

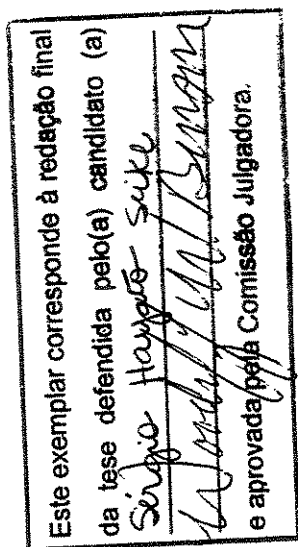
Universidade Estadual de Campinas

DOUTORADO



Sérgio Hayato Seike

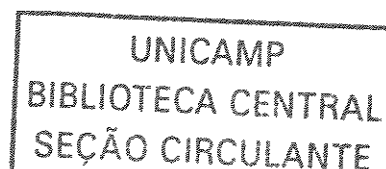
ECOLOGIA DA INTERAÇÃO ENTRE FORMIGAS INVASORAS E MOSCAS PARASITÓIDES



Tese apresentada ao Instituto de Biologia
como parte dos requisitos para obtenção
do título de doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL



UNIDADE Be
Nº CHAMADA T/UNICAMP
Se 42 e
V EX
TOMBO BCI 51580
PROC 16.837/02
C DX
PREÇO R\$ 11,00
DATA 15/11/02
Nº CPD

CM00176458-4

BIB ID 267697

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

~~842e~~
Se 42 e

Seike, Sérgio Hayato

Ecologia da interação entre formigas invasoras e moscas
parasitóides/Sérgio Hayato Seike. --
Campinas, SP: [s.n.], 2002.

Orientador: Woodruff Whitman Benson

Tese(Doutorado) – Universidade Estadual de Campinas . Instituto
de Biologia.

1. Ecologia aplicada. 2. Ecologia de comunidades. 3. Partilha
de recursos. I.Benson, Woodruff Whitman. II. Universidade
Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

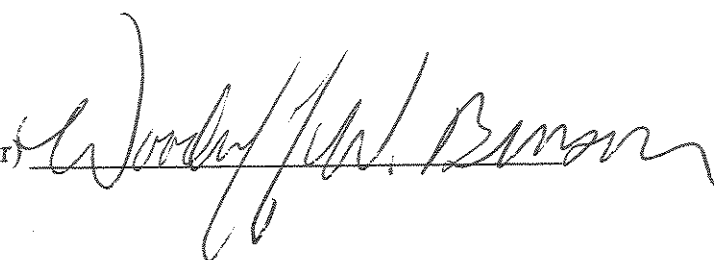
Universidade Estadual de Campinas

Instituto de Biologia

Doutorado

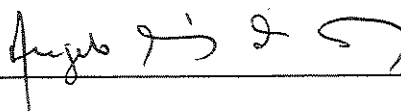
Banca Examinadora

Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson (orientador)



Prof. Dr. Matthew Robert Orr (co-orientador)

Prof. Dr. Ângelo Pires do Prado

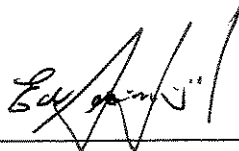


Prof. Dr. Carlos Fernando Salguerosa de Andrade



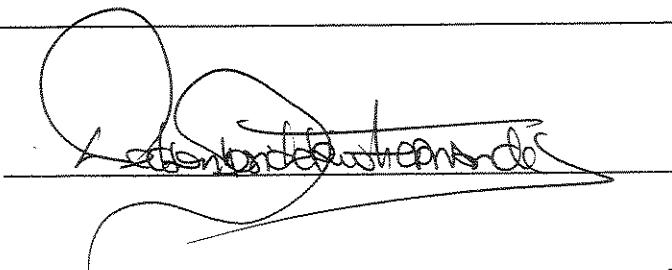
Prof. Dr. Cláudia Alves de Magalhães

Dr. Edison Ryoiti Sujii



Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

Prof. Dr. Wedson Desidério Fernandes



ÍNDICE GERAL

1. Dedicatória	6
2. Agradecimentos	8
3. Resumo	10
4. Palavras-chave	11
5. Abstract	11
6. Key Words	12
7. Introdução Geral	13
7.1. Literatura Citada na Introdução Geral	17
8. Capítulo 1. Observações naturalísticas de forídeos atacando formigas lava-pés	20
8.1. Resumo	21
8.2. Introdução	22
8.3. Materiais e Métodos	24
8.4. Resultados	25
8.5. Discussão	28
8.6. Agradecimentos	31
8.7. Literatura Citada	31
8.8. Tabelas	36
9. Capítulo 2. Uso do olfato por forídeos para localização de formigas lava-pés	39
9.1. Resumo	40
9.2. Introdução	41
9.3. Materiais e Métodos	42

9.4. Resultados	47
9.5. Discussão	48
9.6. Agradecimentos	52
9.7. Literatura Citada	53
9.8. Figura e Tabelas	56
10. Capítulo 3. Estrutura da comunidade de forídeos parasitóides de formigas lava-pés ..	59
10.1. Resumo	60
10.2. Introdução	61
10.3. Materiais e Métodos	64
10.4. Resultados	70
10.5. Discussão	74
10.6. Agradecimentos	80
10.7. Literatura Citada	81
10.8. Figuras e Tabelas	85
11. Capítulo 4. Hábitat de forrageamento de formigas lava-pés	93
11.1. Resumo	94
11.2. Introdução	95
11.3. Materiais e Métodos	97
11.4. Resultados	99
11.5. Discussão	102
11.6. Agradecimentos	104
11.7. Literatura Citada	105
11.8. Tabelas e Figura	108

12. Conclusões Gerais	111
13. Anexos: Produção científica durante o doutorado	114
13.1. Anexo 1. Artigo “Ecologia do forrageamento e padrões de diversificação de dípteros parasitóides de formigas lava-pés no Brasil”	115
13.2. Anexo 2. Artigo “Parasitóides detêm forrageamento de formigas argentinas (<i>Linepithema humile</i>) em seu hábitat nativo no Brasil”	126
13.3. Anexo 3. Artigo “Especificidade de hospedeiro em <i>Pseudacteon</i> (Diptera: Phoridae), parasitóides que atacam <i>Linepithema</i> (Hymenoptera: Formicidae) na América do Sul”	133

ÍNDICE DE TABELAS E FIGURAS

Capítulo 1

Tabela 1. Eventos naturais de ataques em formigas lava-pés por moscas parasitóides do gênero <i>Pseudacteon</i>	36
Tabela 2. Recursos alimentares explorados por formigas em condições naturais e presença de forídeos parasitóides	37
Tabela 3. Eventos em que formigas exploraram diferentes invertebrados como fonte de alimento na Mata de Santa Genebra, Campinas, SP	38

Capítulo 2

Figura 1. Chegada de forídeos a bandejas com <i>Solenopsis invicta</i> . A segunda mosca chega com maior frequência na mesma bandeja em que chegou o primeiro forídeo	56
Tabela 1. Forídeos parasitóides de formigas lava-pés atraídas para envelopes com operárias de <i>Solenopsis invicta</i> e <i>S. saevissima</i> esmagadas	57
Tabela 2. Atração de forídeos a diferentes partes do corpo de operárias de <i>Solenopsis invicta</i> e <i>S. saevissima</i> esmagadas	58

Capítulo 3

Figura 1A. Forídeos atraídos a ninhos perturbados e trilhas de recrutamento de <i>Solenopsis invicta</i>	85
Figura 1B. Forídeos atraídos a ninhos perturbados e trilhas de recrutamento de <i>Solenopsis saevissima</i>	86

Figura 2. Tamanho de forídeos parasitóides de lava-pés	88
Figura 3. Regressão linear do número de forídeos <i>Pseudacteon tricuspidis</i> e o número de prole produzido	89
Figura 4. Prole produzida pelos parasitóides <i>Pseudacteon tricuspidis</i> e <i>P. curvatus</i> em grupos monoespecíficos ou mistos	90
Tabela 1. Frequência de forídeos do gênero <i>Pseudacteon</i> , parasitóides de formigas lava-pés <i>Solenopsis invicta</i> e <i>S. saevissima</i> em diferentes localidades e situações	91
Tabela 2. Características ecológicas importantes para a partilha de recursos de 11 espécies de forídeos parasitóides de <i>Solenopsis invicta</i> ou <i>S. saevissima</i>	92
Capítulo 4	
Tabela 1. Presença de <i>Solenopsis invicta</i> em iscas colocadas em áreas abertas ou cobertas por árvores	108
Tabela 2. Fechamento de dossel em duas áreas estudadas: Mata de Santa Genebra e Fazenda Santa Elisa	109
Figura 1. Ocupação de iscas por formigas em área gramada e arborizada	110

Aos que tornaram possível a minha formação: meus pais Taci e Uta Seike e a nação
brasileira.

“Olá guardador de rebanhos,
Aí à beira da estrada,
O que te diz o vento que passa?

Que é vento, e que passa,
E que já passou antes,
E que passará depois.
E a ti, o que te diz?

Muita cousa mais do que isso.
Fala-me de muitas outras cousas.
De memórias e de saudades
E de cousas que nunca foram.

Nunca ouviste passar o vento.
O vento só fala do vento.
O que lhe ouviste foi mentira,
E a mentira está em ti”

De “O guardador de Rebanhos”, Fernando Pessoa

AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho só foi possível devido a contribuição de muitos. A sua extensão certamente me fará injusto ao me esquecer de citar nominalmente vários. A outros me refiro especificamente dentro de cada um dos capítulos. No presente espaço, contudo, gostaria de dedicar especial menção a Matt Orr, companheiro de campo em muitas viagens e parceiro de discussões inspiradoras. Com ele aprendi muito sobre trabalho e amizade. Também muito me ensinou Woodruff Benson, um dos maiores ecólogos evolutivos do Brasil. As falhas em meu trabalho se devem à minha incapacidade de captar plenamente seus ensinamentos. Lawrence Gilbert não só financiou boa parte dos equipamentos e as viagens, incluindo uma aos EUA em que me disponibilizou seu laboratório e equipe, como também me estimulou com seu entusiasmo. A certa altura, quando ainda assim me faltava motivação, Simone Benedetti me apoiou e me incentivou a continuar. Já na “reta final”, todos os componentes da banca trouxeram valiosas contribuições. Dentre eles, Edison Sujii, Cláudia Magalhães e Ângelo Pires do Prado leram o manuscrito da tese e emitiram parecer em tempo recorde, tendo minha especial gratidão. Com o tempo para término da tese quase esgotado, Woodruff Benson atuou de forma decisiva, retornando-me prontamente os manuscritos repletos de suas sagazes observações. Mais uma vez, as falhas remanescentes na tese se devem à minha incapacidade em incorporar a tempo todas as suas sugestões. Devo muito a todos os companheiros de curso pelas conversas enriquecedoras sobre ecologia e assuntos não relacionados que relaxavam minha mente para empreitadas futuras. Christiane Dall’aglio-Holvorcem e Milton Longo, companheiros de trabalho do projeto maior sobre interação entre formigas invasoras e forídeos parasitóides do qual minha tese fez parte, trouxeram grande contribuição. Dentre todos, contudo, dedico especial menção à

memória de Rosimaura Rodrigues, companheira de projeto que há um ano e meio, nas ruas de Campo Grande, teve usurpado o direito à vida, desde então e para sempre aleijando a todos de seu trabalho e presença amiga. A bolsa, essencial para o trabalho, foi concedida pela CAPES.

RESUMO

O estabelecimento de espécies exóticas é um importante fator de distúrbio da comunidade nativa. O conhecimento da ecologia dessas espécies invasoras nas regiões de origem é primordial para atenuar esse quadro. A formiga lava-pé, *Solenopsis invicta* Buren e a formiga argentina, *Linepithema humile* (Mayr) são espécies que trazem prejuízos ecológicos e econômicos nas regiões em que foram introduzidas. Nativos do Brasil, possuem aqui moscas parasitóides (Diptera: Phoridae) ausentes nas áreas em que são exóticas que, como descobrimos, são capazes de diminuir a superioridade competitiva dessas formigas. Pesquisando em diversas localidades de 4 estados, encontramos moscas forídeas atacando formigas lava-pés em diferentes situações, como ninhos perturbados, revoadas e trilhas de recrutamento. Encontramos um total de 11 espécies de *Pseudacteon*, 6 delas associadas exclusivamente a *S. invicta*, 4 a *S. saevissima* F. Smith e uma a ambas formigas. Nas 9 localidades estudadas, encontramos uma co-ocorrência máxima de 5 espécies. As espécies simpátricas quase sempre diferiram em pelo menos uma característica ecológica: situação de encontro de formigas hospedeiras (trilhas de recrutamento ou ninhos perturbados) ou tamanho da formiga parasitada. *Linepithema* spp., que apresenta operárias monomórficas em trilhas de recrutamento como única oportunidade de parasitismo, possui apenas uma espécie de *Pseudacteon* associada em cada localidade. Somando a esses dados fortes indícios de que esses parasitóides competem, concluímos que a partilha de recursos é importante na estruturação de suas comunidades. Assim, a introdução de múltiplas espécies deve trazer os melhores resultados em um programa de controle biológico de *S. invicta*. Contudo, ao descobrirmos que o sucesso dessa espécie também depende da existência de

hábitats abertos, constatamos que é preciso trabalhar em diversas frentes para reverter esse processo.

PALAVRAS-CHAVE

Solenopsis spp., *Pseudacteon* spp., ecologia aplicada, ecologia de comunidades, partilha de recursos

ABSTRACT

The establishment of exotic species is an important disturbing factor of native community. The knowledge of the ecology of these invading species in their native range is fundamental to handle effectively the problem. The red fire ant, *Solenopsis invicta* Buren, and the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), are invading species in many places, bringing ecological and economical loss. In Brazil, their native place, they have parasitoids (Diptera: Phoridae) which are absent in places where these ants were introduced. These natural enemies are able to diminish the competitive ability of their host ants. Investigating nine locations in four states of Brazil, we found parasitoid flies attacking fire ants mainly in disturbed mounds and recruitment trails. We found a total of 11 *Pseudacteon* parasitoid species, six of them exclusively associated to *S. invicta*, four to *S. saevissima* F. Smith and one to both of them. None of the studied places had more than five species of *Pseudacteon*. The sympatric parasitoid species almost always had different ecological characteristics: strategy to search host ant (in recruitment trail or disturbed mound) or attacking host ants with different sizes. On the other hand, *Linepithema* spp., which have monomorphic workers

in foraging trails as the only attack opportunity to parasitic flies, had just one *Pseudacteon* species at each place associated to. Adding strong evidences of competition among parasitoids, we concluded that resource partitioning is important to structure *Pseudacteon* communities. Therefore, multiple species introduction may be the best biological control strategy. Furthermore, since the deforested areas are *S. invicta* success requirement, we need to adopt a wider management strategy, including forests protection.

KEY WORDS

Solenopsis spp., *Pseudacteon* spp., applied ecology, community ecology, resource partitioning.

INTRODUÇÃO GERAL

A formiga conhecida popularmente no estado de São Paulo como lava-pé, complexo *Solenopsis saevissima* (Trager 1991), engloba duas principais espécies nas regiões centro-sul do Brasil: *S. saevissima* F. Smith e *S. invicta* Buren. Essas formigas formam colônias compostas por milhares de operárias distribuídas em um gradiente contínuo de tamanho (Wilson 1978) e se caracterizam por construírem um monte de terra repleto de galerias sobre seu ninho subterrâneo. Nas horas mais quentes do dia, essa estrutura, que possui função termorregulatória (Hölldobler e Wilson 1990), abriga grande número de formigas adultas e formas imaturas. *S. invicta* constrói seus ninhos predominantemente em locais abertos, de insolação direta (Tschinkel 1988), e quando essa frágil estrutura é eventualmente destruída, parte das operárias que nela se encontram apressa-se a recolher os imaturos, enquanto outra parte ataca o intruso causador da perturbação. Muito agressivas, as operárias utilizam as mandíbulas para agarrarem-se firmemente no tecido do invasor e nele injetam veneno com seu ferrão. Seu nome popular deriva da necessidade que os incautos têm de lavar o pé para retirar as formigas quando pisam nos seus ninhos (Trager 1991). Outro nome popular, formiga-de-fogo, “fire ant” nos EUA, provém da sensação urticante proporcionada pela ação do veneno. O comportamento agressivo, associado à proximidade de seus ninhos com habitações humanas devido à ocupação de hábitat semelhante, aberto, desprovido de árvores, é razão de freqüentes acidentes.

Apesar de *S. invicta* ser nativa do Brasil, grande parte dos estudos sobre ela foi realizada nos EUA. As razões podem ser várias, a começar simplesmente pela maior produção científica geral daquele país. Trager (1991), avança sobre a possibilidade de uma

menor tolerância do povo Norte-Americano aos efeitos nocivos dessa formiga. Contudo, a causa principal é provavelmente a sua maior densidade populacional nos Estados Unidos.

Após sua chegada aos EUA, há aproximadamente 6 décadas, *S. invicta* alcançou grande sucesso, ocupando rapidamente extensas áreas (Buren *et al.* 1974). Como espécie dominante, *S. invicta* passou a substituir espécies de formigas nativas, causando problemas ecológicos (Porter e Savignano 1990), além dos agrícolas e de saúde pública. Ao se gastar milhões de dólares em defensivos químicos sem sucesso no seu combate (Davidson e Stone 1989), mais atenção passou a ser dada a outras vias de controle, como o uso de patógenos (Jouvenaz *et al.* 1981). Tendo uma densidade populacional pelo menos 4 vezes menor (Porter *et al.* 1992, Porter *et al.* 1997), o Brasil surgiu como uma promissora fonte de inimigos naturais.

Moscas parasitas de operárias adultas de *S. invicta*, ausentes nos EUA mas abundantes no Brasil, foram inicialmente relegadas a segundo plano devido à mortalidade relativamente baixa que conseguia impingir. Contudo, com a descoberta de que esses parasitóides podem diminuir a supremacia competitiva de certas formigas (Feener e Brown 1992), inclusive de *S. invicta* (Orr *et al.* 1995), passou a ser alvo de maiores atenções. Desde então, várias pesquisas foram realizadas desvendando diversos aspectos de sua biologia (para uma síntese, veja Porter 1998).

Apesar disso, excetuando-se relatos de ataques em revoadas (Wojcik *et al.* 1987, Pesquero *et al.* 1993), nada se sabe sobre a ocorrência natural desses parasitóides. Nos trabalhos de campo, as moscas são coletadas ou registradas quando atraídas a situações induzidas pelo pesquisador. O CAPÍTULO 1 do presente trabalho visa preencher essa lacuna. Ao averiguarmos que os parasitóides ocorrem tanto em trilhas de recrutamento quanto em ninhos perturbados, atacando formigas em situações em que não houve a

interferência do pesquisador, credenciamos os experimentos de campo como boas aproximações da realidade.

Algumas espécies de forídeos parasitóides de formigas utilizam o olfato para a localização das hospedeiras (Brown e Feener 1991, ARTIGO ANEXO 3), mas nada se sabe sobre a forma de busca dos forídeos associados a *Solenopsis*. No CAPÍTULO 2 descobrimos que este é também o caso de alguns desses dípteros. É possível que feromônios de alarme ou o veneno aspergido pelas *Solenopsis* contra seus inimigos estejam envolvidos no processo. Quando um parasitóide encontra um grupo de formigas e os ataca, aumenta as chances de encontro de outro forídeo (CAPÍTULO 2).

Esse é um sistema que conta com uma excepcional riqueza de espécies. Em revisão realizada por Disney (1994), pode-se contabilizar 18 espécies de forídeos relatadas como parasitas de *S. saevissima*. Ele próprio observa que “It seems extraordinary that this ant is attacked by so many species” (p. 82, Disney 1994). Mesmo assim, apenas um artigo aborda a organização dessa comunidade, investigando 7 espécies em 2 localidades (ARTIGO ANEXO 1). O CAPÍTULO 3 estende essa pesquisa para 7 localidades abrangendo as regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste do Brasil, com ocorrência total de 11 espécies de forídeos do gênero *Pseudacteon*. Descobrimos que vários dos forídeos relatados como associados a *S. saevissima* são, na realidade, parasitóides de *S. invicta*, com uma simpatria máxima de 5 espécies.

Essas informações, somadas às confirmações dos dados do ARTIGO ANEXO 1 de que as espécies simpátricas fazem uso diferencial dos recursos em pelo menos duas dimensões de seus nichos, responde em grande parte a admiração expressa por Disney. Formigas expostas em ninhos perturbados ou trilhas de recrutamento consistem oportunidades de parasitismo para as moscas forídeas (CAPÍTULO 1). Algumas espécies

de *Pseudacteon* surgem com maior frequência em ninhos perturbados, enquanto outras são típicas de trilhas de recrutamento. Quando mais de uma espécie de *Pseudacteon* “de ninho perturbado” ou “de trilha de recrutamento” estão presentes em uma mesma localidade, estas geralmente são de tamanhos diferentes (CAPÍTULO 3).

As espécies de parasitóides encontradas principalmente em ninhos perturbados e as encontradas em trilhas de recrutamento parecem possuir diferenças relativamente grandes. Quando formigas hospedeiras foram experimentalmente esmagadas, atraiu as primeiras, que devem basear sua busca no olfato, mas não as últimas, indicando outra estratégia de procura (CAPÍTULO 2). Sendo o grupo de espécies de *Pseudacteon* parasitas de *S. invicta* mais aparentado entre si do que do grupo que parasita *S. saevissima* (M. R. Orr, comunicação pessoal), a existência de membros diferenciados dentro de cada grupo e com equivalentes ecológicos no outro, somados a fortes indícios de competição indicam a partilha de recursos como importante mecanismo na estruturação dessas comunidades (CAPÍTULO 3).

A formiga argentina *Linepithema* spp., assim como *Solenopsis* spp., foge da superfície do solo na presença de parasitóides (ARTIGO ANEXO 2), assim devendo também ser um recurso limitado para essas moscas. Entretanto, por serem monomórficas e construírem ninhos subterrâneos, não oferece a mesma diversidade de recursos. Em cada uma de 3 localidades estudadas, *Linepithema* spp. possui apenas uma espécie de *Pseudacteon* associada (ARTIGO ANEXO 3), como seria esperado se a partilha de recursos fosse importante na manutenção da diversidade de parasitóides.

Com esses trabalhos, pretendemos dar nossa contribuição para aumentar o conhecimento desse complexo sistema. Não pudemos nos restringir ao uso de defensivos químicos e buscamos inimigos naturais. E devemos continuar ampliando nossos

conhecimentos. *S. invicta* pode ter-se tornado praga nos EUA por ter escapado de inimigos naturais. Contudo, ela causa problemas também no Brasil, onde é nativa. No CAPÍTULO 4 averigui que *S. invicta* ocorre predominantemente em áreas abertas e não dentro de florestas. Assim, o sucesso dessa formiga deve ser proporcionado em parte pelos desmatamentos que abrem extensas áreas propícias à sua colonização. Somente uma ampla compreensão do sistema deve permitir estabelecer o melhor caminho para se chegar a soluções que restrinjam as populações de *S. invicta*.

LITERATURA CITADA NA INTRODUÇÃO GERAL

- Brown, B.V. e D.H. Feener, Jr. 1991. Behavior and host location cues of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 23: 182-187.
- Buren, W.F., G.E. Allen, W.H. Whitcomb, F.E. Lennartz e R.N. Williams. 1974. Zoogeography of the imported fire ants. *Journal of the New York Entomological Society* 82: 113-124
- Davidson, N.A. e N.D. Stone. 1989. Imported fire ants. *In: Eradication of Exotic Pests: Analysis With Case Histories.* (D.L. Dahlsten e R. Garcia, editores), pp. 196-217. Yale University Press, New Haven.
- Disney, R.H.L. 1994. *Scuttle Flies: The Phoridae*. Chapman & Hall, London, UK.
- Feener, D. H., Jr. e B. V. Brown. 1992. Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). *Annals of the Entomological Society of America* 85: 80-84.
- Hölldobler, B. e E.O. Wilson. 1990. *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.

- Jouvenaz, D.P., C.S. Lofgren e W.A. Banks. 1981. Biological control of imported fire ants: a review of current knowledge. *Bulletin of the Entomological Society of America* 27: 203-208.
- Orr, M.R.; S.H. Seike; W.W. Benson e L.E. Gilbert. 1995. Flies suppress fire ants. *Nature* 373: 292-293.
- Orr, M.R.; S.H. Seike; W.W. Benson e D.L. Dahlsten. 2001. Host specificity of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasitoids that attack *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Environmental Entomology* 30: 742-747.
- Pesquero, M.A., S. Campiolo e H.G. Fowler. 1993. Phorids (Diptera: Phoridae) associated with mating swarms of *Solenopsis saevissima* (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* 76: 179-181.
- Porter, S.D. 1998. Biology and behavior of *Pseudacteon* decapitating flies (Diptera: Phoridae) that parasitize *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* 81: 292-309.
- Porter, S.D. e D.A. Savignano. 1990. Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology* 71: 2095-2106.
- Porter, S.D., H.G. Fowler e W.P. MacKay. 1992. Fire ant mound densities in the United States and Brazil (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology* 85: 1154-1161.
- Porter, S.D., D.F. Williams, R.S. Patterson e H.G. Fowler. 1997. Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): escape from natural enemies? *Environmental Entomology* 26: 373-384.

- Tschinkel, W.R. 1988. Distribution of the fire ants *Solenopsis invicta* and *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in northern Florida in relation to habitat and disturbance. *Annals of Entomological Society of America* 81: 76-81.
- Trager, J.C. 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Journal of the New York Entomological Society* 99: 141-198.
- Wilson, E.O. 1978. Division of labor in fire ants based on physical castes. *Journal of the Kansas Entomological Society* 51: 615-636.
- Wojcik, D.P., D.P. Jouvenaz e C.S. Lofgren. 1987. First record of a parasitic fly (Diptera: Phoridae) from a red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) alate (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* 70: 181-182.

CAPÍTULO 1

Observações naturalísticas de moscas parasitóides (Diptera: Phoridae:
Pseudacteon) atacando formigas lava-pés (Hymenoptera: Formicidae:
complexo *Solenopsis saevissima*)

Seike, S. H.¹; M. R. Orr² e W. W. Benson³

¹ Autor para Correspondência – Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Departamento de Zoologia, IB, Unicamp – Caixa Postal 2068 – CEP 13208-990 – Jundiaí, SP, Brasil – shseike@hotmail.com

² University of California, College of Natural Resources, 245 Mulford Hall, Berkeley, CA 94720-3100.

³ Departamento de Zoologia, IB, Unicamp – Caixa Postal 6109 – CEP 13083-970 – Campinas, SP, Brasil.

RESUMO

Diversos aspectos da biologia e da ecologia de moscas parasitóides (Diptera: Phoridae) da formiga lava-pé (Hymenoptera: Formicidae: *Solenopsis*) já foram desvendados. A grande maioria das informações existentes sobre a ecologia e comportamento de adultos, porém, foi obtida de moscas atraídas pelos pesquisadores através da perturbação de colônias ou indução da formação de trilhas de recrutamento da formiga hospedeira com iscas. Poucos são os registros sobre a ocorrência natural da mosca forídea. No presente artigo, relatamos moscas parasitóides atraídas a atividades naturais de revoadas, de construção de ninho, trilhas de deslocamento, trilhas de recrutamento para alimento e colônias perturbadas da

formiga lava-pé. São todas situações em que os parasitóides encontraram oportunidades de localizar e atacar formigas hospedeiras sem a interferência do pesquisador. Estes registros validam as pesquisas realizadas com induções artificiais como sendo reproduções confiáveis de comportamento natural. Dentre as moscas identificadas em trilhas de recrutamento, predominou *Pseudacteon solenopsidis* Schmitz. O fato provavelmente decorre da sua grande especialização em explorar este tipo de recurso. Com estratégia singular, esta espécie permanece mais tempo nas trilhas, aumentando assim suas chances de registro.

PALAVRAS-CHAVE

Solenopsis invicta, *Solenopsis saevissima*, *Pseudacteon* spp., *Pseudacteon solenopsidis*, Brasil, insecta.

INTRODUÇÃO

Moscas do gênero *Pseudacteon*, parasitóides de formigas lava-pés, *Solenopsis invicta* Buren e *S. saevissima* F. Smith, segundo revisão de Disney (1994), começaram a ser descritas na década de 1920 e totalizam 16 espécies. Apesar disso, até recentemente, a maioria das publicações tinha cunho taxonômico, pouco se conhecendo da biologia ou ecologia dessas moscas. Como ilustração, foi somente em 1995, com a criação de *P. litoralis* Borgmeier em operárias adultas de *S. invicta*, que surgiria a primeira comprovação de que estas moscas realmente parasitam formigas lava-pés (Porter *et al.* 1995b) – embora, como destacaram os próprios autores, nesta altura pouca dúvida existisse a esse respeito.

A possibilidade de seu uso, nos EUA, para o controle biológico de *S. invicta* (Feener & Brown 1992), estimulou pesquisas mais minuciosas sobre esses insetos. Assim, nos últimos anos, foram investigados o seu efeito no recrutamento de formigas lava-pés (Orr *et al.* 1995, Porter *et al.* 1995c), sua especificidade (Porter *et al.* 1995a, Gilbert & Morrison 1997, Porter 1998, Morrison & Gilbert 1999, Porter & Alonso 1999, Porter 2000), criação em laboratório (Pesquero *et al.* 1995, Porter *et al.* 1995b, 1997a) e aspectos biológicos (Morrison *et al.* 1997, 1999, Cônsoli *et al.* 2001) e ecológicos em geral (Capiolo *et al.* 1994, Fowler *et al.* 1995, Pesquero *et al.* 1996, Morrison *et al.* 1997, Orr *et al.* 1997, Morrison & Gilbert 1998). Contudo, existem poucos registros sobre sua ocorrência natural. Exceções são os registros de moscas atraídas a revoadas da formiga hospedeira (Wojcik *et al.* 1987, Pesquero *et al.* 1993) e a presença de forídeos sobrevoando ninhos intactos de lava-pés (Williams *et al.* 1973), mas nesta última não foi constatada uma oportunidade imediata de parasitismo. A grande maioria das informações provém de eventos em que pesquisadores perturbam colônias ou induzem a formação de trilhas de recrutamento de formigas utilizando iscas. Estas são simulações de situações que podem supostamente ocorrer de forma natural, mas cujo componente “artificial” está sempre presente.

Em trabalho realizado durante vários anos em diferentes áreas do Brasil, tivemos a oportunidade de presenciar diversas interações naturais entre formigas lava-pés e moscas parasitóides. O presente artigo traz os registros das observações de interações ocorrendo em circunstâncias não induzidas por pesquisadores, o que consideramos importante para traçar um panorama das situações em que estes organismos interagem e reforçar a validade dos dados obtidos nas diversas experimentações já relatadas, assim como daquelas que ainda virão a ser realizadas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Entre dezembro de 1995 e abril de 2000, enquanto realizávamos experimentos de campo com *Solenopsis invicta*, *S. saevissima* e moscas parasitóides *Pseudacteon* spp. em diferentes regiões do Brasil, registramos paralelamente a ocorrência de interação natural (sem interferência do pesquisador) entre esses organismos. Realizamos a maioria das observações ao longo de estradas e trilhas enquanto nos encaminhávamos aos pontos em que faríamos os experimentos e, por este motivo, os registros não são sistemáticos. A quase totalidade das observações está no estado de São Paulo (Mata de Santa Genebra [22° 49' S, 47° 06' W] e Cidade Universitária [≈ 4 km da Mata de Santa Genebra], Campinas; Serra do Japi [23° 16' S, 47° 00' W] e Fazenda Experimental do IAC [≈ 10 km da Serra do Japi], Jundiaí; Parque Estadual de Campos do Jordão [22° 44' S, 45° 35' W] e Estação Experimental do IAC em Pariquera-Açu [24° 43' S, 47° 53' W]), sendo uma área localizada em região pantaneira do estado do Mato Grosso do Sul (Passo do Lontra [19° 34' S, 57° 01' W]). Cada uma das áreas de estudo, excetuando uma área restrita de Jundiaí, tinha presente apenas uma espécie de *Solenopsis*. Assim, nas áreas de Campinas e Passo do Lontra, esteve presente *S. invicta* (que passaremos a chamar “áreas de *S. invicta*”) enquanto nas de Campos do Jordão e maior parte de Jundiaí, esteve *S. saevissima* (que chamaremos “áreas de *S. saevissima*”). Em todas as áreas de observação, excetuando a Cidade Universitária em Campinas, existe mata natural adjacente.

Após cada observação, identificamos as moscas coletando-as com frascos aspiradores e observando o formato de seu ovipositor com uma lupa de mão de 20x de

aumento. Mantivemos alguns exemplares em álcool 70% e as depositamos como material testemunho no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), Brasil. As identificações foram confirmadas pelo taxonomista Marcelo Mattos, doutorando na Unicamp.

Devido ao seu comportamento singular ao perseguir uma formiga hospedeira, *P. solenopsidis* Schmitz foi a única espécie que dispensou coleta para identificação (em testes preliminares que incluiu coletas de 12 exemplares para identificação, registramos 100% de acerto). *P. solenopsidis* sobrevoa *S. invicta* poucos milímetros acima e à frente de sua cabeça, deslocando-se para trás enquanto a formiga tenta escapar, em uma perseguição que pode chegar a passar de um minuto (Orr *et al.* 1997). As demais espécies atacam quase que imediatamente a formiga selecionada, raramente gastando mais que poucos segundos com cada hospedeira. Como em diversas ocasiões não foi possível coletar a mosca, boa parte das observações que não se trataram de *P. solenopsidis* não conta com a identificação da espécie de parasitóide.

Para averiguar a independência do tipo de alimento da espécie de formiga que a explora, utilizamos o teste exato de Fisher.

RESULTADOS

Observamos formigas lava-pés sendo alvos do ataque de moscas parasitóides em diversas situações (tabela 1). A oportunidade de parasitismo mais constante foi em trilhas da formiga, que podiam ser de recrutamento para alimento (quando encontrávamos um recurso alimentar no final da trilha) ou de deslocamento (quando a trilha não levava a nenhum alimento aparente). De 28 trilhas de *S. invicta* (18 de recrutamento para alimento e

10 de deslocamento), os parasitóides estiveram presentes em 16 (57,1%). Nove das 10 trilhas de deslocamento tinham um ou mais parasitóides associados, todos *P. solenopsidis*.

Uma grande diversidade de recursos foi explorada pelas formigas lava-pés (tabela 2). De diferentes grupos de insetos, até pequenos peixes, mortos em poça que secou no Pantanal. As minhocas consistiram um recurso comum após certos períodos de chuva, quando elas saíam à superfície e morriam dessecadas. Nas estradas da Mata de Santa Genebra, por 8 ocasiões vimos minhocas mortas sendo consumidas por *S. invicta* e nenhuma por outra espécie. Desses registros, os forídeos, principalmente *P. solenopsidis*, estiveram presentes em 5 oportunidades. Quando a fonte alimentar se tratou de artrópodes, não houve supremacia relevante das lava-pés. De 12 itens (11 insetos e 1 diplópoda), 5 foram explorados por *Pheidole* (41,7%) e 7 por *S. invicta*, não sendo constatada a presença de parasitóides em nenhum dos casos (tabela 2). Uma análise em separado dos dados provenientes da Mata de Santa Genebra (único local com suficiente número de casos para ser testado) revelou que o tipo de recurso (minhoca ou artrópode) influi significativamente na espécie de formiga que a explora (tabela 3; $p=0,036$, Teste Exato de Fisher), existindo tendência a uma maior presença de parasitóides nos casos em que *S. invicta* explora minhocas (tabela 3; $p=0,075$, Teste Exato de Fisher).

Vimos também a exploração de recursos diretamente provenientes da presença humana. Em oportunidades distintas, um pequeno pedaço de carne assada e grãos de arroz cozidos, restos de alimento dados a um cão na Reserva de Santa Genebra, eram consumidos por *S. invicta*, estando *P. solenopsidis* presentes em ambos os casos.

Situações menos comuns foram as revoadas e as perturbações de seus ninhos. Estes últimos são mais comuns em áreas antrópicas. O corte da grama com o uso de equipamentos motorizados foi uma das perturbações mais importantes, tanto devido à

freqüência dessa atividade, quanto pela freqüente presença de colônias de lava-pés nos gramados. O preparo da terra para a agricultura deve ser outra situação comum de perturbação e de parasitismo, desde que colônias de lava-pés podem ser encontradas com certa facilidade em diversas culturas. Observamos perturbação por maquinário pesado em uma estrada de terra no Pantanal. A presença de colônias às margens das estradas é bastante freqüente (Tschinkel 1988, Porter *et al.* 1997b, capítulo 4) e um trator, ao repará-la, revolveu a terra destruindo os ninhos de *S. invicta*, o que atraiu muitos parasitóides.

