2011). As larvas de formiga-leão (Myrmeleontidae) utilizam armadilhas em forma de funil no solo arenoso para a captura de suas presas, uma típica estratégia senta-espera de predação (Scharf *et al.*, 2010). Artrópodes, ao se moverem na superfície do solo, eventualmente caem no funil e têm dificuldade de escapar devido à granulação da areia e à inclinação da parede da armadilha, sendo prontamente subjugados pela larva, que parcialmente enterrada no fundo do funil, tenta agarrar a presa com suas longas mandíbulas falciformes (Fertin & Casas 2006; Swenson *et al.* 2007; Scharf *et al.* 2010).

Para proteger os funis da ação direta da chuva e do pisoteio de outros animais, as larvas de formiga-leão geralmente são encontradas na sombra de troncos, pedras, arbustos e raramente em áreas totalmente abertas (Nonato & Lima 2011). A distribuição espacial das larvas no interior dos grupos é aleatória, tendendo a regular com o aumento da densidade (Lima & Faria 2007). Durante a construção e manutenção da armadilha, as larvas arremessam areia para fora do funil, o que pode danificar o funil das larvas vizinhas. Então, para diminuir os efeitos desta perturbação, as larvas mantêm uma distância mínima uma das outras (Day & Zalucki 2000).

O tamanho da armadilha é proporcional ao tamanho da larva de formiga-leão (Dias *et al.* 2006) e está positivamente relacionado ao sucesso de captura das presas (Griffiths 1980, 1986; Heinrich & Heinrich 1984). Quanto maior o diâmetro do funil, maior é a abundância e a amplitude de tamanhos de presas capturadas, sendo este o

principal benefício com o incremento em superfície de captura da armadilha (Burgess 2009). Porém, quanto maior o funil, maior a energia gasta para sua manutenção e reconstrução em caso de dano mais severo.

À estratégia de forrageamento das larvas de formiga-leão deve variar em função da relação entre os benefícios e os custos associados ao tamanho do funil. Possivelmente se um modelo de forrageamento ótimo, no qual o tamanho do funil está positivamente relacionado ao número (e a variedade) de presas capturadas e ao custo com a sua manutenção, então o investimento individual das larvas, representado pelo tamanho do funil, diminui com o aumento na disponibilidade de presas, na frequência de perturbação do funil e na densidade de larvas.

Outra questão sobre o forrageamento das larvas de formiga-leão é a relação entre a quantidade e a qualidade do alimento. A demanda energética aumenta com o crescimento dos animais (Missirian *et al.*, 2006), então larvas maiores de formiga-leão devem comer uma maior quantidade de presas ou presas com alto retorno energético. Com o aumento do funil, presas maiores podem ser capturadas, porém presas maiores representam um maior custo na subjugação e na posterior reconstrução do funil (Griffiths 1980). Dessa maneira, deve existir um tamanho ótimo de presas, no qual o ganho energético seja maior que os custos de manipulação e de reconstrução de funil.

A disponibilidade de recursos em uma dada área também favorece as larvas de formiga-leão, que freqüentemente agrupam-se em áreas com alta disponibilidade de presas (Rosenberg 1987). Um aumento na qualidade da dieta pode diminuir o tempo de desenvolvimento larval e, conseqüentemente, gerar adultos maiores do que a média (Missirian *et al.* 2006). O componente mais freqüente na dieta das larvas de formiga-leão corresponde às formigas, possivelmente por sua grande abundância. As formigas evitam forragear nas áreas onde existe uma aglomeração de funis (Gotelli 1996), o que

faz com que as larvas se desloquem à procura de locais mais favoráveis (Simberloff *et al.* 1978). Porém, devido à característica da construção dos funis, a ocupação do espaço pelas larvas é limitado a áreas arenosas e protegidas (Lima & Faria 2007). Portanto, a predação direta pode reduzir a atividade de forrageamento das formigas nas áreas ocupadas pelos funis e esta atividade deve variar de acordo com a densidade de funis.

No presente estudo, foram avaliados alguns aspectos envolvidos na estratégia de forrageamento das larvas de formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis*. Para tanto, nas próximas páginas serão apresentados quatro capítulos. Nos capítulos I e II serão tratadas as relações entre os custos e os benefícios da captura de presas pelas larvas de formiga-leão *M. brasiliensis*. No capítulo III serão tratadas questões relacionadas com o tamanho ótimo das presas das larvas de *M. brasiliensis*. No capítulo IV será abordado o efeito da presença dos agrupamentos das larvas de *M. brasiliensis* na atividade de forrageamento das formigas. Ao final, apresenta-se uma síntese geral com as principais conclusões obtidas na análise dos quatro capítulos.

Bibliografia Citada

Burgess, M. G. 2009. Sub-optimal pit construction in predatory ant lion larvae (*Myrmeleon* sp.). **Journal of Theoretical Biology** 260: 379-385.

Day, M. D. & Zalucki, M. P. 2000. Effect of density on spatial distribution, pit formation and pit diameter of *Myrmeleon acer* Walker (Neuroptera: Myrmeleontidae): patterns and processes. **Austral Ecology** 25: 58 - 64.

Dias, S. C., Santos, B. A., Werneck, F. P., Lira, P. K., Carrasco-Carbalido, V. & Fernandes, G. W. 2006. Efficiency of prey subjugation by one species of *Myrmeleon*

larvae (Neuropetra: Myrmeleontidae) in the central Amazonia. **Brazilian Journal of Biology** 66: 441-442.

Fertin, A. & Casas, J. 2006. Efficiency of antlion trap construction. **The Journal of Experimental Biology** 209: 3510–3515.

Gotelli, N. 1996. Ant community structure: effects of predatory ant lions. **Ecology** 77: 630-638.

Griffiths, D. 1980. The feeding biology of ant-lion larvae: prey capture, handling and utilization. **Journal of Animal Ecology** 49: 99-125.

Griffiths, D. 1986. Pit construction by antlion larvae: a cost-benefit analysis. **Journal of Animal Ecology** 55: 39-57.

Heinrich, B. & Heinrich, M. J. E. 1984. The pit-trapping foraging strategy of the antlion *Myrmeleon immaculatus* DeGeer (Neuroptera: Myrmeleontidae). **Behavioral Ecology and Sociobiology** 14: 151-160.

Lima, T. N. & Faria, R. R. 2007. Seleção de microhabitat por larvas de formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas) (Neuroptera, Myrmeleontidae) em uma Reserva Florestal, Aquidauana, Mato Grosso do Sul. **Neotropical Entomology** 35: 812-814.

Missirian, G. B., Uchôa-Fernandes, M. A. & Fischer, E. 2006. Development of *Myrmeleon brasiliensis* (Navás) (Neuroptera, Myrmeleontidae), in laboratory, with different natural diets. **Revista Brasileira de Zoologia** 23: 1044-1050.

Nonato, L. M. & Lima, T. N. 2011. El comportamiento de predación de los estadios larvales de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera, Myrmeleontidae). **Revista Colombiana de Entomología** 37: in press.

Rosenberg, R. H. 1987. Pit dispersion in antlion larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae): is competition important? **Florida Entomologist** 70: 175-178.

Scharf, I.; Barkae, E. D. & Ovadia, O. 2010. Response of pit-building antlions to repeated unsuccessful encounters with prey. **Animal Behaviour** 79: 153–158.

Scharf, I.; Lubin, Y. & Ovadia, O. 2011. Foraging decisions and behavioural flexibility in trap-building predators: a review. **Biological Reviews** 86: 626-639.

Simberloff, D., King, L., Dillon, P., Lowries, S., Lorence, D. & Schilling, E. 1978. Holes in the doughnut theory: the dispersions of ant-lions. **Brenesia** 14-15: 13-46.

Swenson, N. G.; Mahler, D. L.; Ferro, M. & Ritchie, A. 2007. The energetic determination, spatial dispersion and density dependence of *Myrmeleon* ant lion pits in Las Cruces, Costa Rica. **Biotropica** 39: 774–777.

CAPÍTULO I

Forrageamento ótimo das larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914)

(Neuroptera, Myrmeleontidae)

Resumo. As larvas da formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* são predadores que constroem armadilhas para a captura de suas presas. Neste trabalho foi avaliado através de manipulações no laboratório as variações no tamanho da armadilha de *M. brasiliensis* em função da disponibilidade de presas, da frequência de danos à armadilha e da densidade de larvas. Foi observado que com o aumento na oferta de presas, as larvas de formiga-leão aumentaram significativamente o diâmetro de suas armadilhas. A destruição diária da armadilha fez com que as larvas diminuíssem significativamente o diâmetro da armadilha. Tratando-se da densidade de larvas, a sua manipulação não afetou o diâmetro da armadilha. Neste trabalho foi possível concluir que durante o seu forrageamento, as *M. brasiliensis* tendem a adaptar o tamanho de suas armadilhas de acordo com as variações de oferta de alimento e da frequência de perturbação imposta às suas armadilhas.

Palavras-chave: canibalismo, competição, custos e benefícios, disponibilidade de presas, predador senta-espera, retorno energético.

Introdução

As larvas de formiga-leão (Myrmeleontidae, Neuroptera) constroem armadilhas com forma de funil em solo arenoso, na base das quais permanecem enterradas aguardando uma eventual presa, principalmente formigas e outros artrópodes que

caminham sobre o solo (Elimelech & Pinshow 2008). Quando a presa cai na armadilha, a formiga-leão lança grãos de areia na direção da presa e tenta capturá-la com as mandíbulas. Após a captura, injeta enzimas digestivas na presa, as quais dissolvem os tecidos moles. O fluído resultante é então extraído pelas mandíbulas e conduzido ao canal alimentar da formiga-leão (Nonato & Lima 2011).

O tamanho da armadilha é diretamente proporcional ao tamanho das larvas e está positivamente relacionado ao sucesso de captura das presas (Dias *et al.* 2006). Quanto maior o diâmetro do funil, maior é a abundância e a amplitude de tamanhos de presas capturadas, sendo este o principal benefício com o incremento em superfície de captura da armadilha. Porém, quanto maior o funil, maior é a energia gasta para sua manutenção e reconstrução em caso de dano mais severo. A construção e a manutenção do funil claramente requerem um gasto energético, pois larvas crescem menos quando seu funil é frequentemente danificado (Burgess 2009).

Na natureza, as larvas da formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) estão agrupadas em locais protegidos quanto a danos à armadilha (Lima & Faria 2007). Esse padrão de distribuição espacial agrupada tende a ser uniforme à medida que a densidade aumenta. Possivelmente esse comportamento ocorre na tentativa da larva minimizar os danos à estrutura de seus funis. Pois, durante a construção e a manutenção das armadilhas ocorre o lançamento de partículas de areia do funil vizinho (Day & Zalucki 2000).

Além disso, a competição por espaço para construir as armadilhas, a competição por presas e a ocorrência de canibalismo fazem com que as larvas tendam a se afastar umas das outras (Barkae *et al.* 2010). Como o ambiente natural não é homogêneo, as larvas de formigas-leão não podem se dispersar livremente, ficando restritas a manchas de solo arenoso onde as armadilhas estão protegidas, por exemplo, em baixo de

plântulas e troncos caídos (Lima & Faria 2007). Dentro dessas manchas de hábitat, uma das maneiras das larvas evitarem ou diminuírem as interferências intra-específicas seria diminuindo o tamanho de suas armadilhas.

Espera-se que a estratégia de forrageamento das larvas de formiga-leão varie em função da relação entre os benefícios e os custos associados ao tamanho do funil em um modelo de forrageamento ótimo, no qual o tamanho do funil está positivamente relacionado ao número e a variedade de presas capturadas e ao custo com sua manutenção. O investimento individual das larvas, representado pelo diâmetro do funil, deve diminuir com o aumento da disponibilidade de presas, da frequência de danos ao funil e da densidade de larvas competidoras.

Materiais e Métodos

Área de estudo

Larvas da formiga-leão *M. brasiliensis* foram coletadas em uma área de reserva florestal de mata ciliar (20°26'25" S, 55°39'21" W) da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Aquidauana, Mato Grosso do Sul. Nessa região, a vegetação predominante é do tipo savana arbórea aberta (cerrado *stricto sensu*), com algumas inclusões do tipo savana arbórea densa (cerradão). As larvas foram coletadas com uma colher, a qual foi passada em baixo de suas armadilhas, de modo que as larvas eram coletadas junto com a areia utilizada para construção de suas armadilhas.

Depois de coletadas, as larvas foram alojadas em sacos plásticos e levadas até o laboratório de Zoologia da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul. No laboratório, as larvas foram separadas da areia com uma peneira e alojadas em suportes plásticos. A areia peneirada foi esterilizada em autoclave de parede simples a 130 °C.

Após a esterilização, a areia foi colocada em suportes plásticos para que as larvas pudessem construir suas armadilhas.

Montagem dos experimentos

Foram elaborados três experimentos com a intenção de avaliar, respectivamente, os efeitos da disponibilidade de presas, danos à armadilha e densidade de larvas sobre o investimento individual das larvas na captura de presas. Este investimento foi representado pela diferença em diâmetro da armadilha entre o primeiro e o último (56°) dia dos experimentos. Foram utilizadas larvas de *Sophophora melanogaster* Meigen, 1830 como presas.

Todas as larvas de formiga-leão utilizadas eram do segundo estágio para evitar que o tamanho dos funis variasse em função da diferença entre os estádios larvais. Além disso, com a montagem dos experimentos sendo realizada com larvas de um mesmo estágio, pode-se inferir que, caso ocorra um aumento ou diminuição no tamanho da armadilha, este estará diretamente relacionado com a manipulação dos experimentos e não com o tamanho da larva. Pois, neste caso, todas as larvas apresentam o mesmo tamanho médio e a alteração significativa no seu tamanho acontecerá apenas após a mudança para o próximo estágio.

Disponibilidade de presas

Neste experimento, 125 larvas foram acondicionadas individualmente em potes plásticos transparentes de 13 cm de comprimento, 10 cm de diâmetro e 12 cm de profundidade. Cada grupo de 25 larvas foi submetido a um dos seguintes tratamentos: oferta diária de uma presa; oferta de uma presa a cada sete dias; a cada 14 dias; a cada 28 dias; e sem oferta de presas até o final do experimento (56° dia). Cinco amostras

aleatórias de cinco larvas por grupo foram consideradas para uma análise de variância seguida do teste de comparações múltiplas de Tukey. A relação entre o investimento da larva (diferença em diâmetro da armadilha) e a disponibilidade de recurso (frequência de oferta de presas) foi ajustada a um modelo exponencial com regressão não-linear.

Danos à armadilha

Para avaliar/quantificar as variações no diâmetro da armadilha das larvas de *M. brasiliensis* em função da frequência de danos, 125 larvas foram alojadas em potes plásticos com as mesmas dimensões do experimento anterior e submetidas a cinco tratamentos: funil destruído diariamente; a cada sete dias; a cada 14 dias; a cada 28 dias; e não destruído até o final do experimento (56º dia). A destruição do funil foi feita com um pincel. Nesse experimento, as larvas receberam alimento a cada sete dias. Cinco amostras aleatórias de cinco larvas por grupo foram consideradas para uma análise de variância seguida do teste de comparações múltiplas de Tukey.

