

Este exemplar corresponde à redação final da tese
defendida pelo candidata Cláudia Valéria
de Assis Dança e aprovada pela
Comissão Julgadora.



15/02/89
Woodruff W. Benson

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

ESTRATÉGIA DE FORRAGEAMENTO DE
PSEUDOMYRMEX GRACILIS (FABR.) (HYMENOPTERA: FORMICIDAE).

CLÁUDIA VALÉRIA DE ASSIS DANÇA

ORIENTADOR: WOODRUFF W. BENSON

DISSERTAÇÃO APRESENTADA AO INSTITUTO DE BIOLOGIA DA
UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS, COMO REQUISITO
PARCIAL PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE MESTRE EM
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, ÁREA DE ECOLOGIA.

CAMPINAS - SÃO PAULO

1989

D234e

10484/BC

ANTROPOFORMICA

Enquanto a mente busca compreender formigas,
Formiga na mente a compreensão da vida.
É difícil distinguir se é da vida da formiga,
Ou da distinta vida que em mim vibra.

Um olho vê formigas que existem,
E se expressam como loucas.
O outro, só tem olhos pra loucura
Que formiga expressivamente no existir.

A uma parte de mim fascina,
Este estranho ser que se comporta.
A outra comporta estranhar
O próprio fascínio de ser.

Que fazer, para onde ir?
Devo estancar ou prosseguir?
Ver formigas? Ver a mim?
Cuidar pra não confundir.

Cláudia Dansa

Campinas, 10/01/89

AGRADECIMENTOS

Apesar da formalidade e da padronização de que, normalmente, se revestem os agradecimentos de uma tese eu gostaria de poder usar este espaço, mais do que para, simplesmente, agradecer, para, realmente, dedicar este trabalho às pessoas que no meio de um mundo tão confuso, louco, exigentes e tão cheio de não puderam ter paciência, carinho e consideração e abrir mão de um pouquinho de si mesmas para que eu pudesse crescer. A estas pessoas, sem as quais o trabalho seria apenas um amontoado de informações frias e solitárias, meu agradecimento e meu carinho.

- Ao contribuinte brasileiro que me sustentou durante todos estes anos através dos órgãos financiadores de pesquisa (CNPq, CAPES e FAPESP).

- Aos meus pais pelo apoio financeiro, emocional e tudo mais que tem me dado a vida inteira.

- À Vitória, minha analista, pelo carinho, dedicação e paciência que tem me ajudado a não me perder de mim mesma.

- Ao Paulo pelo apoio infra - estrutural mas, principalmente, por existir, me amar e me aturar nas horas de crise.

- Ao meu orientador pela correção dos meus manuscritos, pela paciência e por todas as suas palavras mudas que me fizeram exigir sempre mais de mim.

- À profa. Maria Alice Garcia do departamento de Zoologia da UNICAMP por ter participado da pré-banca e da banca dando valiosas sugestões.

- Ao prof. Mohamed Habib do departamento de Zoologia da UNICAMP por participar da banca como suplente.
- Ao prof. Ivan Sazima por leitura preliminar de parte do manuscrito.
- Ao prof. Paulo Sérgio Oliveira do departamento de Zoologia da UNICAMP pelo estímulo em momentos dificeis, pela paciênciia em me ouvir , pela leitura de versões preliminares e pela participação na pré-banca.
- Ao prof. Arício Xavier Linhares do departamento de Parasitologia da UNICAMP por ter me apontado um caminho para a análise estatistica deste trabalho.
- Ao prof. Carlos Roberto Brandão,do Museu de Zoologia da USP,pelo acesso à coleção de formigas deste Museu e pelo auxilio na identificação das formigas e por participar da pré-banca e banca.
- Ao prof. Hermógenes F. Leitão Filho,do departamento de Botânica da UNICAMP,pela identificação das plantas.
- Ao prof. João Semir,do departamento de Botânica da UNICAMP, pela confirmação da existência de nectários e glândulas no material vegetal deste trabalho.
- Ao Alexandre Bamberg pelo seu grande entusiasmo com a ecologia que me incentivou a fazer este curso.
- A Cristina,Marquinhos,Margarida,Felipi,Cristininha,Marcio, Mauro, Alex, Saito, Marta por termos crescido juntos na UFRJ e pelas experiências de laboratório aberto e PCE que tanto me marcaram.
- Ao Luiz Paulo pelos momentos alegres que vivemos na graduação e depois.

- Ao Sérgio por todas as nossas descobertas juntos e por ter me feito descobrir tantas novas maneiras de perceber o mundo.

- A Cris pelo tempo que moramos juntas e por tudo que trocamos de Ecologia e de vida.

- Ao Paulo Eugênio pelos momentos bons que passamos juntos, pelo carinho e pelas fotos.

- Ao Zé Sabino a Ângela e ao Centro de Comunicação da UNICAMP pela ajuda no filme e nas fotos do trabalho.

- Aos amigos de Campinas Ciça, Zé Roberto, Maricy, Dulce, Lia, Carlos, Evandro, Fu, Rosebel, Alex, Alpina, Cecilia e todo mundo que me deu força e me ajudou na descompressão mental.

- A todos os que me perguntaram, durante o trabalho de campo, "O que você está fazendo em cima desta escada?"

- À extinta sala de computadores do IB, onde boa parte deste trabalho foi desenvolvida.

- Ao computador da minha casa, sem o qual tudo seria mais difícil.

- Às Pseudomyrmex, pela sua relutante contribuição.

- À parte de mim que, apesar dos conflitos internos, não me deixou desistir.

- À parte de mim que tantas vezes se perguntou "mas o que é que eu estou fazendo aqui?"

ÍNDICE

1- INTRODUÇÃO -----	1
2- MATERIAL E MÉTODOS -----	12
2.1- LOCAL DE TRABALHO -----	12
2.2- HORÁRIOS DE ATIVIDADE -----	15
2.3- COMPOSIÇÃO DA DIETA -----	15
2.3.1- MÉTODO DE COLETA -----	15
2.3.2- DINÂMICA DA COLETA -----	17
2.3.3- MÉTODOS DE ANÁLISE DO MATERIAL COLETADO -----	19
2.4- OBSERVAÇÕES QUALITATIVAS -----	20
2.5- PRESENÇA DE OUTRAS ESPÉCIES DE FORMIGAS NA ÁREA -----	21
3- RESULTADOS E DISCUSSÃO -----	22
3.1- COMPORTAMENTO -----	22
3.1.1- INTRODUÇÃO-----	22
3.1.2- ESTRATÉGIAS DE DEFESA -----	22
3.1.3- ESTRUTURA DO NINHO.-----	26
3.1.4- RELAÇÕES DENTRO DO FORMIGUEIRO-----	27
3.1.5- RELAÇÕES COM OUTRAS ESPÉCIES DE FORMIGA DA ÁREA.-	28
3.1.5.1- SOBREPOSIÇÃO DE DIETA-----	28
3.1.5.2- COMPORTAMENTO DE EVITAÇÃO DE OUTRAS FORMIGAS	30
3.1.5.3- FORMIGAS COMO PRESAS-----	32
3.1.6- PREDADORES -----	33

3.1.7- COMPORTAMENTO DE FORRAGEIO-----	33
3.1.7.1- HORARIO DE ATIVIDADE -----	33
3.1.7.2- CAPTURA-----	33
3.1.7.3- RECRUTAMENTO-----	36
3.1.7.4- ROTAS DE FORRAGEAMENTO-----	37
3.1.8- PERÍODO DE REPRODUÇÃO E INDIVÍDUOS REPRODUTIVOS--	37
3.1.9- DISCUSSÃO-----	38
3.2- FORRAGEAMENTO-----	41
3.2.1- INTRODUÇÃO -----	41
3.2.2- CONSIDERAÇÕES SOBRE OS DIFERENTES TIPOS DE PRESAS	59
3.2.3- VARIAÇÃO ANUAL -----	65
3.2.4- VARIAÇÃO MENSAL-----	69
3.2.5- RELAÇÃO DISPONIBILIDADE X COLETA-----	78
3.2.6- RELAÇÃO ENTRE RESULTADOS OBTIDOS E TEORIA DE FORRAGEAMENTO ÓTIMO-----	89
4- CONCLUSÕES-----	100
5- RESUMO -----	102
6- SUMMARY -----	104
7- LITERATURA CITADA-----	106
8- APÊNDICE DE TABELAS-----	122

ÍNDICE DE TABELAS CITADAS

Tabela 1 - Localização e características dos ninhos de <u>Pseudomyrmex gracilis</u> (comprimento, diâmetro e posição da abertura) acompanhados durante 1984.	14
Tabela 2- Resumo da fenologia das árvores contendo ninhos de <u>Pseudomyrmex gracilis</u> , referentes aos anos de 1985 e 1986.	47
Tabela 3 - Número total de presas sólidas amostradas, coletadas por <u>Pseudomyrmex gracilis</u> (uma por formiga) para cada ponto de amostragem, durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986 (40 horas por ponto), divididos em Homoptera e outros taxa, e número total de <u>P. gracilis</u> "repletas" (portando líquido) observado para cada ponto de amostragem durante o período de março de 1985 a agosto de 1986 (34 horas por ponto).	48
Tabela 4 - Volume total de presas sólidas amostradas, coletadas por <u>Pseudomyrmex gracilis</u> para cada ponto de amostragem durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986 (40 horas por ponto) divididas em Homoptera e outros taxa.	53

Tabela 5 - Número total e volume de presas sólidas coletadas por Pseudomyrmex gracilis entre novembro de 1984 e agosto de 1986 (160 horas) e número total de formigas repletas coletadas entre março de 1985 e agosto de 1986 (136 horas)----- 54

Tabela 6 - Número total de itens amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis (um por formiga), para cada categoria de tamanho (0,1-3,0; 3,1-10,0; >10,0 mm³), para cada ponto de amostragem, durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986 (40 horas por ponto).---- 55

Tabela 7 - Distribuição de tamanhos das presas sólidas coletadas por Pseudomyrmex gracilis, amostradas de novembro de 1984 a agosto de 1986.----- 57

Tabela 8 - Principais famílias, pertencentes às quatro ordens de insetos encontradas na dieta de P. gracilis e coletadas nas armadilhas pegajosas.----- 63

Tabela 9 - Lista dos insetos predados por P. gracilis quanto ao seus hábitos alimentares.----- 64

Tabela 10 - Número de presas amostradas, coletadas por Pseudomyrmex gracilis nas categorias de tamanho (peq., med. e gde.) para os anos de 1985 e 1986 respectivamente.---- 70

Tabela 11 - Número total de itens amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis, divididos nas categorias Homoptera e outros taxa, para cada local de amostragem para os anos de 1985 e 1986 respectivamente. -- 71

Tabela 12 - Variação mensal da frequência e volume de Homoptera, outros taxa e repletas amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis, em cada mês para o período de novembro de 1984 a agosto de 1986. ----- 77

Tabela 13 - Número de itens amostrados em categorias de tamanho, coletados por Pseudomyrmex gracilis para cada mês, durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986. -- 79

Tabela 14 - Número e volume de Homoptera amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis e por armadilhas em cada categoria de tamanho (peq., med. gde.) no período de novembro de 1985 a agosto de 1986. ----- 85

Tabela 15 - Número e volume de Hymenoptera amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis e por armadilhas, nas diversas categorias de tamanho (peq., med., gde.) no período de novembro de 1985 a agosto de 1986. ----- 86

Tabela 16 - Número e volume de Diptera amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis e por armadilhas em cada categoria de tamanho (peq.,med.,gde.), no periodo de novembro de 1985 a agosto de 1986.----- 87

Tabela 17 - Número e volume de Coleoptera amostrados, coletados Por Pseudomyrmex gracilis e por armadilhas em cada categoria de tamanho (peq., med., gde.), no periodo de novembro de 1985 a agosto de 1986.----- 88

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Individuo de Pseudomyrmex gracilis (Fabr.)
(Hymenoptera-Formicidae).----- 42
- Figura 2. Mapa da UNICAMP, mostrando as áreas de estudo A1
e A2.----- 43
- Figura 3. Vista do ponto CEXI.----- 44
- Figura 4. Vista do ponto ES.----- 45
- Figura 5. Vista dos pontos CM e CEXII.----- 46
- Figura 6. Porcentagem de cada tipo de presa amostrado, cole-
tado por Pseudomyrmex gracilis durante o período
de novembro de 1984 a agosto de 1986 para todos os
pontos de amostragem ----- 49
- Figura 7. Porcentagem de itens coletados por P. gracilis,
divididos nas categorias Homoptera, outros taxa
e repletas, amostrados durante novembro de 1984
a agosto de 1986 para cada ponto de amostragem. 51

Figura 8. Volume percentual de cada tipo de presa coletado por P. gracilis, amostrado durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986 para todos os pontos de amostragem.----- 52

Figura 9. Porcentagem de itens coletados por P. gracilis, divididos em três categorias de tamanhos (pequena [$<3 \text{ mm}^3$] média [$3.1 \text{ a } 10 \text{ mm}^3$] e grande [$>10 \text{ mm}^3$]) amostradas de novembro de 1984 a agosto de 1986 para todos os pontos de amostragem.----- 56

Figura 10. Porcentagem de itens coletados por P. gracilis, divididos em três categorias de tamanhos (pequena [$<3 \text{ mm}^3$] média [$3.1 \text{ a } 10 \text{ mm}^3$] e grande [$>10 \text{ mm}^3$]) amostrados de novembro de 1984 a agosto de 1986 para cada categoria taxonômica.----- 58

Figura 11. Número médio de presas por hora de diferentes categorias, coletadas por armadilhas em dois micro-habitats, no ponto CEXI, em 7 dias durante novembro de 1987. ----- 60

Figura 12. Proporção de itens, coletados por P. gracilis, para cada uma das três categorias de presas (Homoptera, repletas e outros) para 1985 e 1986. ----- 66

- Figura 13. Número de itens, coletados por P. gracilis, em cada categoria de presa, para 1985 e 1986.--- 67
- Figura 14. Volume de itens coletados por P. gracilis, em cada categoria de presas, para 1985 e 1986.-- 68
- Figura 15. Variação mensal do número de Homoptera coletados por P. gracilis amostrados no período de novembro de 1984 a agosto de 1986.----- 72
- Figura 16. Variação mensal do número de "outros taxa" coletados por P. gracilis amostrados no período de novembro de 1984 a agosto de 1986.----- 73
- Figura 17. Variação mensal do número de P. gracilis repletas amostrados no período de novembro de 1984 a agosto de 1986.----- 74
- Figura 18. Diagrama climático (preparado segundo Walter & Lieth) da região de Campinas SP, para o período de novembro de 1983 a novembro de 1986.----- 75
- Figura 19. Variação mensal de Homoptera coletados por P. gracilis e por armadilhas, durante o período de novembro de 1985 a agosto de 1986.----- 80

Figura 20. Variação mensal de Hymenoptera coletados por P.
gracilis e por armadilhas, durante o periodo de
novembro de 1985 a agosto de 1986.----- 81

Figura 21. Variação mensal de Diptera coletados por P.
gracilis e por armadilhas, durante o periodo de
novembro de 1985 a agosto de 1986.----- 82

Figura 22. Variação mensal de Coleoptera coletados por P.
gracilis e por armadilhas, durante o periodo de
novembro de 1985 a agosto de 1986.----- 83

1. INTRODUÇÃO

Para a cultura popular, formigas são animais incômodos, que infestam casas e lavouras, e competem, diretamente, com o homem. É bem verdade que esta fama é justificada. Muitas espécies desta família de himenópteros incluem os açúcares na sua dieta, seja sob a forma de néctar (Bentley 1976; Blom & William 1980) e de secreção açucarada produzida por homópteros (Way 1963), ou sacarose, roubada de habitações humanas. A maioria, inclui, também, diferentes alimentos como pequenos artrópodos, restos de animais mortos, sementes, pólen, fungos ou mesmo fezes de outros animais, que podem funcionar como componentes básicos, ou suplementares, na dieta (Wheeler & Bailey 1920; Sudd 1967; Carroll & Janzen 1973; Andersen & Ashton 1985). Outras, ainda, como as saúvas, cortam folhas, sobre as quais cultivam um tipo de fungo, que é seu alimento básico (Sudd 1967).

As formigas constituem uma única superfamília (*Formicoidea*), com variedade estrutural limitada. São incluídas, convencionalmente, numa única família *Formicidae*, sendo todas as suas espécies caracteristicamente eusociais ou parasitas sociais. É geralmente aceito que as formigas descendem de ancestrais semelhantes a vespas. A hipótese atual sobre a origem e evolução das subfamílias coloca o fóssil do Cretáceo *Sphecomirmicinae* dando origem aos ramos Poneroidae que inclui *Myrmeciinae*, *Pseudomyrmecinae*, *Ponerinae*, *Leptanillinae*, *Dorylinae*, *Ecitoninae* e *Myrmicinae* e ao complexo Formicoide incluindo *Formicinae*, *Dolichoderinae*, *Notomyrmecinae* e *Aneuretinae* (Wilson 1967; Taylor 1978; apud Sudd & Franks 1987). A semelhança entre formigas e vespas não se limita só à aparência

morfológica, mas também aos seus hábitos alimentares (Sudd 1967), à tendência de ambas a viver em grupo (Gamboa et al. 1986), a construir ninhos, a apresentar muitos comportamentos agressivos e defensivos e cuidado parental (Sudd & Franks 1987).

Todas as formigas vivem em colônias, ou parasitando colônias de outras espécies de formigas. Em se tratando de alimentação e reprodução, o formigueiro funciona como um superorganismo (Wilson 1971), pois a comida conseguida por cada membro deve fazer parte de um fluxo que, potencialmente, alimentará todos os outros indivíduos da colônia.

As estratégias para a obtenção de alimento variam desde a caçada solitária, onde um único indivíduo sai em busca de presas, e deve trazê-las, sozinho, para o ninho, até o recrutamento parcial mecânico ou químico, ou integral, onde um indivíduo é capaz de atrair vários outros para uma fonte alimentar (Wilson 1971; Oster & Wilson 1978).

O recrutamento é efetuado através de feromônios, substâncias secretadas por glândulas especializadas usadas em comunicação química (Shorey 1973). A eficiência desta comunicação química depende, entre outras coisas, da capacidade de memória, do potencial para se localizar no espaço, e da intensidade do feromônio da formiga (Wilson 1971). O recrutamento serve tanto para que fontes de alimento muito grandes sejam aproveitadas mais eficientemente por formigas pequenas, como também para expulsar competidores destas fontes (Oliveira et al. 1987). O desenvolvimento do sistema de comunicação é essencial no desenvolvimento de sociedades maiores e mais complexas, e o sistema de recrutamento é mais desenvolvido nas subfamílias mais modernas sendo

incipiente ou raro em subfamílias mais primitivas (Wilson 1971). Diferenças morfológicas entre operárias adaptadas para a captura de diferentes tipos ou tamanhos de presas, podem aumentar a eficiência de captação de energia pelo formigueiro num ambiente heterogêneo (Oster & Wilson 1978).

As necessidades nutritivas não são uniformes através do tempo. Na época de produção de indivíduos reprodutivos, as formigas, assim como as vespas e muitos outros insetos (Sota 1985), precisam de um suprimento mais alto de proteínas, o que as leva, geralmente, à procura de fontes suplementares de alimentação, especialmente de origem animal (Haskin & Haskin 1950 apud Sudd 1967). Muitas formigas mantêm hábitos carnívoros durante todo o tempo (Wilson 1950, 1953, 1958; Sudd 1960, apud Sudd 1967) e, como nas vespas, este parece ser um hábito generalizado. A gama de alimentos usados por uma formiga carnívora vai desde pequenos animais capturados vivos ou mortos, geralmente artrópodos (Sudd 1967; Wheeler & Bailey 1920), até restos de indivíduos mortos ou semi-mortos de vários grupos taxonômicos, inclusive vertebrados, e outras fontes de nitrogênio como fezes de pássaros e outros animais (Curtis 1985). Formigas mais generalizadas, como algumas Ponerinae são tipicamente caçadoras solitárias, sem subcastas estéreis diferenciadas (Sudd 1967; Oster e Wilson 1978). Muitas Pseudomyrmicinae também são carnívoras embora existam algumas espécies que mantém associações mutualísticas com plantas. Estas associações fornecem uma outra forma dessas formigas conseguirem alimento (nutrientes de nectários extraflorais ou corpúsculos), produzido pela planta em "troca" de proteção contra herbívoros (Janzen 1966 ; Keeler 1981).

As presas de formigas frequentemente são insetos fitófagos que podem causar danos a plantas, quer em situação natural, quer em campos de cultura. Trabalhos tem sido feitos no sentido de avaliar o papel de formigas como controladoras de pragas de lavoura ou pragas urbanas (Pimentel 1955; Pimentel e Uhler 1969; Saks & Carroll 1980; Brown & Goyer 1982). Trabalhos feitos com Solenopsis, principalmente nos Estados Unidos e México, onde estas formigas dificultam as colheitas com suas ferroadas doloridas, mostram que elas podem funcionar, eficientemente, no controle biológico de pragas, principalmente de milho (Summerlin et al. 1977; Sterling 1978; Risch 1981; Risch & Carroll 1982a, b; Gravena & Almeida 1982).

Da mesma forma, várias espécies de formigas são predadoras eficientes de lagartas que atacam plantações de coco (Leston 1978, apud Risch & Carroll 1982). Faeth (1980) observou que as populações de certos tipos de galhas podem ser diminuídas por formigas. Whittaker & Warrington (1985) mostram, também, como Formica ajuda a reduzir determinados grupos de herbívoros em árvores, embora favoreça outros. Em Porto Rico, Pimentel (1955) documentou a contribuição de um complexo de formigas no controle de Musca domestica L..

O papel de formigas como controladoras biológicas de pragas é ainda bastante controvertido. A dieta de predadoras vorazes como Solenopsis, por exemplo, inclui também predadores e parasitos de fitófagos que estariam ajudando a regular as populações nocivas (Bartlett 1961 e de Bach & Bartlett 1964, apud Risch & Carroll 1982). Muitas destas formigas mantêm também relações mutualísticas com fitófagos como homópteros e larvas de lepidópteros produtores de secreções açucaradas (Warrington & Whittaker 1985; Smiley 1986). Não

há estudos neste sentido feitos com espécies da subfamília Pseudomyrmecinae.

Esta subfamília é composta por quatro gêneros: Tetraponera, que ocorre amplamente nos trópicos do Velho Mundo (aproximadamente 100 espécies), Pachysima (2 espécies) e Viticicola (1 espécie) ambas do Congo, e Pseudomyrmex (150 espécies) no Novo Mundo (Janzen 1966). Morfológica e ecologicamente, esta subfamília é bastante uniforme na aparência geral, embora exista uma intensa variação local de cor e tamanho dentro de cada espécie (Ward 1985). Algumas espécies como P. ferruginea F. Smith, P. belti Emery e P. spinicola Emery mantêm associações mutualísticas estreitas com plantas do gênero Acacia (Janzen 1966). Algumas como P. nigropilosa Emery, parasitam este "mutualismo" (Janzen 1975). Outras ainda como P. triplaridus e P. triplarinus Wedell associam-se com plantas do gênero Triplaris (Wheeler & Bailey 1920) ou como P. latinoda Mayr com plantas do gênero Tachigalia (Ule 1917). Os gêneros Pachysima e Viticicola são obrigatoriamente simbiontes de mirmecófitos africanos.