A única situação de perturbação de colônia não causada pelo homem foi vista em maio de 1998, em gramado de área residencial de Campinas. Um pássaro removia folhas e gravetos entremeados nos montes das colônias de *S. invicta* expondo formigas adultas e formas imaturas. A perturbação atraiu de 2 a 3 forídeos que atacavam as formigas adultas. As moscas não foram identificadas (as espécies existentes na área, que chamamos Rio das Pedras, são *P. litoralis*, *P. tricusps* Borgmeier, *P. obtusus* Borgmeier e *P. curvatus* Borgmeier [capítulo 3]). Em pelo menos mais duas ocasiões vimos colônias com marcas de perturbação acidental por animais silvestres (uma com pegada de veado e outra de animal pequeno, possivelmente uma cotia). Não foi possível, entretanto, verificar se houve atração de parasitóides, pois os montes já estavam parcialmente reparados e as formigas abrigadas.

Outra situação pouco comum em que as formigas ficam expostas é durante atividades de construção, ampliação ou reconstrução do monte após a chuva. Em uma de três observações desse tipo de atividade, vimos um forídeo atacando *S. invicta* na Mata de Santa Genebra, em uma manhã de março, após noite chuvosa. A mosca não foi identificada. Porém, pelo comportamento, é certo que não se tratava de *P. solenopsidis* (as outras espécies existentes nessa área são *P. litoralis*, *P. tricusps* e *P. obtusus* [Orr *et al.* 1997]).

Em uma única oportunidade, observamos a luta entre duas colônias de lava-pés (*S.cf. invicta* versus *S. saevissima*) na cidade de Jundiaí, SP. Às 16:00h, um número muito grande de formigas se encontrava espalhado sobre a superfície do solo, muitas delas envolvidas em combate. Inúmeros forídeos (>10), não identificadas, aproveitavam a situação atacando as formigas expostas. Às 17:00h, toda a atividade estava quase encerrada, com poucos forídeos e predominância de *S. cf. invicta* que, aparentemente, havia vencido.

DISCUSSÃO

Dos eventos observados, a trilha de recrutamento deve consistir a oportunidade de parasitismo natural mais freqüente. Entretanto, dentre as várias espécies de parasitóides existentes, ela foi explorada, aparentemente, de forma quase exclusiva por *P. solenopsidis*. Isso pode se dever a três fatores: 1- uma maior abundância de *P. solenopsidis*, 2- uma maior capacidade desta espécie em encontrar as trilhas ou, 3- sua permanência por mais tempo nas trilhas. Orr *et al.* (1997) constataram que a abundância de *P. solenopsidis* não é maior que de outras espécies. Por outro lado, *P. solenopsidis*, juntamente com *P. obtusus*, ocorre com maior freqüência em trilhas do que as demais espécies, provavelmente por terem maior facilidade em encontrá-las (Orr *et al.* 1997, capítulo 3). Somado a isso, enquanto forídeos em geral suprimem o recrutamento de *Solenopsis* (Orr *et al.* 1995, Porter *et al.* 1995c), *P. solenopsidis* não produz um efeito muito grande sobre a trilha, permanecendo com ela por mais tempo (Orr *et al.* 1997). Com isso, as chances de encontrar trilhas com *P. solenopsidis* é maior do que com qualquer outra espécie. Ao encontrarmos quase que exclusivamente *P. solenopsidis* em trilhas de recrutamento naturais confirmamos amplamente os achados experimentais.

Contudo, a impressão de que *P. solenopsidis* não suprime o recrutamento de *S. invicta* pode ser falsa. Indício em contrário vem da total supremacia de *S. invicta* em minhocas, com presença de forídeos na maioria dos casos, em contraste com os menos de 60% dos artrópodes dominados por ela, sem nenhum registro de parasitóides (tabela 2). É possível que minhocas sejam um recurso mais importante ou, ao menos, mais estimulante para as formigas. Enquanto as minhocas têm toda a superfície do seu corpo exposta e são em geral maiores do que os artrópodes, estes são recobertos pelo exoesqueleto, possuindo apenas pequenas áreas, naturais ou reveladas por ferimentos, a estimularem o recrutamento das formigas. Assim, se *S. invicta* assume maiores riscos quando a recompensa é maior (e.g. Nonacs e Dill 1990), é possível que ela relute mais em abandonar as minhocas, mesmo na presença do parasitóide. Isso explicaria por que as lava-pés continuam recrutando às minhocas mesmo na presença de forídeos. No caso dos artrópodes, sendo esta provavelmente uma fonte menos estimulante, os forídeos teriam efeito supressor maior sobre o recrutamento de lava-pés, acabando estes por perder o recurso para outras espécies de formigas. Assim, parece possível que no caso de artrópodes, só foram vistos no campo trilhas em que não surgiram parasitóides, sendo que os recursos em que as moscas surgiram, foram abandonados ou perdidos para as *Pheidole*.

Nas áreas de *S. saevissima*, as espécies de parasitóides *P. nudicornis* Borgmeier, *P. borgmeieri* Schmitz e *P. conicornis* Borgmeier são as espécies mais freqüentes em trilhas de recrutamento (Orr *et al.* 1997, capítulo 3). Contudo, o pequeno tamanho amostral (em parte como consequência do comportamento mais esquivo desta espécie de formiga) impede qualquer consideração.

Os recursos alimentares utilizados pelas lava-pés foram extremamente variados (tabela 2), como era de se esperar de uma formiga generalista (elas podem utilizar, entre

outras fontes, diversos insetos, atuando como predadores [Reagan 1986], “honeydew” [Michaud & Browning 1999], sementes [Ready & Vinson 1995], tubérculos [Adams *et al.* 1988] ou partes vegetativas das plantas [Smittle *et al.* 1983]). *S. invicta* puderam encontrar e explorar também alimentos processados pelo homem, como carne assada e arroz cozido, consistindo em oportunidade de parasitismo aproveitada por *P. solenopsis* (tabela 2). Assim, pode-se supor que as diferentes iscas utilizadas em pesquisas deste sistema, como atum e salsicha, devem estar simulando certas situações naturais com grande confiabilidade.

A perturbação de colônias por animais silvestres deve ser um evento esporádico e uma oportunidade de parasitismo efêmero, com as formigas abrigando-se rapidamente dos danos superficiais de seu ninho. No passado, as espécies de moscas que geralmente têm mais dificuldade em encontrar trilhas, como *P. wasmanni* Schmitz, *P. tricuspis* e *P. curvatus* (Orr *et al.* 1997, capítulo 3) deveriam ter nas revoadas suas melhores oportunidades de parasitismo (tabela 1). Contudo, essa situação deve ter sido alterada pela crescente ocupação humana. O homem, com suas atividades de jardinagem, manutenção de estradas e agricultura, geralmente causa avarias extensas nos ninhos de lava-pés, que ficam expostas por mais tempo sobre o solo. A associação das lava-pés a áreas alteradas pelo homem é tão forte (Tschinkel 1988, capítulo 4) que as freqüentes perturbações de suas colônias pelo homem são inevitáveis e podem ser consideradas naturais. É muito provável que, atualmente, perturbações desse tipo sejam mais comuns do que as causadas por qualquer outra espécie.

Concluimos que tanto as perturbações de ninhos como trilhas de recrutamento de *S. invicta* para alimento consistem oportunidades naturais de parasitismo para forídeos. Assim, simulações reproduzindo essas situações realizadas por pesquisadores são boas

aproximações da realidade, podendo seus resultados serem extrapolados sem restrições de artificialidade. Para o caso de *S. saevissima*, o tamanho amostral de trilhas não permite uma melhor avaliação. No entanto, a grande equivalência de seu sistema com o de *S. invicta* (Orr *et al.* 1997, capítulo 3) nos permite supor o mesmo.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos às administrações responsáveis pelas autorizações de acesso às áreas de estudo, a saber: Fundação José Pedro de (Mata de Sta. Genebra), Secretaria da Educação da Prefeitura Municipal de Jundiaí (Serra do Japi), Instituto Agrônômico de Campinas (Estações Experimentais de Jundiaí e Pariquera-Açu) e Instituto Florestal (Pq. Estadual de Campos de Jordão). A pesquisa só foi possível devido ao financiamento de L. E. Gilbert e à bolsa de estudo concedida pela CAPES a S. H. Seike.

LITERATURA CITADA

- Adams, C. T., W. A. Banks, and C. S. Lofgren. 1988. Red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae): correlation of ant density with damage to two cultivars of potatoes (*Solanum tuberosum* L.). J. Econ. Entomol. 81: 905-909.
- Campiolo, S., M. A. Pesquero, and H. G. Fowler. 1994. Size-selective oviposition by phorid (Diptera: Phoridae) parasitoids on workers of the fire ant, *Solenopsis saevissima* (Hymenoptera: Formicidae). Etología 4: 85-86.

- Cônsoli, F. L., C. T. Wuellner, S. B. Vinson, and L. E. Gilbert. 2001. Immature development of *Pseudacteon tricuspis* (Diptera: Phoridae), an endoparasitoid of the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94: 97-109.
- Disney, R. H. L. 1994. *Scuttle Flies: The Phoridae*. Chapman & Hall, London, UK.
- Feener, D. H., Jr., and B. V. Brown. 1992. Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 80-84.
- Fowler, H. G., M. A. Pesquero, S. Campiolo, and S. D. Porter. 1995. Seasonal activity of species of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasitoids of fire ants (*Solenopsis saevissima*) (Hymenoptera: Formicidae) in Brazil. *Científica, São Paulo* 23: 367-371.
- Gilbert, L. E., and L. W. Morrison. 1997. Patterns of host specificity in *Pseudacteon* parasitoid flies (Diptera: Phoridae) that attack *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.* 26: 1149-1154.
- Michaud, J. P., and H. W. Browning. 1999. Seasonal abundance of the brown citrus aphid *Toxoptera citricida*, (Homoptera: Aphididae) and its natural enemies in Puerto Rico. *Fla. Entomol.* 82: 424-447.
- Morrison, L. W., and L. E. Gilbert. 1998. Parasitoid-host relationships when host size varies: the case of *Pseudacteon* flies and *Solenopsis* fire ants. *Ecol. Entomol.* 23: 409-416.
- Morrison, L. W., and L. E. Gilbert. 1999. Host specificity in two additional *Pseudacteon* spp. (Diptera : Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera : Formicidae). *Fla. Entomol.* 82: 404-409.

- Morrison, L. W., C. G. Dall'aglio-Holvorcem, and L. E. Gilbert. 1997. Oviposition behavior and development of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.* 26: 716-724.
- Morrison, L. W., S. D. Porter, and L. E. Gilbert. 1999. Sex ratio variation as a function of host size in *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 66: 257-267.
- Morrison, L. W., E. A. Kawazoe, R. Guerra, and L. E. Gilbert. 1999. Phenology and dispersal in *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 92: 198-207.
- Nonacs, P. e L. M. Dill. 1990. Mortality risk vs. food quality trade-offs in a common currency: ant patch preferences. *Ecology* 71: 1886-1892.
- Orr, M. R., S. H. Seike, W. W. Benson, and L. E. Gilbert. 1995. Flies suppress fire ants. *Nature* 373: 292-293.
- Orr, M. R.; S. H. Seike e L. E. Gilbert. 1997. Foraging ecology and patterns of diversification in dipteran parasitoids of fire ants in south Brazil. *Ecol. Entomol.* 22: 305-314.
- Pesquero, M. A., S. Campiolo, and H. G. Fowler. 1993. Phorids (Diptera: Phoridae) associated with mating swarms of *Solenopsis saevissima* (Hymenoptera: Formicidae). *Fla. Entomol.* 76: 179-181.
- Pesquero, M. A., S. D. Porter, H. G. Fowler, and S. Campiolo. 1995. Rearing of *Pseudacteon* spp (Dipt., Phoridae), parasitoids of fire ants (*Solenopsis* spp) (Hym., Formicidae). *J. Appl. Entomol.* 119: 677-678.

- Pesquero, M. A., S. Campiolo, H. G. Fowler, and S. D. Porter. 1996. Diurnal patterns of ovipositional activity in two *Pseudacteon* fly parasitoids (Diptera: Phoridae) of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). Fla. Entomol. 73: 455-457.
- Porter, S. D. 1998. Host-specific attraction of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) to fire ant colonies in Brazil. Fla. Entomol. 81: 423-429.
- Porter, S. D. 2000. Host specificity and risk assessment of releasing the decapitating fly *Pseudacteon curvatus* as a classical biocontrol agent for imported fire ants. Biol. Control 19: 35-47.
- Porter, S. D., and L. E. Alonso. 1999. Host specificity of fire ant decapitating flies (Diptera: Phoridae) in laboratory oviposition tests. J. Econ. Entomol. 92: 110-114.
- Porter, S. D., H. G. Fowler, S. Campiolo, and M. A. Pesquero. 1995a. Host specificity of several *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasites of fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in South America. Fla. Entomol. 78: 70-75.
- Porter, S. D., M. A. Pesquero, S. Campiolo, and H. G. Fowler. 1995b. Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). Environ. Entomol. 24: 475-479.
- Porter, S. D., R. K. Vander Meer, M. A. Pesquero, S. Campiolo, and H. G. Fowler. 1995c. *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of *Pseudacteon* phorid flies (Diptera: Phoridae) in Southeastern Brazil. Ann. Entomol. Soc. Am. 88: 570-575.
- Porter, S. D., D. F. Williams, and R. S. Patterson. 1997a. Rearing the decapitating fly *Pseudacteon tricuspis* (Diptera: Phoridae) in imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae) from the United States. J. Econ. Entomol. 90: 135-138.

- Porter, S. D., D. F. Williams, R. S. Patterson, and H. G. Fowler. 1997b. Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): escape from natural enemies? *Environ. Entomol.* 26: 373-384.
- Ready, C. C., and S. B. Vinson. 1995. Seed selection by the red imported fire ant (Hymenoptera: Formicidae) in the laboratory. *Environ. Entomol.* 24: 1422-1431.
- Reagan, T. E. 1986. Beneficial aspects of the imported fire ant: a field ecology, p. 58-71. *in* C. S. Lofgren, and R. K. Vander Meer (eds.) *Fire ants and leaf-cutting ants. Biology and management.* Westview Press, Bolder, CO.
- Smittle, B. J., C. T. Adams, and C. S. Lofgren. 1983. Red imported fire ants: detection of feeding on corn, okra and soybeans with radioisotopes. *J. Georgia Entomol. Soc.* 18: 78-82.
- Tschinkel, W. R. 1988. Distribution of the fire ants *Solenopsis invicta* and *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in Northern Florida in relation to habitat and disturbance. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 81: 76-81.
- Williams, R. N., J. R. Panaia, D. Gallo, and W. H. Whitcomb. 1973. Fire ants attacked by phorid flies. *Fla. Entomol.* 56: 259-262.
- Wojcik, D. P., D. P. Jouvenaz, and C. S. Lofgren. 1987. First record of a parasitic fly (Diptera: Phoridae) from a red imported fire ant (*Solenopsis invicta*) alate (Hymenoptera: Formicidae). *Fla. Entomol.* 70: 181-182.

Tabela 1. Eventos naturais (sem interferência do pesquisador) de ataques em formigas lava-pés por moscas parasitóides do gênero *Pseudacteon* (Phoridae).

Evento Observado		Sp. Formiga	Sp. Mosca (nº. de indivíduos)
Trilha	recrutamento para alimento	<i>S. invicta</i>	<i>P. solenopsidis</i> (16), <i>Pseudacteon</i> sp. (4)
	deslocamento	<i>S. invicta</i>	<i>P. solenopsidis</i> (18)
Revoada		<i>S. invicta</i>	<i>P. tricuspis</i> (7), <i>P. curvatus</i> (2)
		<i>S. saevissima</i>	<i>P. wasmani</i> (25), <i>P. pradei</i> (2)
Atividade de construção de ninho		<i>S. invicta</i>	<i>Pseudacteon</i> sp.* (1)
Colônia perturbada	pelo homem	<i>S. invicta</i>	Não identificadas (>10)
	por pássaro	<i>S. invicta</i>	<i>Pseudacteon</i> sp.* (2 a 3)
Briga entre formigas		<i>S. cf. invicta</i> , <i>S. cf. saevissima</i>	Não identificadas (>10)

* Espécie não identificada, mas que não se tratava de *P. solenopsidis*.

Tabela 2. Recursos alimentares explorados por formigas em condições naturais (não induzidas por pesquisador) e presença de moscas forídeas parasitóides.

Local	sp formiga	alimento (nº. ocor.)	sp forídeo (nº. indivíduos)
Áreas de <i>S. invicta</i>	<i>S. invicta</i>	Ponerinae (1)	ausente
	<i>S. invicta</i>	<i>Apis</i> (1)	ausente
	<i>S. invicta</i>	Orthoptera (3)	ausente
	<i>S. invicta</i>	Diptera (1)	ausente
	<i>S. invicta</i>	Lepidoptera (1)	ausente
	<i>S. invicta</i>	minhoca (8)	<i>P. solenopsidis</i> (13) + n.i. (4)
	<i>S. invicta</i>	<i>Poecilia</i> sp. (1)	ausente
	<i>S. invicta</i>	carne churrasco (1)	<i>P. solenopsidis</i> (1)
	<i>S. invicta</i>	arroz (1)	<i>P. solenopsidis</i> (2)
	<i>S. invicta</i>	0* (10)	<i>P. solenopsidis</i> (18)
	<i>Pheidole</i>	Pentatomidae (1)	ausente
	<i>Pheidole</i>	Orthoptera (1)	ausente
	<i>Pheidole</i>	Coleoptera (1)	ausente
	<i>Pheidole</i>	Inseto n.i. (1)	ausente
	<i>Pheidole</i>	Diplopoda (1)	ausente
Áreas de <i>S. saevissima</i>	<i>S. saevissima</i>	Inseto n.i. (1)	ausente
	<i>S. saevissima</i>	0* (2)	ausente
	<i>Linepithema</i> + <i>Camponotus</i>	cigarra (1)	ausente
	<i>Linepithema</i>	mariposa (1)	ausente
	Dolichoderinae	gafanhoto (1)	ausente
	<i>Crematogaster</i>	minhoca (1)	ausente

* O zero (0) nesta coluna denota ausência de recurso alimentar aparente – casos considerados como trilhas de deslocamento; n.i. = não identificado.

Tabela 3. Número de eventos em que diferentes invertebrados foram explorados como fonte de alimento por formigas na Mata de Santa Genebra, Campinas, São Paulo.

Fonte Alimentar	<i>Pheidole</i> spp.	<i>S. invicta</i> (*)
minhoca	0	8 (5)
artrópode	5	5 (0)

* n°. de casos em que parasitóides estiveram presentes.

CAPÍTULO 2

Uso do olfato por moscas parasitóides (Diptera: Phoridae: *Pseudacteon*) para localização de formigas lava-pés (Hymenoptera: Formicidae: Complexo *Solenopsis saevissima*)

RESUMO

1. São conhecidas diversas espécies de moscas *Pseudacteon* associadas a formigas lava-pés (complexo *Solenopsis saevissima*), mas nada se sabe sobre como elas localizam suas hospedeiras.
2. Expondo duas bandejas com *S. invicta* Buren no campo, constatamos que a chegada de um forídeo aumenta as chances de um segundo forídeo encontrar as formigas dessa mesma bandeja. Formigas atacadas devem emitir algum sinal químico que atrai outros parasitóides.
3. Utilizando armadilhas com envelopes contendo formigas ou partes de formigas esmagadas, demonstramos que os parasitóides *P. tricuspis* Borgmeier, *P. curvatus* Borgmeier e *P. wasmanni* Schmitz encontram suas hospedeiras guiadas pelo odor. A visão deve ser importante à curta distância.
4. Outras espécies de *Pseudacteon* existentes nas áreas de estudo, porém, não foram atraídas às armadilhas, indicando que a sensibilidade aos voláteis deve variar de espécie para espécie. É possível que espécies menos sensíveis utilizem outras formas de localização de suas hospedeiras.

PALAVRAS-CHAVE

Solenopsis invicta, *Solenopsis saevissima*, vias de localização do hospedeiro, Brasil, insecta.

INTRODUÇÃO

Os insetos parasitóides utilizam diversas vias de localização de hospedeiros (Vinson 1984). Contudo, para os organismos associados a formigas, por estes possuírem um sofisticado sistema de comunicação química (Hölldobler e Wilson 1990), a via olfativa parece ser particularmente importante. O besouro estafilinídeo *Atemeles pubicollis* passa parte de sua vida na colônia da formiga *Formica polyctena* e parte na da *Myrmica* sp., sendo atraído pelo odor de uma ou outra colônia, conforme estágio de seu desenvolvimento (Hölldobler 1969). A baratinha *Attaphila fungicola*, que vive nas câmaras de fungo da formiga cortadeira *Atta texana*, utiliza a trilha química deixada pelas formigas para encontrar suas colônias (Moser 1964).

Alguns forídeos são parasitóides de formigas (Disney 1994, Feener e Brown 1997) e parecem seguir a essa tendência. A mosca *Apocephalus paraponerae* Borgmeier responde a duas substâncias voláteis produzidas pela glândula mandibular da formiga hospedeira *Paraponera clavata* (F.) (Brown e Feener 1991, Feener *et al.* 1996). *Pseudacteon pusillus* Borgmeier, parasitóide da formiga *Linepithema humile* (Mayr), é atraída para armadilhas contendo sua hospedeira esmagada (Orr *et al.* 2001).

As formigas lava-pés do subcomplexo *Solenopsis saevissima*, que engloba *S. saevissima* F. Smith e *S. invicta* Buren, são hospedeiras de diversas espécies de forídeos parasitóides do gênero *Pseudacteon* – capítulo 3). Estas podem encontrar suas hospedeiras em diferentes situações, como trilhas de recrutamento, ninhos perturbados ou revoadas (capítulo 1). O comportamento das moscas sugere que substâncias químicas emitidas pelas formigas, como o veneno aspergido no combate aos inimigos (Obin e Vander Meer 1985) ou feromônios de alarme ou de trilha, podem orientar os forídeos na sua localização. Determinadas espécies de *Pseudacteon* ocorrem mais freqüentemente em trilhas de recrutamento, enquanto outras são mais comuns em ninhos perturbados de *Solenopsis* (Orr *et al.* 1997, capítulo 3), sugerindo a possibilidade de diferentes espécies utilizarem diferentes sinais ou estratégias para localizar suas hospedeiras. Apesar de pesquisas recentes terem desvendado muito da biologia de *Pseudacteon* spp., pouco se sabe sobre como elas encontram a formiga hospedeira. O presente trabalho tem por objetivo avaliar a importância do olfato para essas espécies.

METODOLOGIA

Realizamos três experimentos, sendo um com formigas vivas, testando a hipótese de que a reação das formigas atacadas atraem mais forídeos e dois testando a atração dos forídeos a voláteis emanados de suas formigas hospedeiras esmagadas. Em um deles testamos concomitantemente a especificidade das moscas a *S. invicta* e *S. saevissima* e, no outro, sua atração a diferentes partes do corpo das formigas. As formigas lava-pés *S. invicta* e *S. saevissima* são comuns no estado de São Paulo, mas geralmente não ocorrem juntas na mesma área (capítulo 3). O primeiro experimento, com *S. invicta*, realizamos em uma área

de ocorrência de *S. invicta*, na Cidade Universitária, distrito de Barão Geraldo (22° 49' S, 47° 06' W), Campinas, SP. As outras duas realizamos nesse mesmo local e também em uma área de ocorrência de *S. saevissima*, a Serra do Japi (23° 16' S, 47° 00' W), em Jundiaí, SP.

Atração a Formigas Atacadas

Em 14 de maio de 2000, coletamos uma colônia de *S. invicta* e separamos as formigas da terra usando a técnica da flotação (Banks *et al.* 1981). Dividimos a colônia, consistida de formigas adultas e formas imaturas, aparentemente sem a rainha, em dois grupos de 41 g. Para sua manutenção, utilizamos duas bandejas de 17 cm x 28 cm de área e 5,5 cm de profundidade com gesso no fundo e fluon® nas paredes. Em cada uma mantivemos dois tubos de ensaio, um com água e outro com solução de açúcar a 10% (v/v) e uma placa-de-petri plástica de 10 cm de diâmetro que servia de abrigo aos imaturos e parte das operárias. Trocávamos os tubos sempre que seu líquido se esgotava ($\approx$ uma vez por semana). Alimentamos diariamente as formigas com dieta artificial (Bhatkar e Whitcomb 1970) e, em dias alternados, com baratas mortas por congelamento. Mantivemos as formigas por um mês, período no qual realizamos os experimentos.

Transportamos as bandejas para o campo e as cobrimos com placas de vidro para prevenir a chegada de parasitóides antes do início do experimento. Sempre posicionamos as bandejas próximas a um ninho de *S. invicta*. Colocávamos as bandejas separadas 1 m entre si e com o ninho entre elas. Iniciávamos o experimento ao retirar as coberturas de vidro. Caso não surgisse nenhum forídeo em 30 min., mudávamos para outro ponto. Quando

surgia um forídeo, invertíamos cuidadosamente as posições das bandejas (na grande maioria das vezes a mosca permaneceu na bandeja durante a inversão) e aguardávamos a chegada do segundo parasitóide. A inversão teve o intuito de prevenir a influência da posição da bandeja na chegada dos forídeos. Devido à alteração do comportamento das formigas atacadas e à possível emissão de sinais químicos, após a conclusão de um experimento em que houve a chegada de um parasitóide, esperamos no mínimo 3 h antes de utilizar novamente as bandejas. Esse procedimento foi adotado para assegurar a independência dos experimentos, embora não fosse necessário mais do que 1 h para que as formigas votassem a apresentar comportamento normal. Ao final de cada experimento coletamos os forídeos com frasco aspirador e identificamos as fêmeas observando o formato de seu ovipositor com uma lupa. Não há identificação para os machos.

Utilizamos o teste do sinal para averiguar a existência de diferença na chegada de forídeos entre as bandejas.

Atração a S. invicta e S. saevissima Esmagadas.

Em março e abril de 2000, sacrificamos operárias de *S. invicta* e *S. saevissima* por congelamento e colocamos igual quantia de cada espécie em envelopes de papel-de-filtro de 35 mm x 35 mm. Em parte dos experimentos trabalhamos com número de indivíduos (150 de cada espécie) e em parte com biomassa (65 mg ou 80 mg). Embrulhamos cada envelope em filme de PVC e os mantivemos esfriados; no laboratório em congelador e, durante o transporte e no campo, em caixa de isopor com gelo.

No campo, esmagamos as formigas dentro do envelope ainda envolvido com o PVC. Retiramos o PVC e colocamos um envelope fechado com *S. invicta*, um com *S.*

saevissima e um envelope vazio (controle) em placas-de-petri. Posicionamos as placas com os envelopes ao redor de um ninho de lava-pé a distâncias eqüitativas de 40 cm, compondo os vértices de um triângulo isósceles. Em uma ocasião distribuimos as placas no terreno ao acaso. Sobre cada placa, colocamos uma armadilha que consistia de um funil transparente invertido que confeccionamos com a parte de cima de uma garrafa pet de 2 l cortada. Na base (parte mais larga do funil), atamos pesos para sua estabilização e fizemos recortes formando “janelas” por onde as moscas podiam entrar. Na parte superior (originalmente a boca da garrafa), atarraxamos um frasco transparente. As moscas atraídas pelas formigas esmagadas entravam na armadilha pelas “janelas” e, ao se chocarem com a parte interna do funil, tentavam escapar subindo, passando pelo gargalo e entrando no frasco, onde ficavam aprisionadas e podiam ser identificadas.

Realizamos 9 repetições em Rio das Pedras e 10 na Serra do Japi. Cada repetição teve duração de 15 min.

Atração a Diferentes Partes do Corpo da Formiga Hospedeira

Com o uso de pinça e bisturi, dividimos formigas operárias mortas por congelamento em cabeça, tórax e abdome. Colocamos as partes separadamente em envelopes de papel-de-filtro, prosseguindo com técnica semelhante ao do experimento anterior.

Entre janeiro de 1999 e julho de 2000, realizamos 12 repetições com cabeças, tórax e abdoes esmagados de *S. invicta* em Rio das Pedras, e mais 4 repetições em áreas próximas. Em uma das repetições esmagamos 50 partes de formigas e as expusemos por 10 min. Nas demais, esmagamos 100 partes expondo-as por 10 min., adicionando outro

envelope com 80 partes esmagadas, com mais 10 min. de exposição. Concomitantemente, na maioria das oportunidades, perturbamos ninhos e induzimos trilhas de recrutamento a salsicha para averiguar as espécies de forídeos presentes na área de estudo.

Realizamos 9 repetições com *S. saevissima* na Serra do Japi em dezembro de 1997, março e maio de 1998 e dezembro de 1999. Em 6 repetições utilizamos cabeças e abdômes (descartamos os tórax) de 20 a 60 formigas, com tempo de exposição variando de 3 min. a 15 min. Nas outras 3 repetições, esmagamos cabeças, tórax e abdômes de 100 formigas e as expusemos por 10 min., acrescentamos envelopes com partes esmagadas de mais 80 formigas, mantendo a exposição por mais 10 min. Em 2 repetições não usamos armadilhas, coletando as moscas que sobrevoavam as placas-de-petri com o uso de um frasco aspirador. Nas demais, utilizamos armadilhas como no experimento anterior. Perturbamos ninhos para averiguar as espécies de forídeos presentes na área em 6 oportunidades e em 2 destas induzimos também a formação de trilhas de recrutamento a iscas de salsicha.

Adotando postura conservativa, consideramos o número de casos e não de moscas como unidades amostrais para os testes estatísticos. Para testar a existência de diferença na atração de diferentes partes do corpo das formigas utilizamos o teste do sinal ordenado de Wilcoxon.

RESULTADOS

As duas bandejas com *S. invicta* vivas utilizadas para atrair forídeos não apresentaram diferenças atrativas. O primeiro forídeo a chegar nas bandejas em cada uma das repetições surgiu em igual frequência entre as duas bandejas (figura 1.I). O segundo forídeo, contudo, chegou com frequência significativamente maior na mesma bandeja em que o primeiro forídeo havia chegado (e ainda estava presente) do que na bandeja em que não havia forídeo algum (figura 1.II). Como invertemos as posições das bandejas após a chegada do primeiro parasitóide, o efeito do local na chegada dos forídeos deve ser descartado, indicando que o primeiro parasitóide aumenta a atratividade das formigas da bandeja na qual ele está. As moscas que coletamos nas bandejas foram: 94 *Pseudacteon tricuspis* Borgmeier, 19 *P. litoralis* Borgmeier, 5 *P. obtusus* Borgmeier, 2 *P. curvatus* Borgmeier e 100 machos.

Os envelopes contendo *S. invicta* ou *S. saevissima* esmagados atraíram 3 espécies de forídeos, além de machos (tabela 1). Nenhum dos controles, consistidos de envelopes vazios, atraiu forídeos. Em Rio das Pedras, área de ocorrência de *S. invicta*, capturamos os parasitóides *P. tricuspis* e *P. curvatus*. Embora ambos sejam parasitóides de *S. invicta* (capítulo 3), *P. tricuspis* foi atraído também a *S. saevissima* em duas repetições com as seguintes características: em uma delas, não surgiram forídeos em *S. invicta* e, a outra, ocorreu quando distribuímos as armadilhas ao acaso, ficando elas distantes umas das outras.

Em 320 min. de esforço amostral em Rio das Pedras, o abdome de *S. invicta* foi mais atrativo para os seus forídeos do que as outras partes do corpo, sendo responsável por 95,7% das moscas capturadas (tabela 2). Das duas espécies atraídas, *P. tricuspis* predominou (49,5% do total de moscas), além dos machos, bastante comuns (50,4%). A

freqüência de coletas foi, portanto, de 5 min. e 36 s para *P. tricuspis*, 320 min. para *P. curvatus* e 5 min. e 31 s para machos. Em trilhas de recrutamento acompanhadas por 1604 min., coletamos 5 *P. tricuspis* (média de uma mosca a cada 320 min. e 48 s, 4 *P. curvatus* (401 min.), 8 *P. obtusus* (200 min. 30 s), 1 *P. litoralis* e *P. solenopsis* Schmitz (1604 min. cada) e 49 machos (32 min. 44 s). Em 160 min. de ninhos perturbados, coletamos 45 *P. tricuspis* (uma mosca a cada 3 min. e 33 s), 7 *P. curvatus* (22 min. 51 s), 1 *P. obtusus* (160 min.), 6 *P. litoralis* (26 min. e 40 s) e 92 machos (1 min. e 44 s).

Na Serra do Japi, trabalhando com *S. saevissima* em 111 min. de esforço amostral, coletamos 16 moscas (média de uma mosca a cada 6 min. e 56 s), todas *P. wasmanni* Schmitz em cabeças esmagadas (tabela 2). Em 276 min. de trilhas de recrutamento, coletamos 1 *P. wasmanni* e 1 *P. pradei* Borgmeier e em 26 min. de ninhos perturbados, 28 *P. wasmanni* (mais de uma mosca por minuto) e 2 *P. pradei* (uma mosca a cada 13 s). Contudo, nos dias em que as formigas esmagadas atraíram moscas, não coletamos os dados de ninhos perturbados e trilhas de recrutamento. Nos dias em que coletamos esses dados, nenhum dos experimentos com formigas esmagadas atraiu forídeos.

DISCUSSÃO

Operárias de *Solenopsis*, quando atacadas por moscas forídeas parasitóides, alteram o seu comportamento exibindo posturas defensivas, incluindo “gaster flagging” (Williams *et al.* 1973, Porter *et al.* 1995), dispersando veneno no ar (Obin e Vander Meer 1985). As formigas das proximidades também têm o comportamento alterado, provavelmente respondendo a sinais químicos emitidos pelas formigas atacadas (Orr *et al.* 1997). A maior freqüência com que um forídeo encontra uma bandeja na qual outro forídeo chegou

anteriormente (figura 1) indica que esses sinais químicos devem ser utilizados pelas moscas forídeas na localização das formigas. Outra possibilidade é o estímulo visual. Contudo, na presença do parasitóide, as formigas tendem a permanecer imóveis (Porter *et al.* 1995), o que é supostamente um estímulo visual mais fraco do que o exercido por formigas em movimento.

A atração de forídeos a formigas esmagadas dentro de envelopes (tabelas 1 e 2), uma circunstância sem o estímulo visual da formiga hospedeira, comprova a importância do olfato. Contudo, o componente visual deve ter sua importância na localização a curta distância. Em circunstâncias como ninhos perturbados ou trilhas de recrutamento conseguimos, com o uso de um frasco aspirador, capturar forídeos com certa facilidade quando estes pairam por segundos sobre as formigas antes de atacar. Forídeos atraídos a envelopes com formigas esmagadas, contudo, são muito difíceis de coletar. Eles passam sobre os envelopes em vôos rasantes rápidos, em linha reta ou em zigue-zague, sem se deterem. Em nenhuma ocasião vimos moscas pousando nos envelopes, tentando atacá-los ou pairando sobre eles como quando demonstram interesse por uma formiga. Fica clara a necessidade do estímulo visual para desencadear o comportamento de oviposição.

Em condições naturais, *P. tricuspis* é uma espécie só encontrada associada a *S. invicta* (capítulo 3). Na grande maioria das repetições, quando os envelopes se encontravam próximos uns dos outros, *P. tricuspis* foi atraído a *S. invicta*. Como na única repetição em que ela foi atraída à armadilha com *S. saevissima* nenhum forídeo foi encontrado na armadilha de *S. invicta*, é possível que naquela ocasião fatores como vento e o ponto onde foi colocada a placa com *S. saevissima* tenham sido especialmente favoráveis. A outra situação em que *P. tricuspis* foi capturado em *S. saevissima* foi quando as armadilhas foram distribuídas ao acaso, ficando distantes umas das outras. Nessa oportunidade ambas as

espécies de formiga atraíram parasitóides. Esses dados comprovam que é possível ocorrer atração cruzada, contudo parece haver preferência por *S. invicta*. Quando as placas com as duas espécies de formigas estão próximas, *P. tricuspis* escolhe *S. invicta*. Porém, na ausência dessa espécie, *P. tricuspis* pode ser atraído também pelo odor de *S. saevissima*.