Densidade de larvas

Para avaliar/quantificar as variações no diâmetro dos funis em função da densidade foram alojadas cinco larvas por bandeja com área superficial de 200 cm², 300 cm² e 500 cm², o que representou densidades de 0,05 larvas/cm², 0,03 larvas/cm² e 0,02 larvas/cm², respectivamente. Cada uma destas categorias de densidade (tratamentos) foi replicada cinco vezes, totalizando 75 larvas. Neste experimento as larvas receberam alimento a cada sete dias. Como nos demais experimentos, cinco amostras aleatórias de cinco larvas por tratamento foram consideradas para uma análise de variância seguida do teste de comparações múltiplas de Tukey.

Resultados

Disponibilidade de presas

Quanto maior a oferta de presas, maior foi o diâmetro final das armadilhas das larvas de *M. brasiliensis* (Figura 1; Anova: $F = 3,389$; $gl = 4$; $p = 0,029$). As diferenças significativas entre as categorias de oferta de alimento indicaram que o investimento das larvas em tamanho das armadilhas cresce exponencialmente em relação à disponibilidade de presas.

O modelo exponencial estimou bem o investimento das larvas na armadilha ($r^2 = 0,66$ entre as estimativas do modelo e as observações amostrais), mas subestimou o investimento na armadilha em situações de ausência de recurso (Figura 1). O investimento acima da curva exponencial pode ser entendido como esperançoso, pois prevê a captura de presas para compensar este investimento. As larvas construíram armadilhas maiores do que o previsto no final do experimento, ou seja, a esperança de ocorrência de presas aumentou com 56 dias de jejum.

As variações no tamanho do funil construído por *M. brasiliensis* durante os 56 dias do experimento representaram, para as larvas que receberam alimento diário, um aumento no tamanho da armadilha de 79 % (diâmetro médio inicial = 25,39 mm e diâmetro médio final = 45,46 mm). Para larvas que não receberam alimento, ocorreu uma diminuição no tamanho da armadilha de 15 % (de 32,42 mm para 27,77 mm de diâmetro médio).

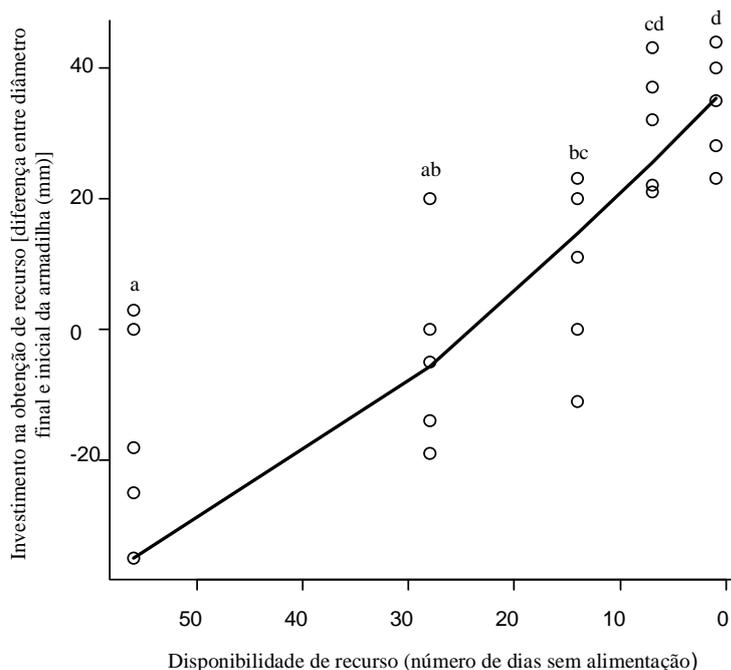


Figura 1. Diferença em diâmetro médio (mm) das armadilhas de larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) após 56 dias em cinco tratamentos de disponibilidade de presas. Valores positivos indicam aumento no diâmetro das armadilhas. As diferenças entre categorias de oferta de presas foram consideradas significativas (Teste de comparações múltiplas de Tukey; $\alpha = 0,05$) entre as categorias sem nenhuma letra em comum acima dos pontos. A linha indica o modelo exponencial para o investimento em obtenção do recurso e a disponibilidade dele [investimento em diâmetro da armadilha = $0,39$ (oferta de presas)^{1,3}]

Danos à armadilha

A destruição das armadilhas fez com que as larvas *M. brasiliensis* diminuíssem seu investimento no forrageamento, representado pela diminuição do tamanho da armadilha (Figura 2). Foi observada diferença entre os tratamentos destruição diária da armadilha e sem destruição; destruição da armadilha a cada sete dias e sem destruição; destruição a cada 14 dias e sem destruição (Anova: $F = 3,077$; $gl = 4$; $p = 0,04$; Teste de comparações múltiplas de Tukey, $\alpha = 0,05$).

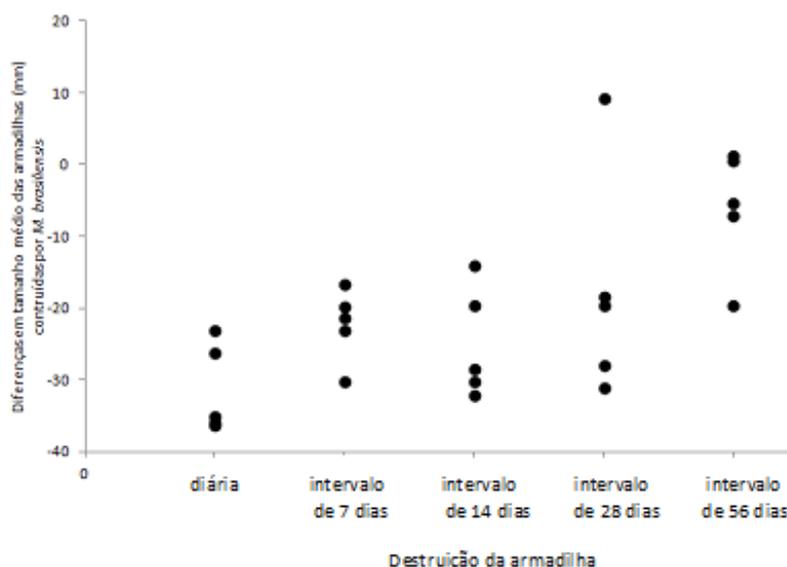


Figura 2. Diferença em diâmetro médio (mm) das armadilhas de larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) após 56 dias em cinco tratamentos manipulação da armadilha.

O diâmetro médio das armadilhas construídas por larvas de *M. brasiliensis* que foram destruídas diariamente foi de 5,64 mm. Já as larvas que tiveram a sua armadilha destruída a cada sete dias, 14 dias, 28 dias e que não tiveram a sua armadilha destruída mantiveram o diâmetro médio em 12,06 mm, 14,79 mm, 18 mm e 30,5 mm, respectivamente.

Neste experimento com manipulação da frequência de perturbação, foi contabilizada a morte de sete *M. brasiliensis*, sendo que cinco dessas larvas pertenciam ao tratamento com destruição diária da armadilha e duas ao tratamento com destruição a cada 14 dias. A porcentagem de larvas que não construíram armadilhas foi de 16,8% (21 larvas em um total de 125). Foi observado que algumas larvas que tiveram a sua armadilha destruída diariamente deixaram de construir suas armadilhas e permaneceram próximas à superfície de areia. Essas larvas passaram a fazer apenas uma marcação na

areia em forma de círculo na frente de sua mandíbula (não constituindo uma armadilha verdadeira). Para algumas larvas pôde ser observada apenas a mandíbula, enquanto que em outras era possível observar a cabeça e o abdômen expostos em cima da areia.

Densidade de larvas

Tratando-se do fator densidade de larvas competidoras, a sua manipulação não afetou o tamanho da armadilha de *M. brasiliensis* ($F = 0,77$; $gl = 2$; $p = 0,7691$). Era esperado que as larvas em alta densidade viessem a diminuir a sua armadilha, a fim de se adequar ao espaço disponibilizado. Porém, o que foi observado entre as larvas *M. brasiliensis* que estavam em alta densidade, foi a ocorrência de uma alta taxa de canibalismo. O que fez com que essas larvas passassem a estar em uma situação de baixa densidade. No tratamento de alta densidade, 72% das larvas foram predadas pelas vizinhas (18 larvas de um total de 25). Nos tratamentos de média e de baixa densidade, 56% (14 larvas) e 32% (8 larvas) foram predadas pelas larvas vizinhas, respectivamente.

Discussão

De maneira geral, a estratégia de forrageamento dos organismos é fortemente influenciada por fatores como a disponibilidade de alimento, a perturbação e a densidade (e.g. Farji-Brener 2003; Nakata 2007; Scharf *et al.* 2011). Tratando-se de predadores construtores de armadilhas, essas questões passam a afetar diretamente as características de suas armadilhas, pois ao invés de investirem tempo e energia na busca pela presa, esses predadores investem tempo e energia na construção de suas armadilhas. Neste trabalho pode ser observado que as características de construção da armadilha são influenciadas positivamente pela oferta de alimento e negativamente pela destruição da armadilha. O fator densidade afeta a frequência de canibalismo.

As larvas de formiga-leão no ambiente natural estão expostas a riscos como o canibalismo, o ataque por parasitóides, períodos de estivação e a intempéries que afetam a construção da armadilha (Leech & MacDonald-Leech 1989; Griffiths 1991; Gatti & Farji-Brener 2002). Dessa maneira, quanto mais rápido for o seu desenvolvimento larval, menor será o tempo ao qual a larva estará exposta a essas adversidades e atingirá a fase adulta. Uma característica que acelera o tempo de desenvolvimento larval é uma dieta rica, tanto em quantidade quanto em qualidade (Missirian *et al.* 2006). A duração do tempo larval das formigas-leão pode variar de três meses a dois anos, dependendo da oferta de alimento (Furunichi & Masaki 1981, 1982). Larvas *M. brasiliensis* alimentadas com formigas-cortadeiras apresentam um tempo de desenvolvimento larval maior do que larvas alimentadas com larvas de moscas das frutas, isso ocorre devido ao maior valor nutricional das larvas de moscas das frutas (Missirian *et al.* 2006). Sendo assim, as larvas que se encontram em uma situação de alta oferta de alimento, podem garantir uma aceleração no seu tempo de desenvolvimento.

Outro ponto positivo do alto retorno energético garantido por uma alta oferta de presas é o tamanho do adulto. Larvas bem alimentadas ao sofrerem metamorfose transformam-se em adultos grandes e vigorosos (Arnett & Gotelli 2003; Scharf *et al.* 2009). Para a maioria dos insetos existe uma relação positiva entre tamanho e fecundidade das fêmeas (Honek 1993; Sokolovska *et al.* 2000). Além disso, tamanho grande pode favorecer tempo de vida e seleção sexual, diminuir o risco da predação e aumentar a resistência a períodos de inanição (e.g. Blanckenhorn *et al.* 2007; Scharf *et al.* 2009). O tamanho dos adultos também pode afetar a sua capacidade de vôo, já que essas características estão diretamente relacionadas, por exemplo, asas maiores garantem vôo mais longo (Souza *et al.* 2009). Adicionalmente, Scharf *et al.* (2009) observaram que os adultos de formiga-leão têm vida curta, alguns nem chegam a se

alimentar, apenas acasalam e morrem. Assim, para completar o seu ciclo de vida (acasalar e morrer), eles dependem fundamentalmente da massa corporal das larvas antes da fase de pupa, ou seja, as características da larva serão responsáveis pelas características do adulto. Assim, larvas que conseguem obter um grande sucesso na captura de presas podem vir a garantir uma diminuição no seu tempo larval e uma maior probabilidade de sucesso reprodutivo.

A construção e a manutenção do funil requerem um gasto energético (Burgess 2009), larvas que têm o seu funil perturbado apresentam uma taxa de crescimento reduzido em 50% quando comparada com outras larvas cujo funil não sofreu distúrbio (Griffiths 1980). No ambiente natural fatores como o vento, queda de matéria vegetal, chuva e o trânsito de outros animais podem destruir os funis das larvas de formiga-leão (Gotelli 1993). Para fugir desses distúrbios, as larvas constroem seus funis em locais protegidos que garantam a integridade dos mesmos (Lima & Faria 2007). A seleção de habitat por *Myrmeleon crudellis* Walker, 1853 e *Myrmeleon immaculatus* DeGeer ocorre principalmente em função da proteção contra chuva, pois além da chuva destruir os funis, o encharcamento do solo impossibilita que o funil possa ser reconstruído (Gotelli 1993).

Era esperado que a alta densidade afetasse o tamanho do funil de *M. brasiliensis*, uma vez que em situações de alta densidade a larva tenderia a diminuir o tamanho de suas armadilhas, a fim de evitar as interações intra-específicas. As interações podem ocorrer devido ao constante arremesso de areia pelas larvas vizinhas (Barkae *et al.*, 2010). Day & Zalucki (2000) observaram que a distância mínima entre as larvas *Myrmeleon acer* Walker, quando estas estavam sob alta densidade, era similar à distância que os grãos de areia atingiam durante a construção do funil. Entretanto, o que foi observado neste trabalho é que as larvas responderam a alta densidade com canibalismo.

O movimento das larvas ocorre devido a uma resposta denso-dependente causada pela competição direta e não pela falta absoluta de alimento (e.g., Barkae *et al.* 2010; Scharf *et al.* 2008). Com aumento da densidade de armadilhas, as larvas *M. brasiliensis* ao se deslocarem em busca de espaço para a construção de suas próprias armadilhas correm mais risco de serem capturadas por outras larvas.

Neste trabalho foi possível concluir que durante o seu forrageamento, as larvas da formiga-leão *M. brasiliensis* tendem a adaptar o tamanho de suas armadilhas de acordo com as variações de oferta de alimento e da frequência de perturbação imposta às suas armadilhas. Além disso, não foi detectado efeito da densidade no tamanho da armadilha construída pelas larvas, ao invés de ajustar o tamanho da armadilha as larvas de *M. brasiliensis* predaram as larvas vizinhas, assim obtiveram ao mesmo tempo, um recurso alimentar e uma diminuição na competição por espaço com as larvas vizinhas.

Bibliografia Citada

Arnett, A. E. & Gotelli, N. J. 2003. Bergmann's rule in larval ant lions: testing the starvation resistance hypothesis. **Ecological Entomology** 28: 645-650.

Barkae, E. D.; Scharf, I.; Subach, A. & Ovadia, O. 2010. The involvement of sand disturbance, cannibalism and intra-guild predation in competitive interactions among pit-building antlion larvae. **Zoology** 113: 308-315.