A subfamília Pseudomyrmecinae é representada na região Neotropical pelo gênero Pseudomyrmex. As formigas deste gênero são caracterizadas por apresentarem operárias com olhos compostos grandes, ocelos, carena frontal e inserção antenal próximas, escapos curtos, dois segmentos peciolares entre o tronco e gáster (pecíolo e pós-pecíolo) (Ward, 1985). As espécies são muito ágeis, com grande acuidade visual e ferrão funcional. A maior parte das espécies habita espaços ocos de plantas com as quais podem manter relações mutualísticas (Janzen 1966), ou simplesmente oportunísticas (Keeler 1981; Janzen 1975; Barton 1986); algumas como P. termitarius (F. Smith)

nidificam exclusivamente no solo. Nas espécies 'não mutualísticas', as operárias forrageiam solitariamente durante o dia, coletando néctar de plantas e de coccídeos e insetos inteiros ou fragmentos, que são localizados visualmente pela formiga (Janzen 1966; Mills 1980). Pseudomyrmex tem, também, o hábito de coletar pequenas partículas de material orgânico da folhagem, que são incorporadas formando uma pelota armazenada na boca, utilizada como complemento da alimentação das larvas (Wheeler & Bailey 1920). No aparelho bucal e papo de larvas de P. gracilis Fabricius, Wheeler & Bailey (1920) encontraram vestígios de insetos, grãos de pólen, pedaços de fungos e tecidos vegetais. Pseudomyrmex que habitam os espinhos de Acacia alimentam-se dos chamados corpúsculos Beltianos, estruturas nutritivas produzidas nas folhas da árvore (Wheeler e Bailey 1920). Outras espécies do gênero são carnívoras (Mills 1981). Existem informações de que P. gracilis visita nectários extraflorais (H.C.Morais e P.S.Oliveira comunicação pessoal).

O gênero Pseudomyrmex parece estar dividido em formigas arborícolas de hábitos generalistas que nidificam em galhos ocos nas plantas ou caídos no chão, espécies que nidificam no solo e espécies que mantêm relações mutualísticas, altamente específicas, com vegetais. Os hábitos alimentares também se dividem em carnívoria, sem recrutamento, basicamente no solo, busca de artrópodos sobre plantas, até o quase abandono do hábito carnívoro em troca da ingestão de corpúsculos Beltianos, fornecidos pelas Acácias às suas inquilinas (Janzen 1966). A capacidade de comunicar a algumas companheiras a presença de alimento (P. triplarinus) ou de intrusos (P. ferruginea) é maior nas 'mutualistas' que nas demais espécies

estudadas (Janzen 1966, Jaffé et al. 1986). Há espécies 'mutualistas' como Pseudomyrmex triplarinus que mantém homópteros dentro do ninho (Oliveira et al. 1987).

As espécies de Pseudomyrmex podem ser divididas em grupos e dentro deles os chamados "complexos". O grupo gracilis, reconhecido, originalmente por Emery (1890), contém 18 espécies e 23 variedades (Kempf 1961). Ward (1985) revisou, recentemente, este grupo para a região Neártica. Este autor caracteriza as espécies do grupo gracilis como sendo grandes, negras, alaranjadas ou bicoloridas, com cabeça larga, grandes olhos e escapos relativamente longos, carena frontal subcontigua, margens laterais do pronoto anguladas, pecíolo usualmente longo, com um pedúnculo anterior distinto, pilosidade ereta, abundante no corpo e apêndices, incluindo o propodeo, escapos e pernas. A espécie tratada aqui (figura 1), foi identificada, como sendo P. gracilis (Fabr., 1804) através de comparações feitas com material da coleção do Museu de Zoologia da USP. Os exemplares do material estudado serão depositados no mesmo museu.

Merecem destaque no estudo do gênero Pseudomyrmex os trabalhos de Janzen (1966, 1973 e 1975) e Keeler (1981 e 1985) e Oliveira et al. (1983), quanto a interações com plantas; Mintzer (1982) e Mintzer & Vinson (1984), Jaffé et al. (1986) quanto às capacidades genética e feromonais de reconhecimento entre colônias; Garcia-Pérez (1985) quanto ao reconhecimento das plantas mutualísticas, Duelli (1977), quanto ao carregamento de adultos; Klein (em andamento) sobre biologia das espécies da Flórida; o de Mills (1981) sobre atividade e dieta e os de Emery (1890), Enzmann (1944), Kempf (1958, 1960, 1961, 1967) e Ward (1985, em andamento), sobre a taxonomia do gênero.

Uma vez que este trabalho analisará principalmente os aspectos de escolha de dieta e alimentação em *P. gracilis*, é importante mencionar as teorias básicas relacionadas com o assunto. Em 1966, um artigo de MacArthur & Pianka e outro de Emlen inauguraram uma nova forma de abordar o tema alimentação, que veio a ser conhecida como teoria de forrageamento ótimo (Pyke et al. 1977; Pyke 1984). Esta abordagem representava uma transposição do conceito econômico de otimização para a ecologia evolutiva. Este tipo de perspectiva busca tornar possível um conhecimento mais exato e previsível das pressões seletivas envolvidas no processo de alimentação de um animal (Pyke et al. 1977). A obtenção de alimento faz parte de um "jogo" cujo prêmio é valor adaptativo. Animais que se alimentam de maneira mais lucrativa são, em princípio, mais aptos, garantindo de forma mais eficaz a sobrevivência de seus genes em comparação àqueles que usam outras estratégias.

A teoria de forrageamento ótimo estuda como os animais devem alocar seu tempo e energia para atividades forrageiras, incluindo escolha de habitat e escolha de presas dentro do habitat (Pyke et al. 1977; Krebs et al. 1983 e Stephens & Krebs 1986, apud Stephens et al. 1986). O sucesso de um animal em se alimentar de um determinado tipo de presa é frequentemente medido através da diferença entre o valor energético do item e a energia gasta no processo de buscá-la, capturá-la e manipulá-la tudo dividido pelo tempo médio gasto nas atividades. Este valor costuma ser expresso como taxa de calorias líquidas ganhas por unidade de tempo. Como existe algum consenso de que custos energéticos são proporcionais ao tempo gasto, muitas medidas consideram lucro como uma função aproximada da razão

entre o valor energético da presa e o tempo gasto com ela (MacArthur & Pianka 1966; Waddington & Holden 1979 e Waddington 1982, apud Stephens et al. 1986). Entretanto, não existe um consenso a respeito de se a evolução favoreceria os comportamentos que visam lucro a curto ou longo prazo (Stephens et al. 1986).

Considerações especiais se aplicam para animais que não incluem grandes movimentos na busca de alimentos ('senta e espera'), como aranhas, certos anfíbios e lagartos (Nentwig 1985; Taylor 1986) e aqueles que se movimentam em busca das presas ('procuradores'), como a maioria dos pássaros e muitos insetos (Steenhof et al. 1985; Nadau 1984; Sjoberg 1985; Wilson 1986; Greene et al. 1985; Bergelson 1985; Inoue et al. 1985). Complicações adicionais são introduzidas quando consumidores devem transportar as presas que encontram para um local específico, antes de comê-las ('forrageadores de ponto central'), como insetos sociais, pássaros com ninho e mamíferos 'com toca' (Orians & Pearson 1977; McGinley et al. 1985). Existem ainda particularidades para casos de limitações por nutrientes, e energia (calorias), assim como para situações em que mortalidade por predação ou similares entram como variáveis. Todavia é importante notar que esta teoria tenta prever o padrão geral do qual todas estas estratégias sejam, apenas, casos particulares (Pyke et al. 1977).

Uma das limitações da teoria de otimização é a própria ideia de 'ótimo'. Como avaliar, de maneira precisa e não tautológica, que um animal está se alimentando da forma mais lucrativa, dentro dos limites impostos por um determinado ambiente, se existe um número muito grande de variáveis a serem analisadas como fatores ambientais (Cody 1974; Pyke 1984)? Este problema, no entanto, tende a diminuir à

medida que vão sendo detectadas quais as variáveis de maior peso neste processo.

Uma série de modelos matemáticos e gráficos, bem como testes destes modelos, tem sido desenvolvida nos últimos anos (Andersen et al. 1985; Arsuffi et al. 1985; Bounne 1985; Carey 1985; Cothran et al. 1985; Houston et al. 1985; Lima 1985; Maghagen 1985; Nentwig 1985; Nuutinen et al. 1985, 1986; Paskowisky 1985; Person 1985; Racey et al. 1985; Romanovsky 1985; Stemberg 1985; Wright 1985; Gleason et al. 1986; Stephens et al. 1986.).

O forrageamento de formigas tem que ser estudado a dois níveis: o forrageamento do indivíduo e o forrageamento da colônia.

A família Formicidae é composta por espécies bastante diversificadas que, apesar de serem todas sociais ou parasitas de sociedades, são heterogêneas quanto ao estágio de desenvolvimento desta socialidade. O problema da otimização em formigas tem de levar em consideração as capacidades e limitações dos indivíduos dentro de cada espécie e, dentro destas limitações, as variações adaptativas em resposta a condições ambientais. O reaproveitamento de fontes de alimento já encontradas, o sistema de comunicação e recrutamento de outros indivíduos, o tamanho e disposição espacial das colônias bem como a periodicidade da produção de castas reprodutoras são alguns dos fatores relevantes para estudos de otimização em formigas.

Merecem especial destaque, neste campo, a revisão de Carroll & Janzen (1973) sobre tipos de alimento, forma de alimentação e relações competitivas entre várias espécies de formigas; os trabalhos de Lenon (1979), Howard & Tschinkel (1981) e Sorensen et al. (1981) sobre fluxo de alimento e comportamento de castas dentro das colônias;

os de Cherix & Bourne (1980), Fowler (1980,1985), Curtis (1985), Dejean (1985), Fresneau (1985) sobre tipos de dieta e relações com predadores; o de Lewis et al. (1974) e Marsh (1985) sobre ritmo de atividade e influência de fatores ambientais na atividade inclusive de forrageamento; os de Berstein (1975), Davidson (1977) e Onoyama & Abe (1982) sobre forrageamento de formigas predadoras de sementes; e o de Rissing (1982) sobre velocidade de forrageamento.

O objetivo deste trabalho é:

- Estudar o forrageamento de Pseudomyrmex gracilis, enfatizando a composição da dieta (seleção e preferência de tamanhos de itens alimentares) e os critérios utilizados para a escolha de presas.

- Tentaremos, também, discutir as possíveis interações de P. gracilis com as diversas populações de fitófagos de que se alimenta.

2. MATERIAIS E MÉTODOS.

2.1. Local de trabalho

Este trabalho foi realizado entre março de 1984 e agosto de 1986, no Campus da Universidade Estadual de Campinas, distrito de Barão Geraldo, Campinas, SP, Brasil ($22^{\circ} 49' S$, $47^{\circ} 04' W$). A área é sub-urbana, cercada por resquícios de mata secundária e plantações, principalmente de algodão, soja e milho.

O Campus é constituido por uma série de grandes áreas ajardinadas, separando lotes de prédios, compondo o "Parque Ecológico". A localização das duas áreas (A1 e A2), escolhidas para desenvolver este trabalho estão demarcadas na Figura 2. A área A1, conhecida como "Balão do Básico" é uma região separada em jardins, sobre os quais crescem árvores e arbustos ornamentais. As principais árvores deste local são Peltophorum dubium Taub. (Leguminosa-Caesalpinoidea), Tabebuia pentaphylla Hemsl. (Bignoniaceae), Cariniana legalis Kuntze (Lecythidaceae), Cassia siamea Lam., Cassia multijuga Rich, Cassia excelsa H.B. & K. Nov. (Leg.-Caesalpinoidea) e Iriplaris americana Aubl. (Polygonaceae). Ninhos de Pseudomyrmex gracilis foram encontrados nas três últimas árvores. Cassia são leguminosas arbóreas ou arbustivas, com copas largas, que atingem até 5 m de altura na área de estudo. Estas árvores exibem uma grande quantidade de pequenos galhos que se tornam ocos principalmente por ação de insetos brocadores. As plantas possuem muitos nectários extraflorais localizados na base das folhas compostas (C. multijuga), ou pêlos de aspecto glandular, próximos às gemas (C. multijuga) ou espalhados pela folha (C. excelsa). A fenologia das plantas contendo ninhos de E.

P. gracilis está resumida na Tabela 2. Observações e amostragens foram feitas em um indivíduo de Cassia multijuga e dois indivíduos de C. excelsa com aproximadamente 5m de altura. Foi usada uma escada de 2 m para obter acesso parcial à copa.

A segunda área, conhecida como "Praça da Paz", é um jardim contínuo, onde as principais árvores são Erythrina speciosa Tod. (Leg.- Faboidea), C. multijuga (Leg.- Caesalpinoidea) e Chrysaliocarpus latescens H. Wendl., (Palmae), plantadas ao redor de um grande espaço gramado isolado de prédios. Foi escolhida uma parcela com 15 indivíduos de E. speciosa para observações e amostragens. Estas árvores medem cerca de 2 m de altura caracterizando-se pelo caule espinhoso e folhas simples. Possuem um par de nectários extraflorais na base de cada folha, e galhos ocos, brocados por outros insetos, onde P. gracilis faz seus ninhos. Algumas vezes o próprio tronco encontra-se brocada e ali também há ninhos de P. gracilis. Definiremos como ninho, um conjunto de galhos ocos habitados por P. gracilis entre os quais tenha sido observado fluxo de indivíduos e alimento. Cada galho oco será definido como sub-ninho. A Tabela 1 resume informações sobre a localização de sub-ninhos de P. gracilis nas árvores, as siglas usadas no trabalho para as árvores contendo ninhos e sub-ninhos, o comprimento dos sub-ninhos medido com régua e a posição de suas aberturas de entrada. As Figuras 3, 4 e 5 mostram vistas das áreas de estudo e dos principais pontos de coleta.

Tabela 1- Localização e características dos ninhos de Pseudomyrmex gracilis (comprimento, diâmetro e posição da abertura) acompanhados durante 1984.

ARVORES (sigla)	CÓDIGO DE SUB-NINHO	COMPRI- MENTO (cm)	LOCALIZAÇÃO DA ABER- TURA DO SUB-NINHO *
AREA 1			
<u>C. excelsa</u> I (CEXI)	A	25	L
<u>C. excelsa</u> II (CEXII)	B	15	F,L
	C	9	F **
	D	25	F **
	E	9,5	F
	F	10	F
<u>C. multijuga</u> (CM)	G	9	F
AREA 2			
<u>Erythrina</u> <u>speciosa</u> (ES)	H	8	F ***
	I	6	F ***

* F = terminal, L = lateral

** sub-ninhos pertencentes a um mesmo ninho de E. gracilis.

*** Colônias destruídas no início do trabalho.

2.2. Horários de atividade.

É sabido que a maioria das espécies de Pseudomyrmex tem atividade apenas durante o dia (Janzen 1966). Para avaliar a atividade das colônias de P. gracilis foram feitas observações das 6:00 às 19:00 horas, intervalo que engloba o período de atividade, nas três áreas de observação, em três dias por mês, de março a dezembro de 1984.

Em três dias, na época seca, foi feita uma avaliação da atividade das formigas espalhando-se, em dois períodos do dia (manhã e noite), algodões com água, que serviam como atrativos para várias espécies de formigas arborícolas (Camponotus spp., Zacryptocerus pusillus, Pseudomyrmex spp.). Desta forma foi possível ter certeza de que P. gracilis não estava em atividade durante a noite.

2.3. Composição da dieta

2.3.1. Método de coleta

A composição da dieta de Pseudomyrmex gracilis foi determinada principalmente através da coleta de itens carregados pela formiga. Sabendo-se que P. gracilis também se alimenta de líquidos e, sendo relativamente fácil detectar os indivíduos repletos (com o abdômen dilatado portando líquidos), estes foram também incluídos nas observações.

Na coleta manual de presas cada formiga portando alimento foi imobilizada, pressionando-se, levemente, sua cabeça com o dedo, e retirando-lhe a presa com a ajuda de um pincel molhado em água. O método funciona bem, visto que a formiga geralmente, desiste logo de sua presa e continua seu caminho sem sinal de ter sido danificada.

Cada presa foi conservada imediatamente em álcool 70% e, posteriormente, identificada e medida, com o auxílio de uma lupa estereoscópica e papel milimetrado.

No inicio do estudo, foram testados dois métodos para a coleta de presas, um em que estas eram coletadas na entrada do próprio formigueiro e outro em que era escolhido um ponto por onde passasse um grande número de formigas. Os dados utilizados neste trabalho foram coletados pelo segundo método para evitar a perda de dados oriunda da possível destruição ou mudança de alguma colônia, no meio do trabalho.

Para avaliar, a variação de disponibilidade de alguns tipos de presas potenciais, foram utilizadas armadilhas pegajosas, consistindo de uma superfície quadrada de plástico transparente, mole, de 0,5 m x 0,5 m cada, cobertos com uma camada de polibuteno. Estas armadilhas foram capazes de prender artrópodos na faixa de tamanho utilizada por P. gracilis. Um gancho de metal prendeu o coletor ao substrato, ou, quando o gancho não tinha apoio, foram utilizados pequenos pinos de metal (percevejos), para auxiliar na fixação destes coletores.

Cada um dos quatro pontos de amostragem recebeu quatro coletores, um em cada uma das seguintes posições; distendido sobre as superfícies superior e inferior de grupos de folhas, distendido sobre galhos secos, circundando parte do tronco da árvore ou distendido sobre o solo próximo à árvore, de maneira a amostrar locais de forrageamento de P. gracilis. Coletas foram realizadas durante uma hora na parte da manhã e uma hora na parte da tarde, próximas aos horários de coleta manual (ver item dinâmica da coleta) e em dias

consecutivos. Os artrópodos presos eram retirados das armadilhas no laboratório, com a ajuda de solvente acetato de etila, e colocados em vidros com álcool 70%

2.3.2. Dinâmica da coleta.

Em 1984 foi contado, para cada ninho observado, o número de formigas carregando presas que entravam e saiam de cada uma das colônias observadas. Dados preliminares foram também coletados neste mesmo período usando 3 pontos de coleta independentes das colônias, localizados na área A1 (Fig. 1). Coletou-se uma hora por dia na parte da manhã em cada um destes pontos (das 10:00 às 12:00 horas), em dois pontos por dia, dois dias por mês. Neste ano, as formigas repletas não foram contadas durante as amostragens manuais de presas. A partir de novembro de 1984 foi acrescentado o ponto de coleta A2 (Fig. 1) e, a partir de março de 1985 passei a contar o número de repletas observadas durante amostragens. Em novembro de 1985 acrecentei uma hora de coletas à tarde nos mesmos dias das coletas matinais. Neste ano fiz, paralelamente, em dias consecutivos às coletas manuais, coletas com as armadilhas pegajosas. Estas observações continuaram até agosto de 1986. É importante frisar que, para efeito de comparação entre 1985 e 1986, foram usados apenas os dados análogos, isto é, dos meses e horários correspondentes.

Segue abaixo os meses e períodos do dia utilizados para fazer as diversas comparações neste trabalho.

- Comparações gerais
- meses - todos
- períodos - manhã e tarde

- coletas feitas por P. gracilis
- Comparações entre anos
 - meses - (1985) Novembro 1984, Dezembro 1984, Janeiro 1985, Março 1985, Abril 1985, Maio 1985, Julho 1985, Agosto 1985.
 - (1986) Novembro 1985, Dezembro 1985, Janeiro 1986, Março 1986, Abril 1986, Maio 1986, Julho 1986, Agosto 1986.
- Periodos - manhã
- coletas feitas por P. gracilis
- Variação mensal
 - meses - todos
 - periodos - manhã
- coletas feitas por P. gracilis

Obs. Não há dados de formigas repletas antes de março de 1985.

- Disponibilidade ambiental e coleta pela formiga
- meses - Novembro 1985, Dezembro 1985, Janeiro 1986, Março 1986, Abril 1986, Maio 1986, Julho 1986, Agosto 1986.
- periodos - manhã e tarde
- coletas feitas por P. gracilis e por armadilhas

Em novembro de 1987 o ponto CEXI, foi amostrado diariamente, durante uma semana, com armadilhas pegajosas (acrescentando mais quatro coletores em Peltophorum dubium), para melhor avaliar a distribuição e abundância de homópteros psylideos que aparentemente estavam ocorrendo com maior frequência nestas árvores.

2.3.3. Métodos de análise do material coletado.

A identificação inicial das presas de Pseudomyrmex gracilis e insetos coletados nas armadilhas foi feita até ordem, usando lupa e chaves taxonômicas. Os representantes das ordens mais frequentes em cada tipo de coleta foram identificadas com maior precisão com o auxílio de especialistas e literatura especializada. O comprimento e largura de cada presa foram medidos com uma precisão de 0,5 mm, com o auxílio de lupa estereoscópica e papel milimetrado. O volume foi estimado, multiplicando-se o comprimento pelo quadrado da largura (Sandoval 1986).

Foi registrado, para cada amostra, o volume de cada indivíduo, a frequência de indivíduos por ordem taxonômica e o número total de indivíduos. Os dados foram analisados estatisticamente a fim de determinar

- 1) as categorias de presas mais frequentes na dieta,
- 2) os tamanhos de presa mais frequentes,
- 3) a variação mensal, anual e local na dieta, e
- 4) a relação entre frequência de alguns tipos ou tamanhos de presas nos coletores (disponibilidade ambiental) e na dieta.

Foram utilizados testes estatísticos não paramétricos (χ^2) e testes paramétricos (t) para avaliar a significância dos resultados obtidos.

A variação mensal na composição da dieta de P. gracilis foi comparada com dados de fenologia das árvores em estudo e com a variação de chuva e temperatura apresentada no diagrama climático da região de Campinas (dados fornecidos pelo Instituto Agronômico de Campinas).

2.4. Observações qualitativas

Observações de caráter qualitativo foram feitas no campo e no laboratório para fornecer bases adicionais às análises de forrageamento.

No laboratório, as formigas foram mantidas em bandejas de plástico de 27 x 14 x 9 cm e 33 x 25 x 11 cm, nos seus próprios galhos coletados, ou em tubos de vidro de 11 x 0,5 cm, ou de plástico com as mesmas medidas, furados com alfinete, para evitar o acúmulo de umidade. As formigas foram alimentadas com larvas do besouro Tenebrio molitor cortadas em pedaços, adultos de Drosophila melanogaster J. W. Meigen, e água pura ou com açúcar. Também foi montada uma "árvore" com tubos de PVC, com um tubo de 1,5 m de comprimento x 16 cm de diâmetro como "tronco", tubos de 1,0 m de comprimento x 6 cm de diâmetro como ramos maiores, e tubos de plástico transparente de 13, 20 e 30 cm de comprimento x 0,5 cm de diâmetro. Os tubos de diâmetro menor, usados como ninhos, foram cobertos com celofane vermelho para impedir a entrada de luz perceptível aos insetos (Carlos R. Brandão comunicação pessoal). Esta estrutura artificial tinha como suporte um

balde plástico com terra e pedras no interior e colocado dentro de uma bandeja com água. Nela conseguiu-se manter duas colônias durante seis meses.