Esse resultado não é totalmente inesperado uma vez que *P. tricuspis* pode de atacar, embora raramente, *S. geminata* (Gilbert e Morrison 1997, Porter 1998), uma espécie mais distante de *S. invicta* do que *S. saevissima* (Trager 1991). Em uma ocasião, quando transportamos uma colônia de *S. saevissima* para Rio das Pedras, presenciamos operárias serem atacadas por um *P. tricuspis*. Resta saber, então, por que essa espécie de parasitóide não é encontrada associada também a *S. saevissima* (capítulo 3). Uma possibilidade é a de que *P. tricuspis* competiria com *P. wasmanni*, uma espécie associada a *S. saevissima*, por possuírem nichos semelhantes (capítulo 3). Assim, *P. tricuspis* eliminaria *P. wasmanni* de *S. invicta* e vice-versa. Outra hipótese é a que *P. tricuspis* não é capaz de se desenvolver em *S. saevissima*. Todavia, nesse caso, a seleção natural deveria favorecer a evolução de uma maior seletividade em *P. tricuspis*. Essa hipótese poderia ser testada: 1- averiguando o desenvolvimento de *P. tricuspis* em *S. saevissima* e; 2- comparando populações desse parasitóide de áreas em que as duas espécies de *Solenopsis* ocorrem juntas, como parece ser o caso da região da cidade de Rio Claro, SP (Porter *et al.* 1995), onde sua especificidade deve ser maior, com populações de áreas em que ocorre apenas *S. invicta*, como Rio das Pedras.

P. tricuspis, *P. curvatus* e *P. wasmanni* são parasitóides que utilizam o odor emanado da formiga hospedeira, *Solenopsis*, para a sua localização (Tabelas 1 e 2). Entretanto, *P. litoralis*, *P. obtusus*, *P. solenopsidis*, *P. pradei*, *P. borgmeieri* e *P. nudicornis*, espécies que também ocorrem nas áreas de estudo (capítulo 3) não foram

atraídas pelas formigas esmagadas. Essa ausência pode se dever ao acaso, uma vez que essas são espécies mais raras do que as capturadas. No caso de *P. litoralis*, que surgiu em ninhos perturbados com frequência média de 26'30", poderíamos esperar que alguns indivíduos fossem coletados em 320' de esforço amostral com formigas esmagadas. Essa relação, entretanto, pode não ser simples. O estímulo olfativo oferecido por ninhos perturbados deve ser maior do que o proveniente das formigas esmagadas, uma vez que mesmo as espécies atraídas a formigas esmagadas são mais frequentes em ninhos perturbados. As trilhas de recrutamento, por seu lado, devem ser as menos atrativas. *P. tricuspidis*, espécie destacadamente mais abundante tanto em formigas esmagadas quanto em ninhos perturbados, surgem com frequência muito mais baixa em trilhas. *P. obtusus*, por outro lado, surge em frequência semelhante em trilhas e ninhos perturbados e, não tendo sido coletado em formigas esmagadas, sugere que utilize outra forma de localização de suas hospedeiras que não a olfativa.

As espécies atraídas por macerados são as mesmas que são atraídas com maior frequência a ninhos perturbados, chamados forídeos de ninhos, enquanto as que não foram atraídas são as que ocorrem caracteristicamente em trilhas de recrutamento (exceto *P. litoralis*), os forídeos de trilhas (Orr *et al.* 1997, capítulo 3). Um ninho de formiga lava-pé, ao ser destruído, expõe o seu interior com, geralmente, milhares de formigas adultas e larvas. Em algumas ocasiões, é possível sentir um cheiro característico, que provavelmente é a mescla de voláteis que já estavam no interior da colônia, somados a outros, como veneno e feromônios de alarme, liberados por ocasião da perturbação. O forídeos de ninhos devem usar o conjunto ou alguns dos voláteis que compõem o cheiro para localizar suas hospedeiras. Os forídeos de trilha, por seu lado, devem utilizar outra estratégia. A procura ao acaso pode ser uma forma eficiente em determinadas situações (Vinson 1976).

Essas estratégias fazem sentido para cada tipo de recurso explorado. As perturbações de colônias são eventos esporádicos, temporalmente imprevisíveis. Procurar ativamente por colônias perturbadas seria improdutivo (é raro encontrar uma colônia perturbada caminhando por locais de ocorrência de lava-pés –capítulo 1). Assim, manter-se em habitats propícios à espera de estímulos olfativos que indiquem a perturbação de colônias seria uma estratégia mais vantajosa. As trilhas de recrutamento, por outro lado, são eventos mais freqüentes, mas que provavelmente não produzem um estímulo olfativo tão chamativo quanto uma colônia perturbada. Assim, a busca ativa em ambientes mais propícios deve ser a estratégia que traz os melhores resultados (caminhando por locais de sua ocorrência, não é incomum encontrar trilhas de lava-pés –capítulo 1).

A atração de forídeos principalmente a abdômes esmagados de *S. invicta* indica que os voláteis atrativos devem estar localizados nessa parte do corpo, onde estão as glândulas de veneno e de Dufour, produtora do feromônio de trilha (Wilson 1959). Porém, no caso de *S. saevissima*, a parte que atraiu os forídeos foi a cabeça, fonte de feromônio de alarme (Wilson 1962). As razões dessas diferenças poderão ser esclarecidas com experimentos utilizando veneno, feromônio de alarme e feromônio de trilha isoladamente.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos à Secretaria de Educação de Jundiaí, à direção da Base de Estudos de Ecologia e Educação Ambiental da Serra do Japi (BEEASJ) e à Guarda Municipal de Jundiaí pela autorização de acesso à Serra do Japi. Todos os funcionários da BEEASJ contribuíram com essencial apoio logístico e amizade. S. H. Seike foi bolsista CAPES e a pesquisa foi financiada por L. E. Gilbert.

LITERATURA CITADA

- Banks, W.A., C.S. Lofgren, D.P. Jouvenaz, C.E. Stringer, P.M. Bishop, D.F. Williams, D.P. Wojcik e B.M. Glancey. 1981. Techniques for collecting, rearing, and handling imported fire ants. USDA, SEA, AATS-S-21, 9 p.
- Bhatkar, A. e W.H. Whitcomb. 1970. Artificial diet for rearing various species of ants. The Florida Entomologist 53: 229-232.
- Brown, B.V. e D.H. Feener, Jr. 1991. Behavior and host location cues of *Apocephalus paraponerae* (Diptera: Phoridae), a parasitoid of the giant tropical ant, *Paraponera clavata* (Hymenoptera: Formicidae). *Biotropica* 23:182-187.
- Disney, R.H.L. 1994. *Scuttle Flies: The Phoridae*. Chapman & Hall, London, UK.
- Feener, D.H., Jr. e B.V. Brown. 1997. Diptera as parasitoids. Annual Review of Entomology 42: 73-97.
- Feener, D.H., Jr; L.F. Jacobs and J.O. Schmidt. 1996. Specialized parasitoid attracted to a pheromone of ants. *Animal Behaviour* 51:61-66.
- Gilbert, L.E. e L.W. Morrison. 1997. Patterns of host specificity in *Pseudacteon* parasitoid flies (Diptera: Phoridae) that attack *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). Environmental Entomology 29:1149-1154.
- Hölldobler, B. 1969. Host finding by odor in the myrmecophilic beetle *Atemeles pubicollis* Bris. (Staphylinidae). Science 166:757-758.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Moser, J.C. 1964. Inquiline roach responds to trail-marking substance of leaf-cutting ants. Science 143: 1048-1049.

- Obin, M.S. e R.K. Vander Meer. 1985. Gaster flagging by fire ants (*Solenopsis* spp.): functional significance of venom dispersal behavior. *Journal of Chemical Ecology* 11: 1757-1768.
- Orr, M. R., S. H. Seike e L. E. Gilbert. 1997. Foraging ecology and patterns of diversification in dipteran parasitoids of fire ants in south Brazil. *Ecological Entomology*. 22: 305-314.
- Orr, M.R.; S.H. Seike; W.W. Benson e D.L. Dahlsten. 2001. Host specificity of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) parasitoids that attack *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Environmental Entomology* 30: 742-747.
- Porter, S.D. 1998. Host-specific attraction of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) to fire ant colonies in Brazil. *Florida Entomologis* 81: 423-429.
- Porter, S.D., R.K. Vander Meer, M.A. Pesquero, S. Campiolo e H.G. Fowler. 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.
- Trager, J.C. 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Journal of the New York Entomological Society* 99: 141-198.
- Vinson, S.B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 21:109-133.
- Vinson, S.B. 1984. How parasitoids locate their hosts: a case of insect espionage. *In*: pp. 325-348 (T. Lewis, editor) *Insect Communication*. Academic Press, London.
- Williams, R.N., J.R. Panaia, D. Gallo e W.H. Whitcomb. 1973. Fire ants attacked by phorid flies. *Florida Entomologist* 56:259-262.

Wilson, E.O. 1959. Source and possible nature of the odor trail of fire ants. *Science* 129: 643-644.

Wilson, E.O. 1962. Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith) – 3. The experimental induction of social responses. *Animal Behaviour* 10: 159-164.

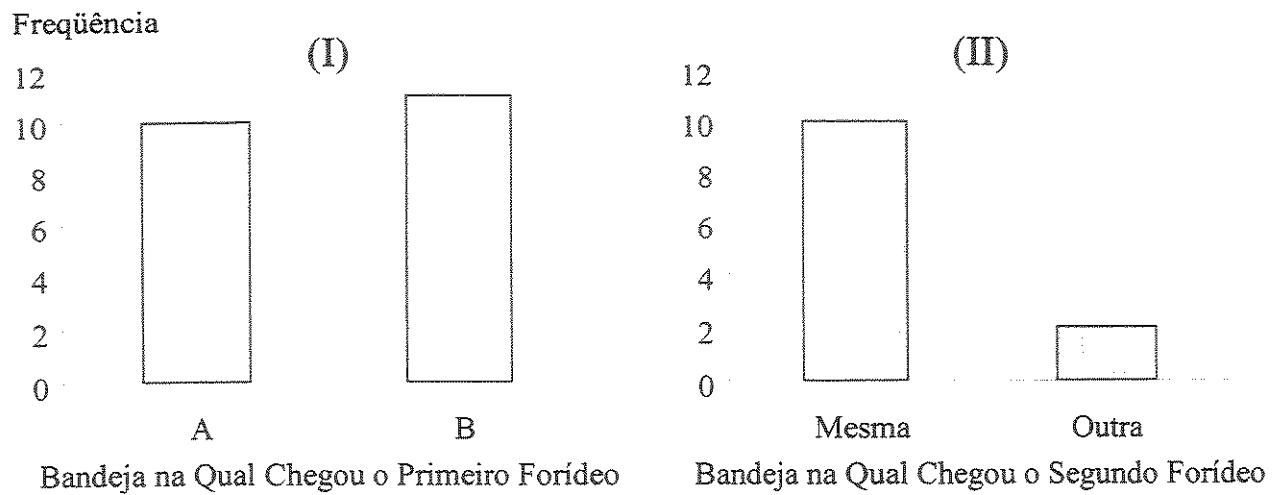


Figura 1. Duas bandejas (A e B) repletas de formigas lava-pés *Solenopsis invicta* expostas no campo atraíram a primeira mosca forídea parasitóide em igual proporção (I), indicando que as bandejas em si não apresentavam atração diferenciada. A segunda mosca, contudo, foi atraída com frequência significativamente maior ($p=0,039$; teste do sinal) à mesma bandeja em que o primeiro forídeo estava presente do que para a outra, sem nenhuma mosca (II). A presença de primeira mosca facilita a descoberta das formigas pelas demais.

Tabela 1. Moscas forídeas parasitóides de formigas lava-pés atraídas para envelopes operárias de *Solenopsis invicta* ou *S. saevissima* esmagadas. O número de casos, repetições em que determinada espécie de parasitóide foi capturada, encontra-se entre parênteses. Parasitóides surgiram em 8 das 9 repetições realizadas em Rio das Pedras e em uma das 10 na Serra do Japi. Rio das Pedras é um local de ocorrência de *S. invicta* e a Serra do Japi de *S. saevissima*. O forídeo *Pseudacteon tricuspis* é parasita de *S. invicta*, mas foi atraído também a *S. saevissima*.

Local	Formiga Esmagada	Nº. de Moscas Forídeas (Nº. de casos)				Total
		<i>P. tricuspis</i>	<i>P. curvatus</i>	<i>P. wasmanni</i>	Macho	
Rio das Pedras	<i>S. invicta</i>	13 (6)	1 (1)	-	15 (4)	29 (7)
	<i>S. saevissima</i>	5 (2)	0	-	2 (2)	7 (2)
	envelope vazio	0	0	-	0	0
Total		18 (7)	1 (1)	-	17 (5)	36 (8)
Serra do Japi	<i>S. invicta</i>	-	-	0	-	0
	<i>S. saevissima</i>	-	-	1 (1)	-	1 (1)
	envelope vazio	-	-	0	-	0
Total		-	-	1 (1)	-	1 (1)

Tabela 2. A espécie de formiga e a parte esmagada de seu corpo influem significativamente na atração das moscas forídeas ($p=0,006$; teste exato de Fisher). Fêmeas de *Pseudacteon tricuspidis* são mais atraídas ao abdome de *Solenopsis invicta* ($Z=2,728$; $p=0,006$; teste do sinal ordenado de Wilcoxon) enquanto *P. wasmanni* tende a ser atraído à cabeça de *S. saevissima* ($Z=1,841$; $p=0,066$; Wilcoxon).

Local e Formiga Usada	Parte do Corpo Esmagado	Nº. de Moscas Forídeas (Nº. de casos)				Total
		<i>P. tricuspidis</i>	<i>P. curvatus</i>	<i>P. wasmanni</i>	Macho	
Rio das Pedras (<i>S. invicta</i>)	Cabeça	3 (2)	0	-	2 (1)	5 (2)
	Tórax	0	0	-	0	0
	Abdome	54 (10)	1 (1)	-	56 (9)	110 (12)
Total		57 (11)	1 (1)	-	58 (9)	115 (12)
Serra do Japi (<i>S. saevissima</i>)	Cabeça	-	-	16 (4)	-	16 (4)
	Tórax	-	-	0	-	0
	Abdome	-	-	0	-	0
Total		-	-	16 (4)	-	16 (4)

CAPÍTULO 3

PARTILHA DE RECURSOS E ESTRUTURAÇÃO DA COMUNIDADE DE MOSCAS
PARASITÓIDES (DIPTERA: PHORIDAE) DE FORMIGAS LAVA-PÉS
(HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

RESUMO

Os vertebrados talvez forneçam as melhores evidências do papel da competição na partilha de recursos e estruturação das comunidades. No caso dos insetos, outros fatores parecem ser mais importantes. A literatura relata a formiga lava-pé, *Solenopsis saevissima* F. Smith, como hospedeira de um excepcional número de espécies de moscas parasitóides da família Phoridae, 18 no total. Coletando forídeos atraídos a trilhas de recrutamento para iscas ou ninhos perturbados de formigas do complexo *S. saevissima* em 7 diferentes localidades do Brasil, entre as latitudes 19° S e 28° S e as longitudes 40 W e 57 W, encontramos 11 espécies do gênero *Pseudacteon*. Quatro dessas espécies estiveram associados a *S. saevissima*, 6 à espécie críptica *S. invicta* Buren e a ambas as formigas. Uma vez que as duas espécies de formigas não ocorreram juntas em uma mesma localidade, as 11 espécies de parasitóides nunca ocorreram juntas. Contudo, até 5 espécies de *Pseudacteon* coexistem em áreas de ocorrência de *S. invicta* e 4 em áreas de *S. saevissima*. As espécies simpátricas de *Pseudacteon* geralmente diferiram em pelo menos uma característica ecológica: tamanho do corpo (diretamente relacionada ao tamanho da formiga que parasita) ou forma de encontro da formiga hospedeira (em ninhos perturbados ou trilhas de recrutamento). Os dados, apoiados em evidências de competição, nos levam a apontar a partilha de recursos como sendo um mecanismo importante para a estrutura da comunidade desses insetos.

INTRODUÇÃO

Os mecanismos que atuam na manutenção da diversidade local de espécies é um tema recorrente da ecologia. Entre os processos ecológicos, a competição interespecífica tem papel histórico e funcional de destaque. De um lado, a competição é vista como processo que favorece a divergência entre espécies e sua utilização de recursos (Darwin 1859, Gause 1934, Brown e Wilson 1956, MacArthur 1958) que, devido à redução dos efeitos negativos, aumenta as condições para a coexistência das espécies. Exemplo clássico, os tentilhões *Geospiza fuliginosa* e *G. fortis* possuem pouca ou nenhuma sobreposição da amplitude do tamanho do bico nas diversas ilhas do Arquipélago das Galápagos em que são simpátricas. Contudo, as populações das ilhas em que cada uma das espécies ocorre sozinha possuem bicos de praticamente mesmo tamanho (Lack 1947). Estudos ecológicos trazem fortes evidências de que essa diferença se deve a um deslocamento de caracteres produzido pela competição interespecífica por alimento resultando numa maior partilha de recursos alimentares (Grant 1986).

Dos estudos mais recentes, um dos exemplos mais completos é o dos lagartos do gênero *Anolis* que habitam as ilhas que compõem as Grandes Antilhas. Nas ilhas estudadas, existem espécies de lagartos utilizando diferentes habitats e praticamente o mesmo conjunto de “ecomorfos” (espécies especializadas no uso de um microhabitat particular) ocorre em cada ilha (Williams 1983). Análise filogenética realizada por Losos *et al.* (1998) baseada no DNA mitocondrial revelou que as espécies de lagartos de determinado ecomorfo presentes em diferentes ilhas não são aparentados, indicando que a ocupação dos diferentes nichos se deu principalmente por irradiação adaptativa dos lagartos ancestrais.

Os melhores exemplos apoiando a competição como força estruturadora de comunidades vêm principalmente de pesquisas sobre vertebrados. Em insetos, estudos têm sugerido que a competição interespecífica, embora possa existir (Strong *et al.* 1984, Ricklefs 1990), é rara e esporádica (Shorrocks *et al.* 1984). Isso se deveria ao peculiar caráter de muitos desses organismos de se desenvolverem em recursos efêmeros e de distribuição irregular (Shorrocks e Sevenster 1995) ou à manutenção de suas populações abaixo do nível de competição, como por consequência da pressão exercida por inimigos naturais (Strong *et al.* 1984).

Em comunidades de *Drosophila*, organismos tidos como de história natural representativa da ordem dos insetos, existe pouca evidência de partilha de recursos, sendo a agregação intraespecífica (modelo de agregação) preponderante na sua estruturação (Shorrocks e Sevenster 1995). Vet e van Alphen (1985), embora aparentemente partidários da competição e partilha de recursos, também encontraram fracos indícios destes na organização das comunidades de parasitóides de larvas de moscas.

Nos exemplos citados, os organismos envolvidos possuem uma grande gama de possibilidades de exploração dos recursos. Os tentilhões, com sementes de diferentes plantas, de diferentes tamanhos e durezas (Grant 1986) e os lagartos, com diferentes ambientes a ocupar, como o solo, arbustos, troncos, galhos e ramos de árvores (Williams 1983). Isso ocorre até mesmo nos casos em que a partilha de recursos não ficou clara. As drosófilas possuem diferentes tipos de substrato (Shorrocks e Sevenster 1995) e os seus parasitóides possuem diferentes espécies de hospedeiros e diferentes substratos para exploração em sua busca (Vet e van Alphen 1985).

Situação aparentemente diferente se apresenta no caso aqui investigado, o das moscas da família Phoridae que parasitam a formiga lava-pé do complexo *Solenopsis*

saevissima F. Smith. Esses parasitóides atacam operárias expostas sobre o solo (capítulo 1), depositando um ovo e cuja larva se desenvolve dentro da cabeça da formiga (Porter *et al.* 1995a). Na revisão feita por Disney (1994), podemos contabilizar registros de 85 espécies de formigas atacadas por forídeos. Para a maioria (57,6%) é relatada apenas uma espécie de parasitóide associada, enquanto outras (35,3%) possuem de 2 a 6 espécies. Enquanto isso, no topo da lista sobressai *S. saevissima*, com 18 espécies de forídeos relatados, 8 a mais do que *Labidus praedator*, a segunda colocada. Seu caráter incomum despertou a admiração de Disney (1994, p. 82): “It seems extraordinary that this ant is attacked by so many species.”

Esses parasitóides parecem especialmente sujeitos à competição interespecífica, tanto direta, devido à perda de ovos por hiperparasitismo (apenas uma larva se desenvolve na cabeça de cada formiga lava-pé [Porter *et al.* 1995a]), quanto indireta, provocando a fuga das formigas sobre o solo (Orr *et al.* 1995, Porter *et al.* 1995b) e assim diminuindo a disponibilidade de hospedeiras para ataques subseqüentes. Além disso, ao contrário dos fungos das quais se alimentam as drosófilas, as formigas representam um recurso relativamente estável ao longo do ano. As formigas lava-pés também diferem de alguns casos de formigas maiores, que podem ter três espécies de forídeos (com pelo menos duas delas crescendo simultaneamente no mesmo hospedeiro) utilizando diferentes partes de seus corpos: cabeça, abdome e pernas (Brown 1999) e com formigas de correição que, por estarem mais expostas, parecem representar um recurso abundante. Sabendo-se que a competição pode levar à eliminação de espécies de parasitóides (DeBach 1966), esses fatores tornam ainda mais intrigantes a riqueza de forídeos associados às lava-pés.

Contudo, Orr *et al.* (1997), trabalhando com *S. saevissima* e uma espécie aparentada, *S. invicta* Buren, em dois locais distintos, encontraram indícios de que pode não

ser assim, que mesmo um recurso aparentemente homogêneo como *S. saevissima* apresentam a coexistência de diversas espécies de forídeos parasitóides com diferentes nichos. Para que se configure um padrão que permita explicar a coexistência de grande número de espécies de parasitóides, entretanto, é necessário que ocorra a repetição de dado fenômeno em diferentes localidades. Averiguar a existência desse padrão é o objetivo do presente trabalho.

MATERIAIS E MÉTODOS

Estudo de moscas e formigas no campo

Realizamos as pesquisas em 7 locais distribuídos por 4 estados do Brasil. Fazenda Santa Elisa (22° 54' S, 47° 05' W) e Rio das Pedras (a ≈ 7 km da Faz. Santa Elisa), município de Campinas e Parque Estadual de Campos do Jordão (22° 44' S, 45° 35' W), no estado de São Paulo; Passo do Lontra (19° 34' S, 57° 01' W) e Bonito (21° 08' S, 56° 28' W) no Mato Grosso do Sul; Florianópolis (27° 35' S, 48° 34' W) em Santa Catarina e Reserva Florestal de Linhares (19° 10' S, 40° 03' W) no Espírito Santo. Dados para a Serra do Japi (23° 16' S, 47° 00' W) e Mata de Santa Genebra (22° 49' S, 47° 06' W), respectivamente municípios de Jundiaí e Campinas, São Paulo, foram obtidos de Orr *et al.* (1997). Todos os locais, exceto Rio das Pedras (um bairro residencial), são caracterizados pela existência de extensas matas, embora os ninhos de *Solenopsis* estivessem presentes em áreas perturbadas (geralmente margens de estradas).

Em cada local, coletamos os forídeos atraídos a operárias de *Solenopsis* expostas em ninhos perturbados ou em trilhas de recrutamento. Usamos frascos aspiradores que

confeccionamos com um frasco “eppendorf” com a base cortada e telada encaixada a uma das extremidades de um tubo plástico flexível de aproximadamente 50 cm de comprimento e diâmetro interno de 10 mm. Sugando pela extremidade oposta do tubo, aspiramos as moscas para o “eppendorf” que tampávamos e substituíamos imediatamente por outra vazia, o que possibilitou capturas rápidas e individualizadas. Identificamos as moscas fêmeas vivas no campo diminuindo sua atividade por resfriamento em caixa de isopor com gelo e observando o formato do ovipositor com o auxílio de uma lupa de mão (aumento de 20 x). O ovipositor pode ser visto pelo lado ventral da mosca pousada na parede transparente do “eppendorf”.

Perturbamos ninhos revolvendo a terra com uma pá de jardinagem, tornando a perturbá-las a intervalos de 10 min a 20 min, tempo decorrido para o número de formigas sobre o solo tornar-se pequeno.

Induzimos trilhas de recrutamento utilizando como iscas pequenas porções de atum em conserva ou fatias de salsicha tipo “Viena”. Para controlar eventuais efeitos temporais, procuramos sempre intercalar as perturbações com a indução de trilhas. Em Rio das Pedras, distribuímos aleatoriamente fatias de salsicha em “grids” ou transectos sobre o solo, inspecionando-as periodicamente para averiguar a formação de trilhas de *Solenopsis* e coletar os parasitóides. Nas demais localidades, induzimos a formação de trilha de recrutamento colocando uma isca próxima a um ninho de *Solenopsis* e afastando-a gradativamente conforme as operárias eram atraídas, até formar uma trilha de 15 cm a 20 cm.

Eventos diversos, formigas competidoras podiam perturbar as *Solenopsis* de uma trilha, alterando seu comportamento de forrageamento (caminhar na trilha, recolher partículas para cobrir a isca, cortar partes da isca ou sorver seu líquido), passando a fugir ou

exibir posturas de ataque ou defesa (manter-se imóvel, curvar o abdome para cima vibrando-a no ar [“gaster flaging”], mover-se em círculos ou zigue-zague com a cabeça levantada e mandíbulas abertas). Classificamos os forídeos que chegassem nesse momento como atraídos a trilhas perturbadas. As moscas que chegassem a trilhas sem perturbação aparente classificamos como atraídas a trilhas não perturbadas. Em algumas oportunidades mantivemos uma câmera de vídeo filmando uma trilha que inspecionávamos com frequência de 15 min a 20 min para coletar as moscas presentes. Posteriormente, utilizamos o filme para averiguar se a trilha havia sido perturbada. Contudo, coletamos muitos forídeos em trilhas não acompanhadas (freqüentemente induzíamos a formação simultânea de duas ou mais trilhas) e as classificamos como em trilhas com perturbação indeterminada. Em Rio das Pedras e Bonito não permanecemos junto às trilhas, checando-as em rondas e coletando os parasitóides nas diversas trilhas formadas simultaneamente. Portanto, classificamos todos os forídeos em trilhas dessas localidades como de perturbação indeterminada (uma única exceção em Rio das Pedras).

Devido à menor freqüência de forídeos em trilhas, para obtermos valores que permitissem análises estatísticas, necessitamos dedicar maior esforço em sua amostragem do que em ninhos perturbados. Para controlarmos a variável esforço amostral, registramos o tempo de observação de cada ninho perturbado e trilha de recrutamento (exceto em Bonito e Campos do Jordão), o que nos permitiu calcular o tempo médio necessário para a chegada de um parasitóide em cada situação.

Procuramos amostrar cada ninho uma única vez. Somente perturbamos o mesmo ninho do qual havíamos induzido a formação de trilha de forrageamento quando a trilha não atraía nenhum forídeo. Esse procedimento restringiu a quantia de dados que podíamos obter de cada área. Nos locais em que o tamanho amostral foi pequeno, retornamos à

mesma área um ano depois, amostrando possivelmente alguns dos ninhos anteriormente usados. Outro procedimento foi juntar os dados obtidos de diferentes áreas da mesma localidade (o que pode ter causado algum viés; veja detalhes em “Resultados”).

Fixamos parte das moscas em álcool 70% e medimos a largura do mesonoto com o uso de lupa binocular equipada com ocular micrométrica. O mesonoto representa mais da metade da superfície torácica das *Pseudacteon*; bem esclerotizada e aparentemente resistente a deformações, sua largura está diretamente relacionada tanto à largura da cabeça da formiga preferida para ovipor (Morrison *et al.* 1997) quanto daquela na qual se desenvolveu (Morrison e Gilbert 1998). Destinamos parte do material ao taxonomista Marcelo Mattos (pós-graduação – Unicamp) que confirmou as identificações, e parte ficará armazenada no Museu de História Natural da Universidade Estadual de Campinas (Unicamp).

De cada local de estudo, coletamos amostras de formigas de algumas das colônias perturbadas, fixando-as em álcool 70%. Inicialmente, enviamos boa parte do material a J.C. Trager para identificação, mas após montada uma coleção de referência de cada localidade, passamos a realizar as identificações com o uso de lupa estereoscópica.

Utilizamos o qui-quadrado para testar a independência entre a frequência das espécies e a situação de ocorrência dos forídeos (ninho perturbado ou trilha de recrutamento) em cada um dos locais. Nos casos de resultado significativo, analisamos os desvios padronizados (de cuja soma dos quadrados resulta o valor do qui-quadrado; portanto os maiores valores positivos e negativos dessa análise revelam os maiores responsáveis pela significância do resultado). Embora susceptível a distorções causadas por valores extremos, que podem mascarar a relevância de valores menores, essa análise é útil se avaliada em conjunto com os dados originais.

Devido a esses eventuais problemas, realizamos uma análise adicional utilizando *Pseudacteon tricuspidis* Borgmeier, o forídeo dominante nas áreas ocupadas por *S. invicta*, como espécie padrão de ninhos perturbados. Durante as observações padronizadas, capturamos mais de 100 fêmeas de *P. tricuspidis* atraídas a ninhos perturbados, mas apenas um indivíduo foi registrado em trilha de recrutamento não perturbada. Comparamos *P. tricuspidis* com todas as demais espécies de forídeos de *S. invicta* utilizando testes de independência (qui-quadrado ou teste exato de Fisher). Consideramos as espécies de *Pseudacteon* sem diferença significativa de *P. tricuspidis* como sendo, à semelhança deste, forídeos de ninhos perturbados, enquanto as espécies com diferença significativa consideramos forídeos de trilhas. Realizamos o mesmo procedimento com os forídeos associados a *S. saevissima* tomando *P. wasmanni* Schmitz como espécie padrão de ninho perturbado. De forma equivalente a *P. tricuspidis*, *P. wasmanni* foi o forídeo dominante nas áreas ocupadas por *S. saevissima*, prevalecendo em ninhos perturbados com 209 ocorrências contra 7 em trilhas de recrutamento não perturbadas.

Foi possível testar 27 contrastes com forídeos associados a *S. invicta* e 8 com forídeos de *S. saevissima*. Assim, utilizando um ajuste Bonferroni para evitar um erro do tipo I excessivamente alto (Underwood 1997), obtivemos $P_{aj} = 0,05/27 = 0,002$ como probabilidade crítica para rejeitar a hipótese nula no caso de forídeos de *S. invicta* e $P_{aj} = 0,05/8 = 0,00625$ no caso de forídeos de *S. saevissima*.

Teste de competição em laboratório

Nas instalações do “Brackenridge Field Laboratory”, Universidade do Texas, simulamos situações que poderiam resultar em competição intraespecífica em *P. tricuspis* e interespecífica entre *P. tricuspis* e *P. curvatus* Borgmeier. Na primeira, colocamos em uma arena sem abrigo 1,0 g de operárias de *S. invicta* retirada ao acaso de uma colônia coletada nos arredores da universidade e mantida em laboratório, expondo-as ao ataque de *P. tricuspis*. Essa massa de formigas corresponde a aproximadamente 675 indivíduos (pesquisadores do “Fire Ant Laboratory”, “Brackenridge Field Laboratory”, comum. pessoal), compostos por operárias de diferentes tamanhos. Essas formigas não são igualmente susceptíveis aos ataques dos forídeos, uma vez que *P. tricuspis* prefere parasitar operárias maiores (Morrison *et al.* 1997). Ao longo de 30 min., a intervalos de 3 min., anotamos o número de ataques do parasitóide por 1 min. Expusemos as formigas ao ataque de 1, 2, 4 ou 8 parasitóides seqüenciados em 2 quadrados latinos, perfazendo assim 8 repetições para cada número de forídeo. Nos casos com mais de um forídeo, acompanhamos a atividade de um deles, mudando de mosca observada a cada 10 s, independente dela estar ou não atacando formigas, evitando assim a possível tendência de observar desproporcionalmente mais o forídeo mais ativo. Após os experimentos, as formigas foram mantidas em caixas plásticas com suprimento de água e dieta líquida por 45 dias, separando diariamente as pupas para obtenção dos parasitóides.

Para testar a competição interespecífica, utilizamos protocolo idêntico, expondo 1,0 g de formigas a 8 *P. tricuspis*, 8 *P. curvatus* ou a grupo misto de 4 *P. tricuspis* e 4 *P. curvatus*, em seqüência de 2 quadrados latinos, perfazendo 6 repetições para cada composição de espécies.

RESULTADOS

Das 18 espécies de forídeos relacionadas em Disney (1994, p. 82), encontramos um total de 10 nos 7 locais de estudo, mais uma espécie não relatada, *Pseudacteon conicornis* Borgmeier. Muitas das espécies de moscas provavelmente estão erroneamente relacionadas na literatura a *S. saevissima*. Capturamos *P. pradei* Borgmeier e *P. borgmeieri* Schmitz atraídas a *S. saevissima*, como relatado na revisão de Disney (1994), além de *P. conicornis*, mas só encontramos *P. tricuspis*, *P. litoralis* Borgmeier, *P. obtusus* Borgmeier, *P. solenopsidis* Schmitz, *P. dentiger* Borgmeier e *P. curvatus* atacando *S. invicta* (a única espécie relacionada a *S. invicta* em Disney, 1994, é *P. obtusus*) (devido ao seu tradicional uso [Shattuck et al. 1999] preferimos aqui adotar a nomenclatura *S. invicta* a *S. wagneri*). As exceções foram *P. nudicornis* Borgmeier e *P. wasmanni*, atacando as duas espécies de *Solenopsis*. Contudo, enquanto *P. nudicornis* foi consistentemente coletada atacando *S. saevissima* na Serra do Japi (Orr et al. 1997) e Florianópolis e *S. invicta* em Passo do Lontra e Bonito, *P. wasmanni* concentra-se atacando em *S. saevissima*, tendo sido coletado apenas um indivíduo atacando *S. invicta* (tabela 1).

Cada área de estudo era dominada por uma ou outra espécie de *Solenopsis*, sendo muito rara a ocorrência de *S. invicta* em área de *S. saevissima* e vice-versa. Esse foi um dos motivos pelos quais as 11 espécies de *Pseudacteon* nunca ocorreram juntas em um mesmo local. Contudo, mesmo as espécies pertencentes ao grupo relacionado a uma das espécies de *Solenopsis* jamais ocorreram todas juntas, com a simpatria variando de um máximo de 5 espécies, como em Bonito, até um mínimo de 2 espécies em Linhares (tabela 1).

P. tricuspis e *P. wasmanni* foram abundantes em ninhos perturbados, estando presentes em todas as áreas de estudo contendo suas respectivas formigas hospedeiras

(tabela 1) e sendo, em geral, os forídeos dominantes nas suas comunidades. Através da análise dos desvios padronizados dos testes de qui-quadrado e do tempo necessário para o surgimento do forídeo (vide metodologia), é possível averiguar que geralmente estas duas espécies ocorrem com maior frequência em colônias perturbadas e em menor frequência em trilhas de recrutamento do que o esperado ao acaso (tabela 1). Em Florianópolis, *P. wasmanni* não foi acusado como influente na significância do resultado estatístico devido a sua prevalência numérica excepcionalmente alta (representou 88,9% da comunidade), o que o fez ter enorme influência sobre os valores esperados, tornando-os muito próximos do obtido (quando uma célula da tabela de contingência possui valor muito superior aos demais, ele tem grande influência sobre os totais de sua coluna e linha, arrastando o valor esperado para próximo de si); contudo, com 64 aparições em colônias perturbadas e nenhuma em trilhas de recrutamento, é inegável sua relação com a primeira situação). Também através das análises dos desvios, pudemos averiguar que *P. obtusus*, *P. solenopsidis*, *P. nudicornis* e *P. conicornis*, ao contrário, ocorriam com maior frequência em trilhas de recrutamento e menor frequência em colônias perturbadas do que o esperado (fig. 1). De forma geral, esses dados foram confirmados pela análise adicional utilizando *P. tricuspis* ou *P. wasmanni* como espécies padrão de ninhos perturbados. *P. conicornis* apresentou-se bastante variável, tendo sido detectada grande tendência a ocorrer em trilhas de recrutamento em Florianópolis, mas que não se manteve em Campos do Jordão e Linhares. O resultado de Campos do Jordão ($p = 0,021$, Teste Exato de Fisher), contudo, é devido mais à presença de uma proporção anormalmente grande de *P. wasmanni* em trilhas de recrutamento (25%) do que pelo comportamento de *P. conicornis* (todos os 5 indivíduos coletados foram em trilhas de recrutamento) (tabela 1).