Blanckenhorn, W. U.; Fanti, J. & Reim, C. 2007. Size-dependent energy reserves, energy utilization and longevity in the yellow dung fly. **Physiological Entomology** 32: 372-381.

Burgess, M. G. 2009. Sub-optimal pit construction in predatory ant lion larvae (*Myrmeleon* sp.). **Journal of Theoretical Biology** 260: 379-385.

Day, M. D. & Zalucki, M. P. 2000. Effect of density on spatial distribution, pit formation and pit diameter of *Myrmeleon acer* Walker, (Neuroptera: Myrmeleontidae): patterns and processes. **Austral Ecology** 25: 58 - 64.

Dias, S. C.; Santos, B. A.; Werneck, F. P.; Lira, P. K.; Carrasco-Carbalido, V. & Fernandes, G. W. 2006. Efficiency of prey subjugation by one species of *Myrmeleon* larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae) in the central Amazonia. **Brazilian Journal Biology** 66: 441-442.

Elimelech, E. & Pinshow, B. 2008. Variation in food availability influences prey-capture method in antlion larvae. **Ecological Entomology** 33: 652–662.

Farji-Brener, A. G. 2003. Microhabitat selection by antlion larvae, *Myrmeleon crudenlis*: effect of soil particle size on pit-trap design and capture. **Journal of Insect Behavior** 16: 783 - 796.

Furunishi, S. & Masaki, S. 1981. Photoperiodic response of the univoltine ant-lion *Myrmeleon formicarius* (Neuroptera, Myrmeleontidae). **Kontyu** 49: 653 - 667.

Furunishi, S. & Masaki, S. 1982. Seasonal life cycle in two species of ant-lion (Neuroptera: Myrmeleontidae). **Japan Journal Ecology** 32: 7 - 13.

Gatti, M. G. & Farji-Brener, A. G. 2002. Low density of ant-lion larva (*Myrmeleon crudelis*) in ant-Acacia clearings: high predation risk or inadequate substrate? **Biotropica** 34: 458-462.

Goteli, N. 1993. Ant lion zones: causes of high-density predator aggregations. **Ecology** 74: 226 - 237.

Griffiths, D. 1980. The feeding biology of ant-lion larvae: prey capture, handling and utilization. **Journal of Animal Ecology** 49: 99 - 125.

Griffiths, D. 1991. Intraspecific competition in larvae of the antlion *Morter* sp. & interspecific interaction with *Macroleon quinquemaculatus*. **Ecological Entomology** 16: 193-201.

Honek, A. 1993. Intraespecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. **Oikos** 66: 483-492.

Leech, R. & MacDonald-Leech, B. J. 1989. *Dipalta serpentina* Osten Sacken (Diptera: Bombyliidae) as predator on pupae of the antlion *Myrmeleon immaculatus* DeGeer (Neuroptera: Myrmeleontidae) in California. **The Canadian Entomologist** 121: 727-728.

Lima, T. N. & Faria, R. R. 2007. Seleção de Microhabitat por Larvas de Formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas) (Neuroptera, Myrmeleontidae), em uma Reserva Florestal, Aquidauana, Mato Grosso do Sul. **Neotropical Entomology** 35: 812-814.

- Missirian, G. B.; Uchôa-Fernandes, M. A. & Fischer, E. 2006. Development of *Myrmeleon brasiliensis* (Navás) (Neuroptera, Myrmeleontidae), in laboratory, with different natural diets. **Revista Brasileira de Zoologia** 23: 1044-1050.
- Nakata, K. 2007. Prey detection without successful capture affects spider's orb-web building behaviour. **Naturwissenschaften** 94: 853-857.
- Nonato, L. M. & Lima, T. N. 2011. El comportamiento de predación de los estadios larvales de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera, Myrmeleontidae). **Revista Colombiana de Entomología** 37: in press.
- Scharf, I.; Hollender, Y.; Subach, A. & Ovadia, O. 2008. Effect of spatial pattern and microhabitat on pit construction and relocation in *Myrmeleon hyalinus* (Neuroptera: Myrmeleontidae) larvae. **Ecological Entomology** 33: 337-345.
- Scharf, I.; Filin, I.; Ben-Yehoshua, D. & Ovadia, O. 2009. Phenotypic plasticity and variation in morphological and life-history traits of antlion adults across a climatic gradient. **Zoology** 112: 139-150.
- Scharf, I.; Lubin, Y. & Ovadia, O. 2011. Foraging decisions and behavioural flexibility in trap-building predators: a review. **Biological Reviews** 86: 626-639.
- Sokolovska, N.; Rowe, L. & Johansson, F. 2000. Fitness and body size in mature odonates. **Ecological Entomology** 25: 239-248.

Souza, D. L.; Evangelista-Rodrigues, A.; Ribeiro, M. N.; Álvarez, F. P.; Faria, E. S. L. & Pereira, W. E. 2009. Morphometric analyses between *Apis mellifera* from region sertão Paraíba State, Brazil. **Arquivos de Zootecnia** 5: 65-71.

CAPÍTULO II

Predação de diferentes tamanhos de presas pelas larvas da formiga-leão

Myrmeleon brasiliensis (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae)

Resumo. Larvas da formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* são predadores senta-e-espera que constroem armadilhas para a captura de suas presas. Em laboratório, foi observada a relação entre o tamanho da armadilha construída por *M. brasiliensis* com o sucesso na captura de diferentes tamanhos de presa, com o tempo de captura das presas, com o dano causado à armadilha após oferta das presas e com o tempo gasto na manutenção da armadilha após a oferta das presas. Para tal foram montados três experimentos representados por: a) *M. brasiliensis* no primeiro estágio; b) *M. brasiliensis* no segundo estágio e c) *M. brasiliensis* no terceiro estágio. Para cada experimento foram montados três tratamentos: I) larvas de *M. brasiliensis* receberam como oferta de presas, formigas cortadeiras (*Atta laevigata*), com tamanho médio de 2,25 mm (da cabeça ao abdômen); II) oferta de *A. laevigata* com tamanho médio de 3,44 mm; e III) oferta de *A. laevigata* com tamanho médio de 5,46 mm. Os resultados demonstraram que há uma relação negativa entre o tamanho da presa e o sucesso de predação e uma relação positiva entre o tamanho da presa e o tempo gasto com a sua captura. O aumento no tamanho da presa não acarreta destruição na armadilha. Dessa maneira, o modo de predação de *M. brasiliensis* sugere que a captura de presas pequenas é mais vantajoso para todos os estádios larvais.

Palavras chave: *Atta*, gastos energéticos, predador senta-e-espera, seleção de presa, sucesso de captura, tamanho da armadilha, tempo de manipulação.

Introdução

Larvas de formiga-leão (Neuroptera, Myrmeleontidae) são classificadas como predadores senta-e-espera, pois, ao invés de investirem tempo e energia na busca pela presa, investem na construção e manutenção de suas armadilhas, e na busca por um local ideal para a construção das mesmas (Fertin & Casas 2006; Scharf & Ovadia 2006). As armadilhas construídas pelas larvas de formiga-leão são encontradas em regiões de solo seco e arenoso e assemelham-se a funis, nos quais a presa ao cair tem dificuldade de escapar devido à inclinação da parede do funil e da baixa granulometria do solo (Swenson *et al.* 2007). As larvas de formiga-leão permanecem enterradas no fundo desses funis, geralmente sendo visível apenas suas mandíbulas (Guillette *et al.* 2009). Quando um eventual artrópode (principalmente formigas, que são particularmente abundantes no solo) cai na armadilha, a larva de formiga-leão tenta capturá-la (Elimelech & Pinshow 2008). Para capturar a presa, as larvas de formiga-leão realizam movimentos de sobe e desce com cabeça, o que provoca o lançamento de grãos de areia contra a presa, facilitando o seu deslize pela parede da armadilha (Nonato & Lima 2011).

Quando as presas chegam ao fundo do funil, as larvas de formiga-leão as agarram com suas longas mandíbulas falciformes. Aí, realizam movimentos bruscos, jogando as presas contra a parede funil, o que provoca a quebra do exoesqueleto da presa (Devetak 2005a). Depois, através das mandíbulas, as larvas injetam enzimas dentro do corpo da presa, o que provoca a digestão dos tecidos internos (digestão extra-oral). O fluido é então extraído pelas mandíbulas, que vão sendo inseridas ao longo do corpo da presa onde ocorreu a quebra do exoesqueleto. Após a presa ser consumida, sua carcaça é atirada para fora do funil (Missirian *et al.* 2006; Nonato & Lima 2011).

A construção e a manutenção da armadilha das larvas de formiga-leão envolvem um alto custo energético. Portanto, para diminuir os danos causados à armadilha, a larva seleciona locais protegidos da chuva e do pisoteio de outros animais (Lima & Faria 2007; Scharf & Ovadia 2006). Além desses distúrbios ambientais, a tentativa de captura da presa pelas formigas-leão também pode destruir a armadilha. Tanto devido ao lançamento de sedimentos pelas próprias formigas-leão, quanto pelo deslize da presa pela parede do funil. Devido a esse alto gasto metabólico com a construção da armadilha, seria esperado que as larvas investissem na captura de presas grandes, a fim de garantir um maior retorno nutricional, que compensaria os gastos com a construção e a manutenção de uma armadilha grande. Entretanto, presas maiores podem causar maiores danos à armadilha e um maior gasto de energia com a sua subjugação. Dessa maneira, deve existir um tamanho ótimo de presa no qual a larva consegue obter o máximo de retorno energético, com o mínimo de dispêndio de energia com a captura da presa e com a manutenção da armadilha.

As larvas de formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) constroem armadilhas que podem variar de 9 a 35 mm de diâmetro (Nonato & Lima 2011). Essas larvas passam por três estádios antes da formação da pupa e cada estágio dura, em média, 26 dias (Missirian *et al.* 2006; Nonato & Lima 2011). O tamanho das armadilhas construídas por *M. brasiliensis* está relacionado positivamente com o seu tamanho corpóreo. De maneira que, com a mudança de instar aumenta tanto o tamanho da larva quanto o tamanho de suas armadilhas. Larvas de *M. brasiliensis* no primeiro, segundo e terceiro estádios constroem armadilhas com diâmetro médio (\pm desvio padrão) de $14,7\pm 5,51$ mm, $19,8\pm 4,96$ mm e $27,0\pm 7,31$ mm, respectivamente.

Dada as variações no tamanho da armadilha construída por larvas de cada estágio, as relações entre custos e benefícios associados ao tamanho da presa devem

variar para cada um desses estádios. A hipótese levantada neste trabalho é que o tamanho ótimo de presas consumidas pelas formigas-leão de *M. brasiliensis* deverá ser explicado por um modelo que considera o retorno energético inversamente relacionado ao custo de subjugação das presas e diretamente ao tamanho das presas. Neste caso, o aumento no tamanho das larvas de *M. brasiliensis* (e dos seus funis) propiciaria um aumento na diversidade de tamanhos de presas, conseqüentemente um aumento potencial em retorno energético, no tempo gasto com manutenção dos funis, no tempo gasto com a captura das presas e no dano causado a armadilha.

Materiais e Métodos

Coleta das larvas M. brasiliensis

Larvas da formiga-leão *M. brasiliensis* foram coletadas em uma área de reserva florestal de mata ciliar (20°26'25" S, 55°39'21" W) da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Aquidauana, MS. Nesta região a vegetação predominante é do tipo savana arbórea aberta (cerrado), com algumas inclusões do tipo savana arbórea densa (cerradão). As larvas foram coletadas com o auxílio de uma colher, a qual foi passada em baixo de suas armadilhas. De modo que, as larvas eram coletadas junto a areia utilizada para a construção de suas armadilhas. Depois de coletadas as larvas *M. brasiliensis* foram alojadas em sacos plásticos e conduzidas até o laboratório de Zoologia da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Montagem dos experimentos

Uma vez no laboratório, as larvas foram separadas da areia e devolvidas aos sacos plásticos. A areia peneirada foi esterilizada em autoclave de parede simples a 130

°C, durante 30 minutos. Após a esterilização, a areia foi colocada em 45 potes plásticos de 35,0 cm x 22,0 cm x 7,0 cm.

Foram montados três experimentos para avaliar a relação entre os fatores estágio larval e tamanho da presa com as variáveis sucesso de captura, tempo de captura, dano causado à armadilha e tempo gasto na manutenção da armadilha após a oferta das presas: a) *M. brasiliensis* no primeiro estágio; b) *M. brasiliensis* no segundo estágio e c) *M. brasiliensis* no terceiro estágio. Em cada experimento, cinco larvas do referido estágio foram sorteadas e colocadas nos potes plásticos.

Para cada grupo foram montados três tratamentos, os quais foram representados por diferentes tamanhos de presas: I) larvas de *M. brasiliensis* receberam como oferta de presas, formigas cortadeiras *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera, Formicidae), com tamanho médio de 2,25 mm (da cabeça ao abdômen); II) oferta de *A. laevigata* com tamanho médio de 3,44 mm; e III) oferta de *A. laevigata* com tamanho médio de 5,46 mm. Cada uma dessas categorias de tamanho de presa foi replicada cinco vezes, totalizando 75 larvas em cada grupo experimental.

As larvas *M. brasiliensis* de cada estágio foram sorteadas e alojadas nos potes plásticos. Após a colocação das larvas nos potes foi dado o prazo de 24 horas, para que todas pudessem construir suas armadilhas. Então, com um paquímetro (resolução 0,01 mm), foi registrado o diâmetro das armadilhas antes da oferta das presas.

A oferta das presas consistiu no lançamento de cinco *A. laevigata* em cada pote plástico. O tamanho da presa variou de acordo com o tratamento aplicado. A liberação das cinco presas dentro dos suportes aconteceu ao mesmo tempo. O lançamento ocorreu na superfície preenchida com areia, nunca dentro dos funis, de maneira que, as presas ficaram livres para se deslocarem na areia e eventualmente caírem em uma armadilha.

Para cada experimento, 15 minutos após o lançamento das presas foi anotado: 1) o sucesso de predação (quantas presas foram capturadas); 2) o tempo (em segundos) de captura das presas, considerado desde o momento em que a larva começa a investir contra presa, realizando movimento rápido das mandíbulas jogando grãos de areia, até o momento em que a larva consegue agarrar a presa com suas mandíbulas e submergi-la na areia; 3) o dano causado à armadilha (diferença entre o diâmetro final e inicial da armadilha, após a oferta da presa) e 4) o tempo (em segundos) gasto com a manutenção da armadilha após o contato com a presa (considerado manutenção o ato da larva arremessar grãos de areia com sua mandíbula para fora do funil).

Para avaliar em cada experimento a relação entre os fatores estágio larval e tamanho da presa com as variáveis dependentes (sucesso na captura, tempo de captura, dano causado à armadilha e tempo gasto com a manutenção da armadilha) foram realizadas Análises de Variância de dois fatores. Para cada tratamento foram montadas cinco réplicas, totalizando 45 amostras e 225 larvas.