No campo foram anotadas as observações sobre comportamento de indivíduos de P. gracilis e foram medidas as distâncias percorridas e o tempo gasto por alguns indivíduos que puderam ser acompanhados. Dados adicionais foram tomados sobre a estrutura dos ninhos e o ciclo reprodutivo.

Para acompanhar o comportamento e longevidade de indivíduos de P. gracilis, marquei formigas com esmalte e com tinta para tecido, para cerâmica, carro e de aeromodelismo. Estas substâncias não demonstraram bons resultados, exceto em raras ocasiões. Portanto, apenas foi possível acompanhar poucas formigas que tinham algum sinal particular.

2.5. Presença de outras espécies de formigas na área.

Foram coletadas as outras espécies de formigas encontradas nas árvores em que Eusodomyrmex gracilis nidifica e formigas com ninhos no chão até aproximadamente 3 m de distância. Estas formigas foram identificadas com o auxílio de chaves e especialistas. Nas observações sobre estas formigas foi anotado o uso de presas semelhantes às coletadas por P. gracilis e qualquer tipo de contato com P. gracilis.

3. RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1. COMPORTAMENTO

3.1.1. Introdução

Esta seção está dividida em sete partes: "Estratégias de defesa", que trata da proteção do formigueiro; "Estrutura do ninho", que discute a organização espacial dos ninhos de Pseudomyrmex gracilis; "Relações dentro do formigueiro", onde são descritos alguns comportamentos observados em laboratório, no interior de ninhos artificiais transparentes; "Relações com outras formigas", onde são relatadas observações de campo sobre o assunto; "Comportamento de forrageamento", onde dados sobre horários de atividade e a forma como a formiga busca e captura seu alimento são descritos; "Período de liberação de castas reprodutivas", onde são relatadas observações de campo e laboratório sobre o assunto e "Discussão" onde são resumidos e discutidos os principais pontos das demais seções. As observações de comportamento serviram de apoio para interpretar os dados de forrageamento, e para comparações com dados obtidos por outros pesquisadores.

3.1.2. Estratégias de defesa

Insetos sociais normalmente possuem mecanismos de comunicação e reconhecimento, baseados principalmente em sinais químicos (feromônios) e/ou mecânicos (toque de partes do corpo) (Sudd & Franks 1987), embora alguns estímulos visuais e sonoros possam também ser utilizados (Wilson 1971). Estes mecanismos são importantes para facilitar a troca de informações entre os indivíduos e para evitar que intrusos de colônias diferentes, ou mesmo de outras

espécies, invadem a colônia (Sudd & Franks 1987). Um sistema de defesa deve, portanto, ser mais ou menos elaborado de acordo com a probabilidade de invasão a que a colônia está sujeita e suas possibilidades de defesa (Sudd & Franks 1987).

A seguir descrevo o conjunto de medidas de reconhecimento e defesa que observei em Pseudomyrmex gracilis e sugiro algumas hipóteses sobre sua importância para a formiga.

A entrada do ninho parece ter um diâmetro constante de aproximadamente 0,5 mm; quando o diâmetro do galho é maior a entrada é revestida com um material cinza (elaborado aparentemente pela própria formiga e manipulado pelas mandíbulas) que reduz o seu diâmetro de tal modo que permite a passagem de apenas uma formiga por vez. Neste orifício há normalmente uma operária com a cabeça voltada para fora, obstruindo a entrada. Toda formiga que chega ou que sai tem que obrigatoriamente passar por esta barreira. As formigas que chegam vindas do exterior são tocadas pela "guardiã" e admitidas ou não ao interior. Formigas não admitidas saem correndo em direção oposta ao formigueiro. Aquele fenômeno, que é conhecido como "bloqueio de ninho", é comum em vários Hymenoptera, e não apenas protege o ninho contra intrusos, mas também pode protegê-lo contra danos causados pela chuva e atuar na estabilização da temperatura dentro do ninho (Stephens et al. 1969 apud Herman & Blum 1981). No caso de P.
gracilis, apenas a função defensiva foi observada.

Pseudomyrmex gracilis fora do formigueiro muda de direção a maior parte das vezes que encontra outras formigas no seu caminho. Em bandejas fechadas, no laboratório, quando dois indivíduos de colônias diferentes são colocados juntos, ocorrem lutas extremamente

agressivas, que sempre levam à morte de um deles ou de ambos. No caso em que intrusos foram introduzidos em uma colônia, as formigas não residentes foram mortas e carregadas várias vezes pelas operárias, como se ainda estivessem vivas. Este tipo de comportamento é raramente assinalado para Pseudomyrmecinae. Comportamento similar ocorre em algumas espécies de vespas, em que a agressão em relação a um intruso continua, mesmo depois que ele morra, até que seja ejetado da colônia (Gaul 1941, apud Hermann & Blum 1981). No campo, porém, em sub-ninhos pertencentes a colônias diferentes, localizados lado a lado em uma das árvores, as formigas conviveram durante um ano de observações, havendo apenas duas observações de hostilidade entre operárias que se encontraram naturalmente. Em nenhum dos casos chegou a haver lutas, pois as formigas fugiram em direções opostas. É possível que os feromônios de reconhecimento em P. gracilis se difundam rapidamente em ambientes abertos, enquanto em ambientes fechados se tornem mais concentrados, produzindo respostas mais exacerbadas. No interior fechado do formigueiro, o reconhecimento de indivíduos estranhos à colônia deve ocorrer mais facilmente.

Em Pseudomyrmex ferruginea, uma espécie que mantém associação mutualista com Acacia cornigera L. na América Central, as operárias são extremamente agressivas com intrusos de todo tipo, inclusive da mesma espécie; isto é uma condição necessária para o sucesso do mutualismo (Janzen 1966). Mintzer (1982) e Mintzer & Vinson (1985) demonstraram que colônias de P. ferruginea criadas em brotos de árvores de Acacia em estufa demonstram um alto grau de agressividade entre colônias. P. ferruginea parece ter reações muito mais intensas que P. gracilis, o que é de se esperar no caso de uma

espécie que mantém associações mutualísticas. Mintzer (1982) notou que operárias intrusas de P. ferruginea, facilmente matam a rainha da colônia invadida e colocam seus próprios ovos, que dão origem a machos. Observei em laboratório que sub-colônias compostas exclusivamente de operárias de P. gracilis também podem produzir machos.

Podemos supor que em colônias sem defesa do ninho, intrusos que pudessem penetrar sem serem reconhecidos e efetuar prejuízos como: a) matar a rainha ou os jovens, b) colocarem seus próprios ovos, ou os de sua rainha, ou c) roubar alimento, fariam com que a espécie "parasitada" tendesse a evoluir resistência contra estes tipos de ataques. O enfraquecimento e a extinção de colônias poderia ocorrer facilmente caso não houvesse um reconhecimento individual, bastante eficiente. É importante frisar que a intensidade de rejeição em P. ferruginea varia com o grau de parentesco (Mintzer & Vinson 1985) indicando um componente genético. Em P. termitarius e P. triplarinus Jaffé et al.(1986) descobriram que o reconhecimento individual é feito para a primeira espécie através de um feromônio espalhado por todo o corpo enquanto para a segunda esta substância concentra-se nas glândulas céfálicas. Como em P. ferruginea, parece haver alguma relação com o parentesco. Os galhos habitados por P. gracilis podem ser um recurso limitado, o que tornaria vantajosa a luta por locais já ocupados e necessário um sistema de defesa eficiente. Não encontramos, porém, evidências de brigas entre colônias no campo.

3.1.3. Estrutura do ninho

Pseudomyrmex gracilis nidifica em galhos ocos de diâmetro pequeno próximo a 0,5 mm e de comprimentos variados perfurados por brocas ou outros insetos. Estes galhos podem estar localizados tanto em árvores como no chão. Em Erythrina speciosa também foram encontrados ninhos em cavidades feitas por brocas no próprio tronco. O corpo fino e flexível de P. gracilis parece habilitá-la bem para colonizar galhos ocos de pequeno diâmetro. É interessante notar que, observando-se o conjunto das formigas que habitam galhos ocos, existe uma divisão de diâmetro de galho por espécie bastante marcada (Morais 1980; D.W. Davidson comunicação pessoal) relacionada parcialmente com o tamanho da formiga.

A instalação de ninhos por fêmeas fundadoras não foi observada. Foi observada, porém, a transferência de jovens, adultos e alimento de um ramo para o outro, também relatada por Janzen (1966) para P. ferruginea. Os galhos coletados nem sempre continham rainhas e, algumas vezes, também não continham prole. Alguns sub-ninhos se encontravam em árvores diferentes, distantes até 5 m entre si. Estas observações indicam que P. gracilis é uma formiga polidômica, cujos ninhos se espalham por diversos ramos. O sistema polidômico parece ser comum no gênero (Janzen 1966) e sistemas semelhantes tem sido observados em outros gêneros de formigas arborícolas (Wilson 1971). Em P. ferruginea as formigas costumam ir mudando das domáceas em que habitam à medida que estas vão envelhecendo (Janzen 1966). No campo a duração de muitos galhos ocupados por formigas é efêmera. Observei a destruição parcial pelo vento de alguns sub-ninhos instalados em Erythrina speciosa. Estes sub-ninhos estavam localizados em galhos

sem folhas, abaixo da maior parte da copa das árvores, em posições muito expostas. Já em Cassia, os galhos são mais resistentes e mais altos. Alguns ninhos permaneceram no mesmo galho até três anos.

Por serem esparsos, os ninhos dificilmente são localizados com precisão, o que torna difícil estipular o tamanho médio da colônia bem como a forma como ela se expande.

3.1.4. Relações dentro do formigueiro.

Dentro do formigueiro observei que as formigas alimentam-se de presas sólidas e regurgitam este alimento (trophalaxia), tanto para outras formigas adultas como para as larvas. Não foram vistas operárias oferecendo alimento sólido para larvas. Pude notar que os indivíduos, no interior do formigueiro, se tocam com frequência. Observei que existe limpeza dos indivíduos em si mesmos ("autogrooming") e de uns indivíduos pelos outros ("allogrooming"). As operárias transportam as larvas não só dentro do ninho mas de um sub-ninho para outro da mesma colônia. Os imaturos são mantidos sempre distantes da entrada do formigueiro, o que deve estar relacionado com a manutenção de condições ideais para o seu desenvolvimento, evitando, por exemplo, que sejam atingidos por algum intruso que, eventualmente, venha a entrar na colônia, bem como que sejam danificados pelos indivíduos recém-chegados. Também as presas que não são consumidas de imediato são mantidas longe da entrada.

Dentro do formigueiro as formigas andam na superfície superior do ninho, com o lado dorsal para baixo. Para mudar de direção, a formiga, que não tem espaço suficiente para girar o corpo

no sentido lateral, gira o abdômen 180 graus por baixo do corpo, como quem dá uma cambalhota, e faz uma rotação sobre si mesma, para voltar a ficar de dorso para baixo.

Não foi possível observarmos comportamentos das rainhas dentro das colônias por problemas de infra-estrutura. Observamos, porém, a existência aparente de dois tipos de operárias de tamanhos diferentes, embora sem diferenciação na forma. Nas colônias transparentes as observações parecem mostrar que as operárias maiores permanecem no interior do ninho, inclusive alimentando as larvas, enquanto as menores, saem do formigueiro e são responsáveis pelo forrageamento e outras atividades externas. Também, em uma mesma região, encontram-se P. gracilis de tamanhos diferentes em diferentes ninhos, parecendo existir uma forte variação de tamanho relacionada com o ninho independente das possíveis subcastas (C.R. Brandão comunicação pessoal). Neste sentido são necessárias mais observações para esclarecer melhor a relação entre tamanho e função.

3.1.5. Relação com outras espécies de formigas da área.

3.1.5.1. Sobreposição de dieta

Entre as principais espécies de formigas presentes na área, a espécie morfológicamente mais próxima de Pseudomyrmex gracilis é P. termitarius. Esta formiga que nidifica no chão, em pequenos túneis cavados por ela mesma, foi encontrada na área ES, e forrageia no mesmo espaço que P. gracilis. P. termitarius não foi vista carregando presas, embora tenha sido encontrada, junto com P. gracilis, em nectários extraflorais. Uma inspeção qualitativa indica uma abundância maior de P. gracilis, na área, do que de P. termitarius.

No ponto CEXII, P. termitarius foi vista subindo em árvore apenas uma vez e no ponto CEXI, nenhuma vez, embora em ambos os pontos pudesse ser encontrada no chão. P. termitarius procura seu alimento basicamente no chão, onde preda principalmente larvas de insetos (Mills 1981). Já P. gracilis, embora forrageie no chão, é mais frequentemente encontrada sobre a vegetação, incluindo na dieta uma variedade de insetos frequentemente encontrados na copa das árvores. Mills (1981) somente encontrou P. termitarius dentro de um raio de 6m do ninho, muito menor que P. gracilis, que foi encontrada por mim a até 26 m de distância do ninho. Além disto indivíduos de P. termitarius não deram indícios de manter áreas de forrageamento constantes (fidelidade local), o que possivelmente ocorre com P. gracilis. De qualquer forma, é possível que as áreas de forrageamento de P. termitarius coincidam eventualmente com as de P. gracilis. Sua baixa densidade e a diferença nos hábitos, porém, devem fazer com que competição direta seja rara. Mais comumente as árvores com Pseudomyrmex gracilis contém duas espécies de Pseudomyrmex do grupo oculatus e uma espécie do grupo pallens sensu Ward (1985) com cerca de metade do tamanho de P. gracilis. Estas Pseudomyrmex foram vistas carregando homópteros da família Psyllidae, comuns na dieta de P. gracilis, embora muito mais raramente que a própria P. gracilis e aparentemente com muito mais dificuldade. P. unicolor (Fr. Smith), uma espécie bem maior que P. gracilis foi vista, em raras ocasiões, no ponto CM, porém não transportando presas. Outra formiga comum na região é uma espécie negra de Camponotus um pouco menor que P. gracilis. Embora esta formiga não tenha sido vista transportando presas comuns à P. gracilis, visitou nectários extraflorais com

frequência, inclusive expulsando P. gracilis. Por outro lado, operárias e machos alados de várias espécies de Camponotus são predados por Pseudomyrmex gracilis. Zacryptocerus pusillus que parece ser coletora de detritos também é bastante comum nas plantas contendo P. gracilis. Z. pusillus e P. gracilis potencialmente competem por pedaços de invertebrados mortos que parecem ser um recurso escasso, utilizado por diversos grupos de formigas (Feelers 1982). Na área ES estas duas espécies utilizaram nectários extraflorais. As formigas do gênero Crematogaster costumam ser onívoras e visitam sempre fontes de néctar. Três espécies de Crematogaster foram comuns nas árvores das áreas de estudo. Uma delas foi observada, em poucas ocasiões, carregando homópteros do tipo predado por P. gracilis. Crematogaster não foi encontrada no ponto ES mas foi vista com frequência nas demais áreas, geralmente em fileiras, que não pareciam interferir com o comportamento de P. gracilis. Foram observadas ainda, nas áreas estudadas, pelo menos duas espécies de Ectatomma, uma de Gnamptogenys, três de Pheidole, uma de Solenopsis, duas de Trachymyrmex e Camponotus rufipes Fabricius.

3.1.5.2. Comportamento de evitação de outras formigas
Pseudomyrmex gracilis, quando forrageando, "evita" encontros com outras formigas da mesma ou de outras espécies. Quando se aproxima algum indivíduo, no seu percurso, ela contorna o galho em que estiver, passando para o lado oposto ou, quando no chão, muda de direção. Quando isto não é possível, e o encontro ocorre, a formiga costuma se lançar da árvore ou fugir.

Os raros combates assistidos entre dois indivíduos de P. gracilis, no campo, resultaram na derrubada de uma das formigas da árvore. Também foram observados indivíduos de P. gracilis se encontrarem e imediatamente se afastarem, correndo em direções opostas. Duas operárias se encontraram e se tocaram com a ponta das antenas, sem indício de evitação, indicando muito possivelmente que os indivíduos eram da mesma colônia e se reconheceram (cf. Wilson 1971). Foi comum encontrar P. gracilis misturadas com indivíduos de Camponotus sp., andando pela planta ou visitando nectários extraflorais. Os encontros são evitados por P. gracilis, simplesmente saindo do campo de visão de Camponotus, sem sair efetivamente da área onde está. É bastante comum encontrar P. gracilis misturada com diversas espécies de formigas do gênero Camponotus. É possível que forragear junto a Camponotus funcione, para uma operária solitária de P. gracilis, como uma forma de proteção contra eventuais predadores, uma vez que Camponotus ocorre, geralmente, em grupos que se tornam bastante agitados quando atacados. Pode ser, também, que grupos de Camponotus forrageando atraiam a atenção de P. gracilis para as fontes de alimento que estejam utilizando, especialmente nectários extraflorais.

Ao contrário de P. ferruginea que ataca qualquer objeto estranho à sua frente (Janzen 1966), P. gracilis só se tornou realmente agressiva em relação a outras formigas, em ambientes fechados de laboratório. Na maioria das vezes, ela simplesmente evitou os combates. Isto pode ser explicado fisiologicamente por um sistema feromonal mais ativo nas espécies com interações mutualísticas. Adaptativamente podemos imaginar que P. ferruginea,

necessita ser agressiva para defender Acacia contra seus inimigos e que conta com as companheiras pois está geralmente a pouca distância do ninho enquanto E. gracilis, tendo que percorrer grandes distâncias em busca de alimento, e sujeita a muitos predadores e competidores no seu percurso, ganha mais se conseguir evitá-los do que enfrentá-los. Quando porém o combate é inevitável, E. gracilis conta com um ferrão capaz de causar consideráveis danos aos inimigos.

Uma vez foi observada uma E. gracilis com uma Pseudomyrmex do grupo pallens agarrada na perna, pelas mandíbulas, indicando que pode existir hostilidade entre estas duas espécies em algumas situações.

3.1.5.3. Formigas como presas

Entre as presas coletadas por Pseudomyrmex gracilis encontrei oito espécies diferentes do gênero Camponotus, sendo a maioria dos indivíduos coletados machos alados, havendo também algumas fêmeas e uma só operária. Foram encontrados machos alados de Attini, provavelmente Trachymyrmex, operárias de uma espécie de Crematogaster, de Paratrechina e uma de Pseudomyrmex do grupo viduus. É interessante notar que algumas das formigas coletadas por E. gracilis não constam das minhas coletas, indicando que a formiga pode estar coletando numa área mais ampla do que a estabelecida por mim para as coletas, ou que ela pode eventualmente coletar formigas que são raras e por isto não foram amostradas. No caso de castas aladas não é difícil imaginar que indivíduos de outras regiões venham eventualmente parar nesta região que, no entanto, não é colonizada com sucesso por estas espécies talvez em função de uma alta taxa de

predação.

3.1.6. Predadores

Pseudomyrmex gracilis, quando em situação onde a fuga não é possível, primeiramente pára, ficando completamente imóvel. Se o indivíduo não consegue escapar da captura, então, a formiga utiliza seu ferrão. Sua picada deixa, em seres humanos, uma sensação de ardência e coceira, formando um pequeno inchaço vermelho no local. Para presas e outras formigas o veneno pode ser fatal.

Em uma ocasião, foi observada uma P. gracilis sem gaster, que ficou em atividade todo o dia. Em outra ocasião, uma pequena aranha trazida por mim de fora do ambiente, na escada de observação, jogou uma teia sobre um indivíduo de P. gracilis que se debateu até a morte não tendo sido posteriormente tocado pela aranha.

3.1.7. Comportamento de forrageio

3.1.7.1. Horário de atividade

As formigas foram vistas forrageando das 6:00 horas até às 18:30 horas. Não houve indícios de forrageamento noturno e nem de nenhum padrão simples de forrageamento comum a todos os galhos observados.

3.1.7.2. Captura

P. gracilis foi observada poucas vezes no campo, capturando presas, sempre solitariamente.

Algumas vezes, a formiga passou próxima a presas potenciais, sem fazer nenhum movimento no sentido de capturá-las. Uma vez fez uma

tentativa, que levou a presa, um coleóptero de 2 mm³, a mudar de posição, para não ser atingida. Estando a presa numa nova posição, a formiga não voltou a procurá-la ou atacá-la, simplesmente seguiu em frente. Em outra ocasião P. gracilis foi vista ingerindo um pequeno diptero que voava à sua frente. Estes resultados parecem coerentes com a informação de que formigas com grandes olhos são particularmente sensíveis ao movimento (Wilson 1971). É provável que presas paradas ou que se coloquem fora do campo de visão de P. gracilis não sejam percebidas por elas e não venham a ser capturadas mesmo quando muito próximas. Duas tentativas de capturar presas grandes foram observadas. Uma formiga agarrou um homóptero de aproximadamente 5 mm³, pela parte de trás, com a mandíbula e tentou ferroar, virando o gaster em direção ao homóptero. Como o homóptero se mexesse muito, e procurasse saltar, o ferrão não pode atingi-lo, e ele acabou escapando, com um grande salto. A segunda, foi a tentativa de capturar um ortóptero, de cerca de 24 mm³, agarrando-o pela perna. O ortóptero saltou, ficando a P. gracilis com a perna que agarrou. Mills (1981) relata comportamento semelhante a este último para P. termitarius que aproveitava apenas parte de alguns insetos vivos.

Foi observado com frequência alta o transporte, por P. gracilis, de diferentes artrópodos presas, em diversos estádios de desenvolvimento, bem como a introdução deles no ninho ou sua retirada de lá.

No interior de ninhos de laboratório, presas foram ingeridas e regurgitadas, posteriormente, para larvas e outros adultos, ou armazenadas. Na maioria das vezes as presas estavam mortas ou mesmo retalhadas, mas em uma ocasião foi observado, numa colônia artificial,

que um afideo, oferecido à formiga na entrada do ninho, permanecia vivo dentro do formigueiro. Esta foi uma situação casual porém é interessante registrar que espécies como P. triplarinus criam coccídeos no interior de seus ninhos. Não encontramos evidência de associação entre P. gracilis e homópteros no interior do ninho, porém, o afideo pode ter sido mantido vivo graças à sua produção de secreção açucarada.

Várias formigas foram observadas, com abdômen repleto de líquido, com coloração mais clara. A coloração variou de completamente branco, a amarelo e fortemente alaranjado e pareceu indicar diferentes fontes de alimento. O amarelo foi mais comum e o alaranjado ocorreu apenas em CEXI. Uma das fontes de alimento líquido são nectários extraflorais, nos quais P. gracilis foi vista com frequência.

Em algumas ocasiões, as formigas saiam do formigueiro com o abdômen repleto carregando simultaneamente uma presa sólida. Uma formiga marcada foi vista duas vezes vindo do sub-ninho A, entrando no sub-ninho B e saindo repleta de volta para o sub-ninho A (ver Tabela 1). Estes sub-ninhos pareciam fazer parte de um mesmo ninho.