P. litoralis havia apresentado tendência a maior aparição em colônias perturbadas, mas não de forma clara. Contudo, analisando o tempo decorrido até a aparição do forídeo, constatamos que a tendência era concreta. *P. litoralis* levou 26,3 vezes mais tempo para surgir em uma trilha de recrutamento do que em uma colônia perturbada em Faz. Sta. Elisa (valor superior a de *P. tricuspis*) e 40,3 vezes em Rio das Pedras. Por esse mesmo critério, podemos considerar outra espécie, *P. curvatus*, como tendo maior tendência a explorar colônias perturbadas, levando entre 9,4 e 15,8 vezes menos tempo para surgir em uma colônia perturbada do que em uma trilha de recrutamento (fig. 1). Análise adicional com *P. tricuspis* como parâmetro comparativo confirmou esses resultados. Na maioria dos contrastes, *P. litoralis* e *P. curvatus* não diferiram significativamente de *P. tricuspis* (a única exceção foi *P. curvatus* em Rio da Pedras [$p = 0,0004$; $\chi^2 = 12,66$]).

P. dentiger e *P. borgmeieri* foram também espécies com comportamento irregular, contudo com maior tendência a trilhas de recrutamento. Em Bonito, *P. nudicornis*, mais abundante e apresentando tendência muito forte a trilhas, teve grande peso na significância do resultado estatístico. Isso mascarou a relevância de *P. dentiger*, apesar deste contribuir com expressivos 1/3 dos 21 indivíduos coletados em trilhas de recrutamento (fig. 1). Situação diferente constatamos para *P. borgmeieri*. Esta espécie, se demonstra grande tendência a explorar trilhas de recrutamento na Serra do Japi, não apresentou o mesmo comportamento em Campos do Jordão (fig. 1). Finalmente, *P. pradei* ocorreu em frequência excessivamente baixa em Florianópolis (tabela 1) e Serra do Japi (dado não publicado: em Orr et al. [1997], esta espécie foi excluída das análises devido a sua raridade), não sendo possível analisar sua tendência comportamental.

Podemos separar as espécies de forídeos em duas categorias comportamentais: *P. tricuspis*, *P. wasmanni*, *P. litoralis* e *P. curvatus* como espécies típicas de colônias perturbadas (doravante espécies de colônias) e *P. dentiger*, *P. nudicornis*, *P. conicornis*, *P. obtusus* e *P. solenopsidis*, como espécies típicas de trilhas (doravante espécies de trilhas). Contudo, elas estão distribuídas, a rigor, em um gradiente, ficando *P. tricuspis* e *P. wasmanni* em um extremo, *P. solenopsidis* em outro e as demais espécies em posições intermediárias, na ordem apresentada acima. *P. borgmeieri* pode ser situado entre *P. curvatus* e *P. dentiger*.

As 11 espécies possuem 5 tamanhos diferentes (fig. 2) e, ao analisarmos esta variável em conjunto com as outras três (local de ocorrência, espécie de formiga hospedeira e situação atrativa [trilha de recrutamento ou colônia perturbada]), averiguamos que as espécies de forídeos estão separadas entre si em pelo menos uma variável (tabela 2). As duas únicas sobreposições ocorreram entre *P. nudicornis* e *P. conicornis* em Florianópolis e entre *P. wasmanni* e *P. pradei*; a última sem um hábito de encontro da formiga hospedeira claro, mas que possui o mesmo tamanho de *P. wasmanni* e que, como esta, ataca *S. saevissima* na Serra do Japi (observação pessoal) e Florianópolis.

Pelo menos um artefato metodológico importante pode ter ocorrido. Com o objetivo de manter a independência dos dados, procuramos trabalhar com cada ninho de lava-pé uma única vez. Como o número de ninhos de algumas áreas não era grande, necessitamos trabalhar em mais de uma área em algumas localidades e juntar os dados para que pudéssemos obter valores passíveis de análise. Contudo, pudemos perceber que algumas áreas apresentavam diferenças. O caso mais notável foi de Passo do Lontra. Os dados dessa localidade são provenientes de 3 áreas relativamente próximas e em uma delas parece ocorrer apenas *P. nudicornis*, que surgiu em grande frequência tanto em trilhas de

recrutamento quanto em colônias perturbadas. Os dados oriundos dessa área podem estar distorcendo o resultado geral da localidade. O procedimento ideal de analisar os dados de cada área separadamente, entretanto, não pôde ser empregado devido ao pequeno número de colônias.

Nos testes de laboratório, *P. tricuspis* apresentou indício de competição intraespecífica. O número de prole não cresce na mesma proporção do aumento do número de parasitóides atacando *S. invicta* (fig. 3). Isso ocorre devido à diminuição da eficiência de parasitismo (porcentagem de sucesso com 1 mosca na arena = 19,2%, com 2 = 8,1%, com 4 = 6,9% e com 8 = 4,2%), uma vez que o número de ataques proferido por cada fêmea tende a aumentar com o aumento do número de moscas (com 1 mosca na arena, taxa de ataques por min. = 1,7, com 2 = 1,5, com 4 = 2,4 e com 8 = 2,9). Entretanto, a composição mista (grupo com 4 *P. tricuspis* e 4 *P. curvatus*), que poderia aumentar a eficiência dos parasitóides pela possível ocorrência de partilha de recursos, não foi respaldada pelos dados experimentais (fig. 4). *P. tricuspis* tem um tamanho de prole praticamente igual na presença de outros 7 *P. tricuspis* ou com 3 *P. tricuspis* e 4 *P. curvatus*. *P. curvatus* tende a produzir prole maior em grupo composto por conspecíficos do que em grupo misto.

DISCUSSÃO

Com as 11 espécies de *Pseudacteon* que encontramos é possível esclarecer parte do mecanismo que suporta a comunidade que despertou a admiração de Disney (1994). O primeiro destaque é que, na realidade, algumas dessas espécies de parasitóides não estão relacionadas a *S. saevissima*, mas a uma espécie aparentada, *S. invicta*. O problema advém, provavelmente, da similaridade dessas duas espécies, o que levou muitos dos autores

citados por Disney (1994) a identificarem *S. invicta* como *S. saevissima* (no estado de São Paulo, por exemplo, não há registros de *S. invicta* anterior a 1974 [Buren *et al.* 1974 e Allen *et al.* 1974], embora ela prevaleça em diversas localidades em que trabalhamos). Como geralmente *S. saevissima* não ocorre junto com *S. invicta* e 10 das 11 espécies de *Pseudacteon* dividem-se nítida e consistentemente em duas comunidades associadas a cada uma das espécies de formiga (*P. nudicornis* é a única espécie associada a ambas formigas), elas jamais ocorrem juntas (tabela 1).

Ainda assim, até 5 espécies podem ocorrer juntas. Contudo, as espécies simpátricas quase sempre diferiram em tamanho ou situação de encontro da formiga hospedeira (trilha de recrutamento ou colônia perturbada). Dessa forma, as espécies co-ocorrentes de forídeos parasitóides de formigas lava-pés quase sempre diferiram em pelo menos uma dimensão de seus nichos, fato que pode lhes ser vantajoso. *P. obtusus*, por exemplo, encontra um grande número de forídeos em geral em colônias perturbadas, mas não nas trilhas (fig. 1). *P. curvatus*, que possui tamanho semelhante, está em proporção de 3 a 7 vezes superior à sua em colônias perturbadas, mas em igual a menor proporção em trilhas. *P. conicornis* e *P. nudicornis* são espécies relativamente abundantes em suas comunidades e que, como *P. obtusus*, surgem preferencialmente em trilhas e possuem tamanho semelhante. Contudo, *P. obtusus* jamais encontra as outras duas espécies, a primeira por ser parasita de *S. saevissima* e a segunda porque, apesar de parasitar *S. invicta*, ocorrer apenas em locais em que *P. obtusus* está ausente (fig. 1).

Quando a comunidade de forídeos de determinado local foi composta por mais de uma espécie de forídeo de colônia ou de trilha, estas tinham tamanhos diferentes (tabela 2). Operárias de *S. invicta* variam muito em tamanho (Wilson 1978), o mesmo ocorrendo com *S. saevissima*. Uma vez que existe correspondência direta entre o tamanho do forídeo e o

tamanho da formiga que ele ataca (Morrison et al. 1997), espécies de forídeos de diferentes tamanhos têm menores chances de competir devido à exploração diferencial do recurso. Ao atacarem, os forídeos induzem a fuga das *Solenopsis*, reduzindo o número de formigas sobre o solo, mas geralmente não encerrando por completo as atividades em uma trilha de recrutamento (Orr et al. 1995, Porter et al. 1995b). O recurso está disponível, porém pode ser limitado, sobretudo porque a maior frequência de ataques diminui ainda mais o forrageamento das formigas (Orr et al. 1997). Embora não existam estudos comprovando fuga das formigas em ninhos perturbados, em nossas observações de campo notamos redução mais acentuada do número de formigas expostas na presença dos parasitóides. Além disso, ninhos perturbados atraem maior número de forídeos e a chegada de um parasitóide aumenta as chances de chegada do segundo (capítulo 2) aumentando a possibilidade de competição. Nessas condições, parasitar formigas de diferentes tamanhos poderia significar aumento de aptidão.

A diminuição da prole de cada *P. tricusps* com o aumento do número de moscas atacando formigas, mesmo em condições artificiais, sem diminuição do número de hospedeiros disponíveis através de fuga, reforça a possibilidade de ocorrência de competição em condições naturais (fig. 3). Seria de se esperar, então, que um grupo composto por *P. tricusps* e *P. curvatus*, que atacam formigas de diferentes tamanhos (Morrison et al. 1997), parasitasse maior número de formigas do que grupos com uma única espécie. Essa hipótese não foi respaldada pelos experimentos de laboratório (fig. 4). Isso pode ser devido ao estímulo que a presença de outra mosca parece dar para a atividade de parasitismo. Quando aumenta o número de moscas na arena, cada mosca parece mais ativa, atacando com maior frequência. Os ataques, contudo, não resultam em maior parasitismo. A diminuição da eficiência deve ser consequência do esgotamento do recurso,

que deve ser mais sentida por *P. tricuspis* por esta parasitar formigas maiores e mais escassas. Para *P. curvatus*, a seu lado, o número de formigas pequenas disponibilizadas no experimento deve ter sido suficiente para esta espécie usufruir do aumento de ataques estimulado por um maior número de forídeos sem sofrer as conseqüências negativas do esgotamento do recurso. Em condições naturais, entretanto, os efeitos do aumento do número de ataques resulta em diminuição do número de formigas sobre o solo (Orr *et al.* 1997), produzindo resultados negativos mais severos na disponibilidade do recurso.

Apenas dois pares de espécies apresentaram sobreposição de características. O primeiro, *P. wasmanni* e *P. pradei*, são espécies com mesmo tamanho e que podem se encontrar em colônias perturbadas de *S. saevissima* na Serra do Japi e Florianópolis. O segundo, *P. nudicornis* e *P. conicornis*, espécies de ecologia semelhante, vivem a mesma situação em Florianópolis, (tabela 1). Nesses locais, contudo, todas as espécies envolvidas, à exceção de *P. wasmanni*, possuem baixas densidades populacionais. *P. pradei* é a espécie mais rara dentre as 11 estudadas (tabela 1) e a única que possui características semelhantes de *P. wasmanni* (tabela 2), uma espécie dominante. *P. nudicornis*, por sua vez, esteve presente em duas das quatro áreas de *S. saevissima*, enquanto *P. conicornis* esteve em três. O local em que essas duas espécies de características ecológicas semelhantes co-ocorrem, é também onde elas são menos abundantes (tabela 1).

A comunidade de Linhares merece nota por ser a menor dentre as estudadas (tabela 1), com apenas duas espécies. Embora *P. wasmanni* seja um forídeo tipicamente encontrado em colônias perturbadas e *P. conicornis* em trilhas de recrutamento, em Linhares não revelaram fortes preferências (fig. 1). Poderia esta mudança de comportamento ser devido a um relaxamento na pressão competitiva devido ao menor número de espécies nesse local? Analisando o caso isoladamente, é difícil dar uma resposta

segura a essa pergunta. Dessa mesma forma, é difícil afirmar que a raridade de *P. pradei* se deve à competição com *P. wasmanni* ou que *P. nudicornis* e *P. conicornis* somente podem coexistir em Florianópolis por suas populações serem baixas naquele local. Entretanto, o conjunto das informações obtidas constitui forte indício de que a competição interespecífica possui importante papel na estruturação das comunidades de forídeos que atacam essas duas espécies de *Solenopsis*.

Se a riqueza de espécies associada às formigas lava-pés se deve à diversidade de oportunidades de parasitismo que ela oferece, a formiga argentina (*Linepithema* spp.) é um excelente sistema comparativo. À semelhança de *Solenopsis*, essas formigas fogem da superfície do solo na presença de parasitóides (Orr e Seike 1998), sendo por esse motivo um recurso provavelmente limitado. No entanto, enquanto operárias de *Solenopsis* possuem grande variação de tamanho, *Linepithema* é monomórfica (embora na Serra do Japi possa ter duas formas) (Orr *et al.* 2001) e, por construir ninhos subterrâneos, suas colônias não são tão susceptíveis à perturbação. Assim, trilhas de recrutamento formadas por formigas de tamanho homogêneo podem constituir a única oportunidade de ataque dos forídeos. *Linepithema humile* (Mayr) ocorre em duas de três localidades estudadas e é atacada em ambas por uma única espécie de forídeo, *P. pusillus* Borgmeier. Na terceira localidade, ocorre *L. cf. piliferum*, atacada unicamente por *Pseudacteon* sp. (Orr *et al.* 2001).

Análises filogenéticas baseadas em exame de DNA revelam que *P. wasmanni*, *P. borgmeieri* e *P. pradei*, espécies associadas a *S. saevissima*, e ainda *P. nudicornis*, são mais aparentados entre si do que de outro grupo, formado por *P. litoralis*, *P. tricuspis*, *P. curvatus* e *P. obtusus*, espécies associadas a *S. invicta* (M. R. Orr, comunicação pessoal). Apesar da comunidade ligada a *S. invicta* ser formada por espécies aparentadas, possuem diferentes nichos ecológicos, nichos equivalentes aos da comunidade associada a *S.*

saevissima, sugerindo que a diferenciação se deve não a um eventual parentesco, mas à irradiação adaptativa sofrida por uma espécie ancestral, promovida possivelmente por pressão competitiva (e.g. Losos *et al.* 1998).

Nem tudo, porém, pode ser explicado sob a óptica da partilha de recursos. Por que *P. nudicornis* é tão abundante em Passo do Lontra, sendo a espécie prevalecente até mesmo em colônias perturbadas? (fig. 1) Por que as espécies de colônias existentes nesse local não aumentam em abundância e deslocam *P. nudicornis* mais para as trilhas, como parece ocorrer em outros locais? Em Florianópolis, *P. wasmanni* é uma espécie altamente dominante, mas não surge em trilhas de recrutamento. Apesar disso, as espécies de trilhas desse local não são abundantes (tabela 1). Por que?

As dificuldades com essas questões podem, por um lado, se dever a alguma informação perdida, como por resultado de artefatos metodológicos advindos da necessidade de agrupar, para uma localidade, dados de diferentes áreas. Por outro lado, a atuação de fatores como distúrbios climáticos e presença de inimigos naturais (Connell 1975) ou heterogeneidade espacial (Shorrocks e Sevenster 1995) podem também estar atuando de forma relevante. As comunidades naturais dificilmente estarão sujeitas a apenas uma dessas variáveis, mas a importância relativa entre elas deve variar. Na estrutura da comunidade de moscas que parasitam formigas lava-pés do complexo *S. saevissima*, a partilha de recursos parece ter papel central.

Para programas de controle biológico, como o desenvolvido nos EUA para *S. invicta*, podemos dar duas recomendações básicas. Em primeiro lugar, deve ser descartado o uso de *P. wasmanni*, *P. conicornis*, *P. borgmeieri* e *P. pradei*, se não por sua especificidade a *S. saevissima*, ao menos pela ineficiência em manter populações naturais viáveis em *S. invicta*. Em segundo, a introdução de múltiplas espécies parece ser o

procedimento mais recomendável, uma vez que as diferentes espécies são capazes de coexistir explorando *S. invicta* de forma mais ampla, o que supostamente deve trazer maior impacto sobre sua população.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos às administrações de todas as áreas em que realizamos os estudos pela autorização de acesso, a saber: Instituto Agronômico de Campinas (Faz. Sta. Elisa), Instituto Florestal (Pq. Estadual de Campos do Jordão), Fazenda Cachoeira (Bonito, MS) e Companhia Vale do Rio Doce (Res. Florestal de Linhares). Do Depto. de Biologia da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, Maria Eugênia do Amaral, Frederico Lopes, Masao Uetenabaro, Andréa Laura e Erich Fischer e muitos de seus estudantes e funcionários foram especialmente prestativos oferecendo suporte logístico e amizade nos trabalhos em Passo do Lontra. Não menos atenciosos foram Tânia Castellani e Benedito Lopes, da Universidade Federal de Santa Catarina, em Florianópolis. A pesquisa só se concretizou devido ao apoio financeiro de L. E. Gilbert. Os experimentos de competição só puderam ser realizados devido à dedicada assistência de todos os integrantes do Fire Ant Laboratory, Blackenridge Field Laboratory, Universidade do Texas. S. H. Seike foi bolsista CAPES.

LITERATURA CITADA

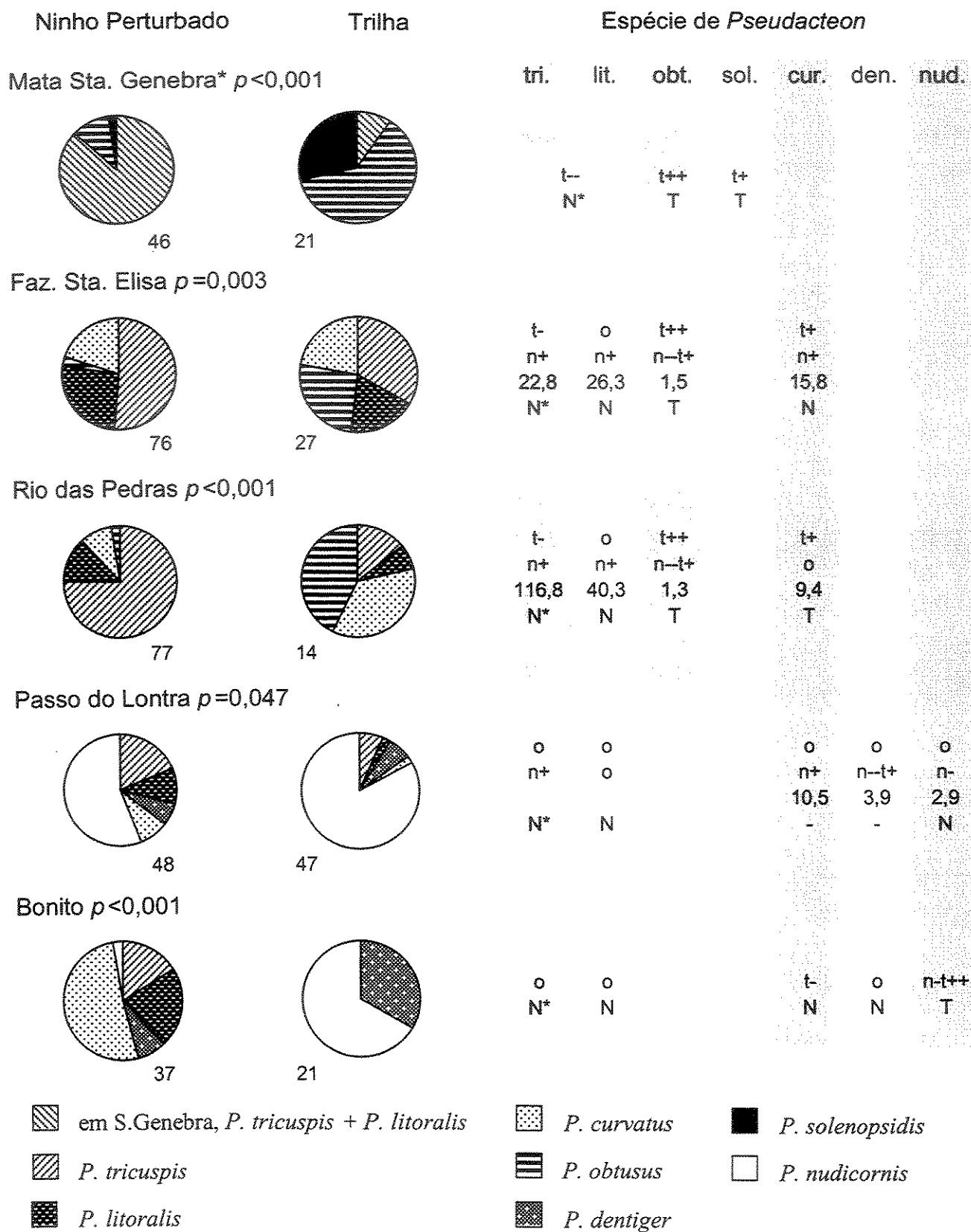
- Allen, G.E., W.F. Buren, R.N. Williams, M. de Menezes, e W.H. Whitcomb. 1974. The red imported fire ant, *Solenopsis invicta*; distribution and habitat in Mato Grosso, Brazil. *Annals of the Entomological Society of America* 67: 43-46.
- Bragança, M.A.L., A. Tonhasca Jr. e T.M.C. Della Lucia. 1998. Reduction in the foraging activity of the leaf-cutting ant *Atta sexdens* caused by the phorid *Neodohrniphora* sp. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 89: 305-311.
- Brown, B.V. 1999. Differential host use by Neotropical phorid flies (Diptera: Phoridae) that are parasitoids of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 33: 95-103.
- Brown, W.L., Jr., e E.O. Wilson. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology* 5: 49-64.
- Buren, W.F., G.E. Allen, W.H. Whitcomb, F.E. Lennartz, e R.N. Williams. 1974. Zoogeography of the imported fire ants. *Journal of the New York Entomological Society* 82: 113-124.
- Connell, J.H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. *In: Ecology and Evolution of Communities* (M. Cody e J. Diamond, editores) pp. 460-490. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Darwin, C. 1859. *The Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London.
- DeBach, P. 1966. The competitive displacement and coexistence principles. *Annual Review of Entomology* 11: 183-212.
- Disney, R.H.L. 1994. *Scuttle Flies: The Phoridae*. Chapman & Hall, London, UK.

- Feener, Jr., D.H. 1981. Competition between ant species: outcome controlled by parasitic flies. *Science* 214: 815-817.
- Feener, D. H., Jr., e B. V. Brown. 1992. Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). *Annals of the Entomological Society of America* 85: 80-84.
- Gause, G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Grant, P.R. 1986. *Ecology and Evolution of Darwin's Finches*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Lack, D. 1947. *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Losos, J.B., T.R. Jackman, A. Larson, K. de Queiroz e L. Rodríguez-Schettino. 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279: 2115-2118.
- MacArthur, R.H. 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39: 599-619.
- Morrison, L.W. e L.E. Gilbert. 1998. Parasitoid-host relationships when host size varies: the case of *Pseudacteon* flies and *Solenopsis* fire ants. *Ecological Entomology* 23: 409-416.
- Morrison, L.W., C.G. Dall'aglio-Holvorcem e L.E. Gilbert. 1997. Oviposition behavior and development of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology* 26: 716-724.
- Orr, M.R. 1992. Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 395-402.

- Orr, M.R. e S.H. Seike. 1998. Parasitoids deter foraging by Argentine ants (*Linepithema humile*) in their native habitat in Brazil. *Oecologia* 117: 420-425.
- Orr, M. R., S. H. Seike e L. E. Gilbert. 1997. Foraging ecology and patterns of diversification in dipteran parasitoids of fire ants in south Brazil. *Ecological Entomology*. 22: 305-314.
- Orr, M.R, S.H. Seike, W.W. Benson e D.L. Dahlsten. 2001. Host specificity of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae), parasitoids that attack *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae) in South America. *Environmental Entomology* 30: 742-747.
- Orr, M.R., S.H. Seike, W.W. Benson e L.E. Gilbert. 1995. Flies suppress fire ants. *Nature* 373: 292-293.
- Porter, S. D., M. A. Pesquero, S. Campiolo, and H. G. Fowler. 1995a. Growth and development of *Pseudacteon* phorid fly maggots (Diptera: Phoridae) in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology*. 24: 475-479.
- Porter, S. D., R. K. Vander Meer, M. A. Pesquero, S. Capiolo, e H. G. Fowler. 1995b. *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of *Pseudacteon* phorid flies (Diptera: Phoridae) in Southeastern Brazil. *Annals of the Entomological Society of America* 88: 570-575.
- Ricklefs, R.E. 1990. *Ecology*. 3rd. edition. Freeman, New York.
- Shattuck, S.O., S.D. Porter e D.P. Wojcik. 1999. *Solenopsis invicta* Buren, 1972 (Insecta, Hymenoptera): proposed conservation of the specific name. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 56: 27-30.
- Shorrocks, B. e J.G. Sevenster. 1995. Explaining local species diversity. *Proceedings of the Royal Society of London Series B – Biological Sciences* 260: 305-309.

- Shorrocks, B., J. Rosewell e K. Edwards. 1984. Interspecific competition is not a major organizing force in many insect communities. *Nature* 310: 310-312.
- Strong, D.R., J.H. Lawton e R. Southwood. 1984. *Insects on Plants – Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Vet, L.E.M. e J.J.M. van Alphen. 1985. A comparative functional approach to the host detection behaviour of parasitic wasps. 1. A qualitative study on Eucilidae and Alysiinae. *Oikos* 44: 478-486.
- Williams, E.E. 1983. Ecomorphs, faunas, island size, and diverse end points in island radiations of anolis. *In: Lizard Ecology – Studies of a Model Organism* (R.B. Huey, E.R. Pianka e T.W. Schoener, editores) pp. 326-370. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Wilson, E.O. 1978. Division of labor in fire ants based on physical castes. *Journal of the Kansas Entomological Society* 51: 615-636.

Guilda de Forídeos de *Solenopsis invicta* (A)



Guilda de Forídeos de *Solenopsis saevissima* (B)

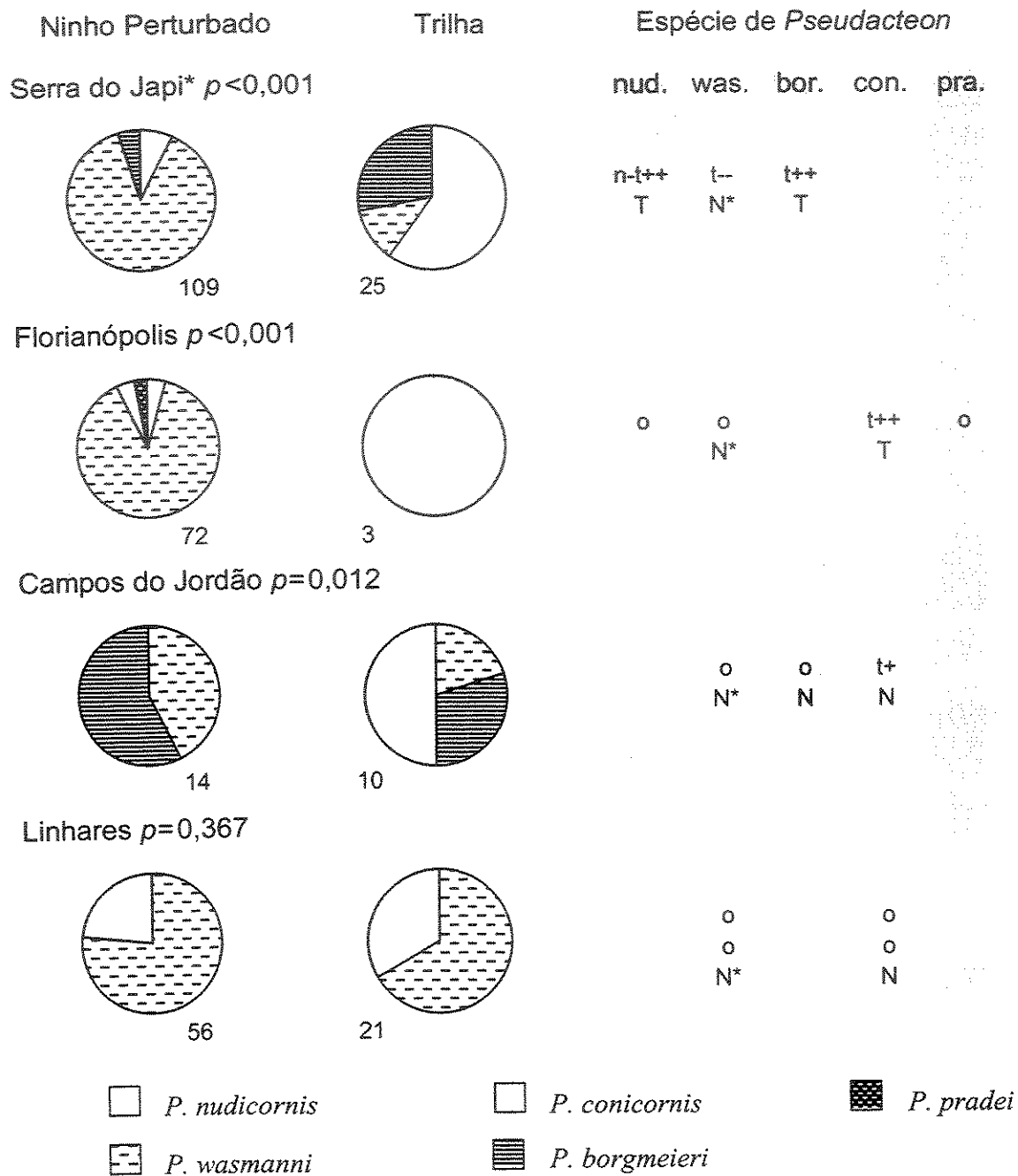


Figura 1. Moscas forídeas atraídas a colônias perturbadas ou trilhas de recrutamento de formigas lava-pés *S. invicta* (A) e *S. saevissima* (B) em diversas localidades. As comparações foram realizadas utilizando o χ^2 e as colunas à direita trazem a influência de cada espécie na significância do teste estatístico: dois sinais positivos ou dois negativos denotam grande peso (valores de desvio padronizado respectivamente superiores a +3 ou inferiores a -3); um sinal positivo ou negativo denotam peso no resultado (valores respectivamente entre +2 e +3 ou entre -3 e -2); a letra que sucede o sinal indica se o desvio ocorreu devido à presença ou ausência em ninho perturbado (n) ou trilha de recrutamento (t) (p.e. “n+” significa mais freqüente em ninhos perturbados do que o esperado ou “t--” muito menos freqüente em trilhas do que o esperado); “o” denota baixo peso ou sem contribuição (desvio padronizado entre -2 e +2). O primeiro conjunto de símbolos, presente para todas as comunidades, resulta da análise dos desvios padronizados do teste de χ^2 realizado com as freqüências de moscas, representada nos gráficos de área. O segundo conjunto, presente para as comunidades de S.Elisa, R.Pedras, P.Lontra e Linhares, resulta de teste realizado com o tempo decorrido para a aparição do forídeo. Os números abaixo dos símbolos são produtos do tempo decorrido para a aparição de um forídeo em trilhas de recrutamento pelo decorrido até a aparição em colônias perturbadas (p.e. em S.Elisa, *P. tricuspis* leva 22,8 vezes mais tempo para surgir em trilhas de recrutamento do que em colônias perturbadas). N* é a espécie padrão utilizada, em análise adicional, como parâmetro comparativo para as demais espécies, sendo N espécies de ninhos perturbados e T espécies de trilhas.

* dados de Mata Sta. Genebra e Serra do Japi trabalhados de Orr *et al.* (1997).

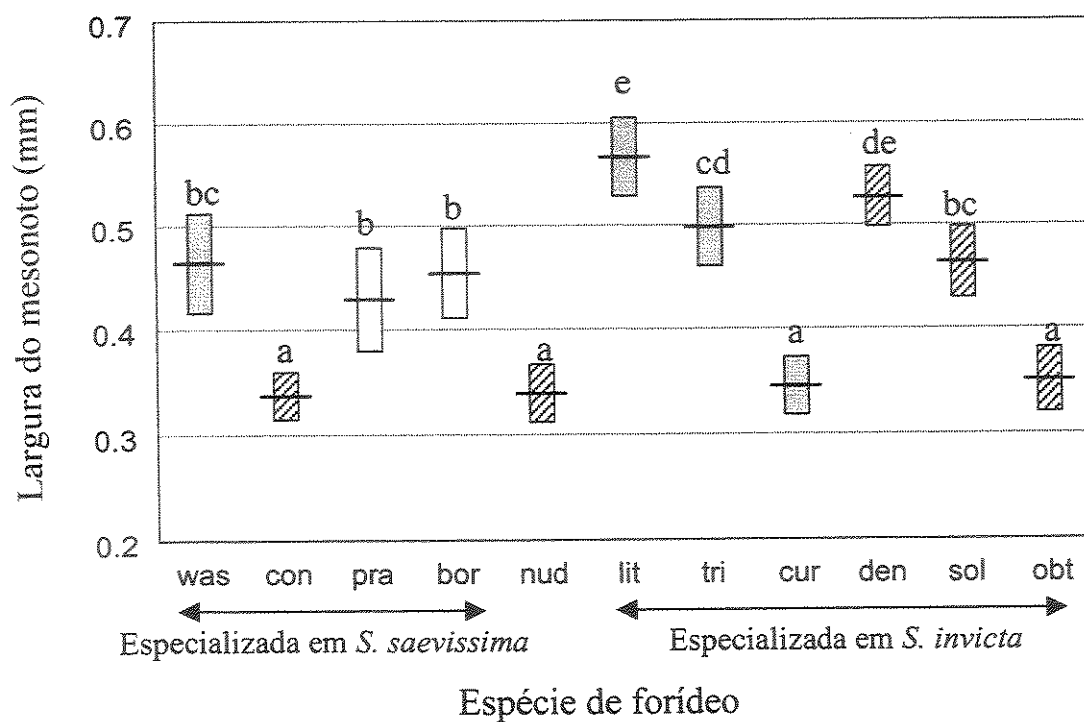


Figura 2. Tamanho das 11 espécies de moscas forídeas (largura mesonoto mm $\pm$ DP) parasitóides de formigas lava-pés. Letras diferentes acima das barras dos desvios denotam diferenças significativas detectadas em teste de Tukey. Em geral, o tamanho entre os forídeos que surgem com maior freqüência em trilhas de recrutamento  ou em ninhos perturbados  não possuem o mesmo tamanho. Não foi possível estabelecer os hábitos de *P. pradei* (pra) e *P. borgmeieri* (bor) .

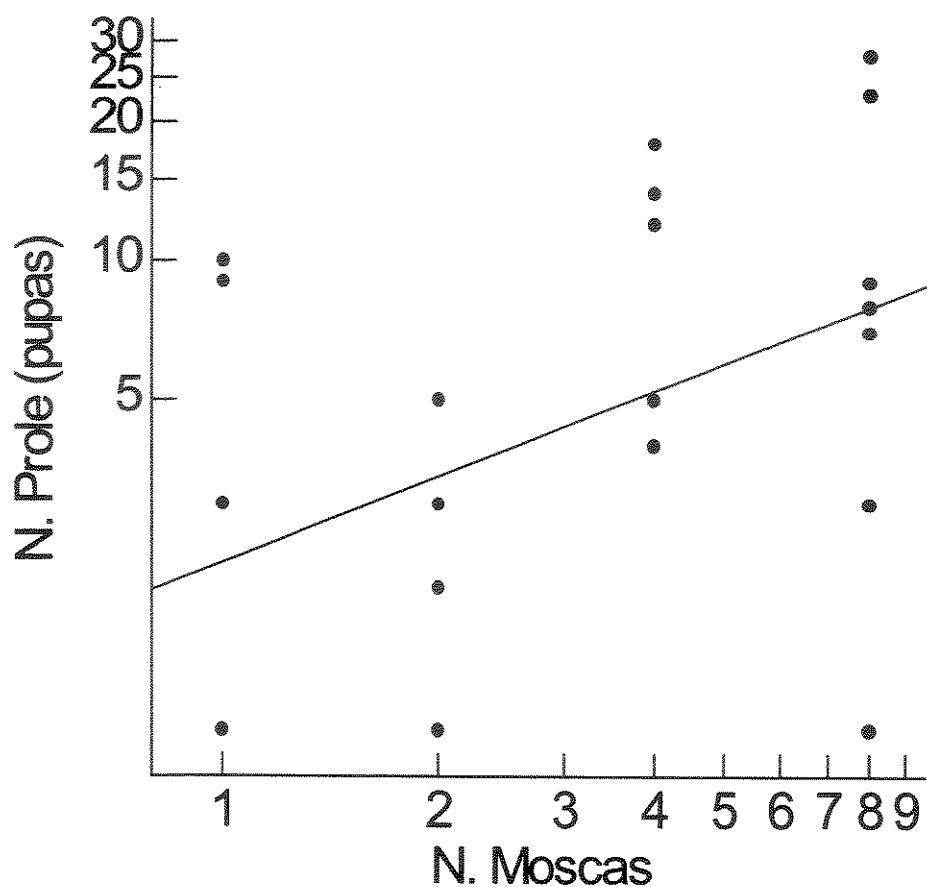


Figura 3. Exposição de formigas lava-pés *Solenopsis invicta* a número crescente de moscas forídeas parasitóides *Pseudacteon tricuspis* resultou em número crescente de pupas de parasitóides. Apesar da grande variação que resultou em baixo coeficiente de determinação ($r^2 = 0,241$), a regressão foi significativa ($p = 0,007$). O número de prole produzido, contudo, não cresceu na mesma proporção do número de moscas adultas colocadas para parasitar as formigas ($b = 0,604$; $t = -1,92$; $p < 0,05$), indicando a existência de competição intraespecífica.