Resultado

Sucesso na captura de presa por M. brasiliensis

Em todos os experimentos as larvas *M. brasiliensis* obtiveram maior sucesso na capturas das presas de menor tamanho ($F = 49,625$; $GL = 2$; $p = 0,000$). Larvas no terceiro instar apresentaram maior sucesso na captura das presas ($F = 39,031$; $GL = 2$; $p = 0,000$) (Figura 1).

As larvas de *M. brasiliensis* no primeiro estágio capturaram apenas as *A. laevigata* menores, as quais apresentavam tamanho médio de 2,25 mm. Nesse tratamento, foi observado a predação de 56% das formigas pequenas. O mínimo e o máximo de presas capturado por amostra foi de duas e quatro, respectivamente. Apesar

da possibilidade das larvas de primeiro estágio atacarem as presas de tamanho médio ($3,44 \pm 0,20$ mm) e grande ($5,46 \pm 0,19$ mm), foi observado que as *A. laevigata* desses tamanhos passavam diretamente sobre essas armadilhas. Na maioria das vezes, as larvas de formiga-leão não atacavam dessas duas categorias de tamanho.

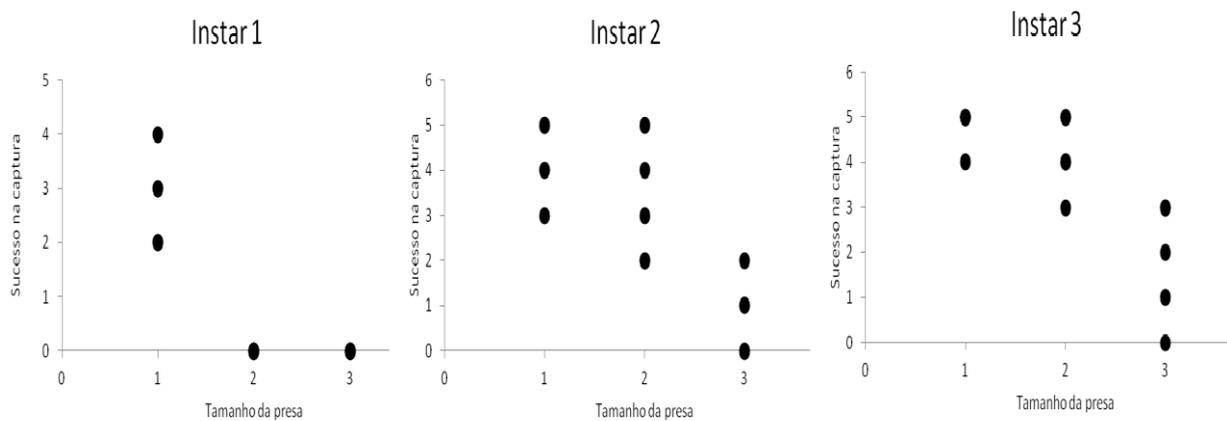


Figura 1. Sucesso na captura das presas (*Atta laevigata*) pelos diferentes estádios larvais de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera). (Tamanho da presa: 1 = *A. laevigata* com tamanho médio de 2,25 mm; 2 = *A. laevigata* com tamanho médio de 3,44 mm; 3 = *A. laevigata* com tamanho médio de 5,46 mm).

As larvas de formiga-leão no segundo estágio obtiveram sucesso na captura dos três tamanhos de presas ofertadas, sendo capturadas em maior quantidade as presas menores ($F = 14,77$; $gl = 2$; $p = 0,001$). Foi observado a predação de 84% dessas presas. Nos tratamentos em que foram ofertadas presas médias e grandes, foram predadas 64% e 36% das presas, respectivamente. Durante a oferta de presas para as larvas de *M. brasiliensis* no segundo estágio foram observados casos em que nenhuma formiga foi consumida (tratamento com oferta de presas de tamanho grande), e casos em que todas

as presas foram predadas (tratamento com oferta das presas de tamanho pequeno e médio).

Para as larvas *M. brasiliensis* no terceiro estágio, ocorreu a predação de formigas em todas as categorias de tamanho. Assim como nos tratamentos anteriores, a maior incidência de predação aconteceu sobre as formigas pequenas ($F = 14,538$; $gl = 2$; $p = 0,001$). Nesse tratamento, 96% das presas ofertadas foram predadas. O consumo de nenhuma presa foi observado apenas em um caso do tratamento em que foram ofertadas presas grandes.

Tempo de captura dos diferentes tamanhos de presas

O tempo de captura das presas pelas larvas de *M. brasiliensis* aumentou de acordo com o aumento no tamanho das presas ($F = 4,212$; $gl = 2$; $p = 0,023$) e diminuiu de acordo com o aumento no tamanho da larva *M. brasiliensis* ($F = 20,950$; $gl = 2$; $p = 0,000$) (Figura 2).

As larvas no primeiro estágio capturaram as presas menores em um tempo médio de $247,08 \pm 1,10$ s (média \pm erro padrão). Como não ocorreu captura de presas com tamanho médio e grande, nesses grupos o tempo de captura foi zero.

Para as larvas no segundo estágio, o tempo médio gasto com a captura das presas *A. laevigata* pequenas foi significativamente menor ($53,4 \pm 11,34$ s), do que o observado para a captura das presas médias ($191,52 \pm 1,70$ s) e grandes ($217,68 \pm 3,03$ s). Assim como as larvas no segundo estágio, as larvas no terceiro estágio também predaram as presas menores em um tempo médio menor ($24,96 \pm 1,00$ s), do que o observado para as presas médias ($58,68 \pm 0,94$ s) e grandes ($146,76 \pm 1,49$ s).

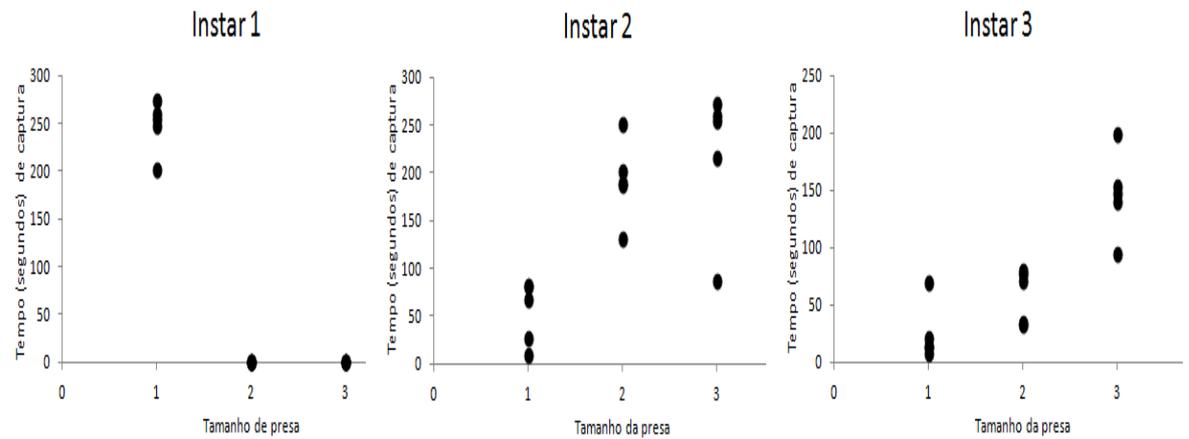


Figura 2. Tempo médio (segundos) gasto com a captura das presas *Atta laevigata* (Hymenoptera) pelos diferentes estádios de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera). (Tamanho da presa: 1 = *A. laevigata* com tamanho médio de 2,25 mm; 2 = *A. laevigata* com tamanho médio de 3,44 mm; 3 = *A. laevigata* com tamanho médio de 5,46 mm).

Dano causado à armadilha pelas presas

O tamanho da presa ($F = 1,286$; $gl = 2$; $p = 0,289$) e o estágio larval ($F = 2,309$; $GL = 2$; $p = 0,114$) não afetaram o diâmetro das armadilhas de *M. brasiliensis* após a oferta de presa.

Tempo gasto com a manutenção da armadilha

O tempo gasto com a manutenção da armadilha após o contato com a presa não diferiu entre os estádios larvais ($F = 0,950$; $gl = 2$; $p = 0,396$) e entre a oferta de presas com diferentes tamanhos ($F = 2,055$; $gl = 2$; $p = 0,143$).

O tempo médio (\pm erro padrão) gasto com a manutenção da armadilha por larvas no primeiro estágio foi de $16,6 \pm 0,21$ s para presas pequenas; $15,6 \pm 0,25$ s para presas médias e $11,8 \pm 0,23$ s para presas grandes. No segundo instar o tempo de manutenção da armadilha foi de 21 ($\pm 0,22$) segundos (tratamento um), 19,88 ($\pm 0,11$) segundos

(tratamento dois) e 16 ($\pm 0,24$) segundos (tratamento três). Para as larvas no terceiro instar o tempo médio de reconstrução da armadilha foi de 18 ($\pm 0,27$) segundos (tratamento um), 16,8 ($\pm 0,19$) segundos (tratamento dois) e 18,8 ($\pm 0,37$) segundos (tratamento três).

Discussão

De acordo com as hipóteses levantadas no presente trabalho, seria esperado que larvas de *M. brasiliensis* investissem na captura de presas grandes, por estas garantirem um maior retorno energético. Entretanto, foi observado que as larvas de todos os tamanhos (estádios um, dois e três) apresentam maior sucesso na captura de presas pequenas e que, quando a presa é consideravelmente grande em relação ao tamanho da armadilha, muitas vezes a larva não investia na captura da mesma.

As larvas de formiga-leão percebem a presença da presa a poucos centímetros de distância, através da vibração no solo causada pelo seu deslocamento (Devetak *et al.* 2007; Mencinger-Vracko & Devetak 2008). Dessa maneira, mesmo antes da presa cair na armadilha a larva percebe a sua existência. Possivelmente essa característica de detecção da presa é que faz com que as larvas de *M. brasiliensis* menores não invistam na captura das presas maiores. De acordo com Guillette *et al.* (2009), os animais obtêm informações quanto ao sucesso de predação baseado em experiências passadas no seu forrageamento. A partir dessas experiências, os predadores tendem a ajustar o seu comportamento a fim de obter um maior retorno energético. Sendo assim, ao perceberem que certas presas não podem ser capturadas, as larvas de formiga-leão simplesmente não as atacariam e assim poupariam energia.

Além disso, o modo de predação dos três estádios larvais de *M. brasiliensis* mostrou que a captura de presas pequenas é mais vantajosa do que a predação das

presas maiores. A arquitetura das armadilhas facilitou a queda de presas pequenas diretamente para o fundo do funil, onde então ela é facilmente agarrada pelas *M. brasiliensis*. Já a captura das presas maiores, dependeu do comportamento das larvas, que movimentaram sua mandíbula constantemente, provavelmente na tentativa de arremessar sedimento contra as presas para depois agarrá-las. Sendo assim, a captura das presas grandes, além de envolver maior gasto energético, mostra que a armadilha facilita a sua queda, mas não garante a sua captura.

É interessante notar que, apesar das larvas de *M. brasiliensis* no segundo e terceiro estádios terem tido maior sucesso na captura de presas pequenas, essas larvas conseguiram capturar presas de todos os tamanhos. Ao capturarem a variedade de tamanho de presas ofertadas, essas larvas ficam menos expostas às variações de abundância dos tamanhos das presas no ambiente natural. Esse fato é importante, pois a taxa de captura de presas pelas larvas de formiga-leão no ambiente natural é baixa (Hauber 1999.). Dada a capacidade de capturarem toda a variedade de presas disponíveis, larvas maiores podem garantir um maior sucesso na captura de presas e, conseqüentemente, acelerar o seu desenvolvimento – o que não acontece com as larvas no primeiro estágio, as quais dependem da oferta exclusivamente de presas pequenas para poderem completar o seu desenvolvimento larval.

Como as larvas de formiga-leão são predadores senta-e-espera, esses insetos ficam dependentes da mobilidade da presa. Estudos têm demonstrado que, para driblar essa situação, as larvas de formiga-leão podem migrar e construir suas armadilhas em locais favoráveis (Liang *et al.* 2010) ou diminuir o tamanho de suas armadilhas e assim diminuir os custos envolvidos na manutenção de uma armadilha grande. Entretanto, ao diminuir o tamanho da armadilha, as larvas também acabam por diminuir a sua capacidade de predação das presas de todos os tamanhos. Sendo assim, a capacidade das

larvas de capturarem todos os tamanhos de presas disponíveis, além de acelerar o seu desenvolvimento, colabora para as larvas diminuírem os gastos com a construção de uma nova armadilha.

Conforme era esperado, o tempo de captura das presas foi positivamente relacionado com o seu tamanho. Quando as presas menores caíam na armadilha, elas facilmente eram agarradas pelas das larvas de *M. brasiliensis*. Já as presas maiores, muitas vezes conseguiam escalar a parede do funil e a larva necessitava continuar investindo na sua captura. Nonato & Lima (2011) observaram, em experimento de laboratório, que a larva de *M. brasiliensis* que se alimentam de formigas só consegue submergir a presa na areia quando esta é agarrada pelo abdômen e que as larvas no primeiro estágio primeiro agarram a formiga pela perna e depois pelo abdômen. Já larvas no segundo e principalmente no terceiro estágio, conseguem agarrar a presa diretamente pelo abdômen, o que colabora para diminuir o tempo gasto com a captura e manipulação dessas presas.

Tanto o ganho quanto o gasto energético das larvas de formiga-leão durante a predação, poderão ser afetados pelas características da armadilha. O diâmetro, por exemplo, irá afetar a taxa de entrada das presas na armadilha. Enquanto a profundidade afetará a capacidade de fuga das presas que caíram na armadilha. Entretanto, de acordo com os dados do presente trabalho, a probabilidade de fuga das presas, diminui com o aumento do diâmetro do funil. Dias *et al.* (2006) observaram que *Myrmeleon* sp. que apresentam funis com diâmetros aproximadamente oito vezes maiores que o tamanho da presa, diminuem em 50% a probabilidade de fuga da presa.

Quanto ao dano causado à armadilha e ao tempo gasto com a sua manutenção, o tamanho da presa não afetou essas variáveis. Esses dados reforçam a ideia de que seria mais vantajoso para as larvas *M. brasiliensis* investirem na captura das presas grandes e

assim garantir um maior retorno energético. Entretanto, o tempo de captura dessas presas foi significativamente maior do que o tempo de captura das presas pequenas. Dessa maneira, o investimento na captura das presas grandes teve seu benefício relacionado com a não destruição das armadilhas e o seu custo associado ao alto tempo gasto com a sua captura. Aparentemente, os gastos com a captura de uma presa grande superam os benefícios, pois em todos os estádios foi observado que muitas vezes as formigas-leão simplesmente não investem na captura de presas grandes.