Além de presas inteiras e alimento líquido, ocorrem também pedaços de artrópodos com sinais de decomposição, indicando a coleta de material morto. Em laboratório, tanto material vivo como pedaços de larvas de Tenebrio molitor foram aceitos pela formiga.

Não foi observado, em nenhuma ocasião, tecido vegetal sendo transportado ou consumido por Pseudomyrmex gracilis. Em laboratório, carne de frango e peixe oferecidas foram consumidas, mas folhas de alface não foram tocadas. No cerrado em Brasília, Raimundo Henriques

(comunicação pessoal) observou P. gracilis abrindo flores de Duratea spectabilis e Diane W. Davidson (comunicação pessoal) observou carregamentos de pólen em outras espécies de Pseudomyrmex. Na análise mais geral de dieta feita por Mills (1981) para P. termitarius também não há evidências de material vegetal sólido, porém, não posso descartar a possibilidade de que fungos, esporos e mesmo pequenas partículas vegetais entrem na alimentação de P. gracilis sob a forma de pelotas infrabucais dadas pelas operárias às larvas, conforme encontrado por Wheeler & Bailey (1920).

3.1.7.3. Recrutamento

Não há evidências de recrutamento até as fontes de alimento em P. gracilis. Todavia observei, em três ocasiões, que quando uma P. gracilis chegava no formigueiro com uma presa tão grande que obstruia sua entrada, esta presa era empurrada para fora e em torno de oito formigas se reuniam para recortar a presa em pedaços menores. Os pedaços eram levados para dentro do formigueiro, ou postos fora (élitros). Este processo demorou em torno de meia hora. Enquanto a presa estava sendo desmembrada, outras formigas que chegavam não tinham como entrar no formigueiro e iam embora ou ficavam andando do lado de fora até achar uma oportunidade para entrar.

Espécies como P. termitarius não apresentam nenhum tipo de recrutamento (Mills 1981) enquanto P. triplarinus é capaz de informar companheiras sobre a presença de fontes de alimento embora não a sua localização (Jaffé et al. 1986) e P. ferruginea é capaz de chamar companheiras para as proximidades de intrusos (Janzen 1966). Como esperado a capacidade de recrutamento dentro do gênero é mais

desenvolvida nas espécies com relações mutualísticas.

3.1.7.4. Rotas de forrageamento

A dificuldade encontrada com a marcação, tornou praticamente impossível a observação sistemática de rotas de forrageamento. Observações não sistemáticas, porém, mostram distâncias percorridas desde 65 cm a 26 m, em tempos que variaram de 15 segundos a uma hora.

3.1.8. Período de reprodução e indivíduos reprodutivos

Castas sexuadas foram observadas em outubro de 1985, caminhando próximos às colônias, revoando em grande quantidade em maio. Ao que tudo indica, os alados emergem da pupa muito antes da revoada. Nas colônias de laboratório ($N=4$) que tinham rainhas, apareceram primeiro os machos por volta de novembro e em janeiro as fêmeas. Nas duas em que não havia rainhas só apareceram machos.

Rainhas, coletadas no campo ocuparam tubos de plástico vazios quando colocadas com estes em bandejas. Mais tarde, rainhas desabrigadas tentaram desalojar as ocupantes iniciais, agredindo-as. Em um dos dois casos, venceu a ocupante inicial, no outro a que chegou depois. É comum haver brigas semelhantes em P. ferruginea habitando domáceas de Acacia, especialmente em colônias pequenas, que são monogínicas. Algumas colônias maiores, porém, parecem aceitar novas rainhas (Janzen 1966).

A monoginia na maioria das espécies de Pseudomyrmex, segundo Janzen (1966), está relacionada com a maior dificuldade das colônias em encontrarem alimento quando não associadas a uma planta que o

produza; esta dificuldade faz com que se torne pouco lucrativo tentar manter a prole de mais de uma rainha por colônia. Aparentemente E. gracilis parece ser monogínica.

3.1.9. Discussão

Resumindo, E. gracilis é uma formiga arborícola, provavelmente monogínica e polidómica que habita galhos ocos ou cavidades brocadas de pequeno diâmetro. A entrada destas cavidades é defendida de forma efetiva. Há indícios de que possa haver brigas entre rainhas jovens para a ocupação de novos galhos e, durante seu tempo de vida, as colônias costumam mudar de galhos antigos para novos. A atividade de E. gracilis é diurna e ela parece ter boa capacidade de se localizar no ambiente e boa visão, especialmente de movimento. Já o sistema feromonal parece funcionar melhor em ambientes fechados perdendo potência em ambientes abertos. Não há recrutamento exceto na entrada do ninho quando esta é obstruída por presas grandes. Estas formigas alimentam-se de insetos (vivos ou mortos) e de néctar, especialmente de nectários extraflorais. Convivem pacificamente com outras espécies de formigas mas eventualmente se tornam suas predadoras. Não há indícios de que a reciprocidade seja verdadeira, embora possa ser atacada por outras espécies. Não houve evidências de predadores naturais na área de estudo.

Muitas destas informações precisam ser confirmadas a partir de trabalhos mais específicos. Tanto a monoginia como a estrutura das colônias e dinâmica de sua expansão precisam ainda ser melhor estudadas para responder a perguntas como: Qual o número médio de

sub-ninhos que compõe um ninho? Como estes galhos são selecionados pela formiga? Somente galhos desocupados são utilizados ou existe luta entre colônias por galhos já ocupados? Todos os galhos são permanentes ou alguns são redutos temporários? Como é feita a distribuição dos indivíduos nos galhos? Quem controla as transferências? As formigas de uma mesma colônia conhecem todos os sub-ninhos que pertencem a seu ninho? Como? As diversas partes de um mesmo ninho são visitadas por todas as formigas da colônia ou existem operárias especializadas em visitar as diversas partes do ninho? Em que circunstâncias ocorre a transferência de alimento de uma parte da colônia para o outra? Onde fica ou ficam as rainhas? O transporte de adultos corresponde sempre à transferência de indivíduos da mesma colônia ou é também aplicado a eventuais intrusos? Como é controlada a produção de indivíduos sexualmente maduros inclusive proporção macho/fêmea em ninhos assim distribuídos, considerando que operárias, ao menos na ausência da rainha, colocam ovos que produzem machos? Experimentos feitos em estufas amplas com fêmeas fundadoras, ou mesmo partes de colônias já estabelecidas coletadas no campo, podem ajudar na solução destes problemas.

Também a visão e sistema feromonal de P. gracilis precisam ser melhor estudados para que fiquem mais claras as limitações da formiga, tanto em termos de demarcação de áreas de forrageamento ou mesmo área de vida da colônia como para clarear a noção de que são organismos percebidos pela formiga e o que poderia ser chamado de organismo camuflado. Outro ponto que também merece estudos específicos é a relação de P. gracilis com outras espécies de formigas, especialmente outras espécies de Pseudomyrmex e também

formigas do gênero Camponotus. Experimentos de laboratório montados em condições adequadas também podem ajudar a responder melhor os problemas de percepção e relações interespecíficas.

3.2. FORRAGEAMENTO

3.2.1. Introdução

Se considerarmos os dados obtidos durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986, veremos que foram observados e coletados 1371 itens carregados por Pseudomyrmex gracilis (Tabela 3). Destes, 28% correspondem a formigas repletas, 50% a insetos da ordem Homoptera e 22% a outras ordens de artrópodos (Figura 6). A divisão dos itens em homoptera e outros taxa foi utilizada para isolar os efeitos de distorção que a grande quantidade de Homoptera presentes poderia causar nos resultados. Já a categoria repletas foi escolhida por ser claramente distinta das presas sólidas.

Uma análise isolada de cada um dos quatro pontos de amostragem indica que 83% destes itens foram coletados no ponto CEXI, onde as formigas ocorriam em maior quantidade, 9% foram coletados no ponto ES, 6% no ponto CM e 2% no ponto CEXII (Tabela 3).

Se observarmos a Figura 7 veremos que os Homoptera, são muito coletados apenas no ponto CEXI (58%) sendo praticamente inexpressivos nos demais pontos (10% ES; 2% CM; 9% CEXII). Dos homópteros coletados por P. gracilis, 98% pertencem a família Psyllidae, a uma só morfoespécie. A grande quantidade destes homópteros presentes nas coletas do ponto CEXI são possivelmente o resultado da proximidade entre os ninhos de P. gracilis nesta área e plantas do gênero E. dubium às quais estes psilídeos parecem estar associados.

Formigas repletas (24% CEXI; 35% ES; 68% CM; 56% CEXII) e outros taxa (24% CEXI; 55% ES; 41% CM; 56% CEXII) estão aparentemente distribuídos de maneira mais equilibrada entre os diversos pontos de



Figura 1- Individuo de *Pseudomyrmex gracilis* (Fabr.) (Hymenoptera-Formicidae).

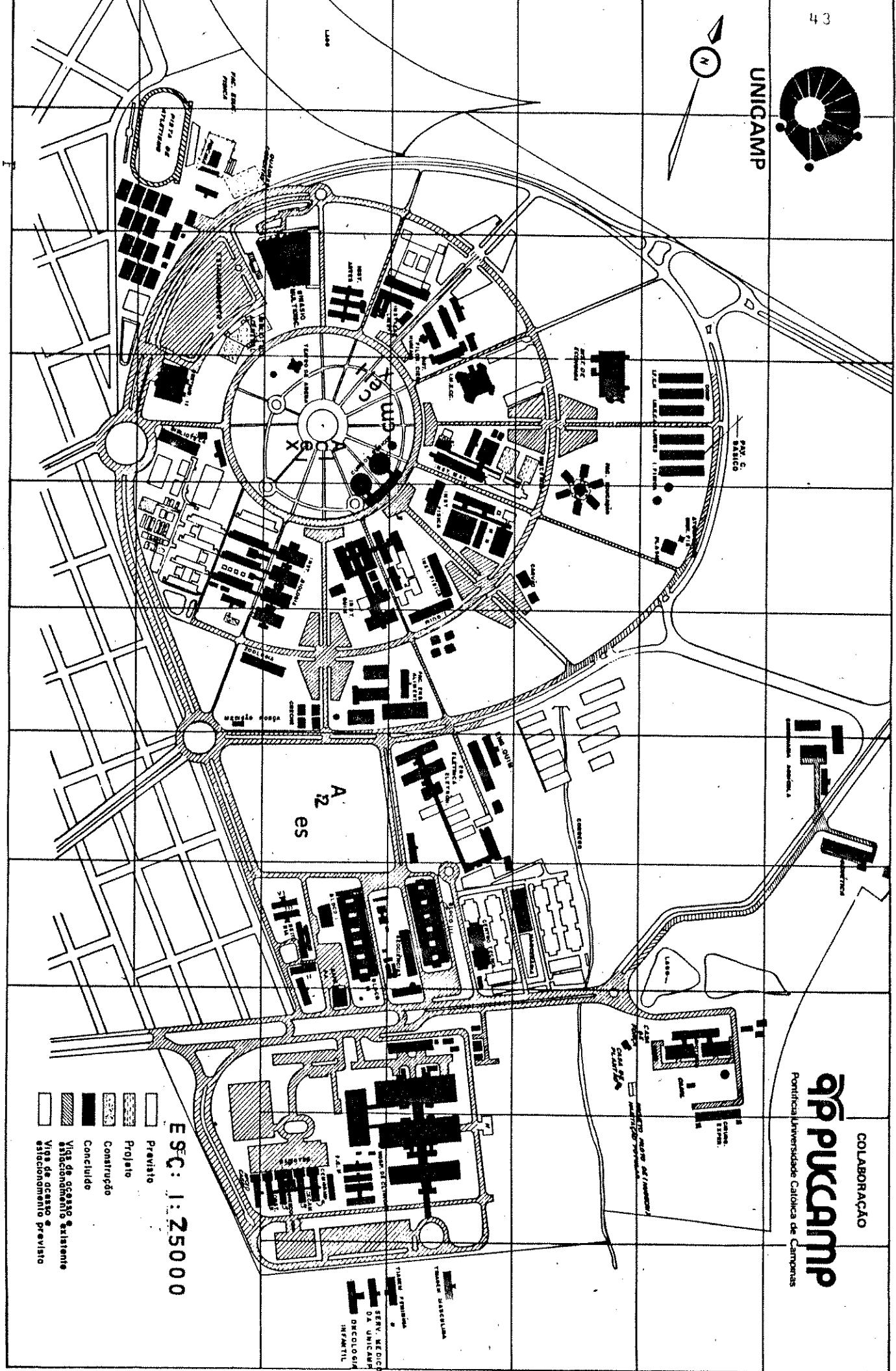


Figura 2 - Mapa da UNICAMP mostrando as áreas de estudo (A1 e A2) com os respectivos pontos de coleta (CexI, Ls, CexII).



Figura 3- Vista do ponto CEXI.



Figura 4- Vista do ponto ES.



Figura 5- Vista dos pontos CM e CEXII.

Tabela 2- Resumo da fenologia das árvores contendo ninhos de *Pseudomyrmex gracilis*, referentes aos anos de 1985 e 1986.

	<u>C. excelsa I</u>	<u>C. excelsa II</u>	<u>C. multijuga</u>	<u>Erythrina speciosa</u>
Janeiro	florindo.	florindo.	florindo.	folhas verdes.
Fevereiro	florindo.	florindo.	florindo.	folhas verdes.
Março	florindo.	florindo frutos ver- des.	florindo.	folhas verdes.
Abril	frutos ver- des.	frutos ver- des.	frutos ver- des.	botões flo- rais fecha- dos.
Maio	frutos ver- des e queda de folhas.	frutos ver- des e queda de folhas.	frutos ama- turecendo.	flores aber- tas e queda de folhas.
Junho	frutos ver- des e queda de folhas.	frutos ver- des e queda de folhas.	frutos ama- turecendo.	flores aber- tas, sem fo- lhas.
Julho	frutos ver- des, sem folhas.	frutos ama- turecendo, sem folhas.	frutos ma- duros.	flores, sem folhas.
Agosto	frutos ma- duros, sem folhas.	frutos ma- duros, sem folhas.	frutos ma- duros.	flores e frutos ver- des.
Setembro	frutos ma- duros, sem folhas.	frutos ma- duros, sem folhas.	frutos ma- duros.	frutos ama- turecendo.
Outubro	frutos ma- duros, sem folhas.	frutos ma- duros, sem folhas.	frutos ma- duros.	frutos ama- turecendo.-
Novembro	folhas re- nascendo, frutos ma- duros.	folhas re- nascendo, frutos ma- duros.	frutos a- bertos.	frutos ma- duros.
Dezembro	folhas re- nascendo.	folhas re- nascendo, flores.	folhas verdes.	folhas renascendo.

Tabela 3 - Número total de presas sólidas amostradas, coletadas por Pseudomyrmex gracilis (uma por formiga) para cada ponto de amostragem, durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986 (40 horas por ponto), divididos em Homoptera e outros taxa, e número total de P. gracilis "repletas" (portando líquido) observado para cada ponto de amostragem durante o período de março de 1985 a agosto de 1986 (34 horas por ponto).

	CEXI	ES	CM	CEXII	TOTAL
HOMOPTERA	665	12	2	3	682
OUTROS	199	67	34	11	311
REFLETAS	272	42	46	18	378
TOTAL	1136	121	82	32	1371

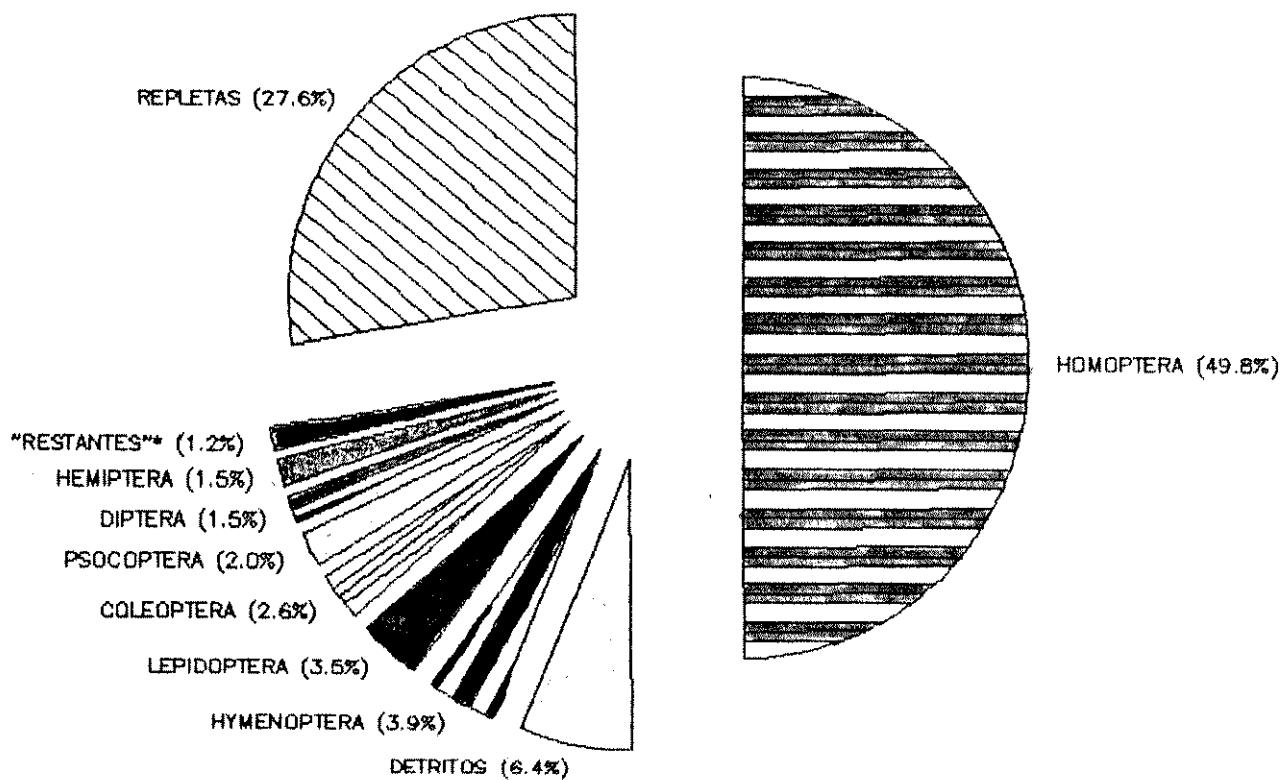


FIGURA 6- Porcentagem de cada tipo de presa amostrado, coletado por Pseudomyrmex gracilis durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986 para todos os pontos de amostragem.

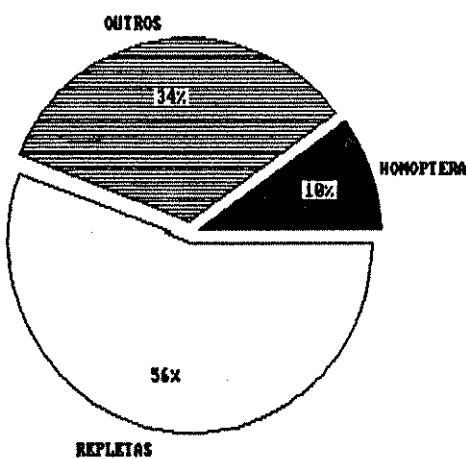
amostragem (Figura 7). Isto possivelmente é fruto da maior abrangência destas duas categorias que incluem itens bastante diversos entre si, bem como da distribuição mais homogênea de nectários extraflorais (fonte principal de coleta de líquidos pela formiga) no ambiente de E. gracilis.

Embora Homoptera seja o item mais coletado, seu volume é apenas 38% do volume total coletado (Figura 8), ultrapassando o de outros taxa apenas no ponto CEXI, onde todavia fica muito próximo do de outros taxa (51% contra 50%) (Tabela 4).

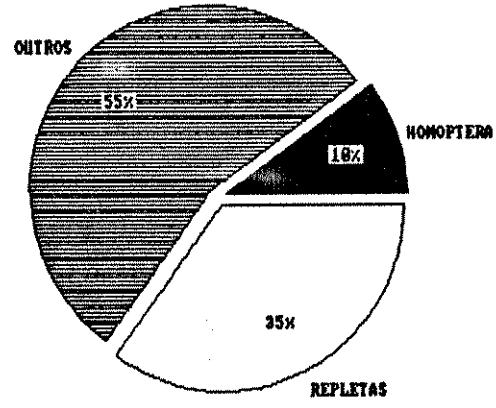
Se dividirmos a categoria "outros taxa" (Tabela 5, Figura 6) veremos que nenhum taxon ocorre com frequência maior que 13%, sendo que detritos e Hymenoptera são os mais frequentes. Já em termos de volume, Hymenoptera e Coleoptera correspondem respectivamente a 27% cada sendo as sub-categorias de maior peso dentro de "outros taxa" (Tabela 5, Figura 8).

O tamanho mais frequente de presa está entre 0,1-3,0 mm³ (pequenas) correspondendo a mais de 60% das presas coletadas em todos os locais. Presas médias (3,1-10,0 mm³) e grandes (>10,0 mm³) correspondem respectivamente a 6% do total de presas coletadas cada (Tabela 6, Figura 9).

Em torno de 99% dos Homoptera coletados são pequenos. Lepidoptera são mais coletados na categoria médias e Hymenoptera e Coleoptera estão bastante presentes tanto na categoria pequenas como na categoria grandes. Nos demais taxa presas pequenas parecem ser mais importantes (Tabela 7, Figura 10).



CM



CEXI

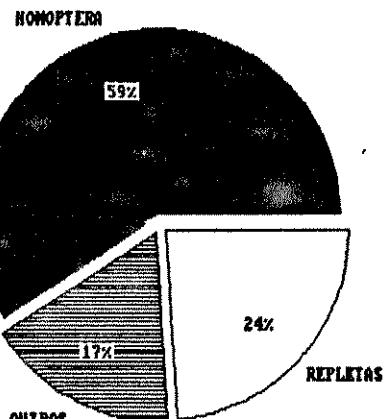
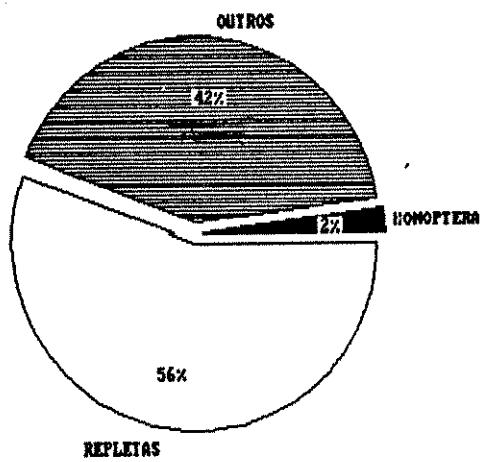


Figura 7- Porcentagem de ítems coletados por P. gracilis, divididos nas categorias Homoptera, outros taxa e repletas, durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986 para cada ponto de amostragem.