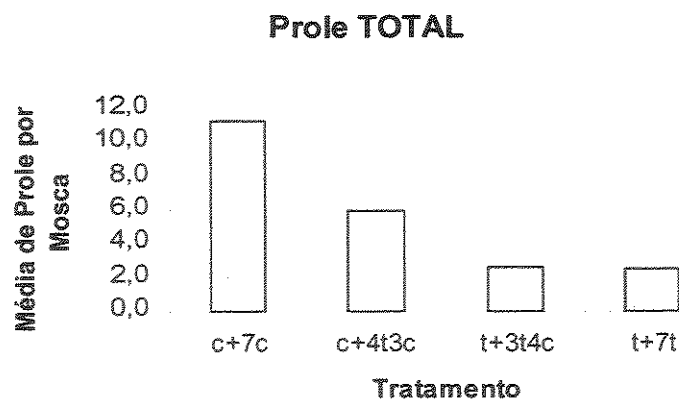


Figura 4. Prole produzida pelos parasitóides *Pseudacteon tricuspis* e *P. curvatus* em duas situações: grupos homogêneos (8 *P. tricuspis* ou 8 *P. curvatus*) ou grupos mistos (4 indivíduos de cada espécie). O gráfico de barras apresenta, da esquerda para a direita, a prole média de um *P. curvatus* na presença de outros 7 indivíduos da mesma espécie; *P. curvatus* na presença de 3 indivíduos da mesma espécie e 4 *P. tricuspis*, *P. tricuspis* com 3 conspecíficos mais 4 *P. curvatus* e, por fim, *P. tricuspis* com 7 conspecíficos.

Tabela 1. Frequência de moscas forídeas do gênero *Pseudacteon*, parasitóides de formigas lava-pés, *Solenopsis invicta* e *S. saevissima* em diferentes localidades. Cada local foi caracterizado pela predominância de apenas uma das espécies de formiga.

Local – Mata de Santa Genebra - Campinas, SP*										Sp. formiga <i>S. invicta</i>	
Situaç\SpMo	tri/lit	obt.	sol.	cur.	den.	nud.	was.	bor.	con.	pra.	TOTAL
Ninho Pert.	40	5	1								46
TriPert/NãoP	-/2	-/13	-/6								-/21
TrilhaTotal**	2	13	6								21
Local – Fazenda Santa Elisa (IAC) - Campinas, SP										Sp. formiga <i>S. invicta</i>	
Ninho Pert.	39	20	2		15		1				77
TriPert/NãoP	14/1	2/1	2/4		6/1						24/7
TrilhaTotal**	23	7	9		12						51
Local – Rio das Pedras - Campinas, SP										Sp. formiga <i>S. invicta</i>	
Ninho Pert.	58	10	2	0	7						77
TriPert/NãoP	-/-	-/-	-/-	-/-	1/-						1/-
TrilhaTotal**	2	1	6	1	6						16
Local – Passo do Lontra, Corumbá, MS										Sp. formiga <i>S. invicta</i>	
Ninho Pert.	9	5			4	3	27				48
TriPert/NãoP	1/0	2/0			0/1	1/1	14/27				18/29
TrilhaTotal**	4	3			1	4	53				65
Local – Bonito, MS										Sp. formiga <i>S. invicta</i>	
Ninho Pert.	6	8			19	3	1				37
TriPert/NãoP	-/-	-/-			-/-	-/-	-/-				-/-
TrilhaTotal**	0	0			0	7	14				21
Local – Serra do Japi, SP*										Sp. formiga <i>S. saevissima</i>	
Ninho Pert.					8	96	5				109
TriPert/NãoP					-/15	-/3	-/7				-/25
TrilhaTotal**					15	3	7				25
Local – Florianópolis, SC										Sp. formiga <i>S. saevissima</i>	
Ninho Pert.					3	64		3	2		72
TriPert/NãoP					0/0	1/0		0/0	0/0		1/0
TrilhaTotal**					0	1		3	0		4
Local – Campos do Jordão, SP										Sp. formiga <i>S. saevissima</i>	
Ninho Pert.						6	8	0			14
TriPert/NãoP						0/0	3/0	0/0			3/0
TrilhaTotal**						2	6	5			13
Local – Reserva Florestal de Linhares, ES										Sp. formiga <i>S. saevissima</i>	
Ninho Pert.						43		13			57
TriPert/NãoP						8/4		7/4			15/8
TrilhaTotal**						22		14			36

*Dados de Orr *et al.* 1997. **A diferença entre o número na célula “TrilhaTotal” e a soma dos números da célula “TriPert/NãoP” (trilhas perturbadas/não perturbadas) reflete o número de forídeos registrados em trilhas cuja perturbação não pudemos determinar (p.e. na Reserva Florestal de Linhar registramos 10 *Pseudacteon wasmanni* de trilhas com perturbação indeterminada [22-8-4=10]).

Tabela 2. Características ecológicas importantes para a partilha de recursos de 11 espécies de moscas forídeas (*Pseudacteon litoralis* [lit], *P. tricuspis* [tri], *P. curvatus* [cur], *P. dedinger* [ded], *P. solenopsidis* [sol], *P. obtusus* [obt], *P. nudicornis* [nud], *P. wasmanni* [was], *P. borgmeieri* [bor], *P. conicornis* [con] e *P. pradei* [pra]) parasitóides de *Solenopsis invicta* (i) ou *S. saevissima* (s), que encontram formigas hospedeiras predominantemente em colônias perturbadas (c) ou trilhas de recrutamento (t). Estas pertencem a cinco categorias de tamanho (a-e) com sete diferentes co-ocorrências (a-g). Os dois pares de espécies destacados com círculos e quadrados (*P. nudicornis* com *P. conicornis* e *P. wasmanni* com *P. pradei*) tiveram suas características ecológicas coincidentes.

Sp. mosca	lit.	tri.	cur.	ded.	sol.	obt.	nud.	was.	bor.	con.	pra.
Formiga Hosped.	i	i	i	i	i	i	iⓈ	Ⓢ	s	Ⓢ	Ⓢ
Trilha x Col.Pert.	c	c	c	t	t	t	Ⓣ	Ⓣ	?	Ⓣ	Ⓣ
Tamanho	e	c d	a	d e	b c	a	ⓐ	ⓑ c	b	ⓐ	ⓑ
Co-ocorrência	a b c	a b c	b c	c	a	a b	c d ⓐ	d ⓑ f g	d f	ⓐ f g	ⓑ

CAPÍTULO 4

RED FIRE ANT *Solenopsis invicta* Buren FORAGING ABSENCE INSIDE BRAZILIAN FORESTS

S.H. SEIKE

*Pós-graduação em ecologia – Departamento de Zoologia, IB, Unicamp – Current address:
Faculdades Padre Anchieta – Caixa Postal 2068 – CEP 13208-990 – Jundiaí, SP, Brazil –
shseike@hotmail.com*

SUMMARY

1. The aggressive *Solenopsis invicta* Buren is an abundant pest ant in the areas where it is exotic and is also common in its native habitat in Brazil.
2. This ant almost always builds its nests in open areas receiving direct insolation.
3. In the present work, undertaken in Brazil, I placed baits inside forests and in open areas to observe the incidence of *S. invicta*'s foraging.
4. The data demonstrate that *S. invicta* does not forage inside the forests and indicate that this ant is, like weed species, benefited by deforestation.
5. Management of this ant should include the maintenance of natural forests and, where possible, establishment of shade plants in areas opened by human activity.

KEYWORDS: deforestation, environment, habitat, pest management, Brazil, insecta.

INTRODUCTION

The red fire ant, *Solenopsis invicta* Buren, a native of South America, typically establishes its nests in open, disturbed places (Tschinkel 1988). Its mounds, replete with galleries where the workers deposit immatures, has termoregulatory function (Hölldobler & Wilson 1990) which it may be the main reason for their location in area of direct insolation.

S. invicta commonly lives near residences and other disturbed places. Due to such proximity and its aggressiveness, accidents with humans are common. Red fire ant poison can generate serious consequences, depending on the number of stings and the victim's sensibility, and can also have negative effects in agriculture (Adams 1986), although it may help control some harmful insects (Reagan 1986).

In the USA, where *S. invicta* is introduced, millions of dollars have been spent on chemical products in unsuccessfully attempts to control it (Davidson & Stone 1989) carrying undesirable secondary effects (Markin *et al.* 1974, Summerlin, Hung & Vinson 1977). In Brazil, where *S. invicta* is native, its abundance is at least four times lower than in the USA (Porter, Fowler & MacKay 1992, Porter *et al.* 1997), but it can causes occasional injury to humans.

Because of the restricted effectiveness of chemical control, greater knowledge is needed on the ecology of *S. invicta* (Tschinkel 1986, 1988), particularly investigating the factors affecting its successes in natural range. In the United States, Tschinkel (1988) found mounds of *S. invicta* mainly in disturbed, open places, and very few inside wooded areas. The related species *S. geminata* has similar biological aspects and requirements to *S.*

invicta, but they seldom occur together, probably a competitive outcome mediated by abiotic factors (Tschinkel 1988). However, as *S. invicta* has displaced many ant species, including *S. geminata*, from many areas since it was introduced 60 years ago (Buren *et al.* 1974), it seems more likely that *S. geminata* remains only on restricted areas less suitable for the competitive superior *S. invicta*.

The limit to its spread at the USA it will probably be the frozen temperatures of north region (Buren *et al.* 1974). In Brazil, the reasons of its restricted distribution on center-north region and absence on east is an unanswered question (Buren *et al.* 1974, Allen *et al.* 1974). This data, however, is dubious because my colleges and I have found *S. invicta* in some sites at São Paulo state (J.C. Trager confirmed the identifications), where Buren *et al.* (1974) and Allen *et al.* (1974) surveys could not. A possible explanation is a identification mistake due to taxonomic trouble. In another hand, a late invasion from center-north ants cannot be discarded, although it is difficult to explain why it did not happen before.

Various have searched for *S. invicta*'s mounds in different habitats (Allen *et al.* 1974; Summerlin, Olson & Fick 1976; Wojcik 1983; Banks *et al.* 1985; Tschinkel 1988; Porter *et al.* 1991, 1997; Porter, Fowler & MacKay 1992) but for foragers just in open areas (Wojcik 1983; Porter *et al.* 1991, 1997; Porter, Fowler & MacKay 1992). Despite there are some accounts about occasional findings of *S. invicta* foragers inside forests (Wojcik 1983), no one are searched it systematically.

If the characteristic mound of *S. invicta*'s nest has a termoregulatory function (Hölldobler & Wilson 1990), the absence of direct insolation inside tree-covered areas could be a non-stimulus for mound construction, hindering the prominent nests.

Furthermore, the soil composition and moisture may affect the mound size, that can be

inconspicuous (Banks *et al.* 1985); despite the moister soil inside forests favors mound construction. To resolve the question, it is necessary to sample foragers of the relative occurrence of *S. invicta* in woodlands and open areas. The present work is the first to study the *S. invicta*'s foraging occurrence inside natural forests in its native range in Brazil.

METHODS

Study was conducted between 1995 and 1998 in three areas of native forest in Brazil. To compare ant foraging inside natural forests and in open areas, *S. invicta* frequencies at food baits were recorded along roads and trails at Mata de Santa Genebra (hereafter SG, 22°49'S, 47°06'W), Campinas, São Paulo state; and Base de Estudos do Pantanal, at the Passo do Lontra (hereafter PL, 19°34'S, 57°01'W), and Fazenda Cachoeira, at Bonito (hereafter BO, approximately 200 km to the south of Passo do Lontra), Mato Grosso do Sul state.

The baits used at SG consisted of canned tuna placed in 6 mm diameter 10 mm long plastic tubes glued in the center of a 60mm diameter circular plastic base. In PL and BO, I used 1 cm thick slices of “Viena” sausages placed directly on the soil. Both, tuna (Hooper & Rust 1997) and sausage (Porter *et al.* 1991, 1997, Porter, Fowler & MacKay 1992) are attractive to *S. invicta* and other generalist ants. To help assure independence between observations, baits were positioned on transect approximately 10 m apart. The presence of *S. invicta* and other ants at the baits were recorded one and two hours after the baits were set out. At each inspection, the presence or absence of *S. invicta* and of other ant species

was recorded. Due to the large number of ant species encountered, they have not been separated by species.

At SG, 101 baits were placed along a road bordering the forest (open area) and separating it from cropland. Two days later, 21 baits were placed along a trail inside the forest (tree covered area). Baits on the road were placed along the margin opposite to the forest border. Both observations, conducted on January 1995, began at 10:00h. At PL, 38 baits were placed along a trail inside a riparian forest and 42 in a trail that crosses an adjacent open area. The experiment, beginning at 8:50h, was performed on July 1998. At BO, a total of 50 baits were placed along a trail inside the riparian forest, and 46 in two contiguous deforested areas. The observations of 30 of the baits of forest and 26 of those of deforested area were did on June 1998, beginning at 15:45h. The observations of another 20 baits belonging each environment were conducted on July 1998, at 10:00h. At both places, PL and BO, the baits placed along open and forested areas was checked almost simultaneously, with a 20-30 min delay.

At SG, to better characterize the distribution of *S. invicta* foragers along the forest border, four days after the first experiment another one was performed where the incidence of *S. invicta* was greatest. Tuna baits were placed at intervals of 10 m along both margins of the road, that was approximately 4 m wide. The roadside bordering cropland will hereafter be called “field border”, and the one, next to the forest, “forest border”. Those of the field border were located on the edge of the road, whereas the ones on the forest border were placed 1 m inside the forest. The edge was occupied mainly by dense grass (>1.5 m tall) and a knife was used to open small gaps where baits were placed. In total, 11 baits were used in each habitat over a distance of 100 m, inspected four times at 30 min intervals.

A third experiment was performed to investigate the response of *S. invicta* foragers to reforestation. At Fazenda Santa Elisa of Instituto Agronômico de Campinas (hereafter SE, approximately 5 km from SG), 52 tuna baits were placed at 5 m intervals along a continuous transect starting in an open grassy field and ending inside a reforested area. Half were located in the grassy and the other half in the wooded area. Four of them fell clearly in a transition between the two environments (two in open area under the influence of the trees, shaded for several hours of the day, and two in wooded area, with direct sun incidence several hours of the day). The wooded area was characterized by diversified tall trees with dense canopy and consequent low sun penetration.

Canopy cover of studied areas at SG and SE was measured using a concave spherical densiometer at 10 points 10 m apart.

The comparison between open and tree covered areas for presence and absence of *S. invicta* at baits was made separately for each location using 2 x 2 chi-square tests for independence. In cases of low expected frequencies, Fisher Exact test was used. The percentage values of canopy coverage obtained at SG and SE were arcsine transformed and compared using *t* test (Zar 1996).

RESULTS

For simplicity, the term “other species” will be used to designate all the “non-*Solenopsis invicta*” species that occurred on the baits. “Other species” include several species of ants, mainly of the genera *Pheidole* and *Camponotus* and of the subfamily

Ponerinae. In PL, the presence of *Linepithema humile* (Mayr) was also frequent. In SG, a Scarabeidae beetle specie occurred in 5 baits.

Natural Forest vs. Open Area

None of the 21 baits placed along 200 m inside the forest at SG was recruited to by *S. invicta*. In contrast, *S. invicta* was present at 49% of the 101 baits placed along the road that separates forest and cropland (table 1), where the largest sequence of baits without *S. invicta* did not exceeded a distance 80 m. Bait occupation outside the forest was significantly greater, evidencing that *S. invicta* is favored by forest absence. During the observation interval, 28 baits were totally removed, mainly by large ants, such as species of *Camponotus* and Ponerinae.

The abundance of *S. invicta* was much lower at PL than at SG, but as like there, only baits placed in the open area were exploited by this ant (Table 1). Although all baits placed inside the forest were occupied by ants, none was *S. invicta* (one bait disappeared early and was excluded from statistics). By the end of 2 h observations, 21 of the baits had disappeared, mostly (76%) from forest transect. They were possibly removed by birds, abundant in the study area. The sausage slices seemed too large to be removed in such a short time between observations by ants, even big Ponerinae and *Camponotus* species (a bird was seen eaten a sausage bait during another study in the same place).

At BO, also only baits in the open area attracted *S. invicta* (Table 1). However, contrasting with the previous results, a relatively large fraction of baits were not exploited by any ants in the 2 h observations. Inside the forest, 27 of the 50 baits had ants present in the first hour, increasing to 36 an hour later (none *S. invicta*). Of the 46 baits exposed in the

open area, 6 recruited *S. invicta* and 25 other species in the first hour, increasing to 7 and 29, respectively, an hour later.

From data of three places together, *S. invicta* replaced other species in 6 interactions and was replaced by another species once.

Field Border vs. Forest Border

While 55% of the 11 baits on the field border were occupied by *S. invicta* after 2 h, none of those at the forest border had fire ants ($p=0.012$, Table 1). However, *S. invicta* workers were seen in the proximity of one of the baits at the forest border, indicating that they are not totally absent in this area, but in lower density at the forest border.

Those baits initially occupied by *S. invicta* were avoided by other species, whereas those initially occupied by a *Pheidole* sp. or a *Camponotus* sp. were subsequently dominated by fire ants. However, the competitive superiority of *S. invicta* was not absolute. In some instances, parts of the tuna baits dominated by fire ants was removed by other ant species (mainly large *Ectatomma* and *Camponotus* species).

Reforested Area vs. Grassy Field

In the grassy field, 18 of the 26 baits (69%) were found by *S. invicta* after 1 h (78% of all of the baits with ants). Whereas, in the same time, 4 baits (18% of the 22 baits occupied by ants) had fire ants in the forested area (Fig. 1). It is notable that all of the baits used by *S. invicta* in the woods were near the edge. None of the more internal baits had *S. invicta* at the first hour.

At the end of the second hour, many baits in the grassy area were abandoned (Fig. 1), seemingly due to the too high insolation for the foragers. Many of the baits abandoned

by *S. invicta* still had workers under the plastic base or inside the grass. In the tree-shaded area, ants did not abandoned any of the baits (to note, the appearance of *S. invicta* inside the wooded area, competing by food with a *Camponotus* and a *Pheidole* species [bait 110; Fig. 1]).

It is not possible to join data from all measurements for general analyses due to lack of independence. Submitting each of the 4 places experiments and the field border vs. forest border experiment as independent observations to sign test, the result was marginally significant ($p=0.063$; Table 1).

The forest canopy at SG was significantly denser than the reforestation at SE (Table 3).

DISCUSSION

Mean bait occupation by *S. invicta* in open areas was greater (38%) than that Porter *et al.* (1997) found for *Solenopsis* sp. (23%) at several sites in South America.

The difference might be explained by the fact that I did the present work just on places where *S. invicta* was present.

The absence of *S. invicta* foraging inside forests (Table 1) strongly indicate that the absence of mounds in this environment (Tschinkel 1988) is not due to hidden nests. The reasons are not known. It might be because nest termoregulation, not possible without direct insolation, is essential for *S. invicta*, restricting its colony to open areas. Since the size of its territory is not wide (Tschinkel, Adams & Macom 1995), the foraging area would be also narrow outside forests. W.S. Buren (*in* Tschinkel 1988) suggested several

subterranean predaceous *Solenopsis* in undisturbed sites may prevent the establishment and survivor of *S. invicta* colonies. The *Solenopsis* predaceous hypothesis remains to be investigated.

An interaction between biotic and abiotic variables is another factor that deserves consideration. In places as PL, vertebrates as birds might be important competitors for resources as dead insects or worms, common food items for *S. invicta* (capítulo 1). The forest environment, where baits disappeared three times more than in open area, seems has more birds. Since its introduction at the USA, *S. invicta* has displaced *S. geminata* (Buren *et al.* 1974), a potential competitor. Nevertheless, in areas with moderate shading or where the water table is depth, *S. geminata* remains, apparently winning the competition (Tschinkel 1988).

Independently of the reasons, however, the absence of *S. invicta* foraging inside Brazilian forests reinforces Tschinkel's (1986, 1988) classification of this ant as a weed species. The human role in increasing opened areas, favorable to the establishment of *S. invicta*, probably has enhanced its success (Tschinkel 1986). This might be a principal reason why *S. invicta* and some of its relatives occur in sufficient abundance to be considered pests where they are native.

As open areas are a necessary requirement for *S. invicta*, the removal of forests create extensive areas favorable for colonization by this ant. One way to reduce its spread is to conserve and restore natural forests. Although reforestation generally is not compatible in many cases, as with most of agriculture systems, it is possible at certain level in many others, such as ranches, parks, and residential and recreation areas. The forested area at SE decreased the presence of *S. invicta* significantly (Fig. 1), even though there was enough space for humans to walk freely. Since this ant species occurs, both in South and North

America, in places with high temperature (Buren *et al.* 1974), a shaded area with trees should be welcome. Reforestation is compatible with other control methods, such as biological or even chemical, and can be helpful for *S. invicta* management.

The inverse relationship between the canopy closure and the presence of *S. invicta* (Table 2) needs to be confirmed. This study, if made in areas with several degrees of canopy covering, can establish the optimum level of shading consistent with human activities and fire ant presence.

ACKNOWLEDGEMENTS

To the José Pedro Oliveira Foundation administration for the access permission to Santa Genebra Forest; to the direction of Fazenda Santa Elisa of the Agronomic Institute of Campinas and Fazenda Cachoeira administration, in Bonito, for the access to its respective properties and the Coordination of Studies of the Pantanal from the Universidade Federal do Mato Grosso do Sul for the use of the area and facilities of the Base of Studies of the Pantanal. Thank to Christiane Holvorcem, Dr. Carlos Fernando S. de Andrade and mainly to Dr. Matt Orr for the enrichment opinions, Cristiano Garcia for the field help in the Pantanal and to Dr. Flávio A.M. dos Santos for the densimeter loan. Gratefulness to CAPES for the author doctorate fellowship and to Dr. L.E. Gilbert for the financial support to the field work (BFL grant).

BIBLIOGRAPHY

- Adams, C.T. (1986) Agricultural and medical impact of the imported fire ants. *Fire Ants and Leaf-cutting Ants. Biology and Management* (eds C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer), pp. 48-57. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Allen, G.E., Buren, W.F., Williams, R.N., de Menezes, M. & Whitcomb, W.H.. (1974) The red imported fire ant, *Solenopsis invicta*; distribution and habitat in Mato Grosso, Brazil. *Annals of the Entomological Society of America*, **67**, 43-46.
- Banks, W.A., Jouvenaz, D.P., Wojcik, D.P. & Lofgren, C.S. (1985) Observations on fire ants, *Solenopsis* spp., in Mato Grosso, Brazil. *Sociobiology*, **11**, 143-152.
- Buren, W.F., Allen, G.E., Whitcomb, W.H., Lennartz, F.E. & Williams, R.N. (1974) Zoogeography of the imported fire ants. *Journal of the New York Entomological Society*, **82**, 113-124.
- Davidson, N.A. & Stone, N.D. (1989) Imported fire ants. *Eradication of Exotic Pests: Analysis With Case Histories*. (eds D.L. Dahlsten & R. Garcia), pp. 196-217. Yale University Press, New Haven.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hooper, L.M. & Rust, M.K. (1997) Food preference and patterns of foraging activity of the southern fire ant (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **90**, 246-253.
- Markin, G.P.; O'Neal, J., Dillier, J.G. & Collins, H.L. (1974) Regional variation in the seasonal activity of the imported fire ant, *Solenopsis saevissima richteri*. *Environmental Entomology*, **3**, 446-452.

- Porter, S.D., Bhatkar, A., Mulder, R., Vinson, S.B. & Clair, D.J. (1991) Distribution and density of polygyne fire ants (Hymenoptera: Formicidae) in Texas. *Journal of Economic Entomology*, **84**, 866-874.
- Porter, S.D., Fowler, H.G. & MacKay, W.P. (1992) Fire ant mound densities in the United States and Brazil (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology*, **85**, 1154-1161.
- Porter, S.D., Williams, D.F., Patterson, R.S. & Fowler, H.G. (1997) Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): escape from natural enemies? *Environmental Entomology*, **26**, 373-384.
- Reagan, T.E. (1986) Beneficial aspects of the imported fire ant: a field ecology. *Fire Ants and Leaf-cutting Ants. Biology and Management* (eds C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer), pp 58-71. Westview Press, Bolder, Colorado.
- Summerlin, J.W., Olson, J.K. & Fick, J.O. (1976) Red imported fire ant: levels of infestation in different land management areas of the Texas coastal prairies and an appraisal of the control program in Fort Bent County, Texas. *Journal of Economic Entomology* **69**, 73-78.
- Summerlin, J.W., Hung, A.C.F. & Vinson, S.B. (1977) Residues in nontarget ants, species simplification and recovery of populations following aerial applications of Mirex. *Environmental Entomology*, **6**, 193-197.
- Tschinkel, W.R. (1986) The ecological nature of the fire ant: some aspects of colony function and some unanswered questions. *Fire Ants and Leaf-cutting Ants. Biology and Management* (eds C.S. Lofgren & R.K. Vander Meer), pp 72-87. Westview Press, Bolder, Colorado.

- Tschinkel, W.R. (1988) Distribution of the fire ants *Solenopsis invicta* and *S. geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in northern Florida in relation to habitat and disturbance. *Annals of Entomological Society of America*, **81**, 76-81.
- Tschinkel, W.R., Adams, E.S. & Macom, T. (1995) Territory area and colony size in the fire ant *Solenopsis invicta*. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 473-480.
- Wojcik, D.P. (1983) Comparison of the ecology of red imported fire ants in North and South America. *Florida Entomologist*, **66**, 101-111.
- Zar, J.H. (1996) *Biostatistical Analysis*, 3rd edn. Prentice Hall, New Jersey.

Table 1. Effect of habitat on the frequency of fire ant, *Solenopsis invicta*, feeding at baits. The five experiments, conducted at four sites, each compares a forested area (top, shaded line) with a open habitat (bottom, white line). Baits used were canned tuna (SG and SE) or sausage disks (PL and BO). The total number of baits sometimes not coincide with the sum of baits explored by *S. invicta* and “other species” because there were baits explored by organisms of both categories that were counted in both columns and baits not explored. Test results refer to contrasts in the frequency of *S. invicta* on baits in each within site between habitat contrast. Due to lack of independence, it was not possible to join all data to general analyses. Sign test for 5 vs. 0 places with more *S. invicta* at open habitat was marginally significant.

Place*	Habitat	Number of Baits			χ^2	<i>p</i>
		Total	<i>S. invicta</i> present	other spp. present		
SG ¹	native forest	21	0	21	17.03	<0.001
	field border	101	49	61		
PL ¹	native forest	37	0	37	**	0.027
	field	42	6	36		
BO ¹	native forest	50	0	39	**	0.004
	field	46	7	32		
SG ²	forest border	11	0	11	**	0.012
	field border	11	6	7		
SE ³	wooded field	26	5	23	13.18	<0.001
	grassy field	26	18	7		
Sign test for 5 experiments						0.063

* the numbers after place name refers to the experiment where the data were collected: 1=natural forest vs. open area, 2=field border vs. forest border; and 3=reforested area vs. grassy space.

** cases with too low expected frequency to use Chi-square analysis; replaced by Fisher's Exact Test (Zar 1996).

Table 2. Percentage of canopy cover of SG natural forest and SE tree planted areas. The statistic analysis was performed on transformed values.

Place	cover (%)	n	<i>t</i>	<i>p</i>
Sta. Genebra (SG)	87	10	5.093	<0,001
Sta. Elisa (SE)	77	10		

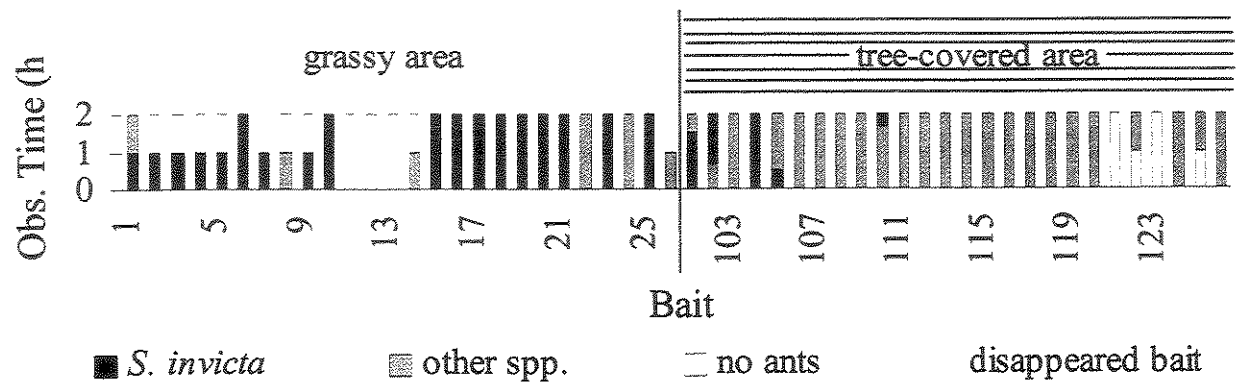


Figure 1. Occupation of tuna baits after 2 hours by ants along a 260 m transect ranging open grassy field and reforested area. Most of the baits with *Solenopsis invicta* are located near the edge of wooded environment (baits 101, 102, 104 and 105). Two cases in which the bait disappeared during the second hour of exposure are represented by half complete bars (baits 7 and 26).

CONCLUSÕES GERAIS

Informações inéditas que contribuem para ampliar o entendimento da interação entre formigas invasoras e moscas parasitóides.

- Revoadas de *Solenopsis saevissima*, ninhos perturbados, trilhas de recrutamento e revoadas de *Solenopsis invicta* consistem oportunidades naturais de parasitismo para moscas parasitóides *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae).
- A probabilidade de um forídeo encontrar um grupo de operárias de *S. invicta* sendo previamente atacado por outro forídeo é maior do que a de encontrar um grupo não atacado.
- O olfato é a via de localização de hospedeiros utilizada por pelo menos 3 espécies de forídeos parasitóides de formigas lava-pés (*Pseudacteon tricuspis*, *P. curvatus* e *P. wasmanni*).
- *P. tricuspis* e *P. curvatus*, parasitóides de *Solenopsis invicta*, são atraídos predominantemente por voláteis presentes no abdome da formiga hospedeira, enquanto *P. wasmanni*, parasitóide de *S. saevissima*, tende a ser atraído por voláteis da cabeça.
- A eficiência de *P. tricuspis* na produção de prole diminui com o aumento do número de moscas atacando um grupo de formigas, sugerindo a existência de competição intraespecífica.

- Existem duas guildas distintas de forídeos associadas ao complexo *Solenopsis saevissima*: uma, composta por *P. wasmanni*, *P. conicornis*, *P. borgmeieri* e *P. pradei*, é associada exclusivamente a *S. saevissima* enquanto outra, composta por *P. tricuspis*, *P. litoralis*, *P. curvatus*, *P. solenopsidis*, *P. obtusus* e *P. cf. dentiger*, é associada exclusivamente a *S. invicta*. A única espécie associada às duas espécies de formiga é *P. nudicornis*.
- Cada guilda é composta por espécies com características ecológicas distintas existindo equivalentes ecológicos entre as guildas, sugerindo fortemente estruturação por partilha de partilha de recursos.
- A existência de um nicho ecológico distinto para cada espécie de *Pseudacteon* sugere as introduções múltiplas como melhor estratégia de controle biológico de *S. invicta* nas áreas em que essa formiga é exótica.
- *S. invicta* não forrageia dentro de matas, sugerindo fortemente que sua relativa abundância no Brasil, onde é nativa, é devido ao menos em parte aos desmatamentos.
- Forídeos *Pseudacteon* spp. também suprimem trilhas de recrutamento da formiga argentina, *Linepithema* sp.
- As formas de *Linepithema* atacadas por *Pseudacteon* spp. no Brasil são morfologicamente diferentes de *Linepithema humile* dos EUA.

- *L. humile* dos EUA e as *Linepithema* do Brasil morfologicamente semelhantes a ela não atraem *Pseudacteon* spp., inviabilizando o uso desses parasitóides em programas de controle biológico da formiga argentina norte-americana.

ANEXOS

Produção científica durante o doutorado.

ANEXO 1.

Ecologia do forrageamento e padrões de diversificação de dípteros parasitóides de formigas lava-pés no Brasil.

Foraging ecology and patterns of diversification in dipteran parasitoids of fire ants in south Brazil

MATTHEW R. ORR,* SERGIO H. SEIKE† and
LAWRENCE E. GILBERT

Department of Zoology and Brackenridge Field Laboratory, University of Texas, Austin, Texas, U.S.A., †LIIP, Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brazil

Abstract. 1. At least sixteen species of parasitoid flies in the genus *Pseudacteon* (family Phoridae) attack fire ants in the *Solenopsis saevissima* subcomplex in South America. Little is known of behavioural or ecological differences among *Pseudacteon* parasitoids of fire ants, although their coexistence in multispecies communities would suggest that important differences exist. Seven *Pseudacteon* species in two separate communities were studied in south-east Brazil. The way in which hosts detect and respond to the presence of parasitoids, attack rates of the parasitoids, and host location behaviour of the parasitoids were examined.

2. Reductions in fire ant recruitment were more closely related to the number of ants attacked along a foraging trail than to the amount of time that a phorid was present.

3. *Pseudacteon solenopsidis* differed from other phorid species by flying backwards while pursuing ants, by attacking at lower rates than other phorids, and by spending longer around fire ant foraging trails than other phorids before departing. Fire ant recruitment to food often rebounded in the continued presence of *P. solenopsidis*.

4. In each of the two communities, certain *Pseudacteon* species appeared frequently at *Solenopsis* foraging trails, whereas others appeared predominantly at mound disturbances. Two distinct size classes of phorids were present in each community, and the community with the larger ant host species also had a third and larger phorid species. No phorid species from the same community had similar body sizes and similar host location behaviours, although numerous species from different communities shared both of these traits.

5. Heterogeneity in host size and in the ecological circumstances under which hosts are vulnerable to attack appears to have influenced the evolution and perhaps maintenance of diverse *Pseudacteon* communities.

Key words. Biological control, host location, parasitoid, Phoridae, *Pseudacteon*, red imported fire ant, *Solenopsis*, species diversity.

Introduction

Many species of adult ants are attacked by host-specific parasitoids in the family Phoridae (Disney, 1994). In order to avoid parasitism by phorids, ants lose competitive interactions over food (Feener, 1981), fail to recruit to food resources (Feener, 1988; Orr, 1992; Orr *et al.*, 1995) or abandon food resources (Feener & Brown, 1992; Porter *et al.*, 1995a). It is

possible that the loss of resources ants incur while responding to phorids may limit their population growth, which makes phorid parasitoids candidates for biological control of invasive ants (Borgmeier, 1938; Feener, 1981; Orr *et al.*, 1995; Porter *et al.*, 1996). At least sixteen species of phorid parasitoids in the genus *Pseudacteon* attack a narrow range of fire ants in the *Solenopsis saevissima* subcomplex in South America (Trager, 1991; Disney, 1994). An invasive ant species in the subcomplex, the red imported fire ant [*Solenopsis wagneri*, formerly *Solenopsis invicta* (Bolton, 1995); hereafter referred to as *S. invicta* because this name has gained common usage] hosts at least seven *Pseudacteon* species, which occur in multispecies

*Correspondence: Dr Matthew Orr, Department of Biology, San Francisco State University, San Francisco, CA 94132, U.S.A. E-mail: morr@sfsu.edu

communities (Williams, 1980; Orr *et al.*, 1995; Porter *et al.*, 1995b). Under the definition put forth by Mills (Mills, 1994), *Pseudacteon* attacking *S. invicta* belong to the same guild because all attack and kill the same host stage after developing endoparasitically.