Para muitos autores (e.g. Lucas 1982; Mansell 1996, 1999; Fertin & Casas 2006; Mencinger-Vracko & Devetak 2008), as larvas de formiga-leão constroem uma armadilha perfeita para a captura de presas, pois a arquitetura do funil construído em solo arenoso direciona a presa diretamente para a larva, não deixando possibilidade de escape. Entretanto, os dados do presente trabalho sugerem que essa característica é verdadeira desde que a presa seja pequena em relação ao tamanho da armadilha. Caso contrário, a sua captura dependerá muito mais da habilidade das larvas de formiga-leão do que das características da armadilha. Devetak (2005b) também observou que a captura das presas não depende apenas da armadilha, mas também da presença das larvas de formiga-leão *Euroleon nostras* (Geoffroy in Fourcroy). Através de experimentos de manipulação no laboratório, este pesquisador observou que o tempo médio de fuga das presas que caem em funis artificiais é menor (33,6 segundos) do que o observado para os funis construídos pelas larvas *E. nostras* (151,2 segundos).

Os dados deste trabalho mostram que há uma relação negativa entre o tamanho da presa e o sucesso de predação e uma relação positiva entre o tamanho da presa e o tempo gasto com a sua captura. Mostram também que o tamanho da presa não afeta o tamanho da armadilha e nem o tempo gasto com a sua manutenção. Dessa maneira, o modo de predação de *M. brasiliensis* sugere que a captura de presas pequenas é

vantajosa para todos os estádios larvais, não pela falta de capacidade das larvas de *M. brasiliensis* no terceiro estágio de capturar presas grandes, mas pelo fato da armadilha facilitar e garantir a captura das presas pequenas, o que não acontece com as presas maiores, que dependem mais da habilidade da larva de formiga-leão do que da armadilha *per se*.

Bibliografia Citada

Devetak, D.; Ncinger-Vracko, B.; Devetak, M.; Marhl, M. & Spernjak, A. 2007. Sand as a medium for transmission of vibratory signals of prey in antlions *Euroleon nostras* (Neuroptera: Myrmeleontidae). **Physiological Entomology** 32: 268–274.

Devetak, D., Spernjak, A., Janzekovic, F. 2005b. Substrate particle size affects pit building decision and pit size in the antlion larvae *Euroleon nostras* (Neuroptera: Myrmeleontidae). **Physiological Entomology** 30: 158 -163.

Dias, S. C.; Santos, B. A.; Werneck, F. P.; Lira, P. K.; Carrasco-Carbalido, V. & Fernandes, G. W. 2006. Efficiency of prey subjugation by one species of *Myrmeleon* larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae) in the central Amazônia. **Brazilian Journal Biology** 66: 441-442.

Elimelech, E. & Pinshow, B. 2008. Variation in food availability influences prey-capture method in antlion larvae. **Ecological Entomology** 33: 652-662.

Fertin, A., Casas, J., 2006. Efficiency of antlion trap construction. **The Journal of Experimental Biology** 209: 3510–3515.

Guillette, L. M.; Hollis, K. L. & A, Markarian. 2009. Learning in a sedentary insect predator: Antlions (Neuroptera: Myrmeleontidae) anticipate a long wait. **Behavior Process** 80: 224–232.

Hauber, M. E. 1999. Variation in pit size of antlion (*Myrmeleon carolinus*) larvae: the importance of pit construction. **Physiological Entomology** 24: 37 – 40.

Liang, S. H.; Lin, W. Y.; Lin, Y. C.; Chen, Y. C. & Shieh, B. S. 2010. Variations in the Pit Size of *Cueta sauteri* (Neuroptera: Myrmeleontidae) Larvae in Response to Past Pit-Building Experience and Food Limitation. **Zoological Studies** 49: 102-107.

Lima, T. N. & Faria, R. R. 2007. Seleção de Microhabitat por Larvas de Formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas) (Neuroptera, Myrmeleontidae), em uma Reserva Florestal, Aquidauana, Mato Grosso do Sul. **Neotropical Entomology** 35: 812-814.

Lucas, J. R. 1982. The biophysics of pit construction by antlion larvae (*Myrmeleon*, Neuroptera). **Animal Behaviour** 30: 651–664.

Mansell, M. W. 1996. Predation strategies and evolution in antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). **Pure and Applied Research in Neuropterology** (ed. by M. Canard, H. Aspöck and M. W. Mansell), pp. 161–169. Sacco, France.

Mansell, M. W. 1999. Evolution and success of antlions (Neuropterida: Neuroptera: Myrmeleontidae). **Stapfia** 60: 49–58.

Mencinger-Vracko B. & Devetak, D. 2008. Orientation of the pit-building antlion larva *Euroleon* (Neuroptera, Myrmeleontidae) to the direction of substrate vibrations caused by prey. **Zoology** 111: 2 – 8.

Missirian, G. B., Uchôa-Fernandes, M. A. & Fischer, E. 2006. Development of *Myrmeleon brasiliensis* (Navás) (Neuroptera, Myrmeleontidae), in laboratory, with different natural diets. **Revista Brasileira de Zoologia** 23: 1044-1050.

Nonato, L. M. & Lima, T. N. 2011. El comportamiento de predación de los estadios larvales de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera, Myrmeleontidae). **Revista Colombiana de Entomología** 37: in press.

Scharf, I. & Ovadia, O. 2006. Factors influencing site abandonment and site selection in a sit-and-wait predator: a review of pit-building antlion larvae. **Journal of Insect Behavior** 19: 197–218

Swenson, N. G.; Mahler, D. L.; Ferro, M. & Ritchie, A. 2007. The energetic determination, spatial dispersion and density dependence of myrmeleon ant lion pits in Las Cruces, Costa Rica. **Biotropica** 39: 774 -777.

CAPÍTULO III

As larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) (Neuroptera, Myrmeleontidae) selecionam suas presas de acordo com seu tamanho?

Resumo. As larvas de *Myrmeleon brasiliensis*, conhecidas popularmente como formigas-leão, são predadores generalistas de pequenas artrópodes. O objetivo deste trabalho foi observar frente à disponibilidade de presas, qual a riqueza e o tamanho das presas capturadas pelos estádios larvais de *M. brasiliensis*. Para tal, foi observada a captura de presas nas armadilhas das larvas de *M. brasiliensis* e foram montadas armadilhas de queda para observar a disponibilidade de presas potenciais no ambiente. As larvas de formiga-leão consumiram presas que representaram somente uma parcela das espécies de presas disponíveis, sendo as formigas (Hymenoptera, Formicidae) o item alimentar mais abundante nas duas armadilhas. Além disso, as estimativas de riqueza de espécies aumentaram em armadilhas maiores. As larvas capturaram uma maior proporção de presas dos tamanhos mais frequentes em todos os estádios, sendo que o tamanho médio das presas capturadas pelas larvas *M. brasiliensis* no primeiro estágio foi menor do que o observado nas armadilhas de queda. Já para as larvas no segundo e no terceiro estágio não foi observada diferença significativa entre o tamanho das presas que caíram nas armadilhas reais e nas simuladas.

Palavras-chave: formiga-leão, Formicidae, predadores senta-e-espera, subjugação da presa.

Introdução

A quantidade e a qualidade do recurso alimentar utilizado por um predador frequentemente variam no espaço e no tempo (Scharf *et al.* 2011). E, a eficácia da estratégia de forrageamento adotada pelos predadores é especialmente importante para sua aptidão (MacArthur & Pianka 1966; Iwasa & Higashi 1981). O benefício durante o forrageamento dos predadores, traduzido pelo ganho energético, é influenciado pelo tamanho da presa e pelo seu conteúdo nutricional. O custo, por sua vez, está associado à energia gasta pelos predadores na obtenção da presa e do risco de injúria que pode advir da subjugação da presa (Schoener 1971; Eltz 1997; Dall *et al.* 2005).

Para os predadores que investem na construção de armadilha para a captura de suas presas, tais como as aranhas e as larvas de formigas-leão, o custo na busca pela presa é substituído pelo custo com a construção e a manutenção de suas armadilhas (Uetz 1992; Scharf & Ovadia 2006). Para o sucesso durante o forrageamento, esses predadores são dependentes da mobilidade, da abundância e do tamanho das presas que caem em suas armadilhas. Presas com baixa mobilidade e com baixa abundância em um dado ambiente podem não cair nas armadilhas (Mansell 1996; 1999). Tratando-se do tamanho das presas, embora as presas grandes possam representar um bom retorno energético, elas também podem representar um problema por destruírem as armadilhas (Lomascolo & Farji-Brener 2001; Tso *et al.* 2007; Scharf *et al.* 2009).

As armadilhas construídas pelas larvas de formiga-leão (Neuroptera, Myrmeleontidae) assemelham-se a funis e são encontradas em região de solo seco e arenoso (Lima & Faria, 2007). As larvas permanecem no fundo das armadilhas aguardando a queda eventual de uma presa (Fertin & Casas 2006; Scharf *et al.* 2010). Quando a presa (pequenos artrópodes, principalmente formigas) cai na armadilha, ela escorrega para o fundo do funil, devido à baixa granulometria do solo e da inclinação da

parede do funil (Topoff 1977; Griffiths 1980). A larva de formiga-leão percebe a presença das presas em torno de sua armadilha a partir de vibrações provocadas pelo deslocamento das presas no solo (Devetak 1998). Ao perceber a presença da presa, a formiga-leão tenta agarrá-la através da movimentação de sobe e desce de suas longas mandíbulas falciformes (Missirian *et al.* 2006; Nonato & Lima 2011).

As larvas da formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* Návas, 1914 passam por três estádios antes da formação da pupa para a emergência do adulto (Missirian *et al.* 2006). O tamanho de suas armadilhas está positivamente relacionado com o tamanho das larvas e, conseqüentemente, com o estágio larval (Lima & Faria 2007). A variedade e a quantidade de presas capturadas pelas larvas de formiga-leão também estão positivamente relacionadas com o tamanho de sua armadilha (Missirian *et al.* 2006). Sendo assim, no ambiente natural, dada a variedade de presas, as larvas de *M. brasiliensis* poderiam investir na captura de todas as presas disponíveis. Entretanto, devido a questões como o custo com a subjugação de um determinado tipo e tamanho de presa, as larvas devem consumir aquelas presas que garantam o maior retorno energético (Capítulo 2).

Além dos custos com a subjugação, a tentativa de captura de diversos tipos de artrópodes pode representar diferentes danos à armadilha. Presas maiores e mais ágeis podem causar desmoronamento na parede do funil, enquanto as presas pequenas e as menos ágeis poderiam cair diretamente no fundo da armadilha. A hipótese levantada neste trabalho é que, frente à variedade de presas disponíveis no ambiente, as larvas de *M. brasiliensis* devem consumir as presas menores, por essas representarem um menor dispêndio de energia com a sua captura e por causarem um menor dano as armadilhas.

Materiais e Métodos

Área de estudo

As observações no campo foram realizadas em uma área de reserva florestal de mata ciliar (20°26'25" S, 55°39'21" W) da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Aquidauana, MS. Nesta região a vegetação predominante é do tipo savana arbórea aberta (cerrado), com algumas inclusões do tipo savana arbórea densa (cerradão). Esta vegetação é caracterizada por diferentes fisionomias, variando de campos abertos a bosques, porém sua composição florística não foi estudada. A presença de vegetação, pedras e troncos caídos propiciam muitos microhabitats para larvas de *M. brasiliensis*.

Captura de presas

As larvas de formiga-leão passam por três estádios antes da formação da pupa para a emergência dos adultos. Na área de estudo, a distribuição de frequências dos diâmetros de funis pode ser representada por distribuições normais para cada estágio, nos quais a média de 12,1 mm (desvio padrão = 2,77 mm) de diâmetro correspondeu ao primeiro estágio, a média de 19,99 (dp = 2,95 mm) ao segundo e a média de 36,41 (dp = 9,47 mm) ao terceiro (Lima & Faria 2007). Inicialmente, uma larva teve seu estágio estimado quando o diâmetro do seu funil esteve no intervalo de dois desvios padrões ao redor da média registrada para os diâmetros de funis de um dos três estádios na área de estudo. Para confirmar o estágio de cada larva após as observações de captura das presas pelas larvas de formiga-leão, as larvas foram retiradas de seus funis com uma colher e então colocadas em uma placa de Petri. Dessas larvas, foram tomadas medidas de sua cápsula cefálica e do tamanho corpóreo, e assim confirmado a qual estágio cada larva amostrada pertencia.

Para determinar os itens alimentares consumidos por larvas de *M. brasiliensis*, foram marcadas todas as armadilhas encontradas ao longo de uma trilha na mata ciliar e 20 de cada estágio foram sorteadas para observação. As larvas sorteadas foram observadas por um período de 30 min, entre 08 h e 16 h. As observações ocorreram entre os dias 5 e 8 de agosto de 2010. As presas capturadas pelas larvas foram coletadas para medição do seu comprimento total e identificação taxonômica.

Como a diversidade de presas capturadas nos funis depende da sua disponibilidade no ambiente, a diversidade de espécies e de tamanhos das presas potenciais foi registrada usando armadilhas de queda (*pitfall traps*). Para simular os tamanhos de funil dos três estágios, foram instaladas armadilhas de queda com 12 mm (primeiro estágio), 20 mm (segundo estágio) e 36 mm (terceiro estágio) de diâmetro na abertura. Vinte armadilhas de cada tamanho foram distribuídas junto aos locais onde foram observadas as armadilhas construídas pelas larvas de *M. brasiliensis*. Cada armadilha simulada permaneceu no ambiente durante o tempo de observação das armadilhas reais, ou seja, por um período de 30 minutos. Cada armadilha de queda foi composta de um recipiente enterrado no chão com a abertura no mesmo nível do solo, contendo solução aquosa de detergente neutro a 1,5%. Todas as presas coletadas foram identificadas e seus comprimentos totais registrados.

Os valores de variação em tamanhos de presa entre diferentes estágios reais (funis com larvas) e simulados (armadilhas de queda) foram comparados através de teste t pareado. A riqueza de presas foi representada pelo número de espécies estimado por Chao 2 (Colwell 2005) para cada armadilha real e simulada, depois foram comparados considerando-se os intervalos de confiança de 95% das estimativas de riqueza de espécies.

Resultados

O comprimento corporal das larvas de *M. brasiliensis* observadas variou entre 1,2 mm e 10,0 mm e o comprimento da cápsula cefálica variou entre 0,43 mm e 1,62 mm. O diâmetro das armadilhas variou entre 6,78 mm e 65,09 mm (Tabela 1).

Tabela 1. Média (\pm SD) dos parâmetros utilizados para diferenciação dos estádios larvais de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera).