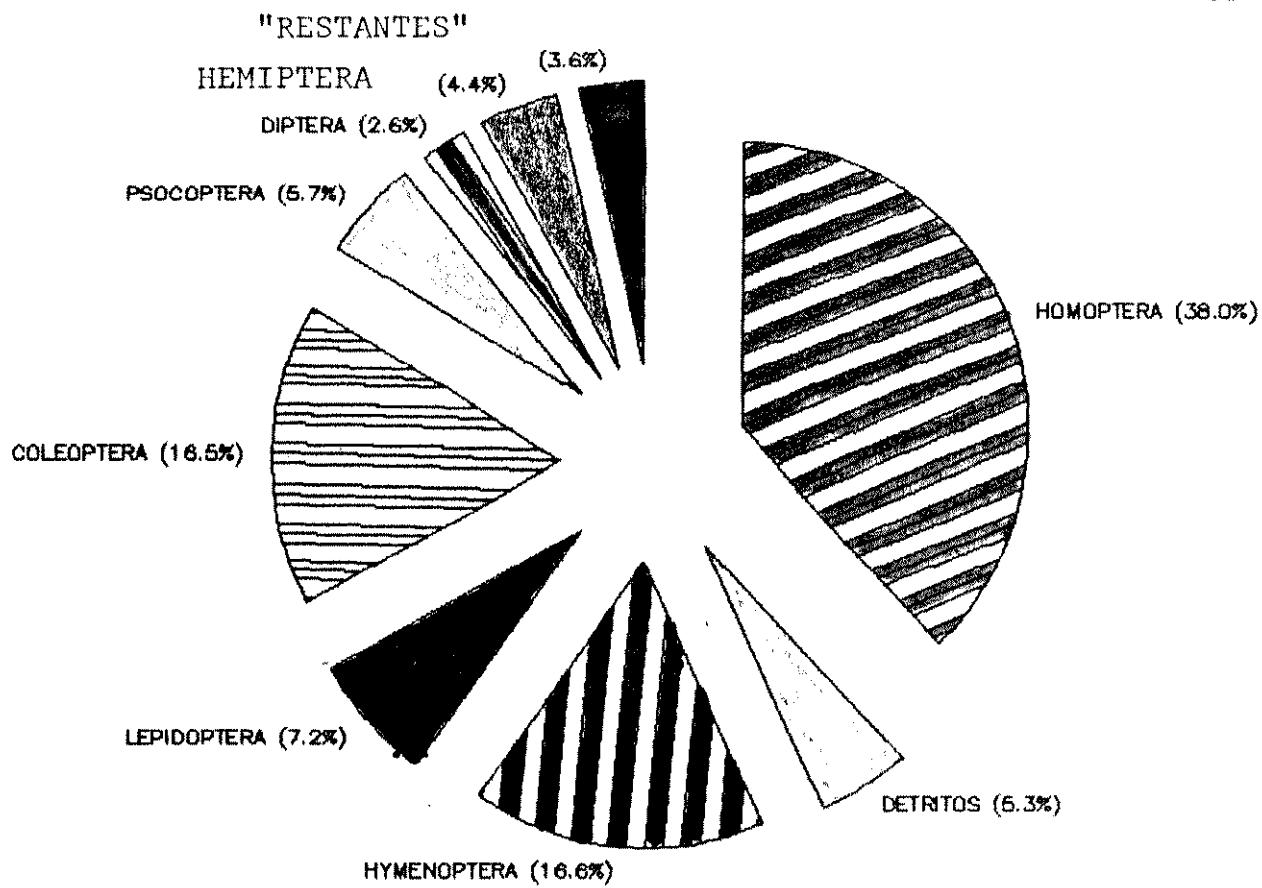


Figura 8- Volume percentual de cada tipo de presa coletado por *Pseudomyrmex gracilis*, amostrado durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986 para todos os pontos de amostragem.

Tabela 4 - Volume total de presas sólidas amostradas, coletadas por Pseudomyrmex gracilis para cada ponto de amostragem durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986 (40 horas por ponto) divididas em Homoptera e outros taxa.

	CEXI	ES	CM	CEXII	TOTAL
HOMOPTERA	1260,1	33,0	3,7	7,0	1303,8
OUTROS	1228,3	528,7	319,3	49,4	2125,7
TOTAL	2488,4	561,7	323,0	56,4	3429,5

Tabela 5 - Número total e volume de presas sólidas coletadas por Pseudomyrmex gracilis entre novembro de 1984 e agosto de 1986 (160 horas) e número total de formigas repletas coletadas entre março de 1985 e agosto de 1986 (136 horas)

CATEGORIA	PRESAS(N)	PRESAS(VOL-MM3)
HOMOPTERA	682	1303,8
DETritos	87	181,4
HYMENOPTERA	53	570,0
LEPIDOPTERA	48	246,5
COLEOPTERA	36	565,0
PSOCOPTERA	27	196,4
DIPTERA	21	90,4
HEMIPTERA	21	151,5
"RESTANTES"*	17	124,5
REPLETAS	378	-
TOTAL	1370	3429,5

* - ARANAE, ACARINA, NEUROPTERA, ISOPTERA, THYSANOPTERA, ORTHOPTERA.

Tabela 6 - Número total de itens amostrados, coletados por *Pseudomyrmex gracilis* (um por formiga), para cada categoria de tamanho ($0,1\text{-}3,0$; $3,1\text{-}10,0$; $>10,0 \text{ mm}^3$), para cada ponto de amostragem, durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986 (40 horas por ponto).

TAMANHO (mm^3)	CEXI	ES	CM	CEXII	TOTAL
$0,1\text{-}3,0$	778	49	24	12	863
$3,1\text{-}10,0$	54	13	1	0	68
$>10,0$	32	17	11	2	62
TOTAL	864	79	36	14	993

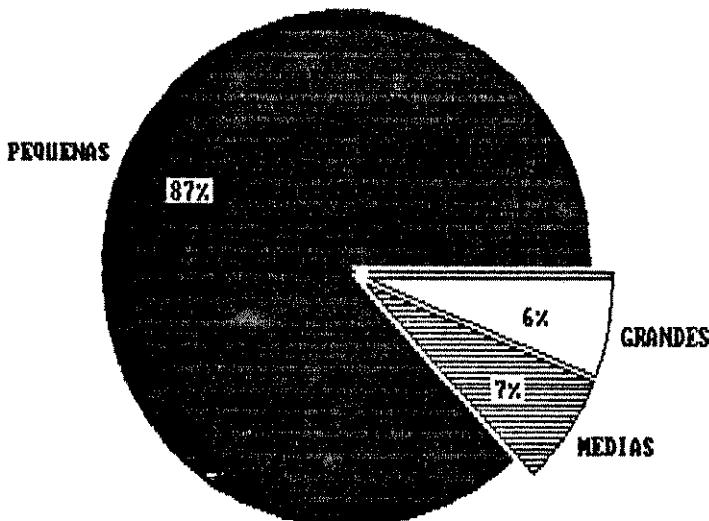


Figura 9- Porcentagem de ítems coletados por *P. gracilis* divididos em três categorias de tamanhos (pequena ($0.1\text{-}3.0\text{ mm}^3$), média ($3.0\text{-}10.0\text{ mm}^3$) e grande ($> 10.0\text{ mm}^3$)) amostrados de novembro de 1984 a agosto de 1986 para todos os pontos de amostragem.

Tabela 7 - Distribuição de tamanhos das presas sólidas coletadas por Pseudomyrmex gracilis, amostradas de novembro de 1984 a agosto de 1986.

CATEGORIA	0,1-3,0 (PEQ.)	3,1-10,0 (MED)	>10,0 (GDE)	TOTAL
HOMOPTERA	675	6	1	682
DETritos	78	6	3	87
HYMENOPTERA	28	5	20	53
LEPIDOPTERA	12	32	4	48
COLEOPTERA	16	3	17	36
PSOCOPTERA	17	5	5	27
DIPTERA	17	1	3	21
HEMIPTERA	11	7	3	21
"RESTANTES"*	9	3	5	17
TOTAL	863	68	62	993

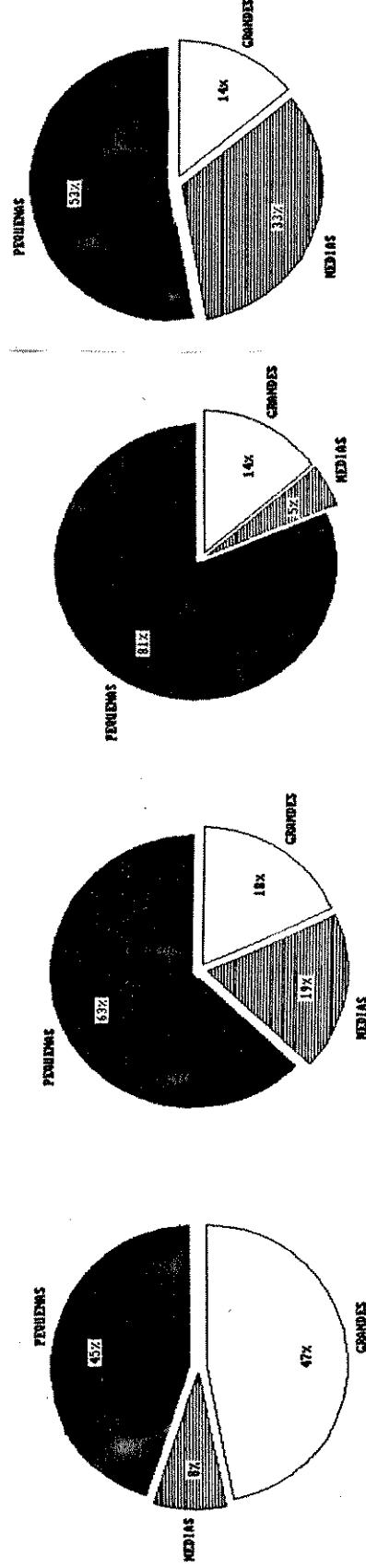
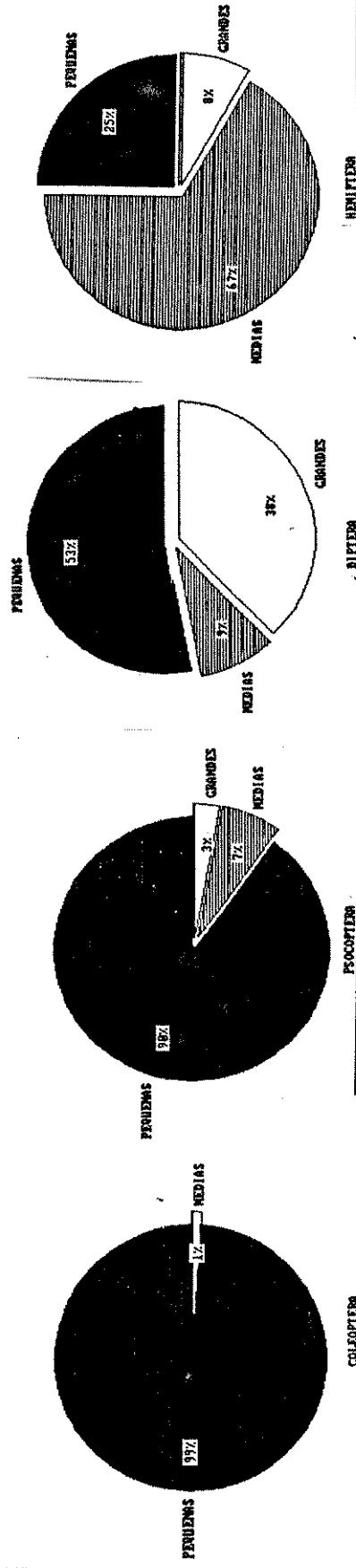
* - ARANAE, ACARINA, NEUROPTERA, ISOPTERA, THYSANOPTERA, ORTHOPTERA.

DETRITOS

HYDROPTERA

DETRITOS

HOMOPTERA



¹⁰Figuras - Porcentagem de ítems coletados por *P. gracilis*, divididos em três categorias de tamanho (pequena (0.1-3.0 mm³), média (3.0-10.0 mm³) e grande (10.0 mm³)) amostrados de novembro de 1984 a agosto de 1986, para cada categoria taxonômica.

3.2.2. Considerações sobre os diferentes tipos de presas

A categoria "repletas" consiste de formigas com o gaster cheio de líquido. Este líquido é, em grande parte, proveniente, de acordo com minhas observações, de nectários extraflorais, pelos glandulares, secreções de homópteros, água e presas pequenas ingeridas no local. A frequência de formigas observadas em nectários extraflorais foi maior que nas demais fontes citadas de forma que considero que esta seja a principal fonte destes líquidos. *P. gracilis* não foi vista atendendo homópteros, embora em uma ocasião de explosão populacional do Homóptero *Neolecanium silveraii* (Coccoidea), tenha sido vista ingerindo secreção açucarada. Os homópteros, porém, eram monopolizados por vespas (Oliveira e Dansa não publicado) sendo *P. gracilis* visitante eventual. Uma rápida análise de inflorescências das plantas locais não indicou presença de *P. gracilis* nas flores, embora outra formiga *Pseudomyrmex* do grupo *pallens* tenha comumente visitado inflorescências de *Peltophorum dubium*. É possível que exista alguma partição de microhabitat entre as diversas espécies de *Pseudomyrmex* e que flores sejam pouco procuradas por *P. gracilis*.

Os homópteros, 98% da família Psyllidae, foram mais coletados no ponto CEXI, onde ocorrem agrupados em *Peltophorum dubium* (Caesalpinaeae). Conforme constatamos em coletas feitas durante uma semana no mês de novembro de 1987 em *Peltophorum dubium* e em *Cassia excelsa* a árvore ao lado (Figura 11). Considerando que as relações entre os psilídeos e suas plantas de alimentação costumam ser específicas (Borror & DeLong 1969) e o alto número destes insetos encontrados em *P. dubium*, é bem provável que esta seja a planta de

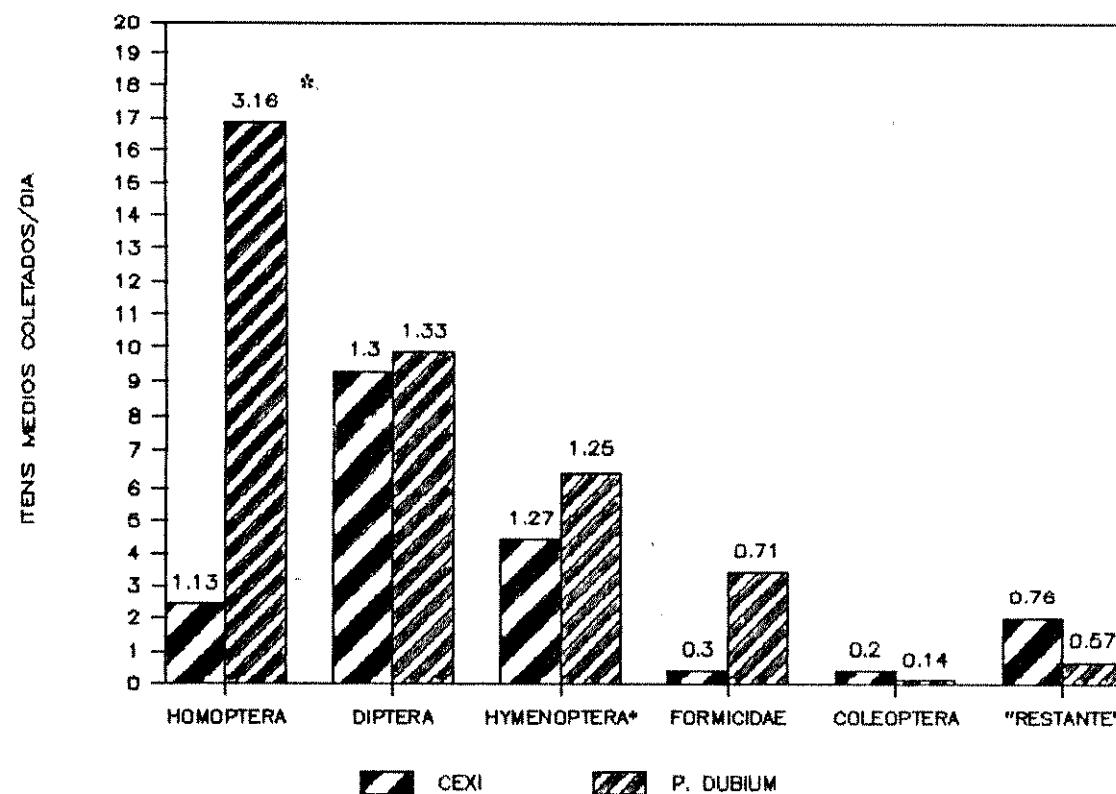


Figura 11- Número médio de presas por hora de diferentes categorias, coletadas por armadilhas em dois microhabitats, no ponto CEXI, em 7 dias durante novembro de 1987. (*-o Erro-padrão)

alimentação destes insetos. Outras famílias de Homópteros presentes entre as presas são Cicadellidae, Delphacidae e Aphidiidae, esta última bastante rara. Estes homópteros são todos sugadores de floema, os Psyllidae e Cicadellidae são especializados em plantas superiores e muitos são transmissores de doenças para estas plantas. A maioria, exceto os Aphidiidae, tem ciclos de vida simples com uma geração bissexual por ano e se movem quando perturbados. Os Aphidiidae têm ciclos de vida complexos apresentando gerações sexuadas e outras partenogenéticas. Costumam ser pragas de diversas plantas (Borror & DeLong 1969).

Outras treze categorias de alimento foram coletadas por E. gracilis, sendo que destas, apenas "detritos", composta de pedaços de artrópodos não identificados, esteve presente praticamente todo o tempo. É difícil saber se esta categoria trata de restos de animais mortos tornando, portanto, E. gracilis uma formiga parcialmente detritívora, ou se se trata de itens que foram arrancados de presas vivas. É possível que existam as duas coisas dentro desta categoria. Uma E. gracilis foi vista arrancando a perna de um gafanhoto que tentou capturar, o que indica que, pelo menos em alguns casos, os pedaços de insetos pertenciam a animais vivos. Os demais taxa capturados incluem larvas, como em Lepidoptera e Neuroptera; larvas e adultos, como no caso de Coleoptera; ninhas e adultos, como nos casos de Psocoptera, Hemiptera e Orthoptera; ou adultos apenas como nos casos de Diptera, Hymenoptera e Isoptera. Existe uma variação significativa na proporção de coleta de cada uma destas presas ($\chi^2 = 55,56, P < 0,01$). Apenas 12 das 27 ordens de insetos (Daly et al. 1978) foram registradas na dieta de E. gracilis, sendo que destas,

pelo menos quatro ocorrem com frequência extremamente baixa (Neuroptera, Isoptera, Thysanoptera e Orthoptera). Além destas, estão incluídas com frequência muito baixa, duas ordens de Arachnida (Araneae e Acarina). Uma análise mais fina (Tabela 8) mostra que, dentro das ordens presentes, apenas algumas famílias são realmente capturadas pela formiga, como podemos constatar para Homoptera, onde 98% dos indivíduos coletados pertencem à família Psyllidae e a uma só morfoespécie. Também no caso de Diptera, parece haver maior frequência de famílias da sub-ordem Nematocera seguidos pela sub-ordem Brachycera na dieta da formiga. Famílias da sub-ordem Orthorrapha como Asillidae e Dolichopodidae, bastante comuns nas armadilhas, não foram encontradas entre os alimentos de P. gracilis (ver Tabela 8). Isto provavelmente está relacionado com os hábitos individuais e predatórios destas duas últimas famílias que devem torná-las não só mais ágeis como também potencialmente perigosas para a formiga. Muitos dos dipteros coletados são sugadores de néctar e provavelmente também frequentam nectários extraflorais onde possivelmente são capturados pela formiga. O mesmo pode ser dito para os himenópteros Apoidea. Outros Hymenoptera porém são mais parasitos ou predadores. A maior parte das presas identificadas são herbívoros, detritívoros ou predadores e parasitos de herbívoros, principalmente homópteros (Tabela 9). O único grupo de predadores generalistas de peso são alguns Formicidae porém, estes são preferencialmente coletados como indivíduos reprodutivos e não forrageadores. Tanto os coleópteros como os neurópteros predadores são coletados enquanto jovens e não como adultos, sendo fácil para uma formiga ágil como Pseudomyrmex dominar um animal de corpo mole e sem a capacidade de voar. A única

Tabela 8- Principais famílias, pertencentes às quatro ordens de insetos encontradas na dieta de Pseudomyrmex gracilis e coletadas nas armadilhas pegajosas.

ORDEM	FAMÍLIA	ARMADILHA	P. GRACILIS
HOMOPTERA	Psyllidae	+	+*
	Cicadellidae	+	+
	(Typhlocybinae)	+	+
	(Beltocephalinae)	+	+
	Delphacidae	-	+
	Aphidiidae	+	-
DIPTERA	Asilidae	+	-
	Dolichopodidae	+	-
	Stratiomyidae	+	-
	Phoridae	+	-
	Syrphidae	-	+
	Chloropidae	+	+
	Ephydriidae	+	-
	Milichiidae	+	+
	Otitidae	-	+
	Periscelididae	+	-
	Sarcophagidae	+	+
	Bibionidae	-	+
	Ceratopogonidae	-	+
	Chironomidae	-	+
	Mycetophylidae	-	+
	Scaptopsidae	-	+
	Outros Nematocera (em identificação)	+	+
HYMENOPTERA	Braconidae		
	Ichneumonidae		
	Chalcididae		
	Formicidae	+	+
	Sphecidae	+	+
	Apidae	+	+
COLEOPTERA	Coccinellidae	+	+
	Cicindelidae	+	-
	Scolytidae	+	+
	Outros (em identificação)	+	-

+= presente

-= ausente

*= família mais frequente dentro das coletas avulsas.

Tabela 9- Lista dos insetos predados por Pseudomyrmex gracilis,
quanto ao seus hábitos alimentares.

HERBÍVOROS	PREDADORES/PARASITOS DE HERBÍVOROS	PREDADORES GERAIS	DETritíVOROS E OUTROS
HOMOPTERA	NEUROPTERA	HYMENOPTERA	PSOCOPTERA
LEPIDOPTERA	HYMENOPTERA	(Formicidae)	DIPTERA
HEMIPTERA	(Microhymenop- tera)		(Mycetophylidae,
DIPTERA (Bibionidae, Syrphidae, Otitidae)	COLEOPTERA (Coccinellidae)		Chironomi- dae, Cera- topogoidae,
HYMENOPTERA (Sphecidae, Apidae, Formicidae)			Scaptopsidae, Mili- chiidae, Clo- ropidae)
COLEOPTERA (Scolytidae)			

excessão é para as aranhas, que todavia são muito pequenas para ameaçar P. gracilis.

A composição taxonómica da dieta deve estar relacionada com as presas presentes no ambiente que, no caso é simplificado, com poucas espécies vegetais e bastante aberto, tendo, possivelmente uma diversidade de insetos menor que ambientes naturais. Por outro lado, parâmetros que norteiam a escolha de presas como mobilidade, agressividade consistência do corpo e tamanho devem, provavelmente, funcionar como indicadores das possíveis presas de P. gracilis em qualquer ambiente dado.