The large number of phorid species hosted by *S. invicta* and other ants in the subcomplex exceeds the diversity of phorids hosted by most other ants (Disney, 1994). One factor influencing this diversity may be host size polymorphism within colonies of *Solenopsis* (Tschinkel, 1988). *Pseudacteon* complete their development within the head capsules of fire ants (Porter *et al.*, 1995b), and the sizes of different *Pseudacteon* species correlate with the sizes of worker ants they choose to attack (Morrison *et al.*, 1997). In addition, some *Pseudacteon* species forage at different times of day (Pesquero *et al.*, 1996). Variability in host size and in the abiotic conditions under which hosts are vulnerable to attack may in part explain *Pseudacteon* species diversity, although variability in host size exists as well for less diverse phorid assemblages attacking other ants [e.g. *Atta* (Orr, 1992; Feener & Brown, 1993) and *Camponotus*].

This study investigates the behavioural and ecological diversity of *Pseudacteon* parasitoids of fire ants in South America. Little is known about differences in behaviour among these parasitoids in the field, and no attempts have been made to understand *Pseudacteon* communities in the context of species differences. Species differences may help to explain why so many parasitoids co-occur in the same guild. In this study, the three questions listed below were examined. What cues do fire ants use to detect or respond to *Pseudacteon* parasitoids? Does the attack behaviour of *Pseudacteon* parasitoids vary, and, if so, does such variation influence host ant responses? Does the ecology of host location, attack behaviour, and phorid body sizes within natural *Pseudacteon* communities contribute to an understanding of *Pseudacteon* community diversity?

Methods

Study sites, host ants, and phorid identification

Experiments were performed between 27 March and 8 December 1995. Two sites in São Paulo State, south-east Brazil, were used for this study. Serra do Japi (hereafter Japi; 23°16'S, 47°00'W; 350 km²), is a semideciduous forest ranging from 700 to 1300 m elevation, 60 km north-east of São Paulo. Mata Santa Genebra (hereafter Genebra; 22°49'S, 47°06'W; 250 ha) is a small semideciduous municipal reserve 50 km north-east of Japi. Ants studied at Japi were identified as *S. saevissima* and colonies at Genebra were identified as *S. invicta* by J. Trager (Trager, 1991; Bolton, 1995). Mounds of each species were found in open areas, particularly along road and trail sides.

Pseudacteon species were captured with an aspirator, killed in a freezer, and identified under a dissecting microscope using Borgmeier (1969) and Borgmeier & Prado (1975). Once the distinct structure of the ovipositor of each species at a site became familiar, individuals could be aspirated into small

plastic tubes, identified quickly with a 10× hand lens, and released where captured. *Pseudacteon solenopsidis* was the only phorid observed that flew backwards while pursuing ants. Because of its unique behaviour, *P. solenopsidis* could be identified without being captured. *Pseudacteon litoralis* and *P. tricusps* were difficult to distinguish from one another without being captured; either could be distinguished from the other phorids at Genebra, *P. solenopsidis* and the much smaller *P. obtusus* and *P. curvatus*. Occasionally, individuals that were either *P. litoralis* or *P. tricusps* appeared at a foraging trail and departed too quickly to be captured. Hence, for some analyses, these two species were lumped.

Fire ant responses to phorids

A test was conducted to find out whether reductions in fire ant recruitment in the presence of phorids were explained better by the time a phorid was present at a trail or by the number of attacks occurring at a trail. To begin the experiment, a bait was placed 20 cm from either an underground tunnel entrance or a mound. A 25 × 13-cm area between the bait and the mound or tunnel was covered with sand and/or white plastic in order to facilitate viewing of phorids when they arrived. Pieces of tuna small enough for a few foragers to carry were placed near the mound or tunnel holes, which stimulated searching behaviour and discovery of the bait. The bait consisted of a 3-ml syringe, with its narrow end cut off and tuna packed into it to a depth of 3 cm. To maintain uniform accessibility of the baits to ants, the plunger of the syringe was pushed forward as ants depleted the tuna. A plastic box (25 × 15 × 5 cm) with a fine mesh lid was used to cover the bait, the tunnel entrance, and the recruitment trail. The box prevented *Pseudacteon* from attacking ants prior to the establishment of steady recruitment. Trails were shaded naturally or by an umbrella. After 30 min, ant recruitment (defined hereafter as the number of ants approaching the bait past a fixed point on the foraging trail) was recorded for a 3-min period. After the first count of recruitment, the box protecting the ants from phorid attack was removed. Recruitment was measured at 15-min intervals thereafter. Between counts, trails were observed continuously. When a *Pseudacteon* arrived, it was allowed to attack ants for up to 5 min, and then removed for identification. An attack was recorded if a phorid darted down and made contact with an ant. Immediately after the phorid was removed, ant recruitment was measured again.

For each trial, change in recruitment was quantified by dividing recruitment after phorids were removed by the last count before phorids arrived and plotting this ratio against (i) the time that the phorid was present and (ii) the number of attacks. The plots did not conform to the assumptions of regression analysis because of unequal variance in the dependent variable at different values of the independent variable, so categorical divisions were made in the independent variables (< 3.5 or > 3.5 min present; < four or > four attacks) and dependent variable (recruitment after phorids divided by recruitment before < 0.2 or > 0.2) and data were

Table 1. Phorid communities at Genebra and Japi. The ecological circumstance under which each phorid species commonly appeared (M, mound; MT, mounds and trails; see Fig. 7) is in parentheses beside each species name. Length and width measurements are of the mesonotum. Within each community, body sizes different at the 0.01 level are marked with different alphabetical superscripts. The species of fire ant host present in each community and the mean head width of its largest workers are listed in column 1. Head widths (mm + SD) of *S. saevissima* and *S. invicta* differed at the 0.0001 level.

Community	<i>Pseudacteon</i> species	Length ($\bar{x} \pm \text{SD}$)	Width ($\bar{x} \pm \text{SD}$)	<i>n</i>
Santa Genebra <i>S. invicta</i> 1.21 $\pm$ 0.07	<i>P. litoralis</i> (M)	0.51 $\pm$ 0.04 ^a	0.57 $\pm$ 0.03 ^a	15
	<i>P. tricuspidis</i> (M)	0.42 $\pm$ 0.04 ^b	0.49 $\pm$ 0.03 ^b	15
	<i>P. solenopsidis</i> (MT)	0.40 $\pm$ 0.06 ^b	0.47 $\pm$ 0.04 ^b	20
	<i>P. obtusus</i> (MT)	0.26 $\pm$ 0.05 ^c	0.35 $\pm$ 0.04 ^c	9
Serra do Japi <i>S. saevissima</i> 1.09 $\pm$ 0.05	<i>P. wasmanni</i> (M)	0.43 $\pm$ 0.04 ^a	0.47 $\pm$ 0.04 ^a	15
	<i>P. borgmeieri</i> (MT)	0.40 $\pm$ 0.04 ^a	0.45 $\pm$ 0.04 ^a	15
	<i>P. nudicornis</i> (MT)	0.29 $\pm$ 0.03 ^b	0.34 $\pm$ 0.02 ^b	8

analysed using a 2×2 χ^2 -test. The categories in the χ^2 -test were chosen to minimize the variance in the row and column totals of the 2×2 contingency tables. In all, twenty-six trials were performed at tunnel entrances and forty-five at mounds. Using measurements of tunnel length from North American colonies (Markin *et al.*, 1975), it was estimated that fewer than 10% of the tunnels used here belonged to the same colony. With the exception of two mounds that were each used twice, no mound was used for more than one trial.

A similar experiment was performed to investigate whether differences between study sites existed in the recruitment responses of ants to phorids that were present over a long period. Because both the ants and phorids present at each site were different, this experiment could not distinguish effects caused by different ant species from effects caused by different phorid species. None the less, it offered a preliminary look into potential variation in fire ant responses to phorids. The same experimental protocol as above was used, except that phorids were not removed from foraging trails. Recruitment was recorded every 30 min for at least 90 min after a phorid appeared at a trail. At trails with phorids, minimum counts of recruitment were always made after phorids arrived. At trails without phorids, minimum counts of recruitment were not made until after a peak in recruitment. If a phorid departed prior to 90 min after it first appeared, recruitment was recorded for at least another 30 min. If a phorid did not arrive within 2 h, the trail was used as a control to measure recruitment variation in the absence of phorids. Counts of recruitment were log transformed to equalize variances.

During these experiments, all of the phorids appearing at trails at Genebra were *P. solenopsidis*, which could be recognized without being captured because of its behaviour of flying backwards. Phorids appearing at Japi could not be identified by behaviour alone; because they were not captured in this experiment, their species identity was unknown. Therefore comparisons were made between *S. invicta* attacked by *P. solenopsidis* at Genebra and *S. saevissima* attacked by all other phorids at Japi. For statistical analysis, each recruitment trail was classified according to its study site (Genebra or Japi) and whether phorids arrived or did not arrive. Data were analysed using a two factor repeated measures ANOVA, with

study site and the presence or absence of phorids as the factor effects, and the high and low counts of ant recruitment at a trail as repeated measures. Maximum levels of foraging were also compared between sites and between trails with and without phorids using a two way ANOVA.

Phorid behaviours

Three aspects of phorid behaviour that might influence the responses of fire ants are the attack rate of the phorid, the amount of time that it remains at a trail before departing, and the ants it chooses to attack. In the above experiments, the attack rate (attacks/min) of each identified phorid was recorded for 2–5 min. To include possible effects of host availability on attack rate, attack rates were analysed using an analysis of covariance, with phorid species as the classification variable, ant recruitment (last count before phorid arrival) as the covariate, and a phorid species $\times$ ant recruitment interaction term. Among species that were not influenced by host availability, attack rates were square root transformed and compared using a Kruskal–Wallis test and pairwise comparisons (Neter *et al.*, 1985).

The amount of time that *P. solenopsidis* spent at a foraging trail was compared with the time that species from Japi remained at foraging trails. Time was divided into four 30-min intervals and the number of phorids at each site staying for each time interval was compared using a χ^2 -test. The amount of time that *P. solenopsidis* chased ants of different sizes was studied by attracting ants to small ($\approx 3 \text{ cm}^3$) pieces of tuna. When *P. solenopsidis* arrived at a trail, chase times were recorded and chased ants were collected. Ant head widths were measured under a dissecting microscope with an ocular micrometer. Chase times and head widths were log transformed. The hypothesis that chase times increase with the size of the pursued ant was tested using regression analysis.

Phorid host location behaviours and body sizes

During the course of the experiments, it became apparent that the *Pseudacteon* species appearing at ant foraging trails

differed from those seen commonly at disturbed mounds. In order to test whether *Pseudacteon* species differed in their host location behaviours, flies were collected from disturbed mounds in the vicinity of experimental sites at foraging trails. Collections at mounds and trails were interspersed in time; collections at mounds were often made immediately after an experiment at a foraging trail ended. Phorid body sizes (mesonotum width and length) were measured to determine whether communities exhibited any structure with regard to the sizes of the phorid species present. *P. littoralis* was the largest phorid species present in either community. In order to determine whether it also attacked the larger ant host, samples of the largest workers of *S. invicta* and *S. saevissima* were collected by breaking open a mound until brood was exposed and collecting five of the largest ants visible. Five colonies from throughout the study area at Japi and five colonies from a field ≈ 5 km from Geneva were used. Mounds from the field near Geneva were used because the phorid communities at the field and at Geneva were identical and *S. invicta* was not building mounds inside Geneva at the time that colonies were sampled.

Results

Phorid species and fire ant responses to phorids

The phorid species that commonly appeared at Japi and Geneva during the course of the study are shown in Table 1. One *P. pradei* appeared at a foraging trail at Japi and *P. curvatus* appeared at two mounds at Geneva. Because *P. pradei* and *P. curvatus* seldom appeared they were not included in the analyses, although they may be important components of the phorid community during seasons or years outside this study. Species composition of the community at Santa Geneva changed over the course of the study. *Pseudacteon solenopsidis* was the only species that appeared at ant foraging trails from March to July; however, *P. obtusus* was the most common species at foraging trails when phorid communities were characterized by making simultaneous collections at mounds and trails from September to December.

There was no sign that an ant could detect a phorid unless the phorid attempted to oviposit, made incidental contact, or hovered 1 or 2 mm in front of an ant's face. With the exception of *P. solenopsidis*, incidental contact and hovering directly in front of an ant seldom occurred. After an attack, ants raised themselves up straight on their legs, turned to their sides, or raised and sometimes 'flagged' their gasters (Obin & Vander Meer, 1985; Porter *et al.*, 1995a). Sometimes attacked ants remained frozen in these positions for minutes. The difference in ant recruitment before and after phorids arrived (75 + 47 ants) greatly exceeded the mean number of ants attacked on a trail (4.7 + 4.2). This response by many ants after only a few attacks along a trail may create the impression that ants detect phorids without being contacted. However, there was no relationship between changes in ant recruitment and the time a phorid was present (Fig. 1a). In contrast, the number of attacks on a trail clearly influenced ant recruitment (Fig. 1b).

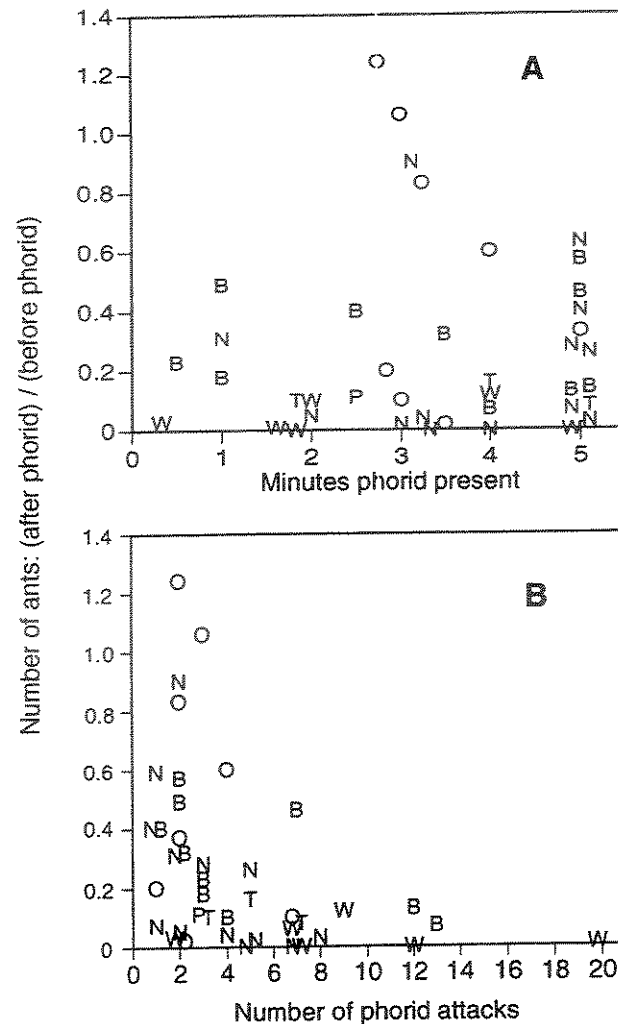


Fig. 1. The y-axis in both (A) and (B) shows the change in ant recruitment in the presence of phorids, which was measured as the number of fire ants recruiting to a bait immediately after a phorid was present divided by the number of ants recruiting before a phorid arrived; the lower the value, the more foraging diminished in the presence of phorids. x-axis in (A) shows the time a phorid was present at a trail; x-axis in (B) shows the number of phorid attacks. There was no relationship between changes in ant recruitment and the time a phorid was present ($\chi^2 = 0.6$, d.f. = 1; $P = 0.59$). In contrast, changes in ant recruitment were related to the number of attacks on the trail ($\chi^2 = 10.9$, d.f. = 1; $P < 0.001$). Phorid species are T = *Pseudacteon littoralis* or *P. tricuspidis*; O = *P. obtusus*; W = *P. wasmanni*; B = *P. borgmeieri*; N = *P. nudicornis*.

Because attacks influenced recruitment more strongly than the time a phorid was present, it would appear that contacted ants communicate the presence of phorids chemically to their nestmates.

At trails where phorids were not removed, no clear difference existed between sites in the changes in ant recruitment caused by the presence of phorids (Fig. 2). The highest levels of ant recruitment did not differ between sites ($F = 1.45$, d.f. = 1, 58; $P = 0.23$) or between trails with phorids and trails without

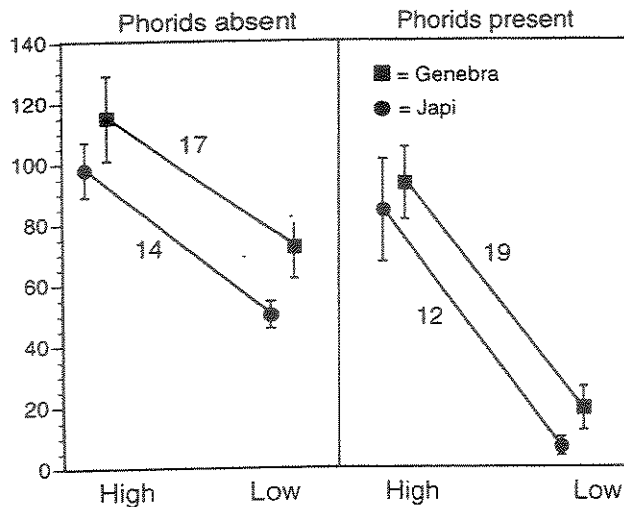


Fig. 2. Maximum ant recruitment (High) and minimum ant recruitment (Low) at a trail at Genebra (Squares) and Japi (Circles). There was no tendency for variation in recruitment at a trail to differ between Japi and Genebra, as indicated by an insignificant three way interaction between site, the presence or absence of phorids, and repeated measures of foraging (high and low) at a trail ($F = 3.6$, d.f. = 1, 58, $P = 0.06$), although the interaction was almost significant. Unsurprisingly, there was a large effect of phorids on differences between high and low foraging at a trail ($F = 62$, d.f. = 1, 58; $P < 0.0001$). Sample sizes are beside each line.

phorids ($F = 2.42$, d.f. = 1, 58; $P = 0.12$), suggesting that there was no tendency for either ant species to recruit to higher levels and no tendency for phorids to find the busiest trails. Even though sites did not differ in maximum recruitment, *S. saevissima* failed to recruit to baits $\approx 25\%$ of the time, and *S. invicta* always recruited, which suggests that the two ant species did differ somewhat in their motivation to recruit.

Unexpectedly, the depressive effect of *P. solenopsis* on *S. invicta*'s recruitment (Fig. 2) often did not last (Fig. 3). At half (ten of twenty) of the foraging trails visited by *P. solenopsis*, ant recruitment rebounded within 90 min to levels comparable with recruitment before *P. solenopsis* arrived (Fig. 3). At the other ten trails visited by *P. solenopsis*, rebounds in recruitment occurred after 90 min at two trails; no decline in recruitment occurred at three trails; a decline with no rebound occurred at two trails; and flies departed in less than 90 min at three trails. Twenty-one flies from eight trails were captured and identified as *P. solenopsis* females, which confirmed identifications based on behaviour and suggested that male flies were not abundant at foraging trails. The long-term effects of other phorid species were not easy to compare with *P. solenopsis* because other species remained at trails for considerably less time (below).

Phorid behaviours

Attack rates were influenced by a significant interaction between the phorid species attacking and the number of ants recruiting to the bait (Fig. 4). Due to the significant interaction,

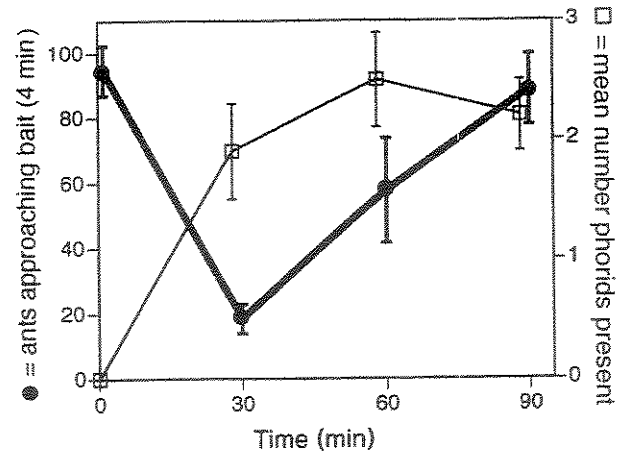


Fig. 3. Closed circles show ant recruitment to a bait over 90 min at ten foraging trails visited by *Pseudacteon solenopsis*. Open squares show the mean number of *P. solenopsis* present. Time zero was the last count of ant recruitment before *P. solenopsis* arrived. Despite an initial decrease, ant recruitment rebounded over 90 min in the continued presence of *P. solenopsis* at these ten trails.

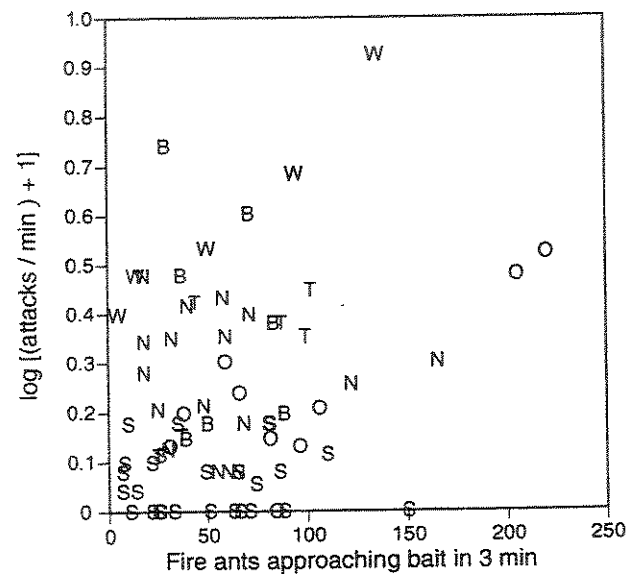


Fig. 4. *Pseudacteon* attack rate (attacks/min.) vs. ant availability (recruitment during 3 min immediately before phorids arrived). Letter symbols are the same as in Fig. 1. Ant availability interacted with the phorid species to influence attack rate ($F = 3.5$, d.f. = 5, 62; $P = 0.008$). However, when phorid species that appeared more often at disturbed mounds than at foraging trails were not included in the analysis, the interaction ($F = 0.4$; d.f. = 3, 53; $P = 0.76$) and effect of recruitment ($F = 1.6$, d.f. = 1, 53; $P = 0.21$) disappeared for recruitment below 165 ants per min. *P. solenopsis* (0.15 ± 0.18 SD attacks per min) attacked at a lower rate than *P. borgmeieri* (1.77 ± 1.53), *P. nudicornis* (0.93 ± 0.57) ($P = 0.05$), but not *P. obtusus* (0.50 ± 0.30) ($P = 0.06$). Pairwise comparisons of attack rates among *P. obtusus*, *P. borgmeieri*, and *P. nudicornis* were not significant ($P = 0.80$ or higher).

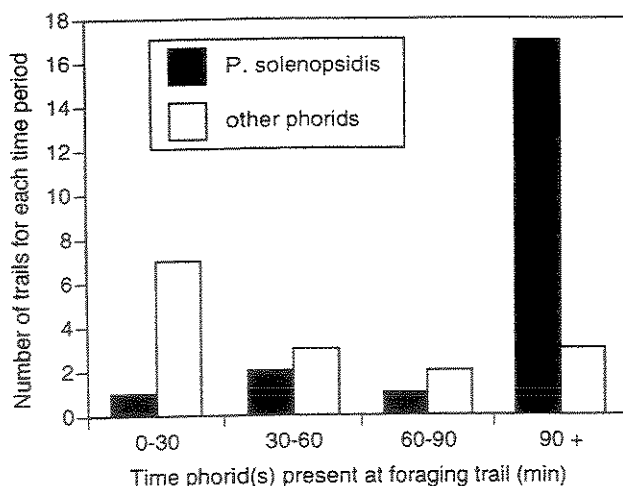


Fig. 5. x-axis shows the time that a phorid remained at an ant foraging trail before departing. y-axis shows the number of observations for each time interval. *Pseudacteon solenopsis* (black bars) remained at trails longer than the phorid species at Japi (open bars; $\chi^2 = 14$; d.f. = 3; $P < 0.003$).

attack rates for all species could not be compared meaningfully. However, if species that appeared more commonly at mounds than at foraging trails (*P. wasmanni*, *P. litoralis* and *P. tricusps*; see below) were not included in the analysis, there was no longer any effect of recruitment on attack rate at ant recruitment levels experienced by all phorid species (< 170 ants per min). Of the phorids that commonly located foraging trails, *P. solenopsis* attacked more slowly than two of the remaining three species (Fig. 4).

Pseudacteon solenopsis remained at trails longer than other phorids (Fig. 5). *Pseudacteon solenopsis*'s low attack rate and the tendency of *S. invicta* to continue foraging in its presence may explain why *P. solenopsis* did not depart as quickly as other phorids. Its tendency to fly immediately in front of an ant apparently made it easy for an ant to detect, and oviposition attempts were frequently preceded by long chases. During these chases, *P. solenopsis* pursued and attacked large ants preferentially (Fig. 6). Only eleven of the 149 ants pursued during 36.5 min of chases in Fig. 6 were attacked. This attack rate (0.3 attacks per min) is greater than the rate of *P. solenopsis* in Fig. 4, probably because it does not include time that *P. solenopsis* spent perched and/or because larger baits were used, which greatly increased the availability of potential hosts.

Pseudacteon host location and community composition

Phorid species that visited ant foraging trails least commonly were most common at mound disturbances, and vice versa (Fig. 7). It would appear that mound disturbances, either through the strength or type of cue present, are considerably more attractive than ant foraging trails to *P. litoralis*, *P. tricusps* and *P. wasmanni*. In contrast, the other four *Pseudacteon* species arrived more often at foraging trails than at disturbed

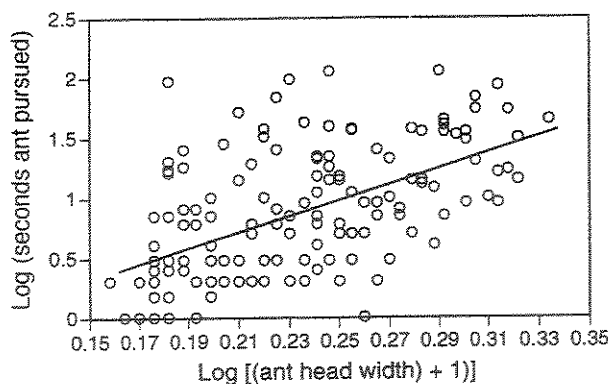


Fig. 6. *Pseudacteon solenopsis* chased large ants longer than small ants ($F = 55$; d.f. = 1, 147; $R^2 = 0.27$; $P < 0.0001$). The mean head width of attacked ants (1.07 ± 0.04 mm) was greater than the mean head width of ants that were chased but not attacked (0.69 ± 0.15 mm; $P < 0.0001$).

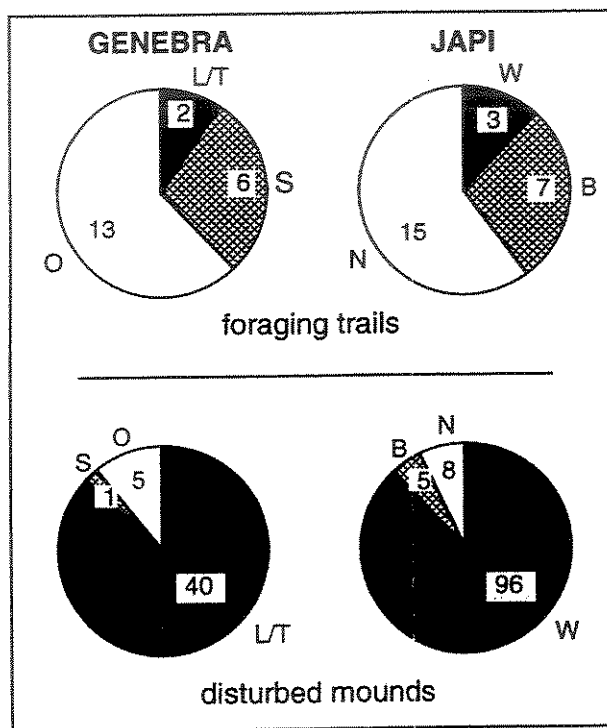


Fig. 7. Relative abundance of different *Pseudacteon* species appearing at foraging trails (top) and disturbed mounds (bottom) at Genebra and Japi. Species appearing frequently at disturbed mounds appeared less often at foraging trails at both Genebra ($\chi^2 = 37$, d.f. = 1; $P < 0.0001$) and Japi ($\chi^2 = 61$, d.f. = 1; $P < 0.0001$). At foraging trails, only the first phorid to arrive was included in this figure, since those that arrived second may have been attracted by the ant response to the first phorid. Letters identify species as in Fig. 1 (except L/T = *P. litoralis* and *P. tricusps*). *Pseudacteon litoralis* and *P. tricusps* were grouped because it was uncertain which of the two species appeared at trails; at disturbed mounds, the numbers were fourteen *P. litoralis*, twenty *P. tricusps*, and six individuals of either species. $n =$ twenty-one trails and eighteen mounds at Genebra; twenty-five trails and eight mounds at Japi.

Table 2. The phorid species in this table were common at disturbed mounds and uncommon at foraging trails. Listed here are: other ecological circumstances under which these phorid species were present. The circumstances listed here were either not commonly encountered (e.g. trails were under attack by another phorid species during only 2.6 h of 54 h of observation) or experimentally avoided (i.e. other ants species were removed from areas around *Solenopsis* foraging trails). Nonetheless, these phorids appeared more often under these rare circumstances than during many hours of observation at unperturbed foraging trails.

Species	Circumstance	Number of instances Number of individuals	Comments
<i>P. wasmanni</i>	Foraging trail under attack by another phorid	4 different trails: 6 <i>P. wasmanni</i>	Unattacked trails attracted only three <i>P. wasmanni</i> .
<i>P. litoralis</i> / <i>P. tricusps</i>	Food resource contested by <i>S. invicta</i> and another ant species	3 different baits: 4 individual phorids	Trails were seldom attacked by other ants.
<i>P. wasmanni</i>	Colony during mating flight.	5 separate colonies; 23 <i>P. wasmanni</i>	Only one other phorid was caught at mating flights: 10 of 12 phorids at foraging trails in the vicinity were <i>P. nudicornis</i> .

mounds. The frequent appearances of *P. solenopsisidis* at foraging trails during certain times of year are not included in Fig. 7 because no simultaneous collections were made at mounds during this period. Although numerous pairs of phorid species were similar in body size and host location (e.g. *P. obtusus*–*P. nudicornis*; *P. borgmeieri*–*P. solenopsisidis*; *P. wasmanni*–*P. tricusps*, Table 1), no two species occurring together in the same community were the same for both traits. Geneva, the community with the larger ant host species, also had the largest phorid species (Table 1).

P. litoralis, *P. tricusps* and *P. wasmanni*, the species that appeared primarily at disturbed mounds, appeared relatively commonly under three additional circumstances during the course of the experiments in which phorids were removed from trails (Table 2). Although the observations in Table 2 are preliminary, they suggest that certain phorids may be attracted to foraging trails by chemicals emitted when *Solenopsis* interacts with phorids or other ants. An interesting aside on *Pseudacteon* sex ratios is that many of the phorids caught at disturbed mounds at Geneva were males, but none of the phorids captured at disturbed mounds at Japi was male. The absence of males at Japi suggests that males of different species either employ very different mate location strategies or are less active and abundant than females during certain seasons.

Discussion

Overall, the results of this study demonstrate (a) that fire ants diminish their recruitment to above ground food resources in response to phorid attacks and not to the mere presence of phorids; (b) that *P. solenopsisidis* differed from other phorid parasitoids in various aspects of its attack behaviour, and (c) that *Pseudacteon* species employ different strategies to locate hosts, which may in part explain the species diversity of *Pseudacteon* guilds. Each of these findings is discussed below.

Fire ant responses to *Pseudacteon*

After only a few *Pseudacteon* attacks, many ants ceased recruitment, suggesting that attacked workers chemically

communicated the presence of an attacking fly to nearby nest mates. There was considerable variation in the recruitment response of ants when two or fewer attacks occurred at a foraging trail. This variation may have occurred for a number of reasons. First, a colony's level of food satiation may be inversely correlated with the risks workers are willing to take while foraging (Nonacs & Dill, 1990). Second, attacks do not always result in parasitism (Porter *et al.*, 1995b; Morrison *et al.*, 1997); the strength of the chemical signal emitted by an ant may depend on whether an egg is deposited. Finally, attack location may be important: chemicals released by an ant at a tunnel entrance may have inhibited workers from venturing to the bait more effectively than the same signal at the end of the recruitment trail.

One finding that is difficult to explain is the recruitment rebound by *S. invicta* after 30–90 min despite the continued presence of *P. solenopsisidis*. A potential explanation is that as flies remain active around a trail, the large workers preferred by *P. solenopsisidis* return underground while small workers continue to forage. Such caste-specific responses to phorid parasitism occur in leaf-cutter ants (Orr, 1992), whose phorids also preferentially attack large workers (Feener & Brown, 1993). If the availability of large workers declines during the time that *P. solenopsisidis* is present at a trail, then attack rates might also diminish, and recruitment consequently rebound. This hypothesis could be tested by measuring attack rates and worker body sizes along foraging trails through time.

The results presented here raise a number of questions regarding the effects of *Pseudacteon* on the ability of *Solenopsis* to harvest and protect food resources. The recruitment rebounds in the presence of *P. solenopsisidis* suggest that the presence of certain phorids, particularly those with low attack rates, may not compromise for long periods of time the ability of *Solenopsis* to defend or harvest food resources. *Pseudacteon* species that leave after attacking for only a short time may also have only an ephemeral effect on the ability of fire ants to defend food. Overall, the effects of *Pseudacteon* on the ability of fire ants to defend food must depend on (a) how often phorids appear during initial recruitment to a resource; (b) whether the value or physical nature of a food resource influences ant foraging

persistence; (c) the frequency with which a phorid that has left a site will revisit it if recruitment rebounds; (d) how quickly or whether competing ant species attempt to steal a food resource during phorid-induced troughs in recruitment by *Solenopsis*; and (e) whether interactions between *Solenopsis* and other ant species attract *Pseudacteon* to food resources.

The above considerations suggest that the strong suppressive effects of phorids on fire ant recruitment reported in Orr *et al.* (1995) might have been due to the presence of phorids during (rather than after) initial ant recruitment. When the chemical signal along a recruitment trail is weakly established during initial recruitment, low attack rates of *P. solenopsisidis* may have an increased likelihood of causing ants to abandon recruitment. Phorids other than *P. solenopsisidis* may also have been present in Orr *et al.* (1995). In addition, the tough pieces of heart muscle used by Orr *et al.* (1995) could not be torn apart by ants as easily as the tuna used in this study. Because the chemical message along *Solenopsis* foraging trails is maintained by ants returning to the colony with food (Wilson, 1962; Hangartner, 1969), recruitment may be particularly likely to shut down in the presence of phorids when the physical nature of a resource requires ants to take longer to break off pieces of food before returning on the recruitment trail. If the physical nature of a resource influences the response of ants to phorids, then accurate measurements of the effects of phorids may be best made using naturally occurring food items such as arthropods.

Pseudacteon solenopsisidis attack behaviour

Pseudacteon solenopsisidis behaved very differently from other trail-visiting phorids. It attacked at lower rates than the other three species that commonly visited ant foraging trails. It was also unique among the species studied in its tendency to fly backwards while pursuing ants. One other phorid, in the genus *Myrmosciarius*, has been observed to fly backwards while pursuing ants in the genus *Acromyrmex* (D. H. Feener & B. V. Brown, pers. comm.). By flying in front of an ant, *P. solenopsisidis* may avoid defensive compounds excreted from the gaster of the ant (Obin & Vander Meer, 1985). Backward flight may offer *P. solenopsisidis* some advantage in oviposition success that compensates for lower attack rates, although it seems likely that oviposition would be easier on a stationary rather than a fleeing host. Backward flight may also be a manipulation of colony-level defensive behaviour. Fire ants do not usually respond to a phorid hovering behind them, but they often run when *P. solenopsisidis* hovers directly in front of them. In order to remain in front of an ant and simultaneously pursue it, *P. solenopsisidis* must fly backwards. The potential benefit of a chase to *P. solenopsisidis* is that attacks often occur far from the foraging trail. When an ant is attacked far from the trail, any alarm odours it releases are less likely to be detected by nestmates, and the supply of suitable hosts along the recruitment trail may therefore be less likely to dwindle. Under this explanation, the cost of low attack rates would be compensated for by a steady supply of vulnerable hosts. This explanation is consistent with the results of this study: fire ants communicate

the presence of phorids chemically; only direct attacks from phorids elicit the chemical signal that leads to a diminishment of foragers; and recruitment is often high in the presence of *P. solenopsisidis*.