Estádio	Comprimento corpóreo (mm)	Comprimento cápsula cefálica (mm)	Diâmetro da armadilha (mm)
1°	3,45 \pm 1,32	0,70 \pm 0,19	8,14 \pm 1,29
2°	6,06 \pm 1,40	1,07 \pm 0,21	22,03 \pm 8,50
3°	7,29 \pm 1,08	1,40 \pm 0,13	46,89 \pm 8,01

Foram capturadas 22 presas pelas larvas de *M. brasiliensis*. A presa mais abundante foi *Atta laevigata* (F. Smith, 1858) (Hymenoptera, Formicidae), a qual foi representada por 10 exemplares. As demais espécies de presas foram representadas por 12 indivíduos, o que representou ~ 55% do total de presas capturadas (Tabela 2).

Nas armadilhas de queda que simularam os funis caíram 1.597 presas potenciais (Tabela 2). As presas foram representadas por oito famílias e 35 morfoespécies de artrópodes. As presas mais abundantes foram *Xyleborus* sp. (n = 559) (Coleoptera, Curculionidae), Myrmicinae sp. 3 (n = 281) (Hymenoptera, Formicidae) e *Pheidole* sp. 2 (n = 153) (Hymenoptera, Formicidae). As larvas de *M. brasiliensis* capturaram preferencialmente formigas, pois 77% das presas capturadas pelas larvas foram formigas que representaram cerca de 49% das presas capturadas em armadilhas de queda (presas potenciais disponíveis durante o período de observação das larvas na área de estudo). Os poucos ácaros (Ixodidae) e aranhas capturados pelas larvas (18%) e, menos ainda, pelas armadilhas de queda (1,6%) demonstraram que estes organismos,

em conjunto com formigas, foram as presas que mais caíram nas armadilhas. Por outro lado, besouros *Xyleborus* sp. foram comuns nas armadilhas de queda (35% das presas), mas não foram capturados pelas larvas observadas.

Tabela 2. Presas capturadas por larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) de três estádios e por armadilhas de queda com diâmetros iguais ao diâmetro médio das armadilhas utilizadas pelas larvas de cada estágio para a captura de presas.

Taxa da presa			Capturas pelas larvas / capturas pelas armadilhas de queda		
			1 (ø = 12 mm)	2 (ø = 20 mm)	3 (ø = 36 mm)
Ordem	Família	Espécie			
Acari	Ixodidae	Ixodidae		1/1	1/3
Araneae		Araneae sp. 1		¼	1/14
Araneae		Araneae sp. 2		0/4	
Collembola		Collembola	0/17	0/26	0/14
Coleoptera	Nitidulidae	Nitidulidae sp. 1		0/9	0/12
Coleoptera	Nitidulidae	Nitidulidae sp. 2			0/1
Coleoptera	Sthapylinae	Sthapylinae sp. 1	0/8	0/7	0/10
Coleoptera	Sthapylinae	Sthapylinae sp. 2			0/1
Coleoptera	Sthapylinae	Sthapylinae sp. 3		0/1	
Coleoptera	Scarabaeidae	Scarabaeidae sp. 1			0/1
Coleoptera	Scarabaeidae	Scarabaeidae sp. 2			0/1
Coleoptera	Tenebrionidae	Tenebrionidae sp. 1	0/1	0/2	
Coleoptera	Tenebrionidae	Tenebrionidae sp. 2		0/1	
Coleoptera	Curculionidae	<i>Xyleborus</i> sp.	0/43	0/209	0/307
Blattaria		Blattaria sp. 1			0/1
Blattaria		Blattaria sp. 2			0/3
Diptera		Diptera sp. 1	0/10	0/33	
Diptera		Diptera sp. 2		0/1	0/29
Dermaptera		Dermaptera		0/2	0/7
Hymenoptera	Formicidae	<i>Atta laevigata</i> (F. Smith, 1858) <i>Atta sexdens rubropilosa</i> Forel,	3/0	4/9	3/67
Hymenoptera	Formicidae	1908		1/4	0/13
Hymenoptera	Formicidae	<i>Ecitoninae</i> sp. 1	0/2	0/3	0/3

Hymenoptera	Formicidae	<i>Ecitoninae</i> sp. 2	0/2	0/2	
Hymenoptera	Formicidae	<i>Pheidole</i> sp. 1		0/15	0/8
Hymenoptera	Formicidae	<i>Pheidole</i> sp. 2		1/31	2/122
Hymenoptera	Formicidae	<i>Wasmannia</i> sp.	0/11	0/26	0/24
Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae sp. 1	1/1		0/95
Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae sp. 2	0/1	1/9	1/42
Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae sp. 3	0/22	0/60	1/199
Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae sp. 4	0/2		0/1
Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae sp. 5	0/1		
Hymenoptera	Formicidae	Myrmicinae sp. 6	0/2		
Lepidoptera		Lepidoptera			0/1
Orthoptera	Gryllidae	Gryllidae sp 1	0/1	0/6	0/24
Orthoptera	Gryllidae	Gryllidae sp 2		0/1	0/4
Total			4/124	9/466	9/1007

As larvas de *M. brasiliensis* consumiram presas que representaram somente uma parcela das espécies de presas disponíveis. A riqueza de espécies de presas estimada por Chao 2 para armadilhas reais foi de cerca de 3 espécies e para armadilhas simuladas de cerca de 20 espécies (Figura 1).

As estimativas de riqueza de espécies aumentaram em armadilhas maiores e, no segundo estágio, registrou-se a maior proporção de espécies de presas disponíveis que foram capturadas pelas larvas. Para as larvas de primeiro estágio, foi estimado quatro espécies de presas e para as armadilhas de queda menores (12 mm) 21 espécies. Aproximadamente 19% das espécies de presas disponíveis estavam representadas no conjunto de presas capturadas pelas larvas desse estágio. A riqueza estimada no segundo e no terceiro estágios foi de sete (~ 37% das espécies de presas disponíveis) e oito (~ 24%) espécies, respectivamente. Nas armadilhas de queda de 20 mm e 36 mm de diâmetro, foram estimadas 19 e 33 espécies, respectivamente.

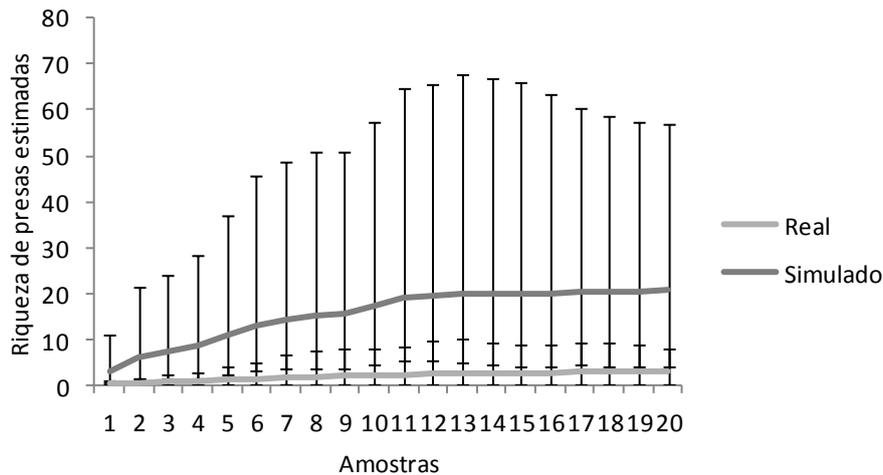


Figura 1. Riqueza de presas estimadas por Chao 2 para as armadilhas construídas por *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) e armadilhas simuladas (representada pelas armadilhas de queda).

As larvas capturaram uma maior proporção de presas dos tamanhos mais frequentes em todos os estádios (Figura 2). O tamanho das presas que caíram nas armadilhas das larvas de *M. brasiliensis* no primeiro estágio ($0,55 \pm 1,35$ mm) foi significativamente menor do que o observado nas armadilhas simuladas de 12 mm ($1,61 \pm 1,23$ mm) ($t = -2,594$, $df = 38$; $p = 0,03$).

As larvas de segundo e terceiro estádios capturaram presas com distribuições de tamanhos de maior amplitude, tanto em comparação com o primeiro estágio, quanto com as distribuições de tamanhos de presas capturadas em armadilhas de queda. As larvas no segundo estágio capturaram presas com um tamanho médio de $2,22 \pm 3,26$ mm e nas armadilhas de queda de 20 mm o tamanho médio das presas foi de $3,02 \pm 0,90$ mm ($t = -1,046$; $df = 38$; $p = 0,302$). As larvas de *M. brasiliensis* no terceiro estágio capturaram presas com tamanho médio de $2,25 \pm 2,99$ mm e nas armadilhas de queda de

36 mm caíram presas com tamanho médio de $3,57 \pm 1,02$ mm ($t = -1,874$; $df = 38$; $p = 0,069$).

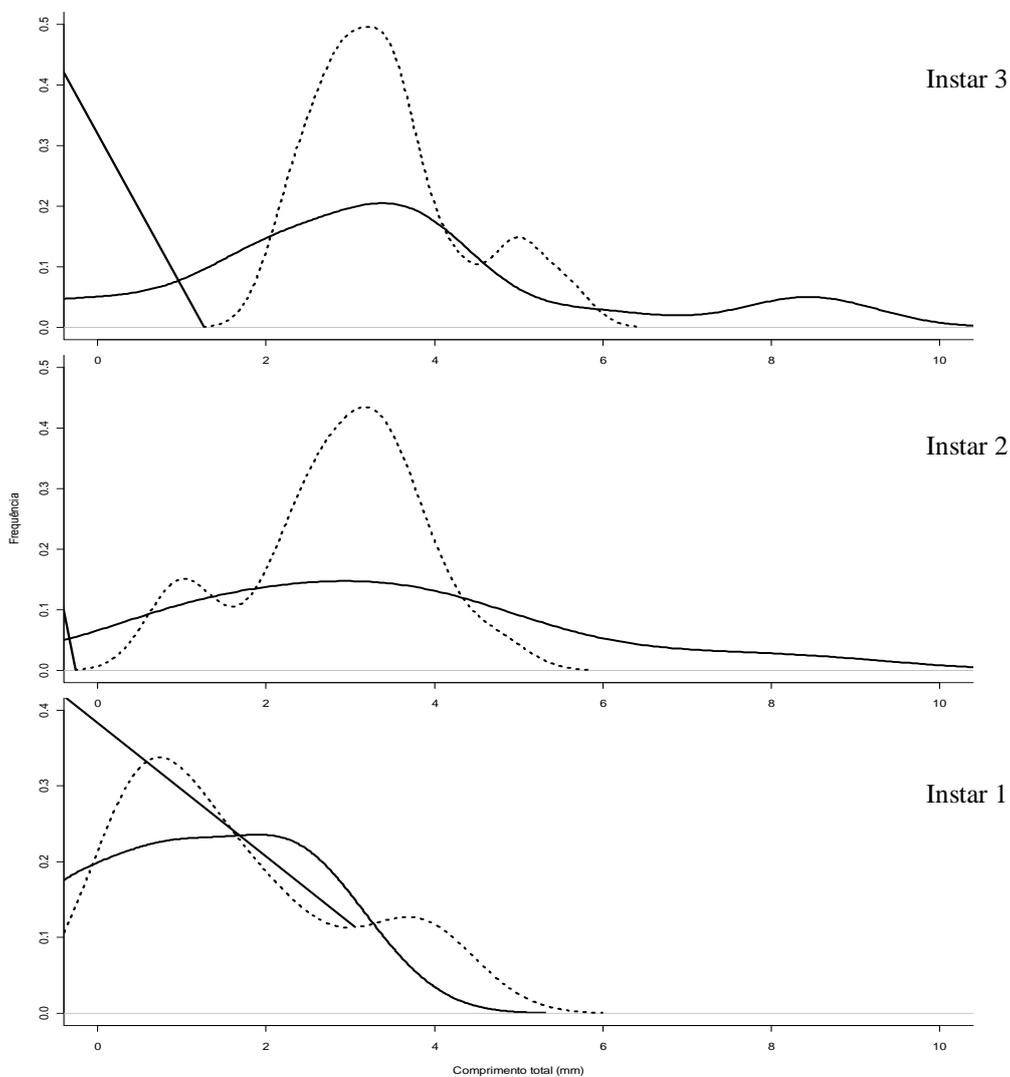


Figura 2. Distribuição dos tamanhos de presas capturadas por larvas *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) em cada estágio e por armadilhas de queda (linhas tracejadas) com diâmetros da abertura igual às médias de diâmetros das armadilhas usadas pelas larvas de cada estágio.

Discussão

Neste trabalho, foi observado que as larvas de *M. brasiliensis* alimentam-se apenas de uma parcela da variedade de presas disponíveis no ambiente. Essa parcela é representada principalmente pelas presas mais frequentes, que são as formigas. O consumo de formigas ocorre devido a grande abundância desses insetos na maioria dos ambientes onde são encontradas as larvas de formiga-leão (Botz *et al.* 2003).

As larvas da formiga-leão *Myrmeleon mobilis* Hagen, frente à predação de cupins, formigas e besouros, gastam apenas 10% do seu tempo de forrageamento ao se alimentarem das presas mais maleáveis como os cupins. Já para capturar formigas e besouros, as larvas de *M. mobilis* despendem 20% e 90%, respectivamente, do seu tempo de forrageamento (Napolitano 1998). Sendo assim, a predação de cupins seria mais vantajoso para as larvas de *M. mobilis*. Entretanto, como cupins não se deslocam a distâncias tão longas quantos as formigas (Domingos 1985; Gontijo & Domingos 1991), as larvas de formiga-leão acabam alimentando-se mais frequentemente das formigas.

Baseado no fato de que os predadores geralmente respondem mais rapidamente ao encontro com as presas que são consumidas com mais frequência (Riechert & Luczak 1982; Uetz 1992; Morse 2000), seria esperado que as larvas de formiga-leão pudessem responder à presença das formigas com ataques mais imediatos do que o observado para as outras presas potenciais, que raramente caem em suas armadilhas. Estudos futuros que quantifiquem a eficiência da captura de formigas e de outros tipos de presas pelas larvas de *M. brasiliensis* poderiam testar se esse padrão ocorre entre essas larvas. Foi observado que larvas da formiga-leão *Myrmeleon hyalinus* respondem mais prontamente às presas pequenas do que às grandes, independente do taxa da presa. Possivelmente para as larvas *M. hyalinus* as presas maiores podem representar não só

um retorno energético, mas também uma fonte de destruição para as suas armadilhas (Scharf *et al.* 2010).

A distribuição de tamanhos das presas capturadas por larvas de *M. brasiliensis* é limitada pelo tamanho da armadilha formando um padrão hierárquico, em que larvas de 2º e 3º estádios (armadilhas maiores) capturam presas grandes e pequenas, enquanto larvas de 1º estágio capturam somente presas pequenas. A maior proporção de presas capturadas é dos tamanhos mais frequentes, mas a distribuição de frequências dos tamanhos das presas capturadas por larvas é mais ampla do que a distribuição de tamanho das presas disponíveis.