3.2.3. Variação anual

As duas categorias de presas sólidas (Homoptera e outros taxa) estiveram presentes em proporções aproximadamente similares ($\chi^2=2,39$ gl=1 $P>0,05$) nos dois anos (Figura 12). Em ambos a frequência proporcional de homópteros (59% e 53%) superou a das outras duas categorias somadas (40% e 46%). Nos dois anos a categoria repletas apresentou as frequências relativas mais baixas (13% e 20%) da dieta de Pseudomyrmex gracilis, embora estivesse presente em maior proporção em 1986. As Figuras 13 e 14 mostram as frequências e os volumes das presas sólidas divididas nos diferentes taxa que a compõe para os anos de 1985 e 1986, indicando que a composição da categoria "outros taxa" não foi homogênea de um ano para o outro em termos de frequência coletada ($\chi^2=25,16$, gl=7 $P<0,01$). As maiores diferenças percentuais ocorreram nas categorias Hymenoptera e Lepidoptera, que foram mais coletadas em 1985 e detritos e Coleoptera mais coletados em 1986. O volume também foi significativamente diferente de um ano para o outro

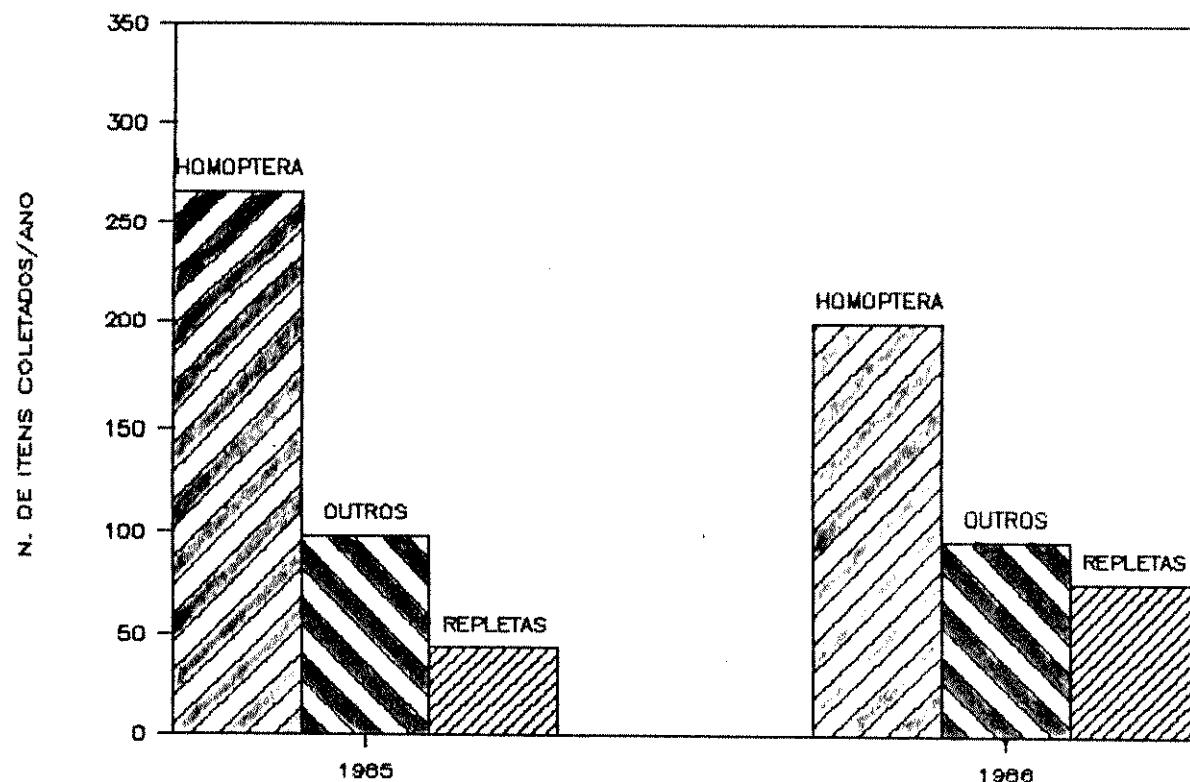


Figura 12- Frequência de ítems coletados por P. gracilis para cada uma das três categorias de presas (Homoptera, outros taxa e repletas) para 1985 e 1986.

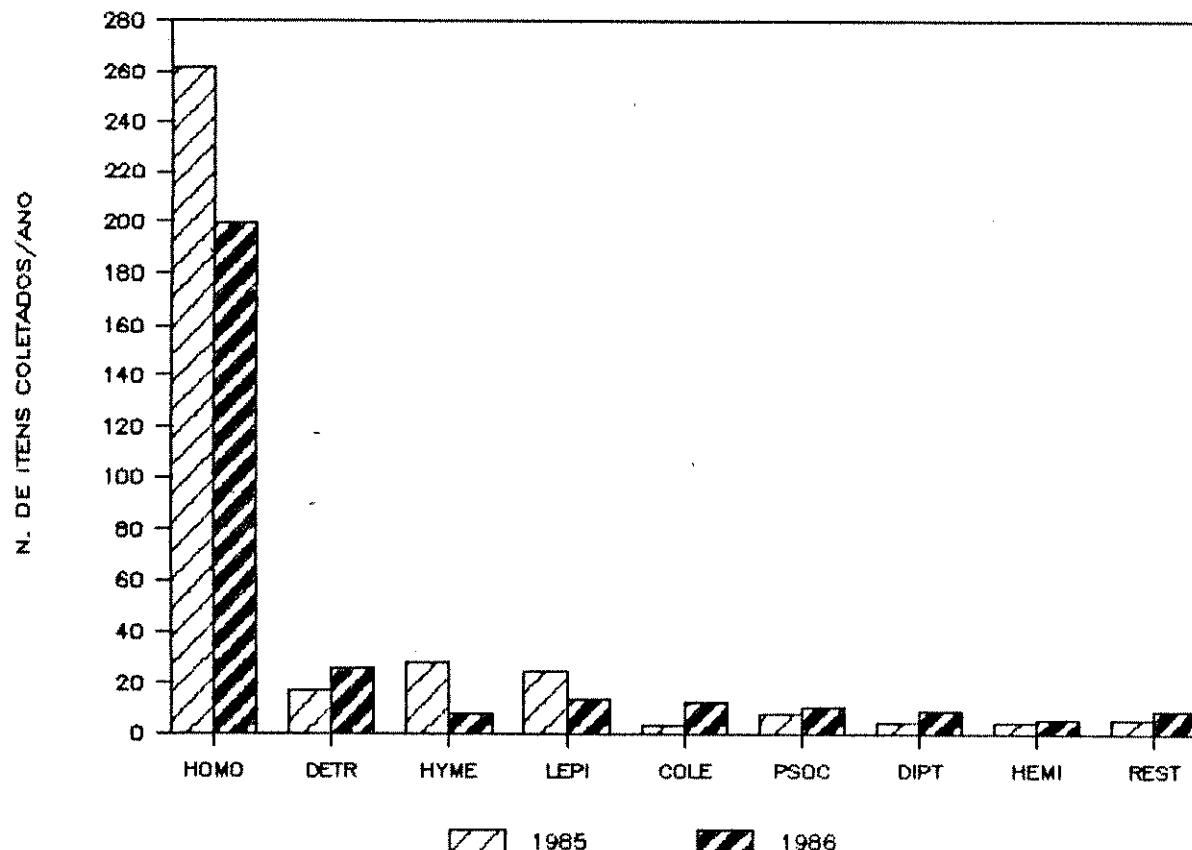


Figura 13- Número de ítems coletados por P. gracilis em cada categoria de presas para 1985 e 1986.

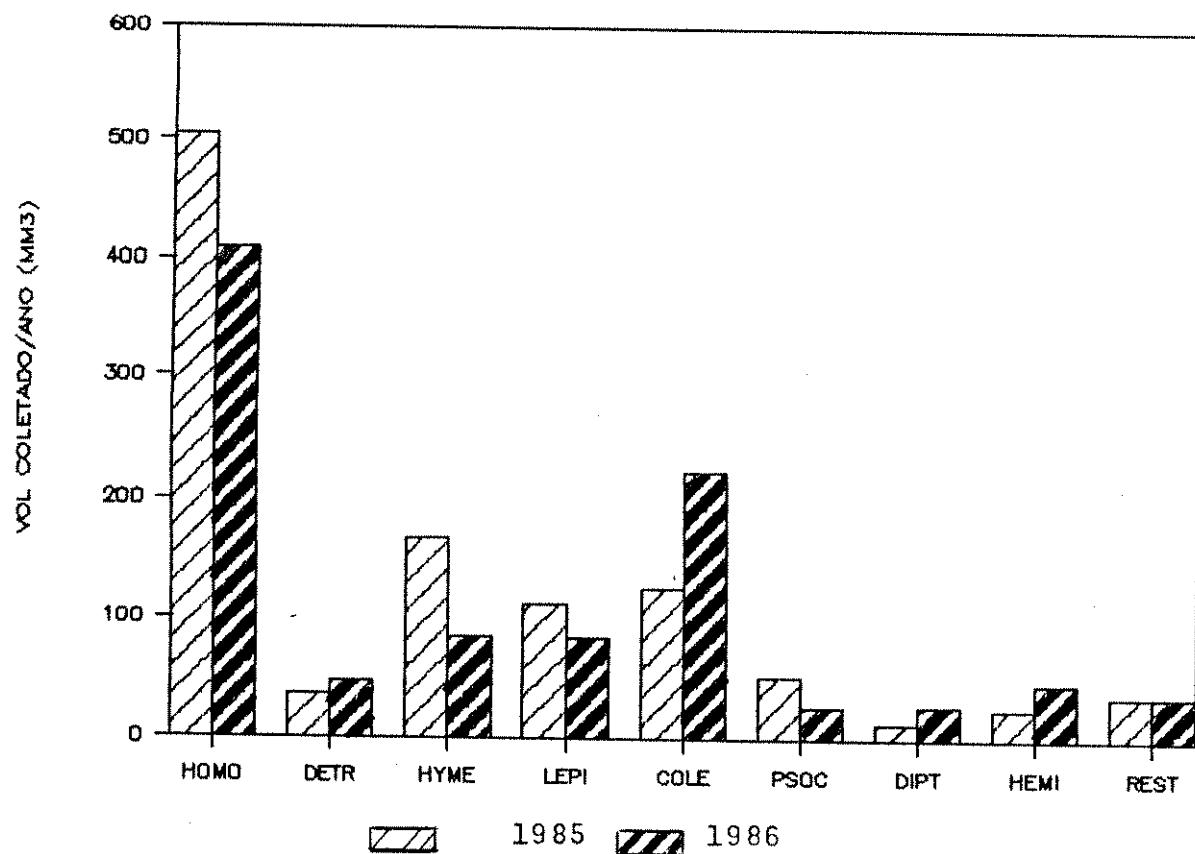


Figura 14- Volume de ítems coletados por *P. gracilis* em cada categoria de presas para 1985 e 1986.

($\chi^2=79,59$ gl=7 $P<0,01$). Estas diferenças são provavelmente fruto da flutuação de disponibilidade destas presas de um ano para o outro. É interessante notar que há uma equivalência qualitativa entre as categorias de presas coletadas em 1985 e 1986. Isto indica que as amostras de presas foram qualitativa e quantitativamente ($n=933$ itens alimentares sólidos amostrados) representativas da dieta desta formiga, uma vez que existe uma variedade de outras presas potenciais no ambiente que não foram consumidas. A abundância de presas na dieta varia marcadamente entre meses e, em alguns casos, como o de Psyllidae, estes parecem refletir ciclos anuais. Este tipo de ciclo foi constatado para outros Psyllidae na África (Igboekwe & Adenuga 1983) e para alguns Psocidae em diversas regiões (Thorton 1985).

O tamanho de presa mais coletado nos dois anos foi pequeno (0.1-3.0 mm³) correspondendo em 1985 a 88% do total de presas coletadas e em 1986 a 87.5% das presas coletadas (Tabela 10).

A relação entre os locais também se manteve constante de um ano para o outro sendo CEXI o ponto de maior coleta correspondendo a 86% do total de itens amostrados em 1985 contra 84% em 1986 (Tabela 11).

3.2.4. Variação mensal

A variação mensal de homópteros demonstra uma baixa considerável na frequência deste taxon nos meses de abril a julho, nos dois anos, que possivelmente reflete o ciclo reprodutivo destes insetos (Figura 15). Houve uma alta bastante grande na frequência de homópteros no mês de agosto de 1985 que não se repetiu no ano seguinte e para a qual não há explicação aparente. Nos demais meses o número

Tabela 10 - Número de presas amostradas, coletadas por Pseudomyrmex gracilis nas categorias de tamanho (peq., med. e gde.) para os anos de 1985 e 1986 respectivamente.

	PEQUENAS (0,1-3,0 mm ³)		MEDIAS (3,1-10,0 mm ³)		GRANDES (> 10,0 mm ³)	
	85	86	85	86	85	86
HOMOPTERA	262	196	0	3	0	1
OUTROS	55	63	29	14	14	19
TOTAL	317	259	29	17	14	20

Tabela 11 - Número total de itens amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis, divididos nas categorias Homoptera e outros taxa, para cada local de amostragem para os anos de 1985 e 1986 respectivamente.

	CEXI		ES		CM		CEXII	
	85	86	85	86	85	86	85	86
HOMOPTERA	253	194	6	5	2	0	1	1
OUTROS	65	60	18	25	10	11	5	0
REPLETAS	31	60	6	3	3	12	4	1
TOTAL	349	314	30	33	15	23	10	2

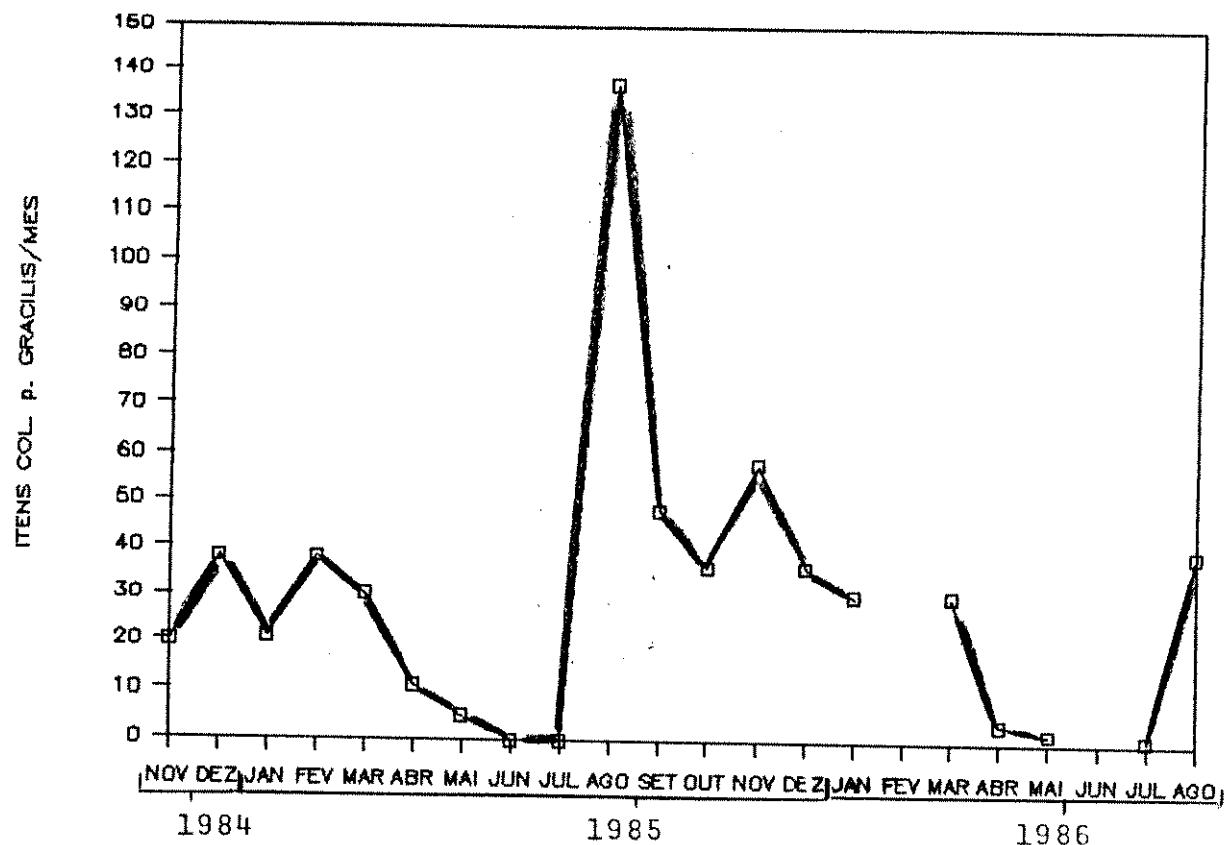


Figura 15- Variação mensal do número de Homoptera coletados por *P. gracilis* amostrados no período de novembro de 1984 a agosto de 1986.

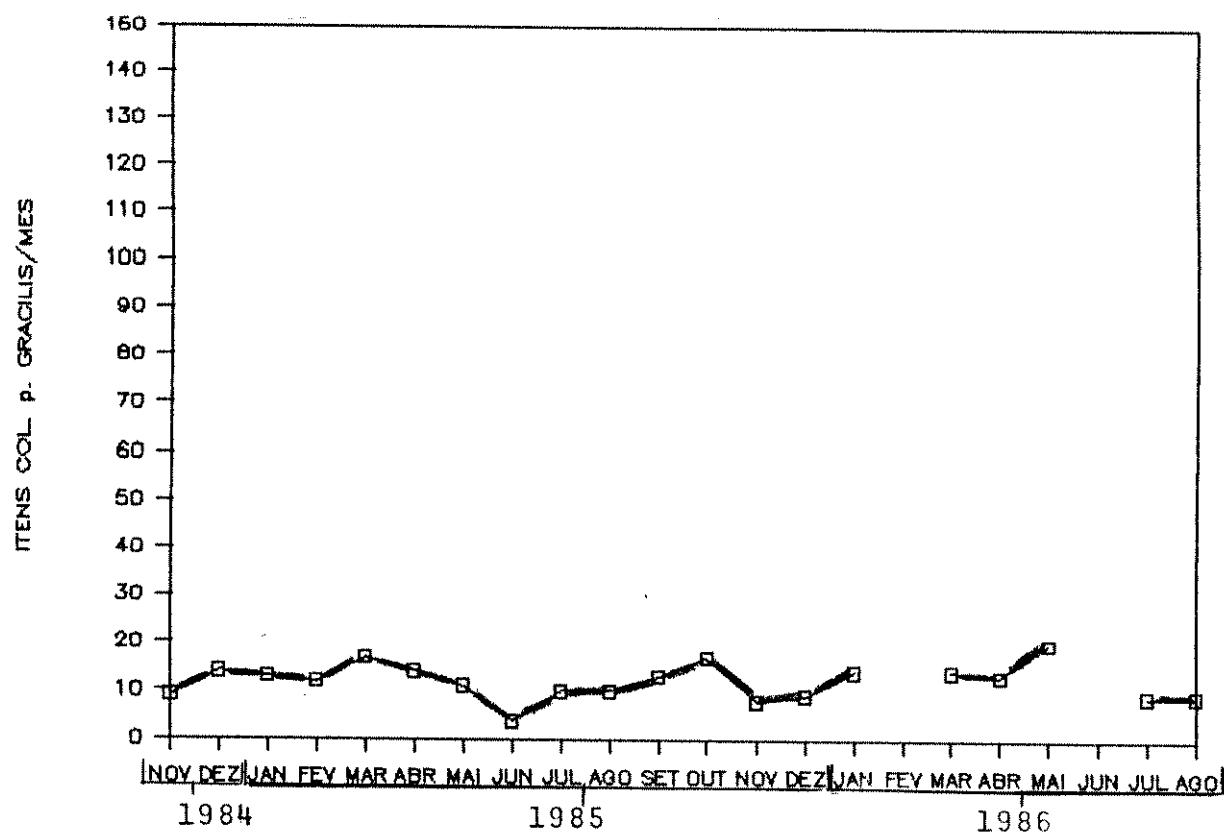


Figura 16- Variação mensal do número de "outros taxa" coletados por *P. gracilis* amostrados no período de novembro de 1984 a agosto de 1986.

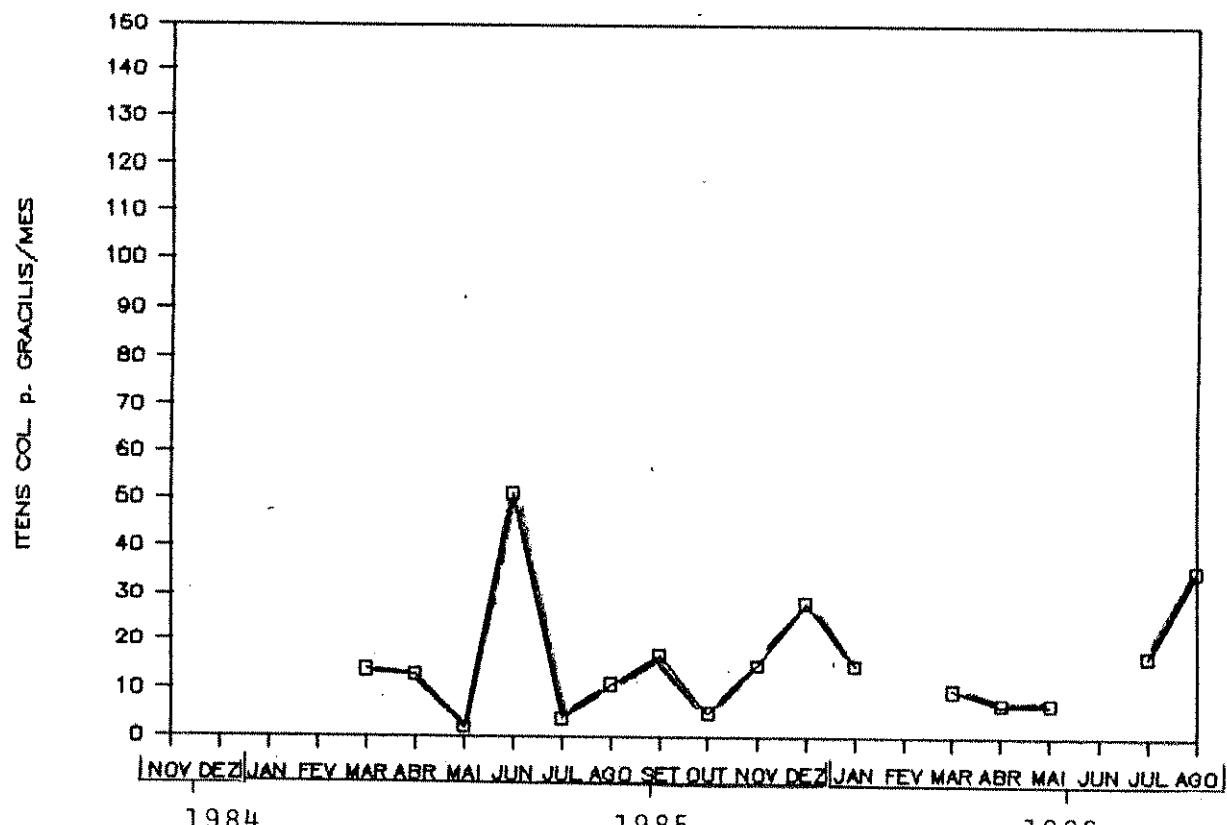


Figura 17- Variação mensal do número de P. gracilis repletas amostradas no período de novembro de 1984 a agosto de 1986.