Phorid variation in host location

Some *Pseudacteon* species commonly appeared at undisturbed foraging trails, whereas others were common at disturbed mounds but uncommon at foraging trails (Table 1). Differences in visual cues used to locate hosts can be eliminated as an explanation for differences in host location. Thirty-seven of the forty foraging trails at Serra do Japi used ants foraging directly from the mound. It is difficult to imagine that ants recruiting to a food resource beside a mound and ants running over a disturbed mound would present a sufficient visual difference to attract different phorid species. The mound disturbance itself might have some effect if certain *Pseudacteon* species live in mounds and emerge when colonies are disturbed. Phorids are common nest commensals of ants (Disney, 1994); a phorid that is not a parasitoid of ants commonly occurs on top of fire ant mounds at Japi and enters cracks in the mound (M. R. Orr, pers. obs.). However, no *Pseudacteon* parasitoid of *Solenopsis* has been recovered from mounds or seen to enter them.

Based on current knowledge of the host location behaviour of phorid parasitoids and of the chemicals used by fire ants, differences in chemical cues are the most likely explanation for differences in host location. The phorid *Apocephalus paraponerae* is attracted to alarm pheromone extracts from the mandibular gland of its host ant *Paraponera clavata* (Feener *et al.*, 1996). Fire ants use a variety of chemical signals under different ecological circumstances. *Solenopsis invicta*'s trail pheromones are secreted from the Dufour's gland (Wilson, 1962; Vander Meer *et al.*, 1988), whereas chemicals from the poison gland are secreted over brood inside the colony in a behaviour called 'gaster flagging' (Obin & Vander Meer, 1985). Phorids that were more common at foraging trails may be better able to detect Dufour's gland products, while phorids that commonly find disturbed mounds may be better able to detect poison gland products. Fire ants also raise their gasters in response to competing ants (Obin & Vander Meer, 1985) and phorids (Orr *et al.*, 1995; Porter *et al.*, 1995a), which may explain why phorids common at disturbed mounds also appeared to be more common at perturbed foraging trails (Table 2). Olfactory cues may also explain the specificity of some *Pseudacteon* species to species groups of *Solenopsis* [e.g. *Geminata* vs. *Saevissima* groups (Gilbert & Morrison, in press)].

Pseudacteon communities

Even though three pairs of phorids from different communities were the same for both host location behaviour and body size, no phorids within a community shared both of these traits (Table 1). Strong correlations exist between the sizes of various *Pseudacteon* and the sizes of *Solenopsis*

workers they attack (Morrison *et al.*, 1997). If phorid communities are merely random assemblages of non-interacting species (Connor & Simberloff, 1979), then as more communities are sampled it should be possible to find communities with species of the same size locating hosts similarly, as well as communities that lack phorids of certain size groups and host location strategies. If host size and host location are important niche dimensions, and if phorid species interact in their occupation of niche space, then sampling of additional phorid communities should reveal patterns consistent with such interactions (e.g. Grant, 1968) and with the patterns observed here at Genebra and Japi.

Biological control

Issues addressed by this study are relevant to the use of *Pseudacteon* for biological control of *S. invicta* in North America. First, the results presented here suggest that *P. solenopsidis* may have a smaller effect than other phorids on the ability of fire ants to defend and harvest food resources. Second, the capacity of certain phorids to locate *S. invicta* may be reduced in its introduced range. Many of the areas invaded by *S. invicta* in North America have few native ants remaining (Porter *et al.*, 1990, 1997; Porter & Savignano, 1990). In such areas, interactions with other species over food resources are likely to be uncommon. Mating flights (Morrill, 1974) and mound disturbances are also relatively rare events. It will be important to learn whether the *Pseudacteon* species that principally located ants at disturbed mounds and mating flights in this study usually depend on interspecific aggression to locate hosts around food resources. If they do, then the host location cues required by these phorid species may be uncommon in many areas of *S. invicta*'s introduced range where native ants have been reduced or eliminated. Finally, knowing whether *Pseudacteon* communities are structured by interspecific interactions may be useful in the design of introduced communities (Ehler & Hall, 1982).

Acknowledgements

This research was supported by grants to the University of Texas, Austin, from The Fondren Foundation, Ewing Halsell Foundation, and the Houston Livestock Show and Rodeo. We thank M. Kaspari for his part in securing travel funding (NSF) for the planning phase of the project. Thanks to the staffs at Serra do Japi (L. de Carvalho, C. Aguiar, M. Tonin, R. Pereira, and E. da Silva), and Mata de Santa Genebra for their kind assistance. W. Bezzuti generously offered the use of his land for research adjacent to the Japi reserve. We are indebted to Prof. W. W. Benson and his colleagues at UNICAMP for their enthusiastic collaboration and for facilitating research in Brazil. B. V. Brown kindly identified phorids, J. C. Trager identified ants, and S. D. Porter shared his resources for field identification. Comments by D. H. Feener, L. W. Morrison, and S. D. Porter helped to improve the manuscript. We acknowledge the pioneering studies of Don Feener as an inspiration for our work.

References

- Bolton, B. (1995) *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Borgmeier, T. (1938) Phorideos parasitas da formiga argentina (Dipt. Phoridae). *Revista de Entomologia*, **9**, 260–262.
- Borgmeier, T. (1969) New or little-known phorid flies, mainly of the Neotropical region (Diptera: Phoridae). *Studia Entomologica*, **12**, 33–132.
- Borgmeier, T. & Prado, A.P. (1975) New or little known Neotropical phorid flies, with description of eight new genera (Diptera: Phoridae). *Studia Entomologica*, **18**, 3–90.
- Connor, E.F. & Simberloff, D. (1979) The assembly of species communities: chance or competition? *American Naturalist*, **113**, 791–833.
- Disney, R.H.L. (1994) *Scuttle Flies: the Phoridae*. Chapman and Hall, London.
- Ehler, L.E. & Hall, R.W. (1982) Evidence for competitive exclusion of introduced natural enemies in biological control. *Environmental Entomology*, **11**, 1–4.
- Feener, D.H. Jr (1981) Competition between ant species: outcome controlled by parasitic flies. *Science*, **214**, 815–817.
- Feener, D.H. Jr (1988) Effects of parasites on foraging and defense behavior of a termitophagous ant, *Pheidole titanis* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**, 421–427.
- Feener, D.H. Jr & Brown, B.V. (1992) Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). *Annals of the Entomological Society of America*, **85**, 80–84.
- Feener, D.H. & Brown, B.V. (1993) Oviposition behavior of an ant-parasitizing fly, *Neodohrniphora curvinervis* (Diptera, Phoridae), and defense behavior by its leaf-cutting ant host *Atta cephalotes* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, **6**, 675–688.
- Feener, D.H., Jacobs, L.F. & Schmidt, J.O. (1996) Specialized parasitoid attracted to a pheromone of ants. *Animal Behaviour*, **51**, 61–66.
- Gilbert, L.E. & Morrison, L.W. (1997) Patterns of host specificity in *Pseudacteon* parasitoid flies (Diptera, Phoridae) that attack *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera, Formicidae). *Environmental Entomology* (in press).
- Grant, P.R. (1968) Bill size, body size, and the ecological adaptations of bird species to competitive situations on islands. *Systematic Zoology*, **17**, 319–333.
- Hangartner, W. (1969) Structure and variability of the individual odor trail in *Solenopsis geminata* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Zeitschrift für Vergleichende Physiologie*, **62**, 111–120.
- Markin, G.P., O'Neal, J. & Dillier, J. (1975) Foraging tunnels of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **48**, 83–89.
- Mills, N.J. (1994) Parasitoid guilds: defining the structure of the parasitoid communities of endopterygote insect hosts. *Environmental Entomology*, **23**, 1066–1083.
- Morrill, W.L. (1974) Production and flight of alate red imported fire ants. *Environmental Entomology*, **3**, 265–271.
- Morrison, L.W., Dall'Aglio-Holvorcem, C.G. & Gilbert, L.E. (1997) Oviposition behaviour and development of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fireants (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology* (in press).
- Neter, J., Wasserman, W. & Kutner, M.H. (1985) *Applied Linear Statistical Models*. Irwin, Homewood, Illinois.
- Nonacs, P. & Dill, L.M. (1990) Mortality risk vs. food quality trade-offs in a common currency: ant patch preferences. *Ecology*, **71**, 1886–1892.

- Obin, M.S. & Vander Meer, R.K. (1985) Gaster flagging by fire ants (*Solenopsis* spp.). Functional significance of venom dispersal behavior. *Journal of Chemical Ecology*, **11**, 1757–1768.
- Orr, M.R. (1992) Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutter ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **30**, 395–402.
- Orr, M.R., Seike, S.H., Benson, W.W. & Gilbert, L.E. (1995) Flies suppress fire ants. *Nature*, **373**, 292–293.
- Pesquero, M.A., Campiolo, S., Fowler, H.G. & Porter, S.D. (1996) Diurnal patterns of ovipositional activity in two *Pseudacteon* fly parasitoids (Diptera, Phoridae) of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera, Formicidae). *Florida Entomologist*, **79**, 455–457.
- Porter, S.D. & Savignano, D.A. (1990) Invasion of polygyne fire ants decimates native ants and disrupts arthropod community. *Ecology*, **71**, 2095–2106.
- Porter, S.D., Fowler, H.G. & MacKay, W.P. (1990) A comparison of fire ant population densities in North and South America. *Social Insects and the Environment* (ed. by G. K. Veeresh, B. Mallik and C. A. Viraktamath), pp. 623–624. Oxford & IBH Publ. Co. Pvt. Ltd., New Delhi, India.
- Porter, S.D., Pesquero, M.A., Campiolo, S. & Fowler, H.G. (1995b) Growth and development of phorid fly maggots in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). *Environmental Entomology*, **24**, 475–479.
- Porter, S.D., Vander Meer, R.K., Pesquero, M.A., Campiolo, S. & Fowler, H.G. (1995a) *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.
- Porter, S.D., Williams, D.F., Patterson, R.S. & Fowler, H.G. (1997) Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): An escape from natural enemies? *Environmental Entomology*, **26**, 373–384.
- Trager, J.C. (1991) A revision of the fire ants, *Solenopsis* geminata group (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae). *Journal of the New York Entomological Society*, **99**, 141–198.
- Tschinkel, W.R. (1988) Colony growth and the ontogeny of worker polymorphism in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **22**, 103–115.
- Vander Meer, R.K., Alvarez, F. & Lofgren, C.S. (1988) Isolation of the trail recruitment pheromone of *Solenopsis invicta*. *Journal of Chemical Ecology*, **14**, 825–838.
- Williams, R.N. (1980) Insect natural enemies of fire ants in South America with several new records. *Proceedings Tall Timbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management*, **7**, 123–134.
- Wilson, E.O. (1962) Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). 1. The organization of mass-foraging. *Animal Behaviour*, **10**, 134–147.

Accepted 30 March 1997

ANEXO 2.

Parasitóides detêm forrageamento de formigas argentinas (*Linepithema humile*) em seu hábitat nativo no Brasil.

Matthew R. Orr · Sergio H. Seike

Parasitoids deter foraging by Argentine ants (*Linepithema humile*) in their native habitat in Brazil

Received: 11 December 1997 / Accepted: 12 June 1998

Abstract The Argentine ant, *Linepithema humile*, has invaded sites across Africa, Australia, Europe, and North America. In its introduced ranges it eliminates native ants and tends agricultural pests. Few studies have examined the ecology of Argentine ants in their native habitat. This study examined the effects of parasitoid flies, genus *Pseudacteon*, on the foraging behavior of Argentine ants in part of their native range in southern Brazil. *Pseudacteon* parasitoids commonly attacked Argentine ants, but not other ant species, in daylight at temperatures above 18°C. Argentine ants abandoned food resources and returned underground in the presence of parasitoids. Parasitoid attack rates diminished as Argentine ants retreated underground. Where parasitoids were present, Argentine ants were abundant at food resources only during times of day when parasitoids were inactive. Where parasitoids were absent, Argentine ants were abundant at food resources throughout the day. Overall, the presence of parasitoids explained observed variation in Argentine ant foraging far better than temperature, although temperature had some effect. The results suggest that *Pseudacteon* parasitoids inhibit the ability of Argentine ants to gather food resources in their native habitat in Brazil.

Key words Parasitism · Foraging · South America · *Linepithema humile* · *Pseudacteon*

M.R. Orr (✉)
University of California, Division of Insect Biology,
201 Wellman Hall #3112,
Berkeley, CA 94720-3112, USA
e-mail: morr@nature.berkeley.edu, Fax: 510-642-0875

S.H. Seike
LIIP, Departamento de Zoologia,
Universidade Estadual de Campinas,
Caixa Postal 6109, 13083-970 Campinas,
São Paulo, Brazil

Introduction

Because of their abundance and their role as predators herbivores, commensals, and movers of soil, ants have notable impacts on their biotic surroundings (Hölldobler and Wilson 1990). Invasive ants substantially alter the ecology of their introduced ranges (Clark et al. 1982; Porter and Savignano 1990). The Argentine ant, *Linepithema humile* (formerly *Iridomyrmex humilis*), is one of the most widespread and destructive invasive ants in the world. Its invasions threaten endemic arthropods in Hawaii (Cole et al. 1992) and eliminate native ants in California, Australia, and South Africa (Hattingh 1945; Pasfield 1968; Erickson 1971; Bond and Slingsby 1984; Ward 1987; Holway 1995; Human 1996). In South Africa, Argentine ants replace native seed dispersing ants which in turn inhibits the regeneration of an endemic plant community (Bond and Slingsby 1984). Argentine ants also tend homopterans and augment their destructiveness in agriculture (Newell and Barber 1913; Ward 1963; Haney 1987; Phillips and Sherk 1991).

Parasitoid flies in the family Phoridae have received attention for their potential effects on the ability of ants to gather and compete for food resources (Feener 1995). Many species of phorid flies are host-specific parasitoids of adult ants (Disney 1994). Female phorids deposit eggs on or inside of ant workers. Larvae consume the ant's tissues, and kill the ant upon pupating (Disney 1994; Porter et al. 1995a). Feener (1981) demonstrated that phorid parasitoids can alter the outcome of interspecific competitive interactions over food resources by interfering with the ability of their host ant to defend the resource. Studies since have shown that ants recruit to resources less effectively or forage at reduced levels in the presence of their phorid parasitoids (Feener 1988; Feener and Brown 1992; Orr 1992; Orr et al. 1994; Porter et al. 1995b). Therefore phorids may influence their hosts not only through direct mortality but also by depriving them of the resources needed for colony growth and queen production.

Despite extensive attention in their introduced ranges (Erickson 1971; Ward 1987; Holway 1995; Human 1996), Argentine ants in South America are not well studied. The only report of natural enemies of Argentine ants in South America is the description by Borgmeier (1938) of two species of phorid parasitoids hovering over an excavated colony of Argentine ants in Brazil. Gallardo (1912) observed Argentine ants displacing all other ant species from around a house in Argentina, an observation similar to the description by Erickson (1971) of its elimination of North American ants. However Fowler et al. (1990) lists Argentine ants co-occurring with approximately forty other ant species in a small area in Brazil. If Argentine ants are ever to be controlled using natural enemies, the ecology of the ant in South America requires further study.

Here we examined whether Argentine ant foraging in Brazil is suppressed by the presence of *Pseudacteon* parasitoids. The effect of an abiotic factor, temperature, was also considered. In addition to observing natural variation in foraging, effects of temperature and parasitoids were measured separately in controlled experiments. Overall, parasitoids appeared to be more important than temperature in inhibiting the exploitation of food resources by Argentine ants in Brazil. This result offers initial tentative evidence that invasive populations of Argentine ants may have escaped natural factors regulating their populations in their native range.

Methods

Study sites and species

Study sites in southern Brazil, their location, and the dates that experiments were performed at each site were as follows: Campos do Jordão (hereafter CJ; 22°44'S, 45°35'W; 2000 m elevation; São Paulo State; experiments performed 9–18 April and 13–16 October 1996), Monte Verde (MV; 22°52'S, 46°09'W, 1800 m elevation; Minas Gerais State; 21–26 April 1996), Serra do Japi (SJ; 23°16'S, 47°00'W; 1200 m elevation; São Paulo State; 24 October 1996–13 February 1997) and Passo do Lontra (PL; 19°34'S, 57°01'W; Mato Grosso do Sul; 7–25 November 1996). The same study transect was used in April and October at CJ. PL was inside the Pantanal, a large seasonally flooded wetland. All four sites had areas of natural habitat where *Pseudacteon* parasitoids of Argentine ants were present. At CJ, MV, and SJ, the phorid was *Pseudacteon pusillum*; at PL, the phorid was a closely related undescribed species (*Pseudacteon* sp., B.V. Brown, personal communication); hereafter we refer to these two species as *Pseudacteon* parasitoids (or just parasitoids). Three of the sites (CJ, MV, PL) had areas where Argentine ants were present and parasitoids were absent, mostly in grassy areas adjacent to human habitation. At PL *Pseudacteon* parasitoids also were absent from areas of natural forest and grassland. Study areas with and without phorids were approximately 0.4 km apart at CJ, 0.3 and 0.5 km apart at MV, and 9 km apart at PL.

The above populations of Argentine ants showed considerable morphological variation; overall, their South American taxonomy is poorly studied. Much of the variation across their native range has been described by Santschi (1929). The greatest variation was at PL, where Argentine ants attacked by *Pseudacteon* parasitoids were small, light in coloration, and consistently had two long hairs on their pronotum; ants free of parasitoids at PL were larger,

blackier, and without pronotal hairs. Ants at other sites had some morphological characteristics in common with each of these variants. Further research is required to determine whether more than one species exists across their native range and where variants that are most similar to the invasive form occur. The invasive form was large, dark, and without pronotal hairs (personal observation). A large number of phorid specimens were deposited in the Museum of Zoology at the University of São Paulo.

Ant foraging patterns

Because little is known of the Argentine ant's ecology in its native habitat, the first objective was to quantify Argentine ant foraging activity under different conditions of parasitoid activity. We predicted that if parasitoids suppress foraging, Argentine ant abundance at food resources would be lowest when and where parasitoids were active. Parasitoids were active during daylight hours at temperatures above 18°C. Foraging was measured under three conditions: (1) parasitoids absent; (2) parasitoids present but inactive (night or temperatures below 17°C); and (3) parasitoids present and active. Parasitoids were considered to be absent from an area if none appeared during 2 h of searches among ten or more Argentine ant recruitment trails, if no phorids were seen at any other time during 2–5 days of observing foraging trails in the area and (at MV and PL) if no phorids appeared during 30 min observation at a plastic tray containing an excavated colony of Argentine ants. At MV, the same tray attracted large numbers (20) of *Pseudacteon* parasitoids within 10 min in areas where parasitoids visited foraging trails.

Tuna baits were placed at least 5 m apart along a linear transect and Argentine ants were counted 90–180 min later. At CJ in April baits were small pieces of tuna (approx. 1 cm³). As baits were depleted, tuna was replaced. At all other times, baits were tipped inside a 1-cm-diameter plastic microcentrifuge tube. At MV and PL, ants both at the bait and on the recruitment trail were counted. At PL, only ants in contact with the bait and bait were counted because there were too many Argentine ants in the vegetation for counts to be made along foraging trails. Argentine ants covered some baits with dirt at PL. At these baits, the number of ants on the dirt mound were counted because it was impossible to see any of the ants on the bait. Since baits and counting methods varied, statistical comparisons of the number of Argentine ants at bait were made only within sites. A Mann-Whitney U test was used because large differences in variance remained even after transformations. Baits never visited by Argentine ants were not included in the analyses, but if a bait was visited at least once (e.g. at night) was included in all analyses (e.g. both night and day means). In all and all other analyses *P* values were adjusted (*P*_{adj}) for multiple comparisons.

Responses to temperature

Temperature was measured using a digital thermometer with probe placed approximately 1 cm above the soil, or with a mercury thermometer placed on the ground. Because thermometers were not placed beside each individual trail, the maximum temperature measured during each experimental treatment is reported. In the experiments we studied how temperature influenced Argentine ant foraging independently of the presence of parasitoids. Temperature and insolation were manipulated at ant recruitment trails where parasitoids were absent (removed upon arrival with an aspirator). Paired recruitment trails 5–40 m apart were established by placing tuna baits 20 cm from two different colony entrances. One trail was shaded by an umbrella. The number of Argentine ants at each bait and trail was counted every 20 min until the number of ants at an unshaded trail dropped near zero. The umbrella then was switched and counts continued until the number of ants at the newly exposed trail dropped near zero. The experiment was performed three times: once at CJ and twice at SJ.

Parasitoid abundance

The abundance of *Pseudacteon* parasitoids was compared among sites and seasons. Ant foraging trails at MV and CJ were checked every 10 min for the appearance of parasitoids. The checks at CJ were made during experiments on ant responses to parasitoids (below). Trails at PL were checked less often, which made it difficult to estimate the time of parasitoid arrival even though parasitoid presence/absence could be assessed. Trails were monitored until a phorid arrived, or for a maximum of 180 and minimum of 90 min. The number of trails visited by phorids was compared between MV, PL, CJ (April) and CJ (October) using 2×2 contingency tables for all possible paired comparisons. Statistics were adjusted for multiple comparisons.

Argentine ant responses to parasitoids

The foraging response of Argentine ants to *Pseudacteon* parasitoids was compared between trails with parasitoids and control trails lacking parasitoids. Baits were placed into the field either at night (20 00–22 00 hours) or early morning (06 00–08 00 hours) when parasitoids were inactive. Once Argentine ants recruited to a bait, the bait was moved to 20 cm from where they emerged from the ground. Two experiments were performed. In the first experiment, performed at CJ, between two and eight trails were monitored at one time. Ants on the bait and foraging trail were counted at every bait every 10 min. Beginning with the last count before a parasitoid arrived, six consecutive counts were used in the data analysis. At trails where parasitoids did not arrive, counts concurrent with those at the nearest trail with a parasitoid were used in the analysis. In the second experiment, performed at SJ, shaded trails located 5–20 m apart were observed in pairs. At one trail in each pair phorids never arrived or were removed; at the other trail phorids were allowed to attack. Counts were made every 20 min. Counts of ants (log-transformed) at trails with and without phorids were compared using a repeated measures ANOVA.

To determine whether ant responses to parasitoids reduced their risk of parasitism, we measured how Argentine ant foraging responses affected parasitoid attack rates. Ant recruitment trails were set up as in the previous experiment. When parasitoids arrived, attacks were counted for 3 min and ants were then recounted during a 2-min period. This procedure was repeated three times, for a total of three counts of ant availability and phorid attack rate at each trail. Attacks were considered as any contact between the parasitoid and the body of an ant. A total of seven trails were used; one trail was used twice when ant recruitment rebounded after parasitoids departed. Four of the observations were from new trails and four were from trails used in the previous experiments. Changes in ant availability (log transformed) and attack rates through time were analyzed using a repeated measures ANOVA.

Results

Argentine ant foraging patterns

Argentine ant abundance at food resources varied considerably, but results among sites were consistent. Considering first instances without parasitoids, there was some tendency for ants to be more abundant at night or early morning (column 1 in Fig. 1) than during the day (column 2 in Fig. 1), although these differences were not significant (Fig. 1). More strikingly, Argentine ant foraging was lowest at all three sites when parasitoids were present and active (column 3 in Fig. 1). The one exception to this pattern was CJ in October, when parasitoids were scarce (see below) and Argentine ants were

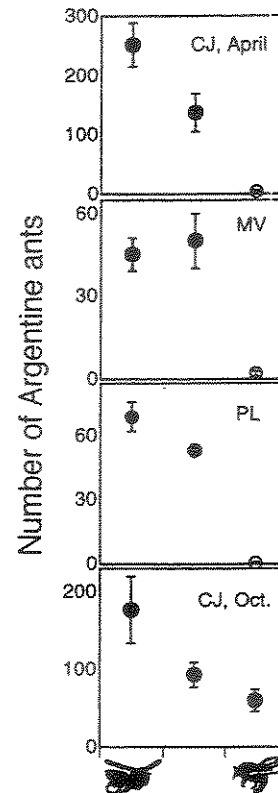


Fig. 1 Y axes show mean ($\pm$ SE) numbers of Argentine ants at food resources at three sites in Brazil. Each panel represents a different site or different time of year. CJ was studied twice, in April (top panel) and October (bottom panel). Symbols on x axis represent times when parasitoids were inactive (resting fly), areas where parasitoids were absent (no symbol), and times when phorids were active (hovering fly). Within a site, lighter and filled symbols differ at the 0.0003 level; after adjustment for multiple comparisons within a site, the 0.05 level difference is no longer significant and the open symbols differ from others at the 0.001 level. Sample sizes include individual and separate baits visited by Argentine ants at least once (day or night). Sample sizes, from left to right and top to bottom, were 26, 16, 26; 9, 10, 9; 19, 32, 19; 19, 15, 19. Maximum temperatures ($^{\circ}\text{C}$) for a treatment, from left to right and top to bottom, were 20, 26, 26; 10, 30, 35; 25, 31, 29; 16, 18, 19.

abundant at baits. The maximum daytime temperature encountered by ants was similar within each site (Fig. 1, legend), except at MV, where diminished foraging in the presence of parasitoids occurred at high temperatures.

In column 3 of Fig. 1, Argentine ants may conceivably have been scarce at baits either because they never recruited to baits or because they were expelled by parasitoids. Where baits were carefully observed at PL and MV, the latter explanation is supported. At MV, Argentine ants recruited to all nine tuna baits. Parasitoids arrived at eight of the baits; Argentine ants completely abandoned all eight baits except one, where one ant remained. At the bait without parasitoids, a minimum of eight ants continued foraging. At PL, Argentine ants recruited to at least 13 baits. Parasitoids arrived at all 13 baits; Argentine ants completely abandoned 11 of 13 baits, while 1 and 2 ants remained at the other two baits.

Responses to temperature

L. humile reduced recruitment to food at temperatures around 29°C (Fig. 2); recruitment diminished slowly as temperatures rose, making it difficult to specify a temperature threshold for foraging cessation. Temperature tolerances may vary among populations: heavy recruitment occurred at MV and PL during midday at temperatures of 30°C or higher; no data from these populations are included in Fig. 2. Overall, there was no indication that Argentine ants could not tolerate foraging at all but the very highest temperature reported in

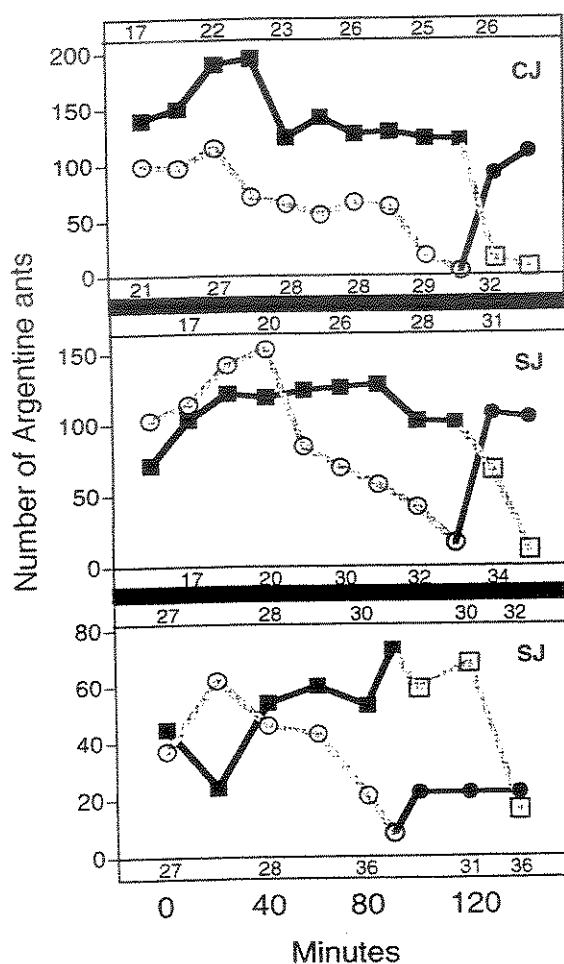


Fig. 2 Effects of temperature on number of Argentine ants foraging at tuna baits through time. Parasitoids were excluded from all ant recruitment trails. Each panel shows ant abundance at a pair of baits (one shaded, one exposed) less than 15 m apart and observed simultaneously. Counts of Argentine ants at the bait are reported every 20 min. Within a panel, different recruitment trails are denoted by circles and squares. Filled symbols indicate when a recruitment trail was shaded; open symbols indicate when a recruitment trail was not shaded. Number at the top of a panel indicate temperature in the shade; numbers at the bottom indicate unshaded temperatures. At all 6 trails, foraging levels were lower at high temperatures ($P < 0.05$, sign test); this result held even when shade was removed from the shaded recruitment trail and placed over the exposed trail (as indicated by crossing lines). Overall, Argentine ants did not abandon baits until temperatures reached approximately 30°C. Top panel, CJ; middle and bottom panel, SJ

Fig. 1, although high temperatures clearly had a suppressive effect on foraging.

Parasitoid abundance and activity

Pseudacteon parasitoids were active during daylight hours at temperatures above 18°C. Argentine ant foraging trails were monitored for parasitoid arrival for at least 90 min once temperatures were above 18°C. Over days in October at CJ, parasitoids did not arrive within 90 min at any of 14 Argentine ant recruitment trails. Relative to their abundance at CJ in October, parasitoids were significantly more common in April at CJ (present at 16 of 17 trails over a 6 day period) and at other sites (present at 11 of 13 trails over a 6-day period at MV and at 13 of 13 trails in 1 day at PL ($P_{adj} < 0.001$ for all comparisons)). Two parasitoids appeared during 2106 min at CJ in October (an average of 1 parasitoid every 1053 min), 25 parasitoids appeared during 690 min at CJ in April (1 parasitoid/27.6 min), and 16 parasitoids appeared during 580 min at MV (1 parasitoid/36.3 min). Every closely monitored trail at CJ in October experienced temperatures of 18–30°C, which encompasses the general range of temperatures at which parasitoids were observed at other sites and times of year. Therefore the temperature at which ants were observed were not likely to have deterred parasitoid activity.

At MV, a colony from the area without parasitoids was excavated and transported in an open plastic tray to the area with parasitoids, where it attracted over 100 parasitoids in 15 min. This suggests parasitoids were

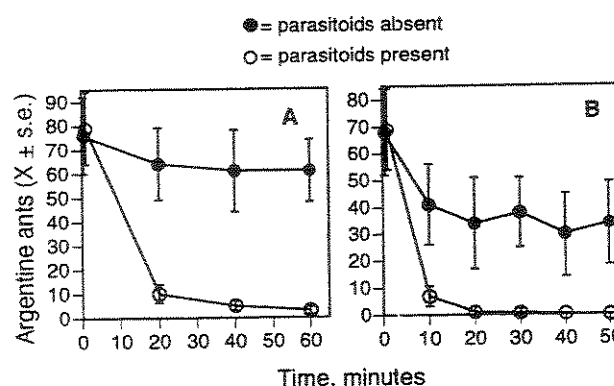


Fig. 3 A Mean numbers of Argentine ants at baits through time at CJ. At $T = 0$, parasitoids had not yet arrived at any bait. Subsequent observations compare bait occupation where parasitoids attacked (open circles) and where parasitoids either did not arrive or were removed (filled circles). Baits with and without parasitoids were placed and observed simultaneously, one pair at a time ($n = 7$ pairs). Observations were made on cloudy days or recruitment trails were shaded to minimize effects of changing temperatures. B Same as A, except data are from MV and CJ, shade was not placed above recruitment trails, and data were often collected at more than one bait simultaneously. No observations were made above 30°C. $n = 18$ at baits with phorids; $n = 7$ at baits without phorids. In A and B, differences between trails with and without phorids were significant at $T = 0$; differences were significant at the 0.01 level below at all other times

absent from the area where the colony was excavated simply because they were not attracted to the ants there. A similar transplant of the darker form at PL to an area where parasitoids visited the lighter form attracted no parasitoids, even though parasitoids were abundant at foraging trails in the area. This suggests that parasitoids attacking the lighter form may specialize on that form at PL.

Argentine ant responses to parasitoids

The arrival of parasitoids at a foraging trail caused Argentine ants to abandon recruitment and, in most instances, abandon the resource (Fig. 3). In the observations reported in Fig. 3, baits were completely abandoned at 18 of the 21 recruitment trails where parasitoids appeared and at 2 of the 13 trails where parasitoids were removed or did not appear ($\chi^2 = 16.3$, $df = 1$, $P < 0.0001$). By retreating underground, Argentine ants avoided high rates of parasitoid attack (Fig. 4).

Discussion

The results of this study demonstrate that Argentine ant recruitment to food resources diminishes both at high temperatures in direct sunlight and in the presence of *Pseudacteon* parasitoids. At all four sites, Argentine ants completely abandoned resources in the presence of parasitoids (Figs. 1,3). Their tendency to return underground appears to allow them to avoid high rates of parasitism (Fig. 4). Although Argentine ants often ceased foraging at high temperatures (Fig. 2), temperature alone did not explain the general absence of

Argentine ants from food resources in areas where parasitoids were present and active (Fig. 1). Argentine ants were abundant at resources at CJ in October, when parasitoids were scarce (Fig. 1); therefore the suppressive effects of parasitoids may vary seasonally. Similar variation in phorid parasitoid abundance and their suppression of ant activity occurs in the ant *Pheidole titanis* (Feener 1988).

At CJ and SJ, Argentine ant recruitment dwindled at around 30°C (Fig. 2). In one North American study, Argentine ants foraging in a citrus grove diminished at temperatures above 32°C (Markin 1970). In the present study, controlled experiments on the effects of temperature were not performed at PL or MV. However, at MV, in the area without parasitoids, Argentine ants recruited heavily at 30°C. At PL, we have seen Argentine ants recruiting to exposed baits at temperatures as high as 40°C while ants on adjacent foraging trails visited by parasitoids had disappeared. These observations suggest that temperature tolerances of Argentine ants may vary among populations. The wider the temperature tolerance of the ant, the more often parasitoids, not temperature, will suppress foraging. Likewise, on cloudy days or in cool habitats or seasons, Argentine ant foraging might be suppressed only by parasitoids.

The taxonomy of South American Argentine ants and their phorid parasitoids may be in need of revision. At PL, in southwest Brazil, a different morph of Argentine ant was attacked by a different *Pseudacteon* species than the *Pseudacteon* that attacks Argentine ants in southeastern Brazil. This observation raises the possibility that some of the Argentine ant subspecies described by Santschi (1929) may be different species that have evolved their own *Pseudacteon* parasitoids. Such extreme host specificity is common among phorid parasitoids of ants (Disney 1994). During our observations, none of the many other ant species interacting with Argentine ants was attacked by *P. pusillum*.

The results presented here contribute to a growing literature on the suppressive effects of phorid fly parasitoids on ant foraging (Feener 1981, 1988; Feener and Brown 1992; Orr 1992; Orr et al. 1995; Porter et al. 1995b). Considering the abundance of Argentine ants at food resources in the absence of *Pseudacteon* parasitoids, and their scarcity in the presence of parasitoids, it is likely that parasitoids influence exploitative competition among Argentine ants and other ants for food. During our experiments, ants from many other genera recruited to resources at the study sites; their interactions with Argentine ants in the presence and absence of parasitoids merit further investigation. An applied offshoot of such studies is that they might provide some understanding of the competitive superiority of Argentine ants in their introduced ranges. Another potential application based on the results presented here might be in Agriculture, where Argentine ants protecting homoptera (Way 1963; Phillips and Sherk 1991) conceivably could be inhibited during the daytime by the introduction of *Pseudacteon* parasitoids.

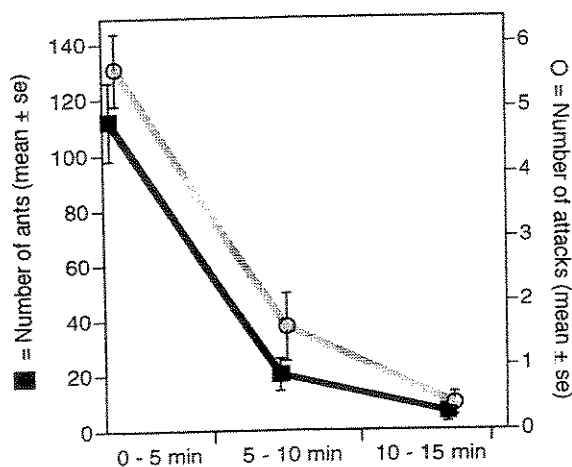


Fig. 4 Right y axis and dark line shows mean number of Argentine ants at a food resource; left y axis and light line shows number of parasitoid attacks. During 15 min after parasitoids arrived at a trail, the number of Argentine ants declined ($F = 45$; $df = 2, 14$; $P = 0.0001$) and the attack rate of parasitoids declined ($F = 31$; $df = 2, 14$; $P = 0.0001$); $n = 7$ observations. The abandonment of a food resource by Argentine ants would appear to reduce their risk of parasitism.