A predação apenas de presas pequenas pelas larvas no primeiro estágio ocorre devido às limitações do tamanho da larva e do tamanho da armadilha. Nas armadilhas de queda simuladas, as presas ao caírem não conseguem escapar devido à ação da solução aquosa de detergente. Já nas armadilhas reais, a presa pode cair na armadilha e escapar, uma vez que a larva por ser muito pequena não tem capacidade de agarrá-la. As larvas de *M. brasiliensis* no primeiro estágio tentam atacar as presas de maior tamanho que caem em suas armadilhas, mas não obtêm sucesso e as abandonam. Já as larvas maiores (no segundo e terceiro estádios), devido ao seu tamanho corpóreo e às características da armadilha, apresentam um ataque mais eficiente, o que reduz o seu custo energético com a captura e a manipulação da presa (Nonato & Lima 2011). Dessa maneira, o aumento no tamanho das larvas de *M. brasiliensis* assegura menor investimento na captura de presas e o maior sucesso de predação. As larvas que conseguem se alimentar e passar pelo período de transição do 1º para o 2º estágio. O qual é considerado um período crítico devido ao fato das larvas terem maior dificuldade para capturar suas presas (Nonato & Lima 2011), podem vir a garantir um aumento no

seu tamanho corpóreo e no diâmetro da sua armadilha, passando a garantir um maior sucesso na captura de suas presas.

A teoria do forrageamento ótimo leva em consideração a complexidade da seleção de presas de uma forma simples, baseando-se na premissa de que predadores escolhem presas que maximizem o seu ganho energético. De acordo com os dados deste trabalho, a dieta ótima para as larvas de *M. brasiliensis* está baseada na captura de apenas uma parcela de presas disponíveis no ambiente, sendo elas representadas pelas presas mais frequentes e não as menores conforme era esperado.

Bibliografia Citada

Colwell, R. K. 2005. **EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples**. Version 7.5. User's Guide and application published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.

Domingos, D. J. 1985. Densidade e distribuição espacial de ninhos de duas espécies de *Armitermes* (Isoptera, Termitidae) em cinco formações vegetais do cerrado. **Revista Brasileira de Biologia** 45: 233-240.

Botz, J. T.; Loundon, C.; Barger, J. B.; Olafsen, J. S. & Steeples, D.W. 2003: Effects of slope and particle size on ant locomotion: implications for choice of substrate by antlions. **Journal of the Kansas Entomological Society** 76: 426-435.

Devetak, D. 1998. Detection of substrate vibration in Neuropteroidea: a review. **Acta Zoologica Fennica** 209: 87-94.

Dall, S. R. X.; Giraldeau, L. A.; Olsson, O.; McNamara, J. M. & Stephens, D. W. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. **Trends in Ecology & Evolution** 20: 187-193.

Eltz, T. 1997. Foraging in the ant-lion *Myrmeleon mobilis* Hagen 1888 (Neuroptera: Myrmeleontidae): behavioral flexibility of a sit-and-wait predator. **Journal of Insect Behavior** 10: 1–11.

Fertin, A. & Casas, J. 2006. Efficiency of antlion trap construction. **The Journal of Experimental Biology** 209: 3510–3515.

Griffiths, D., 1980. The feeding biology of antlion larvae: prey capture, handling and utilization. **Journal Animal Ecology** 49: 99–125.

Gontijo, T. A. & Domingos, D. J. 1991. Guild distribution of some termites from Cerrado vegetation in southeast Brazil. **Journal of Tropical Ecology** 7: 523-529.

Iwasa, Y. & Higashi, M. 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. **American Naturalist** 117: 710–723.

Lomascolo, S. & Farji-Brener, A. G. 2001. Adaptive short-term changes in pit design by antlion larvae (*Myrmeleon* sp.) in response to different prey conditions. **Ethology, Ecology & Evolution** 13: 393–397.

Lima, T. N. & Faria, R. R. 2007. Seleção de microhabitat por larvas de formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas) (Neuroptera, Myrmeleontidae), em uma Reserva Florestal, Aquidauana, Mato Grosso do Sul. **Neotropical Entomology** 35: 812-814.

MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. 1966. Optimal use of a patchy environment. **American Naturalist** 100: 603-609.

Mansell, M. W. 1996. Predation strategies and evolution in antlions (Insecta: Neuroptera: Myrmeleontidae). In: **Pure and Applied Research in Neuropterology** (Eds. Canard, M., Aspöck, H., Mansell, M. W.), Sacco, Toulouse, pp. 161–169.

Mansell, M. W. 1999. Evolution and success of antlions (Neuropterida: Neuroptera: Myrmeleontidae). **Stapfia** 60: 49–58.

Missirian, G. B., Uchôa-Fernandes, M. A. & Fischer, E. 2006. Development of *Myrmeleon brasiliensis* (Navás) (Neuroptera, Myrmeleontidae), in laboratory, with different natural diets. **Revista Brasileira de Zoologia** 23: 1044-1050.

Morse, D. H. 2000. The effect of experience on the hunting success of newly emerged spiderlings. **Animal Behaviour** 60: 827–835.

Napolitano, J. F. 1998. Predatory behavior of a pit-marking antlion, *Myrmelon mobilis* (Neuroptera: Myrmeleontidae). **Florida Entomologist**: 81: 562-566.

Nonato, L. M. & Lima, T. N. 2011. El comportamiento de predación de los estadios larvales de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera, Myrmeleontidae). **Revista Colombiana de Entomología** 37: in press.

Riechert, S. E. & Luczak, J. 1982. Spider foraging: behavioral responses to prey. In: **Spider Communication: Mechanisms and Ecological Significance** (Eds. by Witt, P. N. & Rovner, J. S.), Princeton, New Jersey: Princeton University Press. pp. 353-385.

Scharf, I. & Ovadia, O. 2006. Factors influencing site abandonment and site selection in a sit-and-wait predator: a review of pit-building antlion larvae. **Journal of Insect Behavior** 19: 197-218.

Scharf, I.; Golan, B. & Ovadia, O. 2009. The effect of sand depth, feeding regime, density, and body mass on the foraging behaviour of a pit-building antlion. **Ecological Entomology** 34: 26-33.

Scharf, I.; Barkae, E. D. & Ovadia, O. 2010. Response of pit-building antlions to repeated unsuccessful encounters with prey. **Animal Behaviour** 79: 153-158.

Scharf, I.; Lubin, Y. & Ovadia, O. 2011. Foraging decisions and behavioural flexibility in trap-building predators: a review. **Biological Reviews** 86: 626-639.

Uetz, G. W. 1992. Foraging strategies of spiders. **Trends in Ecology & Evolution** 7: 155-158.

Topoff, H. 1977. The pit and the antlion. **Natural History** 86: 64-71.

Tso, I.M.; Chiang, S.Y. & Blackledge, T. A. 2007. Does the giant wood spider *Nephila pilipes* respond to prey variation by altering web or silk properties? **Ethology** 113: 324-333.

CAPÍTULO IV

Efeito dos agrupamentos de larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 10914)

(Neuroptera, Myrmeleontidae) na abundância de formigas

(Hymenoptera, Formicidae)

Resumo. Larvas da formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) ocorrem agrupadas em microhábitats protegidos da incidência direta do sol e da chuva. O objetivo deste trabalho foi avaliar se as formigas (Hymenoptera, Formicidae) evitam forragear próximo aos agrupamentos das larvas. Para tal, foram montadas armadilhas de queda próximas e afastadas dos agrupamentos. Como resultado, foi observado uma maior abundância de formigas nas armadilhas de queda montadas longe dos agrupamentos das larvas de *M. brasiliensis*. Nas armadilhas montadas afastadas dos agrupamentos das larvas de *M. brasiliensis* caíram 349 formigas contra 211 que caíram nas armadilhas montadas próximas aos agrupamentos de *M. brasiliensis*. Entre as formigas que caíram nas armadilhas as mais abundantes foram *Atta laevigata* (233), *Pheidole* sp. 2 (79), e *Wasmannia* sp. (71). Neste trabalho foi observado que as formigas, o principal item alimentar consumido pelas larvas da formiga-leão, são observadas em menor abundância dentro dos agrupamentos das larvas de *M. brasiliensis*.

Palavras-chave: distribuição agrupada, forrageamento, formiga-leão, predação.

Introdução

As formigas são um importante componente dos ecossistemas terrestres, formando um taxa altamente diverso e amplamente distribuído (Holldobler & Wilson

1990). Entre os fatores que podem limitar as populações de formigas estão a competição intra e inter-específica, predadores, patógenos e parasitas (Feener 1981; Porter *et al.* 1995; Morrison 1996; Morrison 1999). Não existem relatos de que populações de larvas de formiga-leão possam ser responsáveis pelo controle da abundância das comunidades de formigas, ou mesmo que possam expulsá-las de um determinado habitat.

As larvas de formiga-leão são predadores generalistas de pequenos artrópodes (Devetak *et al.* 2007). Entretanto, dada a alta abundância de formigas na maioria dos ambientes naturais, estas representam suas principais presas (Gotelli 1993, 1996), daí o nome popular “formiga-leão”. A estratégia de captura das presas pelas larvas de formiga-leão consiste na construção de armadilhas em forma de funil no solo arenoso. As presas ao caírem nessas armadilhas escorregam para o fundo da armadilha devido à inclinação da parede do funil e da baixa granulometria do solo (Botz *et al.* 2003; Devetak *et al.* 2005).

As larvas de formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas, 1914) ocorrem agrupadas preferencialmente em microhábitats protegidos da incidência direta do sol e da chuva, tais como embaixo da vegetação, troncos caídos e rochas (Lima & Faria 2007). Esses ambientes onde são observados os agrupamentos de formigas-leão são conhecidos como “antlion zones” (c.f. Gotelli 1993). As restrições de habitat disponível fazem com que as larvas de formiga-leão sejam geralmente observadas em aglomerações (Lima & Faria 2007). Ademais, possivelmente esses agrupamentos reflitam o local de oviposição do adulto.

Semelhantemente aos outros animais que vivem em grupo, as larvas de formigas-leão poderiam obter o benefício da diminuição dos riscos individuais de predação (e.g. Lupin *et al.* 2001; Nilsson 2006; Ruxtona *et al.* 2007). Entretanto, como muito pouco é conhecido sobre os predadores de formigas-leão é difícil determinat até

que ponto esse benefício afeta a sua distribuição em agrupamentos. Por outro lado, sabe-se que a permanência das larvas nos agrupamentos pode afetar o seu sucesso na captura de presas (Prado *et al.* 1993). Foi observado que as formigas (Hymenoptera, Formicidae) evitam forragear em áreas onde são observados os agrupamentos dessas larvas de formiga-leão (Gotelli 1996, 1997).

O objetivo deste trabalho foi testar a hipótese de que a abundância de formigas será maior fora das áreas onde são encontrados os agrupamentos das larvas de formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis*.

Materiais e Métodos

As observações foram realizadas em uma área de reserva florestal de mata ciliar (20°26'25" S, 55°39'21" W) da Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Aquidauana, Mato Grosso do Sul. Na região, a vegetação predominante é do tipo savana arbórea aberta (cerrado *stricto sensu*), com algumas inclusões do tipo savana arbórea densa (cerradão). Foram considerados agrupamentos de *M. brasiliensis* aqueles locais característicos de oviposição do adulto, conhecidos como “antlion zones” (c.f. Gotelli 1993). Nesses microhabitats, as larvas ficam protegidas da ação direta do sol e da chuva em baixo de plântulas, arbustos, troncos caídos ou rochas, formando grupos que variaram de 10 a 45 indivíduos.

Para observar se os agrupamentos de larvas *M. brasiliensis* afetam o local de forrageamento das formigas, foram instaladas armadilhas de queda junto ao agrupamento e 5 m de 20 destes agrupamentos. Cada armadilha, com abertura de 20 mm, foi composta de um recipiente enterrado no chão, no mesmo nível do solo, contendo solução aquosa de detergente neutro a 1,5%. Cada armadilha ficou na área durante um dia.

A abundância de formigas que caíram nas armadilhas de queda montadas próximas ou afastadas dos agrupamentos de *M. brasiliensis* foi comparada por teste t pareado. Para avaliar a variação na composição de espécies de formigas entre as áreas próximas e afastadas das agregações de *M. brasiliensis* foi realizada uma análise de coordenadas principais (PCoA). Para obter as matrizes de associação foi usado o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957). O cálculo do índice foi baseado na frequência relativa das espécies de formigas. Em todas as análises foram feitas aleatorizações das amostras considerando cinco amostras aleatórias de quatro armadilhas próximas ou quatro armadilhas afastadas dos agrupamentos de larvas de formiga-leão.

Resultados

Foram capturadas 560 formigas distribuídas em oito morfoespécies, sendo as mais representativas *Atta laevigata* (n = 233), *Pheidole* sp. 2 (n = 79), e *Wasmannia* sp. (n = 71) (Tabela 1). Foi observada uma maior abundância de formigas nas armadilhas de queda montadas longe dos agrupamentos das larvas de *M. brasiliensis* ($t = -3,332$; $df = 4$; $p = 0,029$), onde caíram 349 formigas (média por armadilha = $17,45 \pm 6,76$ formigas). Nas armadilhas de queda montadas próximas aos agrupamentos de *M. brasiliensis* caíram 211 formigas (média por armadilha = $10,55 \pm 3,71$ formigas) (Figura 1).

Tabela 1. Número de formigas registradas em armadilhas de queda montadas nos agrupamentos de larvas de *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) e fora deles.

Formigas	Posição da armadilha de queda	
	No agrupamento	Fora do agrupamento
<i>Atta laevigata</i>	95	148
<i>Atta rubropilosa</i>	13	11
<i>Ecitoninae</i> sp. 1	5	9
<i>Pheidole</i> sp. 1	24	38
<i>Pheidole</i> sp. 2	45	35
<i>Wasmannia</i> sp.	20	51
Myrmicinae sp. 2	6	10
Myrmicinae sp. 3	3	47
Total	211	349

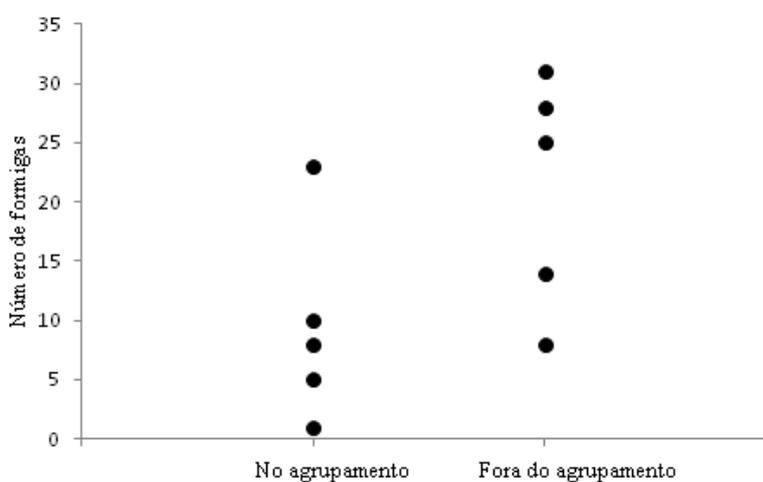


Figura 1. Número de formigas que caíram nas armadilhas montadas nos agrupamentos e fora dos agrupamentos de *Myrmeleon brasiliensis*. Cada ponto representa a quantidade de formigas de cinco amostras aleatórias de quatro armadilhas.