Para outras presas que puderam ser amostradas pelas armadilhas, como Diptera, Hymenoptera e Coleoptera, a predação não mostrou relação com a disponibilidade que esteve sempre muito acima do coletado pela formiga.

As coletas com armadilhas pegajosas, embora apresentem alguns problemas por não serem capazes de expressar toda a gama de artrópodos coletados pelas formigas, foram bastante importantes principalmente na detecção de grupos taxonômicos que apesar de ocorrerem em altas densidades foram fracamente coletados pelas formigas, bem como na detecção de variação mensal para certas categorias de presas..

Os tamanhos de presas mais coletados pelas armadilhas ficaram dentro da categoria pequenas para os quatro taxa em, praticamente todos os meses indicando alta disponibilidade deste tamanho no ambiente (Tabelas 14,15,16,17).

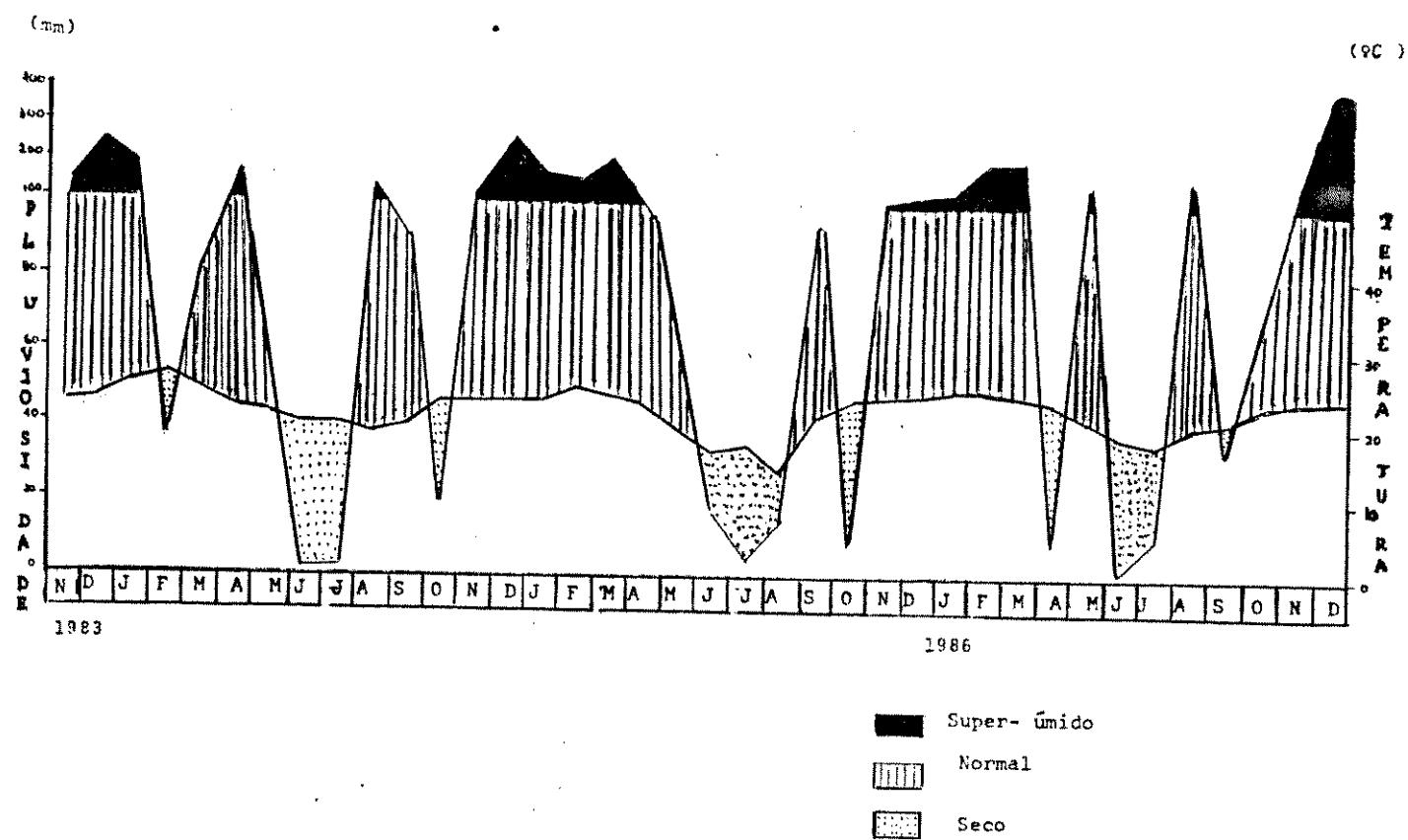


Figura 18- Diagrama climático (preparado segundo Walter e Lieth 1960) da região de Campinas SP, para o período de novembro de 1984 a agosto de 1986.

Tabela 12 - Variação mensal da frequência e volume de Homoptera, outros taxa e repletas amostrados, coletados por *Eusodomyrmex gracilis*, em cada mês para o período de novembro de 1984 a agosto de 1986.

	HOMOPTERA	OUTROS TAXA	REPLETAS	N TOTAL	VOLUME TOTAL
NOV	20	9	-	29	125,5
DEZ	38	14	-	52	136,5
JAN	21	13	-	34	110,7
FEV	38	12	-	50	195,2
MAR	30	17	14	61	126,0
ABR	11	14	13	38	119,5
MAI	5	11	2	18	54,5
JUN	0	4	51	55	96,0
JUL	0	10	4	14	62,5
AGO	137	10	11	158	338,0
SET	48	13	17	78	198,9
OUT	36	17	5	58	212,2
NOV	58	8	15	81	184,6
DEZ	36	9	28	73	137,2
JAN	30	14	15	59	174,6
FEV	-	-	-	-	-
MAR	30	14	10	54	190,0
ABR	4	13	7	24	92,5
MAI	2	20	7	29	76,9
JUN	-	-	-	-	-
JUL	1	9	17	27	19,5
AGO	39	9	35	83	117,0
TOTAL	584	240	251	1075	2767,8

de homópteros coletados varia de 20 a 58 homópteros por mês.

"Outros taxa" estão presentes todo o tempo com frequência relativamente baixa, variando entre 4 a 20 presas por mês. Não há aparentemente nenhum tipo de ciclo para estas presas (Figura 16).

A variação das presas repletas (Figura 17) não apresenta nenhum ciclo que possa ser detectado pelas coletas, sendo que sua frequência aumenta nos meses de junho de 1985, dezembro de 1985 e agosto de 1986 e diminui nos meses de maio, julho e outubro de 1985, abril e maio de 1986.

Embora a frequência de presas coletadas torne difícil uma análise da variação mensal, o volume de presas sólidas parece indicar dois ciclos que se repetem de um ano para o outro. Estes ciclos podem ser caracterizados por meses em que mais de 100 mm³ de presas foram coletados por P. gracilis, que são os meses de maio a julho de 1985 e de abril a julho de 1986, e meses em que menos de 100 mm³ de presas foram coletados que são os meses restantes (Tabela 12). O período de baixo volume coletado pela formiga inclui o período mais seco do ano (Figura 18) e também parte da época de caducifolia das árvores habitadas por P. gracilis (Tabela 2). Com o início das chuvas no mês de agosto, a densidade de presas coletadas pela formiga volta a subir. É preciso lembrar também que a revoada de P. gracilis ocorre no mês de maio sendo portanto os meses seguintes de baixa densidade de indivíduos no formigueiro. Dos três tipos de presas analisados, Homoptera apresenta ciclos de abundância mais parecidos de um ano para o outro (Fig. 15). A densidade de Homópteros capturados por Pseudomyrmex caiu na estação seca em ambos os anos (Tabela 12). Os números de repletas e de Pseudomyrmex transportando outros itens

Tabela 13 - Número de itens amostrados em categorias de tamanho, coletados por Pseudomyrmex gracilis para cada mês, durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986.

	PEQUENA (0,1-3,0 mm ³)	MÉDIA (3,1-10,0 mm ³)	GRANDE (>10,0 mm ³)	TOTAL
NOV	26	0	3	29
DEZ	44	7	1	52
JAN	32	1	1	34
FEV	44	2	4	50
MAR	41	4	2	47
ABR	18	5	2	25
MAI	11	4	1	16
JUN	2	0	2	4
JUL	3	5	2	10
AGO	142	3	2	147
SET	17	6	2	61
OUT	45	2	6	53
NOV	62	0	4	66
DEZ	43	1	1	45
JAN	35	4	5	44
FEV	-	-	-	-
MAR	37	4	3	44
ABR	10	4	3	17
MAI	19	1	2	22
JUN	-	-	-	-
JUL	8	2	0	10
AGO	45	1	2	48
TOTAL	824	62	50	796

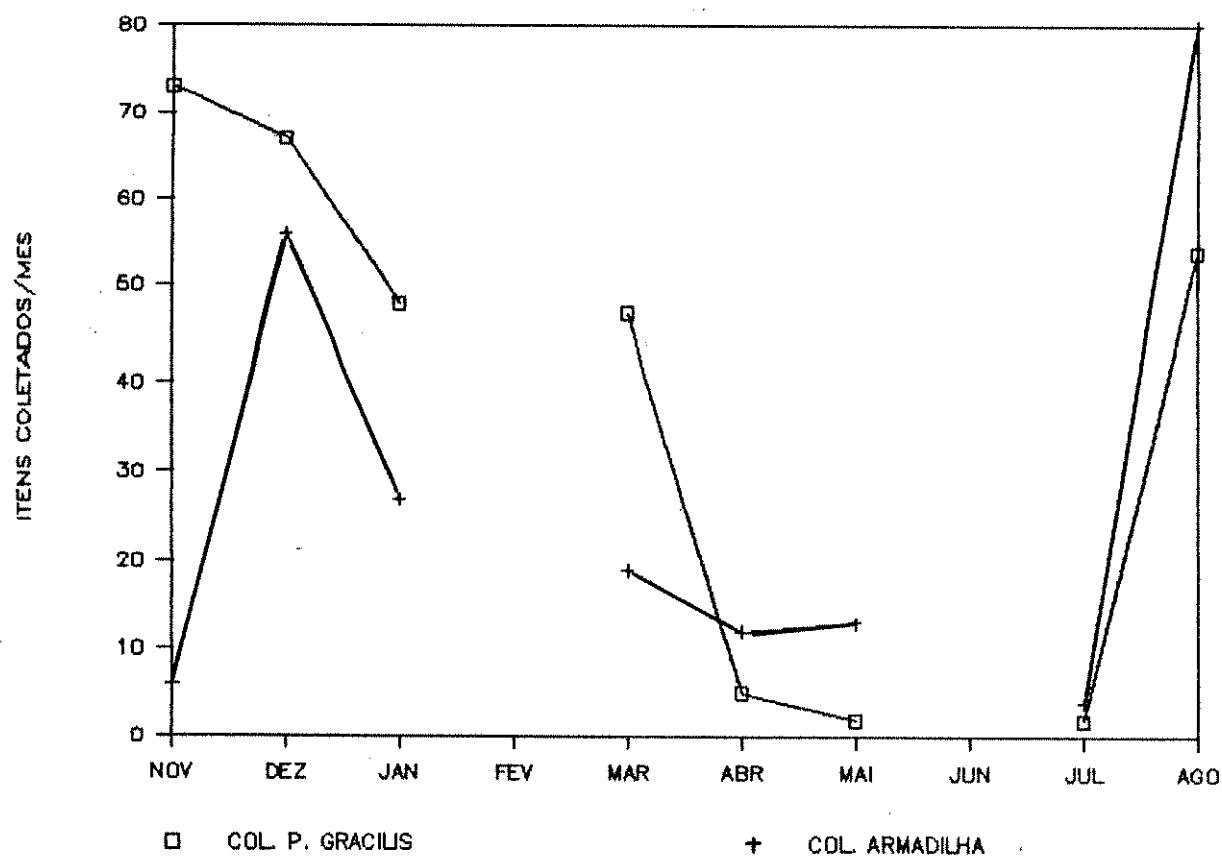


Figura 19- Variação mensal de Homoptera coletados por P. gracilis e por armadilhas durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986.

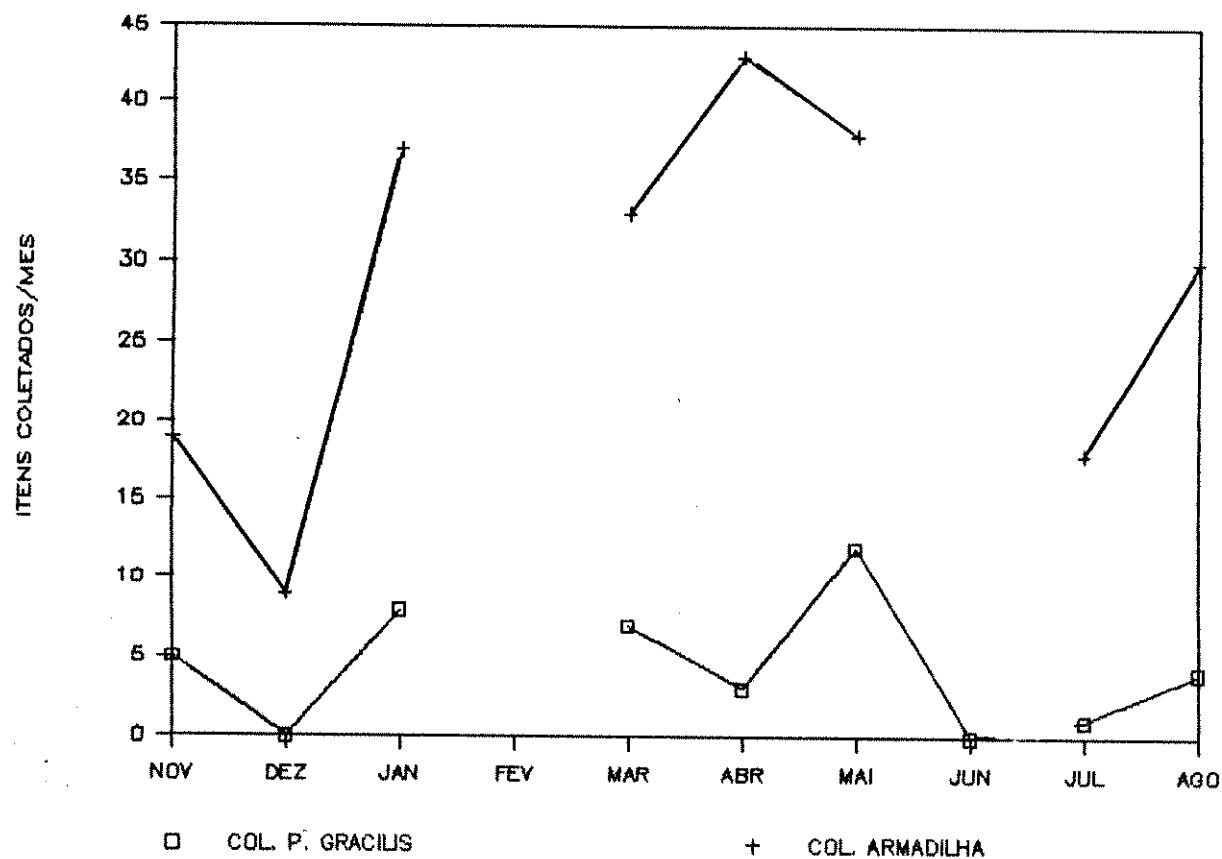


Figura 20 - Variação mensal de Hymenopt. coletados por P. gracilis e por armadilhas durante o período de novembro de 1985 a agosto de 1986.

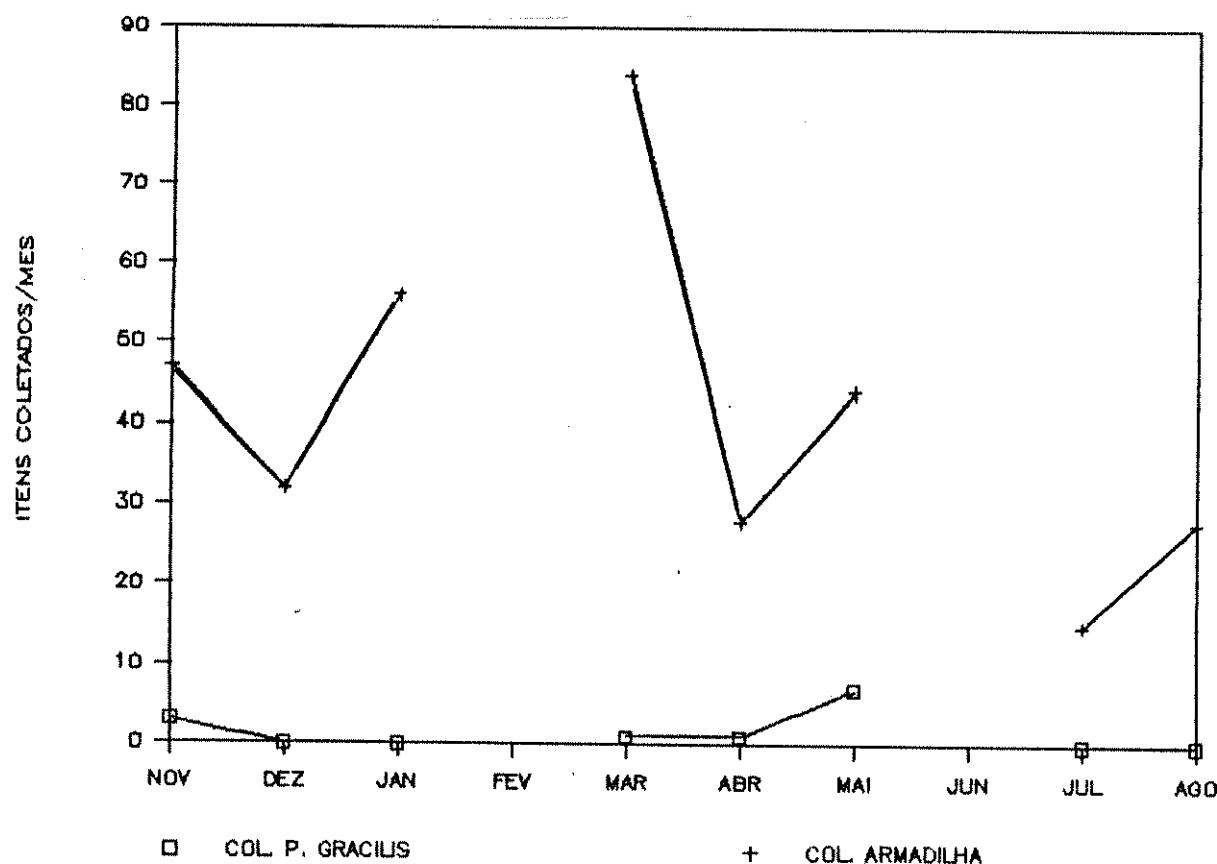


Figura 21- Variação mensal de Diptera coletados por P. gracilis e por armadilhas durante o período de novembro de 1984 a agosto de 1986.

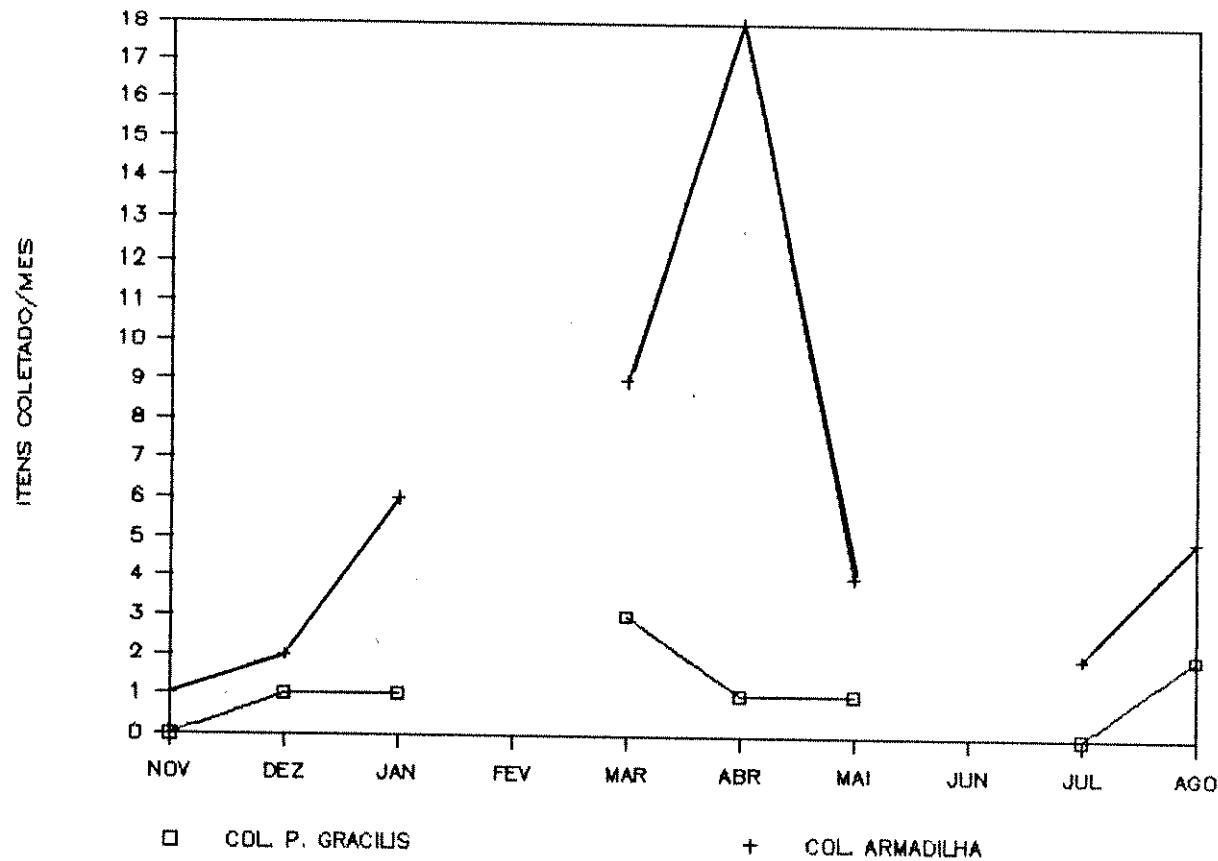


Figura 22- Variação mensal de Coleoptera coletados por *P. gracilis* e por armadilhas durante o período de novembro de 1985 a agosto de 1986.

apresentam padrões de frequencia mensal diferentes nos dois anos não sendo, aparentemente, regulados de forma ciclica .

Quanto ao tamanho, a maior parte das presas coletadas em todos os meses encontram-se na categoria pequenas (Tabela 13), a única exceção é para o mês de julho de 1985 em que presas médias ultrapassam ligeiramente as pequenas. Apenas em junho e julho de 1985 a frequencia de presas grandes e médias somadas chegaram a se aproximar das de presas pequenas. Nos demais meses a diferença foi sempre de mais de 50% para presas pequenas.