Acknowledgements W. Benson and colleagues at UNICAMP; and E. Carvalho do Amaral, F. Santos Lopez, M. Ueta Nabari, and colleagues at the Universidade Federal do Mato Grosso do Sul greatly facilitated the collaboration between Brazil and the U. S. We are grateful to the staffs at the Base de Estudos do Pantanal at Passo do Lontra and at the Base Ecologica at Serra do Japi for their assistance. Kind thanks to P.S. Ward and B.V. Brown for identifying *L. humile* and *Pseudacteon*, respectively, and P.S. Ward for valuable suggestions in locating Brazilian study sites. U. Seike and T. Seike lent logistic support in Brazil. K.M. Wackford and D.H. Feener helped to collect data. L.W. Morrison, D.A. Holway, P.S. Ward, and D.H. Feener made helpful comments on drafts of the manuscript. This study is an offshoot of studies involving fire ants and *Pseudacteon*. It was supported by the framework established in Brazil for those studies by L.E. Gilbert through grants to the University of Texas Brackenridge Field Laboratory from the Fondren, Houston Livestock Show and Rodeo, Kleberg & Kleberg, and Ewing Halsell Foundations; by NSF DEB-9528005/9528120 to D.H. Feener and L.E. Gilbert; and by USDA NRICGP postdoctoral fellowship 9702917 to M.R. Orr.

References

- Bond W, Slingsby P (1984) Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous proteaceae. *Ecology* 65:1031-1037
- Borgmeier T (1938) Phorideos parasitas da formiga argentina (Dipt. Phoridae). *Rev Entomol* 9:260-262
- Clark DB, Guayasamin C, Pazmino O, Donoso C, Paez de Villacis Y (1982) The tramp ant *Wasmannia auropunctata*: autecology and effects on ant diversity and distribution on Santa Cruz Island, Galapagos. *Biotropica* 14:196-207
- Cole FR, Medeiros AC, Loope LL, Zuehlke WW (1992) Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. *Ecology* 73:1313-1322
- Disney RHL (1994) Scuttle flies: the Phoridae. Chapman and Hall, London
- Erickson JM (1971) The displacement of native ant species by the introduced Argentine ant *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Psyche* 78:257-266
- Feener DH Jr (1981) Competition between ant species: outcome controlled by parasitic flies. *Science* 214:815-817
- Feener DH Jr (1988) Effects of parasites on foraging and defense behavior of a termitophagous ant, *Pheidole titanis* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav Ecol Sociobiol* 22:421-427
- Feener, DH Jr (1995) Headless hosts, legless guests. *Nature* 378:129
- Feener DH Jr, Brown BV (1992) Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). *Ann Entomol Soc Am* 85:80-84
- Fowler HG, Bernardi JVE, Romagnano LFT (1990) Communal structure and *Solenopsis invicta* in Sao Paulo. In: Vandeere MR, Jaffe K, and Cedeno A (eds) *Applied myrmecology: world perspective*. Westview, Boulder, pp 199-207
- Gallardo A (1912) Observaciones sobre una hormiga invasora *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Bol Soc Physis* 1:133-138
- Haney PB (1987) Increases in densities of the citrus red mite *Panonychus citri* (Acarina: Tetranychidae), in association with the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Hymenoptera: Formicidae), in southern California citrus. *Entomophaga* 49:57
- Hattingh CC (1945) The Argentine ant versus indigenous ants. *J Entomol Soc Africa* 8:164
- Hölldobler B, Wilson EO (1990) *The ants*. Belknap, Cambridge
- Holway DA (1995) Distribution of the Argentine ant (*Linepithema humile*) in Northern California. *Conserv Biol* 9:1634-1637
- Human KG (1996) Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia* 105:405-412
- Markin GP (1970) Foraging behaviour of the Argentine ant in California citrus grove. *J Econ Entomol* 63:740-744
- Newell W, Barber TC (1913) The Argentine ant US Department of Agriculture, Bureau of Entomology, Washington Bulletin 1
- Orr MR (1992) Parasitic flies (Diptera: Phoridae) influence foraging rhythms and caste division of labor in the leaf-cutting ant, *Atta cephalotes* (Hymenoptera: Formicidae). *Behav Ecol Sociobiol* 30:395-402
- Orr MR, Seike SH, Benson WW, Gilbert LE (1995) Flies suppress fire ants. *Nature* 373:292-293
- Pasfield G (1968) Argentine ants. *Aust Nat Hist* 16:12-15
- Phillips PA, Sherk CJ (1991) To control mealybugs, stop honeydew-seeking ants. *Calif Agric* 45:26-28
- Porter SD, Savignano DA (1990) Invasion of polygynous fire ant colonies decimates native ants and disrupts arthropod communities. *Ecology* 71:2095-2106
- Porter SD, Pesquero MA, Campiolo S, Fowler HG (1991) Growth and development of phorid fly maggots in the heads of *Solenopsis* fire ant workers (Hymenoptera: Formicidae). *Entomol* 24:475-479
- Porter SD, Vander Meer RK, Pesquero MA, Campiolo S, Fowler HG (1995b) *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) in Southeastern Brazil. *Ann Entomol Soc Am* 88:570-575
- Santschi F (1929) Nouvelles fourmis de la République Argentine et du Brésil. *An Soc Cien Argentina* 107:273-316
- Ward PS (1987) Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the Lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia* 55:1-6
- Way MJ (1963) Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annu Rev Entomol* 8:307-344

ANEXO 3.

Especificidade de hospedeiro em *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae), parasitóides que atacam *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae) na América do Sul.

Host Specificity of *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae) Parasitoids That Attack *Linepithema* (Hymenoptera: Formicidae) in South America

M. R. ORR,¹ S. H. SEIKE,² W. W. BENSON,² AND D. L. DAHLSTEN¹

Environ. Entomol. 30(4): 742-747 (2001)

ABSTRACT The Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), is native to South America and invasive in many parts of the world, including North America. Various morphological forms of *L. humile* exist in South America, and it is possible that some forms may comprise distinct species. In Brazil, *L. humile* is reported to be attacked by parasitoids in the genus *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae). If *Pseudacteon* parasitoids attack the invasive form of *L. humile*, they may be candidates for biological control of this ant. We compared body size, scape length, and pronotal pilosity among populations of *L. humile* that were attacked by parasitoids and those that lacked parasitoids. Ants that hosted parasitoids at foraging trails in Brazil tended to have more pronotal hairs and shorter scapes than ants that did not host parasitoids in Brazil, Argentina, and North America. We used paired experimental trials to determine whether phorid parasitoids exhibit narrow host specificity or whether they will attack the invasive form of *L. humile* if given the opportunity. Parasitoids located their natural host form but did not locate either North American *L. humile* or morphologically similar ants from Brazil. Together these results suggest that various forms previously treated as *L. humile* are in fact separate species, that *L. humile* is not a natural host of the parasitoids studied here, and that these parasitoids are not candidates for biological control of Argentine ants in North America.

KEY WORDS Argentine ant, *Linepithema humile*, *Pseudacteon*, Phoridae, biological invasion, host specificity

THE ARGENTINE ANT, *Linepithema humile* (Mayr)—formerly *Iridomyrmex humilis*—is native to South America and is invasive in many parts of the world (Bond and Slingsby 1984, Cole et al. 1992) including North America (Newell and Barber 1913). In its introduced ranges, it has spread widely and displaced native ant species (Erickson 1971; Ward 1987; Cole et al. 1992; Holway 1995; Human 1996; Holway 1998, 1999). In South America, various morphological forms have been treated as *L. humile* (Santschi 1929, Borgmeier 1938, Orr and Seike 1998). However, some of the ants considered in previous studies to be forms of *L. humile* may instead be distinct species. For instance, repeat visits to some of our field sites in South America indicate that some forms of *L. humile* consistently host parasitoid flies in the genus *Pseudacteon* (Diptera: Phoridae), whereas other forms do not (M. O., personal observation). Although the presence of parasitoids may vary because of environmental or seasonal factors (Feener 1988, Morrison et al. 1999), it also is possible that the parasitoids are host specific and ants previously treated as forms of *L. humile* are instead distinct species.

The first reported attack of *Linepithema humile* by phorid parasitoids in its native range in Brazil was in

the 1930s (Borgmeier 1938, 1968). Experiments at the site used by Borgmeier (1938), as well as other sites in Brazil, indicated that *L. humile* abandons food resources and returns underground in the presence of phorids (Orr and Seike 1998). Responses such as these have raised the idea that phorids might be useful for biological control of invasive ants (Feener 1981, Feener and Brown 1992, Orr et al. 1995, Porter et al. 1995). If phorids are to be considered for biological control of *L. humile*, it is important to show that they attack the invasive form of *L. humile*.

In this study we searched for parasitoids at foraging trails of *L. humile* in southeast Brazil, southwest Brazil, and northern Argentina. We tested whether morphological characters distinguish ants that host parasitoids at foraging trails from ants that did not. Finally, we used host specificity experiments to determine whether South American parasitoids attack the form of *L. humile* that is invasive to the United States.

Materials and Methods

Ant Collections and Phorid Surveys. The sites where we collected ants and searched for parasitoids are listed by site, state, country, and latitude/longitude in Table 1. Ants collected in the United States were dug from shallow nests in 1998. Because of population bottlenecks associated with the invasion of *L. humile* (Tsutsui et al. 2000), we infer that the two populations from California studied here (Table 1) are

¹ Environmental Science, Policy, and Management, Division of Insect Biology, 201 Wellman Hall #3110, Berkeley, CA 94720-3110.

² LIIP, Departamento de Zoologia, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 130893-970 Campinas, São Paulo, Brazil.

Table 1. Study sites

Site	Country	State	Latitude/longitude
Costanera	Argentina	Buenos Aires	34° 36' S, 58° 28' W
Otamendi			34° 35' S, 58° 46' W
Ceibas		Entre Rios	32° 03' S, 60° 38' W
Palmar			31° 59' S, 58° 18' W
Diamante	Brazil		32° 03' S, 60° 38' W
Serra do Japi		São Paulo	23° 16' S, 47° 00' W
Monte Verde		Minas Gerais	22° 52' S, 46° 09' W
Passo do Lontra		Mato Grosso do Sul	19° 34' S, 57° 01' W
Berkeley	United States	California	38° 30' N, 121° 50' W
Davis			37° 52' N, 122° 16' W

Costanera = Costanera Sur, a municipal reserve in the city of Buenos Aires; Otamendi = Parque Nacional Otamendi, near Buenos Aires; Palmar = Parque Nacional Palmar; Diamante = Parque Nacional Diamante; Serra do Japi is a municipal reserve near the city of Jundiá. All other names refer to cities.

closely related to populations found across the rest of North America.

Studies in Argentina were performed in the states of Buenos Aires and Entre Rios in February 1999. At each of the sites, tuna baits were placed in the field at 5-m intervals and left for 60 min. If *L. humile* recruited to any bait, then all baits were left for an additional 30 min. We chose this time interval because in a previous study parasitoids arrived at >90% of *L. humile*'s foraging trails within 90 min during times of year that parasitoids were abundant (Orr and Seike 1998). *L. humile* recruited to baits at five sites (Table 1), where the number of baits recruited to out of the total number left in the field were as follows: Costanera, 11 of 33 baits; Otamendi, 24 of 31 baits; Ceibas, 2 of 55 baits; Palmar, 2 of 55 baits; Diamante, 46 of 51 baits. Ants were collected from one foraging trail at each site.

In Brazil, ants were studied at three sites in the states of São Paulo and Mato Grosso do Sul (Table 1). At all three sites, we have conducted studies of *L. humile* and phorid behavior over extended periods (1–3 mo from October 1996 through December 1999). Our assessment of phorid presence/absence at these sites is based on these previous studies: any form seen to be attacked by parasitoids at any time was considered to host parasitoids. Collections of ants at each site were made as follows. At Passo do Lontra, *L. humile* were collected from each of three locations along a roughly linear transect from the Base de Estudos do Pantanal to an open seasonally inundated area ≈600 m from the base. At Serra do Japi, two forms of *L. humile* were collected along a 400-m stretch of road. One form appeared larger and usually was darker than the other. For each form, collections were made at each of three tuna baits separated by 30–50 m. At Monte Verde, ants were collected from two locations separated by ≈1 km. Ants at Monte Verde that did not host phorids (Orr and Seike 1998) were not collected. Specimens were deposited at the Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Brazil.

Ant Morphology. Head width and scape length were measured in 10 ants from each collection (above) using a dissecting microscope and stage micrometer with a digital readout to thousandths of a millimeter. Head width was compared using analysis of variance (JMP Start Statistics, SAS Institute, 1997).

Scape length was compared between ants that hosted parasitoids and ants that did not using analysis of covariance to control for effects of body size, with HEAD WIDTH as the covariate, the presence or absence of parasitoids ($\pm$ FLY) as the fixed effect, and a $\pm$ FLY * HEAD WIDTH interaction term. The number of long (0.05–0.13 mm) hairs on the anterior pronotum also were counted, and compared between host and nonhost ants using a Mann-Whitney *U* test.

Host Specificity. A total of five host specificity experiments were performed at three sites in Brazil: Passo do Lontra, Monte Verde, and Serra do Japi. In the first three experiments, parasitoids were presented a choice between the *L. humile* form that hosted a phorid at that site (*Linepithema* HOST) and the form of *L. humile* from Passo do Lontra that was not visited by phorid parasitoids at foraging trails (*Linepithema* TEST). The latter form was chosen for these experiments because it was the Brazilian *L. humile* that was morphologically most similar to the invasive form (see Results). The fourth and fifth experiments were performed at Serra do Japi, and used the natural *L. humile* host form at Serra do Japi (*Linepithema* HOST) and *L. humile* imported to Brazil from Berkeley, CA (*Linepithema* TEST).

The parasitoids in these trials were *P. pusillus* Borgmeier at Serra do Japi and Monte Verde, and an undescribed *Pseudacteon* species (hereafter *Pseudacteon* sp.) at Passo do Lontra. *P. pusillus* attacks *L. humile* (Borgmeier 1938). *Pseudacteon* sp. attacks an ant tentatively identified as *L. piliferum* (A. Wild, personal communication 2000), which we had previously considered a form of *L. humile* (Orr and Seike 1998).

Except in one experiment, which used crushed ants (see below), live ants were presented in open-topped plastic trays that had their walls coated with Fluon (Northern Products, Woonsocket, RI) to prevent ants from escaping. Trays were presented in pairs, with *Linepithema* HOST in one tray and *Linepithema* TEST in another. Fresh ants were used in each experiment to control for a possible lack of independence between replicates caused by an attractive effect of attacked ants. Parasitoids were counted for 5 min, starting when the first individual descended into the bottom of a tray and hovered closely (<2 cm) above the ants. A sign test was used to compare the frequencies with which

Linepithema HOST and *Linepithema* TEST attracted more phorids. The sign test treated each paired replicate as one observation. Paired replicates in which no parasitoids arrived were not included in the analysis. Details in methodology varied among sites as follows.

Tests at Passo do Lontra. Test done at Passo do Lontra were conducted in September 1999. In trials with >300 ants per tray, trays were 24 by 17 by 7.5 cm. Ants were allowed to hide under a dark 7-cm-diameter cup, which covered a small piece of moistened plaster. When a large number of ants were underneath the cup, it was removed and placed over an identical piece of moist plaster at the other end of the tray, which caused the ants to move and exposed them to parasitoids. In trials with fewer than 150 ants per tray, circular arenas (8 cm diameter by 4 cm high) with a moistened plaster floor were used. Paired replicates were placed in the field at various distances (1–8 m) from one another. If no phorid arrived within 15 min, pairs were moved to a new location at least 10 m from the original spot.

Tests at Monte Verde. Test at Monte Verde were conducted in November 1999 at three locations, each ≈ 1 km apart. Trays were circular arenas (10.5 cm diameter by 4 cm high) with moistened plaster bases. Approximately 100 ants were used in each tray. During these experiments, parasitoid densities at Monte Verde were lower than in previous studies at this site (Orr and Seike 1998). If no parasitoids arrived within 15 min, a single large ant from the genus *Camponotus* was placed in each tray with the hope that chemicals released by *Linepithema* during aggressive interactions with *Camponotus* would accelerate phorid attraction. If no parasitoids arrived within 40–50 min, the pair of trays was moved to a nearby location.

Tests at Serra do Japi. Tests at Serra do Japi using *Linepithema* TEST collected at Passo do Lontra were conducted in December 1999 with freeze-killed ants along a 250-m stretch of road. One hundred individuals of each form were put into a filter paper envelope (3 by 5 cm) and wrapped in cellophane. At the site of the experiment, envelopes were ground with mortar and pestle, the cellophane was opened and discarded, and the closed envelopes were placed on a glass petri dish (9 cm diameter). Paired petri dishes, each containing one of the forms, were placed 40 cm apart. In three trials, the experiment was concluded after 10 min. In the remaining 12 trials, the paper envelopes were opened at 10 min and left for another 10 min with the ants stuck to the underside of the opened envelope. In one trial, flies arriving within 5 cm of the dish were collected in an aspirator. In all other trials, petri dishes were covered with small traps fashioned from the upper third of a 1-liter plastic soda bottle, with a 3-cm gap between the upper edge of the petri dish and the bottom of the trap. Flies arriving over the petri dish ascended into a collecting container at the top of the trap.

Experiments using live *Linepithema* TEST from Berkeley, USA. These experiments were conducted at Serra do Japi in April 2000. Trays used were the same as at Monte Verde (above), and were placed 5 m apart.

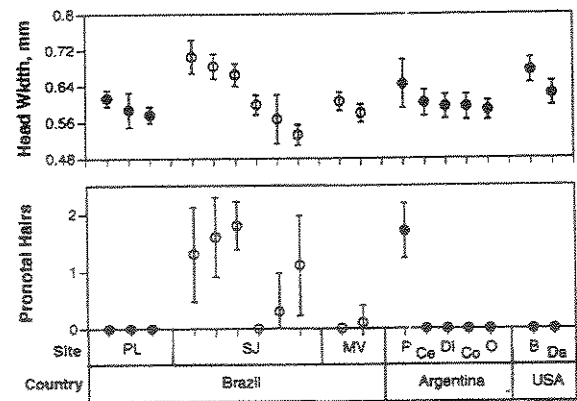


Fig. 1. Top panel is mean $\pm$ SD head width; bottom panel is mean $\pm$ SD pronotal hairs. Filled circles denote ants that did not host parasitoids at foraging trails; open circles denote ants that hosted parasitoids. Abbreviations for Brazilian sites are listed in Table 2. For sites in Argentina, P = Palmar; Ce = Ceibas; Di = Diamante; Co = Costanera; O = Otamendi. For sites in the USA, B = Berkeley; Da = Davis.

In the choice experiment, *Linepithema* TEST and *Linepithema* HOST were presented simultaneously, as described for other experiments above. In the no-choice experiment, *Linepithema* TEST and *Linepithema* HOST were presented sequentially instead of simultaneously. If, for instance, *Linepithema* HOST was presented first, then after 60–90 min, trays were covered and removed and *Linepithema* TEST was presented for an equal time. In both choice and no-choice experiments, 5–10 replicates were performed at once, with each tray checked every 5 min for parasitoids.

Results

Figure 1 shows which forms of *L. humile* attracted (open circles) or did not attract (dark circles) parasitoids at foraging trails in the field. Head width differed significantly among colonies ($F = 21.4$; $df = 17, 162$; $P = 0.0001$), but no consistent differences in head width were evident between ants that attracted parasitoids and ants that did not (Fig. 1). Ants attacked by phorids had more pronotal hairs (0.77 ± 0.9) than ants that were not attacked by phorids (0.17 ± 0.53 ; $Z = -5.4$, $P < 0.0001$), but this pattern was not consistent. For example, workers from one of the colonies collected at Monte Verde lacked pronotal hairs and were attacked by phorids, whereas ants from Palmar had pronotal hairs but were not attacked (Fig. 1). Scape lengths of ants that hosted phorids were significantly different from scape lengths of ants that did not (Fig. 2), but overlap existed.

Parasitoids had no difficulty distinguishing HOST from TEST ants (Table 2). Only one parasitoid arrived at any of the trays containing *Linepithema* TEST (Table 2); it was observed hovering briefly over a tray, but did not attack any ants.

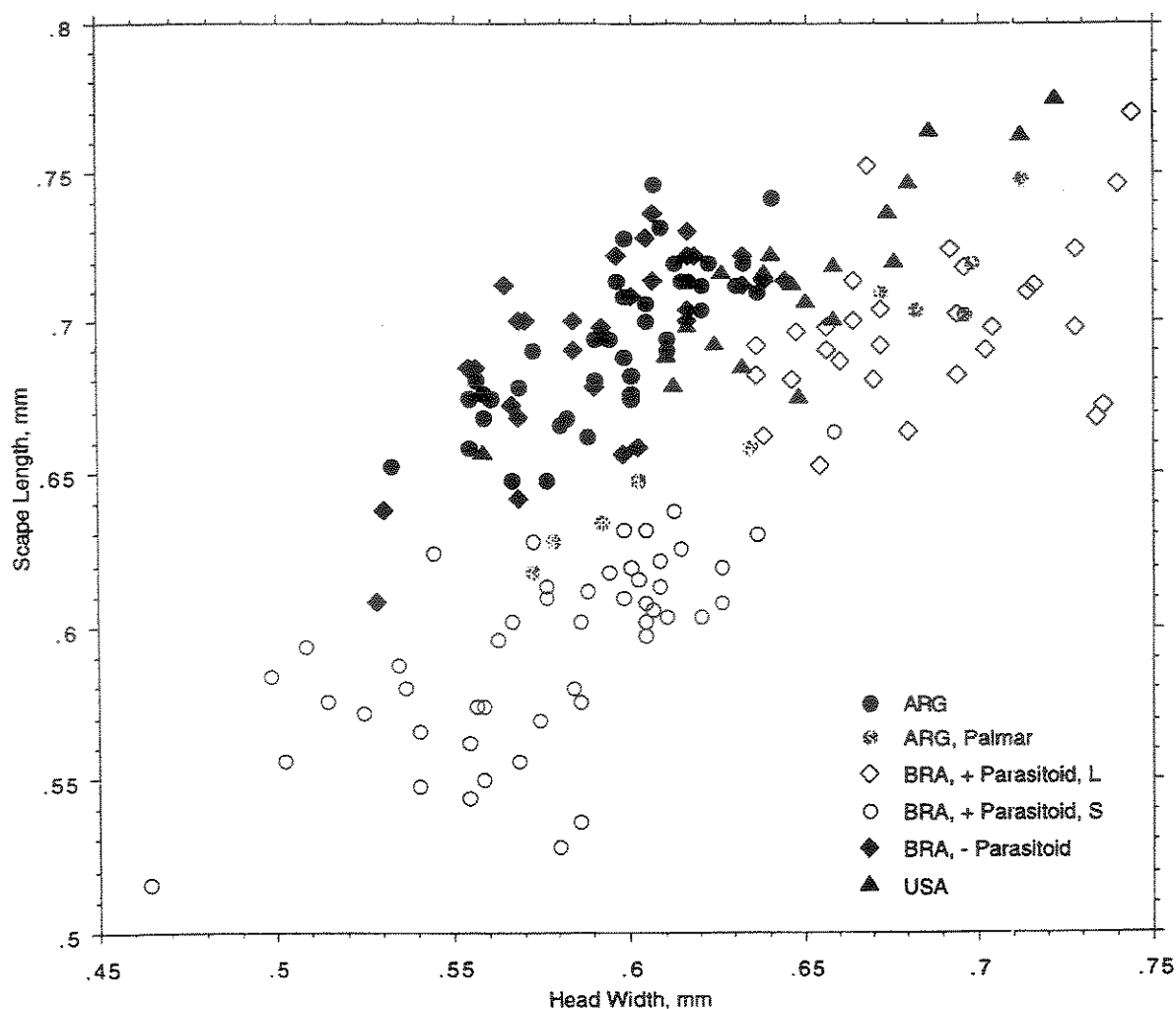


Fig. 2. Scape length plotted against head width for *L. humile* from North America, Brazil, and Argentina. Open symbols denote ants that hosted parasitoids and filled symbols denote ants that did not host parasitoids. Ants without parasitoids had significantly longer scapes than ants with parasitoids ($F = 24.1$; $df = 1, 176$; $P < 0.0001$). The significance of this result may have been increased by a significant $\pm$ FLY * HEAD WIDTH interaction ($F = 12.0$; $df = 1, 176$; $P < 0.0007$). In the legend, "ARG, Palmar" denotes ants from Palmar, Argentina, a population that did not have parasitoids but which had pronotal hairs; S and L denotes large and small forms that hosted parasitoids in Brazil (see top panel of Fig. 1).

Discussion

Linepithema humile, the Argentine ant, is not a natural host to the parasitoids studied here. This conclusion is based on two lines of evidence. First, *L. humile* collected in North America were more similar to the South American ants that did not attract *Pseudacteon pusillus* and *Pseudacteon* sp. than to the ants that attracted parasitoids (Figs. 1 and 2; Table 2, rows 1–3). Second, the parasitoid *P. pusillus* did not locate North American *L. humile* when given the opportunity during specificity trials in the field (Table 2, rows 4–5).

The parasitoid preferences found here indicate that South American *L. humile* comprise at least two species, one which hosts *P. pusillus* at Serra do Japi and Monte Verde and another which did not host parasitoids at Passo do Lontra and at all sites in Argentina. It is possible that in addition to this the two forms that

hosted *P. pusillus* at Serra do Japi may be different species. Further study is required to determine the total number of species that exist within this complex.

Phorid parasitoids of ants commonly have a narrow host range (Disney 1994). Host specificity experiments have been used to confirm associations in at least one other system. A number of *Pseudacteon* species which attack the ant *Solenopsis invicta* Buren seldom attack *S. geminata* Forel in cages in the laboratory (Gilbert and Morrison 1997, Porter and Alonso 1999). One parasitoid of *S. invicta*, *P. curvatus* Borgmeier, attacked *S. geminata*, but no adult flies emerged (Gilbert and Morrison 1997).

Pseudacteon pusillus can be encouraged to attack the invasive form of *L. humile* under certain circumstances. When we placed *P. pusillus* in a small cage together with the invasive form of *L. humile* in the

Table 2. Host specificity of *Pseudacteon* parasitoids

Site of trial	Choice or no-choice	Site TEST collected	Trays attracting more parasitoids (paired comparisons)	
			<i>Linepithema</i> HOST (natural host ant)	<i>Linepithema</i> TEST (not natural host ant)
PL	Choice	PL	5 (31)	0 (1)*
MV	Choice	PL	13 (31)	0 (0)***
SJ	Choice	PL	6 (16)	0 (0)*
SJ	Choice	Berkeley	16 (22)	0 (0)***
SJ	No-choice	Berkeley	15 (23)	0 (0)***
			Total: 55 (123)	0 (1)

Linepithema HOST is the form that naturally hosted a parasitoid at the site where an experiment was performed. *Linepithema* TEST is either from Berkeley, USA, or is the form that did not attract parasitoids to foraging trails at Passo do Lontra. Study site abbreviations are as follows: PL = Passo do Lontra; MV = Monte Verde; SJ = Serra do Japi. Bold numbers show number of paired replicates in which the HOST or the TEST tray attracted more parasitoids. Numbers in parentheses show total number of parasitoids attracted. Parasitoids always were more common at the tray with the natural host form (*, $P < 0.05$; ***, $P \leq 0.0001$). Experiments in the third row used crushed ants; the other experiments used live ants. The parasitoid at Passo do Lontra was an unknown *Pseudacteon* parasitoid of *L. piliferum*; the parasitoid at Monte Verde and Serra do Japi was *P. pusillus*.

laboratory, 10 out of 112 (9%) of the parasitoids attacked. In the field, both *P. pusillus* and *Pseudacteon* sp. attacked the invasive form of *L. humile* when it was placed in a tray with the natural host. These observations indicate that cues used by phorids to locate hosts may not prevent them from attacking nonhost ants once they are in very close proximity. Therefore, host specificity experiments performed in small cages in a laboratory may underestimate phorid specificity by removing oviposition barriers associated with host location. The strong host-location preferences that parasitoids exhibited in our field experiments suggest that occasional attacks of the invasive form under artificial or unusual circumstances are mistakes, and, as with *P. curvatus* that attack *S. geminata* (Gilbert and Morrison 1997), adult flies are unlikely to emerge.

Our study tentatively suggests that the invasive *L. humile* may lack phorid parasitoids altogether. If so, there is no clear explanation why. Although host body size may set some lower limit on the resources available for phorid pupal development (Morrison et al. 1997), the nonhost ants studied here were larger than many of the ants that hosted phorids (Fig. 1).

One hypothesis for the absence of phorids around the invasive form is that these ants, like the North American population, entered the South American sites studied here from somewhere else, and in doing so left an unknown phorid species behind. All South American populations without phorids in our study inhabited the same river drainage, which extends from Buenos Aires, a port and a plausible site of introduction, to Passo do Lontra in Brazil. Therefore, a single introduction with subsequent spread through the river drainage would be sufficient to explain their presence at these sites. However, populations of *L. humile* within this drainage exhibit much greater genetic diversity than invasive populations in the United States (Tsutsui et al. 2000), which indicates that they have been established for a long time. If these ants are outside of their native range, then the genetic evidence suggests that their spread through South America must have preceded their spread in North America by a considerable amount of time.

Another possibility for the absence of phorids around the invasive form is that its parasitoids were inactive during our brief observations in Argentina. Phorid parasitoids, including those that attack *Linepithema* have been found to exhibit strong seasonal variability in abundance (Feener 1988, Orr and Seike 1998, Morrison et al. 1999). However, our field observations at Passo do Lontra included 3 mo of field observations over 4 yr, and we never saw a parasitoid around the invasive form at this site even though parasitoids of *L. piliferum* always were common. Moreover, there exist no reports of phorid parasitoids attacking *L. humile* in other field observations made in Argentina (Gallardo 1912; Suarez et al. 1999).

Since the parasitoids studied here do not attack *L. humile* in its native range, their absence in North America cannot explain the Argentine ant's success there. To date, the only clear explanation for the ant's invasive success is that its decreased genetic variation in North America (Tsutsui et al. 2000) limits inter-colony conflict and thereby reduces the tendency for this ant to self-regulate its populations via intraspecific competition (Holway et al. 1998). Host-specific natural enemies of the invasive *L. humile*, if they exist, have yet to be discovered.

Acknowledgments

We are grateful to M. Carvalho do Amaral, her colleagues at UFMS, and the staff at the Base de Estudos do Pantanal for making it possible for us to work in the Pantanal. At Serra do Japi, research was possible thanks to Base Ecologica at Serra do Japi and its staff. Thanks to Patricia Folgarait, who led our research trip in Argentina. Thanks to S. Porter for advice on maintaining ants during specificity trials; to P. Ward for pointing out the differences in pronotal pilosity between forms and for first drawing our attention to the fact that we were dealing with different species of *L. humile* in South America; to A. Wild for the tentative identification of *L. piliferum*; and to B. Fisher for use of the stage micrometer and for comments on the manuscript. A. José dos Santos, R. Xavier de Camargo, and R. Rodrigues de Campos provided valuable field assistance. North American ants were held before export to Brazil at the UC Berkeley Insectary and Quarantine Facility with the help of L. Schmidt and J. An-

draws. F. Tambasco and L. Nogueira de Sá and the EM-BRAPA Environment Quarantine Laboratory "Costa Lima" in Brazil provided support for ant importations. Ants were imported into Brazil under Processo # 21052.006118/99-74 permit # 021/2000 from the Ministério Da Agricultura e do Abastecimento (MA), Brazil. This research is based upon work supported by the Cooperative State Research, Education, and Extension Service, U.S. Department of Agriculture, under Agreement No. 97-35302-4965 to MRO, and a Capes Doctoral Fellowship to SHS.

References Cited

- Bond, W., and P. Slingsby. 1984. Collapse of an ant-plant mutualism: the Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) and myrmecochorous proteaceae. *Ecology* 65: 1031-1037.
- Borgmeier, T. 1938. Phorideos parasitas da formiga Argentina (Dipt. Phoridae). *Rev. Entomol.* 9: 260-262.
- Borgmeier, T. 1968. A catalogue of the Phoridae of the world (Diptera, Phoridae). *Stud. Entomol.* 11: 1-367.
- Cole, F. R., A. C. Medeiros, L. L. Loope, and W. W. Zuehlke. 1992. Effects of the Argentine ant on arthropod fauna of Hawaiian high-elevation shrubland. *Ecology* 73: 1313-1322.
- Disney, R.H.L. 1994. Scuttle flies: the Phoridae. Chapman & Hall, London.
- Erickson, J. M. 1971. The displacement of native ant species by the introduced Argentine ant *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Psyche* 78: 257-266.
- Feener, D. H., Jr. 1981. Competition between ant species: outcome controlled by parasitic flies. *Science* 214: 815-817.
- Feener, D. H., Jr. 1988. Effects of parasites on foraging and defense behavior of a termitophagous ant, *Pheidole titanis* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 22: 421-427.
- Feener, D. H., Jr., and B. V. Brown. 1992. Reduced foraging of *Solenopsis geminata* (Hymenoptera: Formicidae) in the presence of parasitic *Pseudacteon* spp. (Diptera: Phoridae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 85: 80-84.
- Gallardo, A. 1912. Observaciones sobre una hormiga invasora, *Iridomyrmex humilis* Mayr. *Bol. Soc. Physis.* 1: 133-138.
- Gilbert, L. E., and L. W. Morrison. 1997. Patterns of host specificity in *Pseudacteon* parasitoid flies (Diptera, Phoridae) that attack *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera, Formicidae). *Environ. Entomol.* 26: 1149-1154.
- Holway, D. A. 1995. Distribution of the Argentine Ant (*Linepithema humile*) in Northern California. *Conserv. Biol.* 9: 1634-1637.
- Holway, D. A. 1998. Effect of Argentine ant invasions on ground-dwelling arthropods in northern California riparian woodlands. *Oecologia* 116: 252-258.
- Holway, D. A. 1999. Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* 80: 238-251.
- Holway, D. A., A. V. Suarez, and T. J. Case. 1998. Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science* 282: 949-952.
- Human, K. G., and D. M. Gordon. 1996. Exploitation and interference competition between the invasive Argentine ant, *Linepithema humile*, and native ant species. *Oecologia* 105: 405-412.
- Morrison, L. W., C. G. Dall'aglio-Holvorcem, and L. E. Gilbert. 1997. Oviposition behavior and development of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Environ. Entomol.* 26: 716-724.
- Morrison, L. W., E. A. Kawazoe, R. Guerra, and L. E. Gilbert. 1999. Phenology and dispersal in *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae), parasitoids of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 92: 198-207.
- Newell, W., and T. C. Barber. 1913. The Argentine ant. U.S. Department of Agriculture Bulletin 122. Bureau of Entomology, USDA, Washington, DC.
- Orr, M. R., and S. H. Seike. 1998. Parasitoids deter foraging by Argentine ants (*Linepithema humile*) in their native habitat in Brazil. *Oecologia* 117: 420-425.
- Orr, M. R., S. H. Seike, W. W. Benson, and L. E. Gilbert. 1995. Flies suppress fire ants. *Nature (Lond.)* 373: 292-293.
- Porter, S. D., and L. E. Alonso. 1999. Host specificity of fire ant decapitating flies (Diptera: Phoridae) in laboratory oviposition tests. *J. Econ. Entomol.* 92: 110-114.
- Porter, S. D., R. K. Vander Meer, M. A. Pesquero, S. Campiolo, and H. G. Fowler. 1995. *Solenopsis* (Hymenoptera: Formicidae) fire ant reactions to attacks of *Pseudacteon* flies (Diptera: Phoridae) in Southeastern Brazil. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88: 570-575.
- Santschi, F. 1929. Nouvelles fourmis de la Republique Argentine et du Bresil. *An. Soc. Cient. Argent.* 107: 273-316.
- SAS Institute. 1997. User's manual, JMP version 3.2.1. SAS Institute, Cary, NC.
- Suarez, A. V., N. D. Tsutsui, D. A. Holway, and T. J. Case. 1999. Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biol. Invasions* 1: 43-53.
- Tsutsui, N. D., A. V. Suarez, D. A. Holway, and T. J. Case. 2000. Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97: 5948-5953.
- Ward, P. S. 1987. Distribution of the introduced Argentine ant (*Iridomyrmex humilis*) in natural habitats of the Lower Sacramento Valley and its effects on the indigenous ant fauna. *Hilgardia* 55: 1-16.

Received for publication 23 October 2000; accepted 9 March 2001.