A variação em composição de espécies de formigas coletadas nos agrupamentos e fora dos agrupamentos das larvas de *M. brasiliensis* pode ser representada pelos dois

primeiros eixos da PCoA (Figura 2). Esses eixos recuperaram 56,8% da variância total da frequência relativa de formigas que caíram nas armadilhas. Sendo que o primeiro eixo (PCo 1) explicou 34,21% da variância.

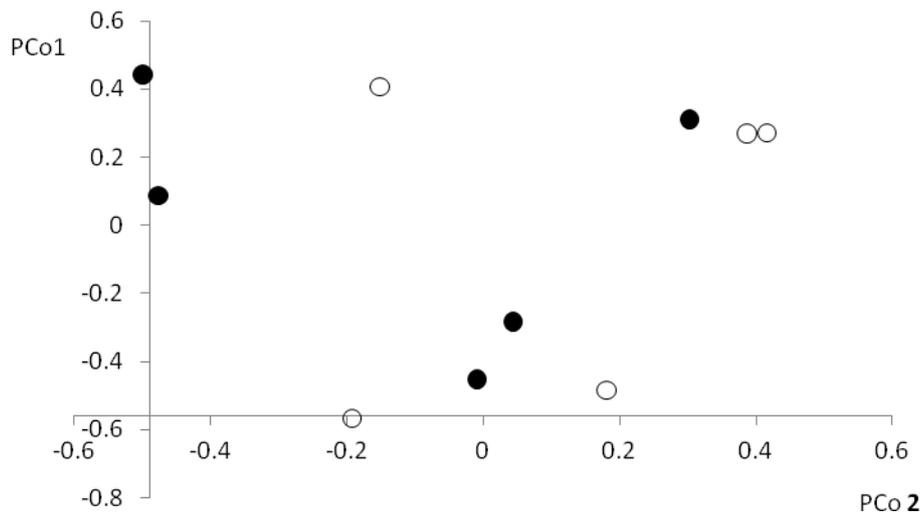


Figura 2. Ordenação de amostras aleatórias de formigas por análise de coordenadas principais. Pontos preenchidos correspondem a amostras com armadilhas de queda montadas nos agrupamentos de larvas *Myrmeleon brasiliensis* (Neuroptera) e pontos vazios fora destes agrupamentos.

Discussão

Neste trabalho foi observado que a abundância de formigas em uma dada região é afetada pela presença dos agrupamentos de *M. brasiliensis*. Provavelmente para evitar o risco da predação, as formigas evitam forragear em áreas próximas aos agrupamentos das larvas de formiga-leão. De maneira geral, o risco de predação é conhecido como um importante fator que pode influenciar na decisão de forrageamento dos animais (Lima & Dill 1990; Nonacs 1990; Nonacs & Dill 1990). O risco indireto de predação pode

acarretar mudanças no comportamento das presas, na sua história de vida e na relação predador-presa (Abrams 1990; Crowl & Covich 1990; Neill 1990). O forrageamento tanto do predador quanto o da presa, podem se tornar mais eficientes. De maneira que, os predadores devem ajustar o seu comportamento para aumentar a probabilidade de encontrar mais presa. E, as presas devem ajustar o seu comportamento para evitar o encontro com o predador (Iwasa & Higashi 1981; Dall *et al.* 2005).

Uma vez que as formigas evitam as aglomerações de *M. brasiliensis*, para garantir sucesso na captura de presas, essas larvas devem se dispersarem em busca de locais que garantam um maior retorno energético. Entretanto, a decisão de dispersar não é simples, pois envolve um alto custo energético. Larvas de formiga-leão que dispersam e reconstróem novas armadilhas podem apresentar sua taxa de crescimento reduzida em até 50% (Griffiths 1980a). Além do custo inerente da dispersão, a decisão de procurar novas hábitats para a construção das armadilhas, também pode ser influenciada pelo risco de canibalismo entre as larvas de formiga-leão. Ao dispersar uma larva pode encontrar uma larva vizinha e tornar-se presa (Barkae *et al.* 2010).

A distribuição espacial das larvas de *M. brasiliensis* dentro dos agrupamentos varia de agrupado a regular à medida que a densidade aumenta, ou seja, com o aumento da competição intra-específica as larvas tendem a manter uma distância mínima umas das outras (Lima & Faria 2007). A distância mínima entre as larvas é mantida com o intuito de diminuir os efeitos do lançamento de partículas de areia pelas larvas vizinhas durante a manutenção das armadilhas (MacClure 1976; Simberloff *et al.* 1978). Para outros autores (e.g. Matura & Takano 1989; Griffiths 1991, 1992), a distribuição das larvas obedece a uma distância mínima, para evitar os riscos do canibalismo entre as larvas.

As larvas de *M. brasiliensis* que conseguem obter sucesso na captura de presas podem acelerar o seu desenvolvimento e assim tornarem-se adultas em um menor período, tornando-se aptas para o período reprodutivo (Missirian *et al.* 2006). Além disso, larvas que apresentam um alto sucesso na obtenção de recurso alimentar poderão tornar-se adultos maiores, o que para os insetos pode representar um maior sucesso reprodutivo (Honek 1993; Sokolovska *et al.* 2000; Scharf *et al.* 2009). Sendo assim, possivelmente os benefícios obtidos com a busca de um local com alta abundância de presas devem superar os custos da reconstrução de uma nova armadilha. Wilson (1974) e Griffiths (1980b) observaram através de experimentos de laboratório, que as larvas *Mymeleon immaculatus* moveram as suas armadilhas a partir de três dias sem oferta de alimento. Enquanto Elts (1997), também através de experimentos de laboratório, observou que as larvas *Myrmeleon mobilis* moviam as suas armadilhas após duas semanas sem alimentação, enquanto que aquelas larvas que recebiam alimento permaneciam sésseis.

Trabalhos que avaliem o sucesso e predação de formigas pelas larvas de formiga-leão dentro e fora dos agrupamentos seriam interessantes, pois assim seria possível avaliar se, uma vez que as formigas evitam forragear em áreas onde são observados os agrupamentos de formigas-leão, aquelas que permanecem agrupadas apresentariam um menor sucesso na captura de presas e conseqüentemente um maior tempo de desenvolvimento larval.

Bibliografia Citada

Abrams, P. A. 1990. The effects of adaptive behaviour on the type-2 functional response. **Ecology** 71: 877-885.

Barkae, E. D.; Scharf, I.; Subach, A. & Ovadia, O. 2010. The involvement of sand disturbance, cannibalism and intra-guild predation in competitive interactions among pit-building antlion larvae. **Zoology** 113: 308-315.

Bolton, B. 1994. **Identification guide to the ant genera of the world**. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Botz, J. T.; Loudon, C.; Barger, J. B.; Olafsen, J. S. & Steeples, D. W. 2003. Effects of slope and particle size on ant locomotion: implications for choice of substrate by antlions. **Journal of the Kansas Entomological Society**: 76: 426-435.

Bray, J. R. & Curtis, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. **Ecological Monographs** 27: 325-349.

Crowl, T. A. & Covich, A. P. 1990. Predator-induced life history shifts in a freshwater snail. **Science** 247: 949-951.

Dall, S. R. X.; Giraldeau, L. A.; Olsson, O.; McNamara, J. M. & Stephens, D. W. 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. **Trends in Ecology & Evolution** 20: 187–193.

Devetak, D.; Špernjak, A. & Janžekovič, F. 2005. Substrate particle size affects pit building decision and pit size in the antlion larvae *Euroleon nostras* (Neuroptera: Myrmeleontidae). **Physiological Entomology** 30: 158-163.

Devetak, D.; Mencinger-Vracko B.; Devetak, M; Marhl, M & Spornjak, A. 2007. Sand as a medium for transmission of vibratory signals of prey in antlions *Euroleon nostras* (Neuroptera: Myrmeleontidae). **Physiological Entomology** 32: 268-274.

Eltz, T. 1997. Foraging in the ant-lion *Myrmeleon mobilis* Hagen 1888 (Neuroptera: Myrmeleontidae): behavioral flexibility of a sit-and-wait predator. **Journal of Insect Behavior** 10: 1–11.

Feener, D. H., Jr. 1981. Competition between ant species: outcome controlled by parasitic flies. **Science** 214: 815-817.

Griffiths, D. 1980a. The feeding biology of ant-lion larvae: prey capture, handling and utilization. **Journal of Animal Ecology** 49: 99-125.

Griffiths, D. 1980b. The feeding biology of ant-lion larvae: growth and survival in *Morter obscurus*. **Oikos** 34: 364-370.

Griffiths, D. 1991. Intraspecific competition in larvae of the antlion *Morter* sp. & interspecific interaction with *Macroleon quinque maculatus*. **Ecological Entomology** 16: 193-201.

Griffiths, D. 1992. Interference competition in antlion *Macroleon quinque maculatus* larvae. **Ecological Entomology** 17: 219-226.

Gotelli, N. J. 1993. Ant Lion zones: causes of high-density predator aggregations. **Ecology** 74: 226-237.

Gotelli, N. J. 1996. Ant community structure: effects of predatory ant lions. **Ecology** 77: 630-638.

Gotelli, N. J. 1997. Competition and coexistence of larval ant lions. **Ecology** 78: 1761-1773.

Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. **The Ants**. Cambridge, Mass.: Harvard University Press. 732 pp.

Honek, A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. **Oikos** 66: 483-492.

Iwasa, Y. & Higashi, M. 1981. Prey distribution as a factor determining the choice of optimal foraging strategy. **American Naturalist** 117: 710-72.

Lima, S. L. & Dill, L. M. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. **Canadian Journal of Zoology** 68: 619-640.

Lima, T. N. & Faria, R. R. 2007. Seleção de Microhabitat por Larvas de Formiga-leão *Myrmeleon brasiliensis* (Návas) (Neuroptera, Myrmeleontidae), em uma Reserva Florestal, Aquidauana, Mato Grosso do Sul. **Neotropical Entomology** 35: 812-814.

Lupin, Y.; Henschel, J. R. & Baker, M. B. 2001. Costs of aggregation: shadow competition in a sit-and-wait predator. **Oikos** 95: 59–68.

MacClure, M. S. 1976. Spatial distribution of pit-marking ant-lion (Neuroptera: Myrmeleontidae): density effects. **Biotropica** 8: 179-183.

Matsura, T. & Takano, H. 1989. Pit-relocation of antlion larvae in relation to their density. **Resolution Population Ecology** 31: 225-234.

Missirian, G. B., Uchôa-Fernandes, M. A. & Fischer, E. 2006. Development of *Myrmeleon brasiliensis* (Navás) (Neuroptera, Myrmeleontidae), in laboratory, with different natural diets. **Revista Brasileira de Zoologia** 23: 1044-1050.

Morrison, L. W. 1996. Community organization in a recently assembled fauna: the case of Polynesian ants. **Oecologia** 107: 243-256.

Morrison, L. W. 1999. Indirect effects of phorid fly parasitoids on the mechanisms of interspecific competition among ants. **Oecologia** 121: 113-122.

Neill, W. E. 1990. Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation. **Nature** 345: 524-526.

Nilsson, P. A. 2006. Avoid your neighbours: size-determined spatial distribution patterns among northern pike individuals. **Oikos** 113: 251-258.

Nonacs, P. 1990. Death in the distance: mortality risk as information for foraging ants. **Behaviour** 112: 23-35.

Nonacs, P. & Dill, L. M. 1990. Mortality risk vs. food quality trade-offs in a common currency: ant patch preferences. **Ecology** 71: 1886-1892.

Porter, S. D.; Vander Meer, R. K.; Pesquero, M. A.; Campiolo, S. & Fowler, H. G. 1995. *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) in Southeastern Brazil. **Annals of the Entomological Society of America** 88: 570-575.

Prado, I. K. L.; Bedê, L. C. & M. L. Faria, 1993. Asymmetric competition in a natural population of antlion larvae. **Oikos** 68: 525-530.

Ruxton, G. D.; Jackson, A. L. & Tosha, C. R. 2007. Confusion of predators does not rely on specialist coordinated behavior. **Behaviour Ecology** 18:590–596.

Scharf, I.; Filin, I.; Ben-Yehoshua, D. & Ovadia, O. 2009. Phenotypic plasticity and variation in morphological and life-history traits of antlion adults across a climatic gradient. **Zoology** 112: 139–150.

Simberloff, D., King, L., Dillon, P., Lowrie, S., Lorence, D. & Schilling, E. 1978. Holes in the doughnut theory: the dispersions of ant-lions. **Brenesia** 14-15: 13-46.

Sokolovska, N.; Rowe, L. & Johansson, F. 2000. Fitness and body size in mature odonates. **Ecological Entomology** 25: 239–248.

Wilson, D. S. 1974. Prey capture and competition in the antlion. **Biotropica** 3: 187-193.

CONCLUSÕES GERAIS

- As larvas *M. brasiliensis* são predadores generalistas de pequenos artrópodes. Entretanto, dada as limitações do tamanho da armadilha e do tamanho da larva, apenas uma parcela da variedade de presas disponíveis no ambiente é capturada.
- No ambiente natural, as larvas de *M. brasiliensis* não selecionam o tipo da presa a ser capturada. As larvas capturam as presas mais abundantes e com o tamanho corpóreo mais frequente. Entretanto, experimentos de laboratório mostram que *M. brasiliensis* obtêm maior sucesso na captura das presas menores e gastam menos tempo com a sua captura.
- Variações no tamanho da presa não acarretam destruição das armadilhas das larvas *M. brasiliensis*. Entretanto, a captura das presas maiores demanda mais tempo para a sua captura, o que gera maior dispêndio energético para as larvas.
- Experimentos de laboratório mostram que a estratégia de forrageamento adotada pelas larvas de *M. brasiliensis* envolve a adaptação do tamanho de suas armadilhas frente à disponibilidade de presas e ao regime de perturbação imposta às suas armadilhas. Enquanto a oferta de alimento afeta positivamente o diâmetro dos funis, a frequência de destruição dos funis afeta negativamente o tamanho dos funis construídos pelas larvas.
- Larvas de *M. brasiliensis* que recebem uma alta oferta de alimento investem no aumento do tamanho da armadilha, o que sugere que o retorno energético com a obtenção de uma alta quantidade de alimento de sobrepõe às perdas energéticas com a manutenção de uma armadilha grande.
- Formigas, que são o item alimentar mais capturado pelas larvas de *M. brasiliensis*, evitam forragear próximo aos seus agrupamentos.