3.2.5. Relação disponibilidade e coleta de presas

A disponibilidade de Homoptera, Hymenoptera, Diptera e Coleoptera constantes da dieta de P. gracilis foi analisada através de coletas com armadilhas pegajosas (Figuras 19,20,21,22). Os resultados indicam que Homoptera é coletado acima da disponibilidade enquanto os demais taxa ficam muito abaixo da disponibilidade. É provável que o número de homópteros coletados por armadilhas (Figura 19) esteja subestimado em relação ao ambiente devido ao fato de as armadilhas estarem espalhadas casualmente e os homópteros ocorrerem agrupados como pode ser constatado no mês de novembro de 1987 (Figura 11).

A variação mensal de Homoptera, exceto para o mês de novembro de 1985, indica uma certa relação entre a variação na disponibilidade e na coleta, o que não parece acontecer para os demais taxa. A baixa coleta no mês de novembro pode ser resultado de problemas metodológicos por ser este o primeiro mês de coleta com armadilhas.

Tabela 14 - Número e volume de Homoptera amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis e por armadilhas em cada categoria de tamanho (peq., med. gde.) no periodo de novembro de 1985 a agosto de 1986.

	PEQUENA		MEDIA		GRANDE		N TOTAL		VOL TOTAL (mm ³)	
	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD
NOV	72	5	0	0	1	0	73	6	155,5	15
DEZ	67	56	0	0	0	0	67	56	123	112,5
JAN	47	27	1	0	0	0	48	27	98,1	56
FEV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MAR	46	14	1	1	0	4	47	19	90,5	125,5
ABR	4	12	1	0	0	0	5	12	18	19
MAI	2	9	0	3	0	1	2	13	3,5	38,9
JUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
JUL	1	3	0	1	1	0	2	4	2	11,5
AGO	53	76	0	4	1	0	54	80	107,5	166,5
TOT.	292	202	3	9	3	5	298	217	598,1	544,9

Tabela 15 - Número e volume de Hymenoptera amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis e por armadilhas, nas diversas categorias de tamanho (peq., med., gde.) no período de novembro de 1985 a agosto de 1986.

	PEQUENA		MEDIA		GRANDE		N TOTAL		VOL TOTAL (mm ³)	
	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD
NOV	0	17	0	0	5	2	5	19	36,0	140,5
DEZ	0	7	0	2	0	0	0	9	0,0	86,5
JAN	0	31	0	3	8	3	8	37	64,0	222,7
FEV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MAR	0	26	0	4	7	3	7	38	86,0	200,1
ABR	1	37	0	5	2	1	3	43	72,5	122,2
MAI	6	33	0	5	6	0	12	38	115,5	192,5
JUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
JUL	1	15	0	3	0	0	1	18	0,5	138,5
AGO	0	25	0	3	4	2	4	30	29,5	156,6
TOT	8	191	0	25	32	11	40	237	404,0	1259,6

Tabela 16 - Número e volume de Diptera amostrados, coletados por *Pseudomyrmex gracilis* e por armadilhas em cada categoria de tamanho (peq.,med.,gde.), no período de novembro de 1985 a agosto de 1986.

	PEQUENA		MEDIA		GRANDE		N TOTAL		VOL. TOTAL (mm ³)	
	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD
NOV	2	44	0	2	1	1	3	47	16,0	164,3
DEZ	0	26	0	2	0	4	0	32	0,0	193,7
JAN	0	47	0	0	0	9	0	56	0,0	275,4
FEV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MAR	1	73	0	5	0	6	1	84	1,0	355,9
ABR	1	18	0	4	0	6	1	28	2,0	152,0
MAI	6	35	0	0	1	9	7	44	24,9	211,1
JUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
JUL	0	14	0	1	0	0	0	15	0,0	33,0
AGO	0	23	0	1	0	4	0	28	0,0	132,9
TOT	10	280	0	15	2	39	12	334	43,9	1518,3

Tabela 17 - Número e volume de Coleoptera amostrados, coletados por *Pseudomyrmex gracilis* e por armadilhas em cada categoria de tamanho (peq., med., grande), no período de novembro de 1985 a agosto de 1986.

	PEQUENA		MEDIA		GRANDE		N TOTAL		VOL TOTAL (mm ³)	
	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD
NOV	0	1	0(+1)*	0	0	0	0(+1)	1	0(+4,0)	2,0
DEZ	1(+6)	1	0	0	0(+4)	1	1(+10)	2	2(+119)	14,0
JAN	1	4	0	0	0(+1)	2	1(+1)	6	2(+26)	39,5
FEV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MAR	2	3	1	4	0(+2)	2	3(+2)	9	2(+90)	88,5
ABR	0	8	0	5	1	5	1	18	18	169,0
MAI	0	0	0	2	1	2	1	4	20	78,0
JUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
JUL	0	2	0	0	0	0	0	2	0	5,0
AGO	2	3	0	2	0	0	2	5	6	18,0
TOT	6(+6)	22	1(+1)	13	2(+7)	12	9(+14)	47	50(+239)	414,0

* - Os valores entre parênteses são referentes a larvas de Coleoptera que não são coletadas por armadilhas.

3.2.6. Relação entre resultados obtidos e teoria de forrageamento ótimo

De acordo com os modelos econômicos de otimização, animais bem adaptados selecionam sua dieta e seus locais de alimentação de forma a maximizar a taxa líquida de ganho de energia obtida com presas (MacArthur & Pianka 1966; Schoener 1971). Segundo MacArthur e Pianka (1966), "... o procedimento básico para determinar a utilização ótima de tempo e energia é muito simples: uma atividade deve ser ampliada enquanto o ganho resultante em tempo gasto por unidade de alimento excede a perda." Para uma análise desta natureza é necessário saber o valor energético das presas em questão (E), bem como o tempo (T_C) e energia gastos pelo predador em capturar, manipular e ingerir estas presas, e o tempo (T_p) e energia gastos em procurar por elas. Para predadores que forrageiam num ponto central, como é o caso de formigas, devemos ainda considerar o tempo gasto em ir e vir para o ponto central (T_V) bem como o peso da presa a ser carregada (P_C) e o número de itens que podem ser carregados de cada vez pelo predador (N_i) (Orians & Pearson 1977).

Para presas distribuídas aleatoriamente no ambiente, o tempo de busca (T_p) está inversamente relacionado com abundância — quanto mais abundante uma presa, menor o seu tempo de busca (Pulliam 1974). O tempo de captura (T_C) pode estar relacionado com características intrínsecas da presa como agressividade, mobilidade, defesas mecânicas ou químicas (casca dura, palatabilidade, toxidez, camuflagem e outros). A distribuição pode influir no tempo de busca (Pulliam 1974). Para predadores como formigas, que são capazes de voltar à mesma zona várias vezes ou recrutar companheiras para zonas de alta

densidade de alimento, ou mesmo predadores capazes de coletar vários itens de uma só vez, como pelicanos, ou de ingerir vários itens no local, como gaivotas, achar o agrupamento de presas significa reduzir o tempo de busca de todas as presas a, praticamente, o tempo de busca de uma única. Quanto maior o agrupamento de presas, menor o tempo médio de busca (Pulliam 1974). Quanto ao tempo de captura, o agrupamento pode aumentá-lo, dependendo do nível de comunicação e sociabilidade dos membros do grupo de presas, bem como da susceptibilidade do predador à defesa cooperativa. Assim, para uma formiga que caça outras espécies de formigas solitariamente, atacar um formigueiro pode significar ter que lutar com todo o grupo, pondo em risco a própria vida e aumentando, quase infinitamente, o tempo de captura, não importando o tamanho, mas, sim, a coesão do grupo.

* No caso dos alimentos de P. gracilis, tanto homópteros da família Psyllidae e nectários extraflorais (as duas categorias mais frequentes) como psocopteros, dipteros nematóceros, larvas de lepidópteros, ovos e ninhas de hemípteros ocorrem agrupados. O agrupamento implica em que o encontro de um indivíduo aumenta a probabilidade de encontro do próximo indivíduo do mesmo tipo. Considerando a capacidade de formigas de retornar às fontes de alimentos encontradas (Sudd 1967; Wilson 1971), podemos supor que, uma vez achado um destes agrupamentos de presas, a formiga volte a ele com frequência até que este se esgote, reduzindo assim o T_p médio de cada presa capturada. As presas de P. gracilis não parecem agressivas ou impalatáveis e suas defesas ficam restritas à camuflagem e movimento de fuga, que nem sempre é muito rápido. Não parece haver mecanismos grupais de defesa que possam aumentar significativamente o T_c destas

presas quando agrupadas, exceto para isópteros que são raramente coletados. No caso dos Isoptera, embora ocorram agrupados, a organização social e hipogea deve dificultar o encontro destes insetos por P. gracilis. É interessante notar que um indivíduo de P. gracilis foi visto capturando um isóptero que parecia já estar morto e, quando algumas operárias vivas de cupins foram oferecidas, por mim, a operárias de P. gracilis, estas últimas recusaram as primeiras, se aproximando, mas saindo correndo pouco depois. É possível que os encontros entre cupins e P. gracilis ocorram de forma agressiva e que elas os evitem a menos que estejam mortos. Operárias de outras espécies de formigas, provavelmente possuem defesas eficientes contra predação o que explicaria sua alta frequência nas armadilhas e baixa frequência nas coletas de P. gracilis.

Formigueiros localizados perto de plantas de alimentação de presas gregárias terão disponíveis uma grande quantidade de alimento de fácil captura que deverá ser frequente na dieta. Deve valer a pena para a formiga ir e voltar sempre àquelas regiões onde há concentração de presas primárias e também de seus predadores e parasitos que eventualmente também serão incluídos na dieta como, por exemplo, larvas de coccinelídeos (Coleoptera) predadoras de Homoptera. Estas áreas tanto podem ser plantas inteiras como partes de plantas, como nectários extraflorais ou flores. Os Psyllidae adultos são encontrados com frequência pousados nos foliolos de Peltophorum dubium, onde ficam camuflados, mas podem saltar quando incomodados, ficando, então, mais suscetíveis de serem capturados por P. gracilis. Aqueles que mudam de posição ficando fora do campo de visão da formiga não são capturados (observação pessoal). Penso que Pseudomyrmex

P. gracilis identifica os locais de forrageamento de suas presas e forrageia ali com frequência. Isto deve ser feito sempre que estas fontes de alimentação estiverem razoavelmente próximas ao ninho, como é o caso em CEXI.

Outra fonte importante de alimentação, os nectários extraflorais, têm normalmente a função de atrair formigas que defendem a planta contra herbívoros (Bentley & Elias 1983). P. gracilis suga o néctar disponível no nectário no momento de sua chegada e parte logo em seguida, sem manter nenhum tipo de "guarda". Estas estruturas são facilmente acessíveis para as formigas, e aparentemente comuns. Isto significa que P. gracilis provavelmente não precisa gastar muito tempo na busca nem na "captura" de néctar destas glândulas. Mesmo que P. gracilis e outras formigas compitam por néctar, o fato de nectários serem abundantes no local, e de néctar ser um recurso renovável, provavelmente torna sua obtenção relativamente barata para as formigas. Por outro lado, seu baixo teor proteico em relação a insetos presas deve fazê-lo servir mais como complemento de presas sólidas do que como seu substituto, especialmente para as larvas que necessitam de grande quantidade de proteína na alimentação para se desenvolverem em indivíduos reprodutivos (Brian 1983). Além de formigas, muitos dipteros e outros himenópteros também parecem visitar estes nectários e eventualmente podem estar se tornando presas de P. gracilis. Vi que P. gracilis em nectários extraflorais de Erythrina speciosa, atacava dipteros que se aproximavam, embora, na maioria das vezes, eles escapassesem. Tanto agregações de homópteros como nectários podem representar todo um grupo de presas potenciais que se concentra em torno destas fontes que talvez sejam mais valiosas individualmente

como presas que as agregações em si.

A alta importância de néctar e homópteros na dieta de E. gracilis parece estar associada ao baixo tempo de captura destes itens, à falta de defesas dos mesmos e à suas distribuições agrupadas em altas densidades. Estas condições permitem à formiga reduzir seu tempo de busca por unidade de alimento, comparado às outras presas imprevisivelmente distribuídas no ambiente, e que frequentemente tenham mecanismos que dificultam sua captura, como no caso de dipteros predadores. Quanto ao peso, psyllideos encontram-se dentre as presas menores de E. gracilis o que significa baixo P_c por unidade. Em contraste néctar, além de ser um alimento cujo peso pode ser controlado pela formiga, é carregado no papo, de forma que deixa livre o animal para buscar e carregar outras presas sólidas.

O uso de alimento que ocorre em manchas sugere a existência do que Onoyama e Abe (1982) chamam de "site tenacity", isto é, a capacidade dos indivíduos de retornarem constantemente as mesmas áreas de forrageamento, enquanto durar o alimento. Embora só tenha sido possível marcar um pequeno número de formigas, aquelas que permaneceram marcadas por alguns dias foram vistas forrageando sempre nos mesmos locais. Também foi observado que, em certas partes de uma única árvore, havia formigas que sempre passavam até mesmo horas circulando sobre uma mesma folha ou um grupo de folhas. Normalmente presas potenciais, que muitas vezes cruzavam o caminho da formiga, eram completamente ignoradas, ou ignoradas após uma tentativa mal sucedida de captura. Segundo Orians e Pearson (1977), para que uma presa seja lucrativa quando capturada no caminho entre a área de forrageamento do animal e seu ponto central, ela deve ter, no ponto em

que foi encontrada, um valor que excede a taxa máxima de entrega de energia no ponto central da Área ótima. Isto é previsto porque não é vantajoso atacar presas inferiores quando a caminho de um local com alimento superior garantido. Por outro lado, no caso de P. gracilis, pode ser que as presas simplesmente não estivessem em posição de serem percebidas. Experimentos detalhados são necessários para esclarecer melhor o significado das observações sobre E. gracilis.

A explicação da inclusão de itens não agrupados na dieta da formiga provavelmente se deve ao encontro casual de presas lucrativas. Visto que E. gracilis não recruta irmãs para concentrações de alimento, caso sejam disponíveis agrupamentos de presas até altamente lucrativas, apenas alguns indivíduos terão acesso a eles, enquanto os outros terão que lidar com recursos menos valiosos. Presas em agrupamentos grandes e próximos aos formigueiros provavelmente são atacadas por um maior número de formigas simplesmente pela alta probabilidade de serem encontrados ao acaso. Orians & Pearson (1977) notaram que para carregadores de uma única carga, como é o caso de E. gracilis carregando presas sólidas, a preferência relativa por um tipo de presa pode mudar entre áreas de forrageamento ("patches") a diferentes distâncias do ponto central. Isto ocorre porque uma viagem curta com baixo T_v requer uma presa com maior E/T_C enquanto para viagens longas T_C fica comparativamente menos importante e portanto as presas devem apresentar maior E/T_v i. e. com viagens compridas, um predador pode aceitar presas difíceis de capturar uma vez valiosas energeticamente. Na Área CEXI, Psyllidae aparece agrupado perto do formigueiro, apresentando alto E/T_C , enquanto nas demais áreas eles ocorrem em pontos mais distantes apresentando baixo E/T_v deixando

provavelmente de ser uma presa compensadora apesar da facilidade de ser encontrada.

Mudanças mensais e locais na abundância de certos tipos de presas devem ser responsáveis por alterações na composição da dieta, como ocorre para os psyllídeos, que praticamente desaparecem nos meses de junho e julho.

A produção sazonal de alados por colônia de Pseudomyrmex gracilis deve influenciar na quantidade de energia total de que o formigueiro necessita (número de forrageiros e tempo de forrageamento) bem como no balanço carboidratos/proteínas. Uma vez que produzir um alado exige mais proteína que produzir uma operária (Brian 1983). Sua produção pode influenciar indiretamente, em quantas e quais espécies deverão ser incluídas na dieta em diferentes épocas do ano. Esta pode ser a razão pela qual os meses com menor volume de presas sólidas coletadas são aqueles que se sucedem à revoada. A revoada de P. gracilis na época seca pode estar associada à redução da folhagem em algumas plantas de nidificação (Tabela 2), bem como um provável aumento na disponibilidade de cavidades deixadas por brocas que estão finalizando seu ciclo de desenvolvimento antes ou durante o inverno; ambos estes fatores devem tornar mais fácil o encontro de galhos onde serão fundadas novas colônias.

Como não foi possível distinguir entre os indivíduos de colônias diferentes, não foi possível estabelecer as áreas de forrageamento de cada colônia. Uma colônia de P. gracilis, porém, é tipicamente distribuída em diversos galhos que mantém entre si um fluxo de alimento. Uma parte da colônia que esteja eventualmente capturando uma quantidade alta de presas pode suplementar o alimento

para outras partes da colônia que não estejam tendo tanto sucesso. É possível também que ocorram abandonos estratégicos de sub-ninhos cujas fontes de alimentação próximas tenham se esgotado e a instalação de sub-ninhos próximos a locais com alta densidade de alimento. A possibilidade de que a disponibilidade de alimento influencie na direção de crescimento da colônia precisa ser investigada.

As presas de *P.* *gracilis* variaram em volume entre 0,1-72 mm³. O valor máximo é aproximadamente sete vezes o volume de uma operária de *P.* *gracilis*. O comprimento de uma presa de volume máximo varia em torno de 9 mm, o que é menor que o tamanho médio da formiga que é 10 mm. A maior parte das presas coletadas durante todo o trabalho (88%) ficou na categoria pequenas (<3,0 mm³), e apenas 6% pertencem à categoria média (3-10 mm³) e 6% à categoria grandes (>10 mm³). Este quadro varia de acordo com o taxon (Figura 10). Podemos notar que, num taxon como Homoptera, a grande maioria das presas são pequenas enquanto em Lepidoptera o tamanho mais frequente é o médio, e em Hymenoptera e Coleoptera há tanto pequenos como grandes. Isto deve-se provavelmente à maior disponibilidade de homópteros deste tamanho, mas, também, ao fato de homópteros grandes serem mais difíceis de dominar que larvas de lepidópteros. No caso dos demais taxa, o maior tamanho deve-se em parte à captura de larvas que são menos móveis e mais macias e, no caso de Hymenoptera, a machos alados indefesos de *Camponotus* e *Trachymyrmex*.

A agitação, o retalhamento e a obstrução da entrada causados por presas muito grandes chegando ao ninho resultam em gastos adicionais que, quando muito frequentes, podem causar problemas com o ingresso de outras presas que chegam enquanto a entrada do ninho

estiver obstruída. O retalhamento cooperativo destas presas grandes na entrada do ninho, permite a utilização destas presas que, de outra forma não entrariam no ninho e também reduz o tempo de obstrução da porta do ninho.

É importante frisar que presas pequenas foram sempre muito frequentes independente do local, ano ou época do ano, indicando que independentemente do taxon mais frequente, o tamanho dominante de presa se manteve constante. É bem possível que isto esteja ocorrendo porque presas deste tamanho sejam muito frequentes no ambiente como parecem indicar as coletas com armadilhas. É possível também que o tamanho das mandíbulas da formiga favoreça a captura de presas deste tamanho.

Presas com alta dificuldade de captura como dipteros altamente móveis, ou grandes coleópteros adultos difíceis de segurar, ou ainda himenópteros altamente agressivos, devem, mesmo quando em densidades altas, ser apenas moderadamente coletados.

Comparando a dieta de P. termitarius, estudada por Mills (1981) em um cerrado no Distrito Federal, com a de P. gracilis, todas as ordens presentes na dieta de P. termitarius estão, também, presentes na dieta de P. gracilis, embora em proporções diferentes. Porém, a dieta de P. gracilis é mais abrangente, incluindo itens como homópteros, psocopteros e líquidos que não são citados para P. termitarius. Fitófagos aparecem pouco na dieta de P. termitarius e grupos geralmente abundantes no cerrado como homópteros (Lopes 1984) não estão presentes. Isto deve ser consequência desta formiga forragear basicamente no chão. Considerando a grande quantidade de presas imaturas registradas para P. termitarius, é de se supor que a

formiga esteja fazendo algum tipo de seleção. Como P. termitarius costuma forragear nas proximidades do ninho (Mills 1981) é possível que esteja coletando apenas certas categorias mais facilmente encontradas no chão que não se movimentem muito rapidamente. De qualquer forma, a capacidade de ir mais longe (26 m do ninho para P. gracilis neste estudo contra 6m para P. termitarius) e de forragear na copa com mais frequência, abre, para P. gracilis a possibilidade de incluir presas que provavelmente não estão disponíveis facilmente a P. termitarius.

Uma diferença entre espécies como P. ferruginea que mantém associações mutualísticas com plantas e P. gracilis é a necessidade da última de percorrer espaços maiores em busca de alimento que, para as primeiras é conseguido junto à própria colônia. Isto faz com que, por vezes, as árvores com altas populações de fitófagos próximas as áreas de nidificação atraiam uma grande quantidade de P. gracilis. Estas árvores, de certa forma, contam com estas formigas como auxiliares no controle das populações de fitófagos. A quantidade média de presas sólidas capturadas por P. gracilis, considerando todos os locais, foi de 10,35 presas por hora. Presumindo que esta formiga permanece ativa durante 12 horas diárias, aproximadamente 124,2 presas em média são coletadas por ponto de coleta por dia, 3.726 por mês e 44.712 por ano nos locais de estudo. Utilizando dados de duas colônias observadas em 1984 constatei que a frequência de presas coletadas para o primeiro galho foi 0,41 presas por hora e para o segundo galho 2,76 presas por hora, o que equivale a 4,51 e 29,37 presas para um período de 12 horas diárias de coleta para o primeiro e segundo galhos respectivamente. As colônias de laboratório apresentavam de 7 a 20

individuos adultos por galho. Em contraste, uma colônia de Messor aciculatus num período de 15 horas diárias pode coletar 1.600 sementes de Setaria viridis, equivalente a 106,66 sementes por hora para uma colônia com algo em torno de 57 a 96 indivíduos (Onoyama & Abe 1982). Se calculado o número de itens coletados por hora por indivíduo presente na colônia, porém, M. aciculatus coletaria em média 1,39 presas e P. gracilis 1,25. Cherix & Bourne (1980) encontraram uma média de 6,1 e 6,3 presas coletadas por hora para duas "super-colônias" experimentais de Formica lugubris Zett. (considerando apenas aranhas, opiliões e outras formigas) que, segundo os mesmos autores, correspondem a 5% dos invertebrados capturados por esta formiga. A grande quantidade de indivíduos nestes ninhos pode explicar a taxa maior de presas coletadas por hora. É difícil avaliar o impacto de P. gracilis no controle de pragas de árvores ornamentais somente a partir deste estudo. De qualquer forma, quando em conjunto com toda uma comunidade de outras formigas P. gracilis faz o seu papel como um dos agentes reguladores das populações de outros insetos.

4. CONCLUSÕES

- Foram observados dados sobre a biologia de Pseudomyrmex gracilis incluindo estratégias de defesa, estrutura do ninho, relações entre indivíduos da mesma colônia, relação com formigas de outras espécies, comportamento alimentar e período reprodutivo.
- P. gracilis foi observada na área de estudo como sendo uma formiga basicamente insetívora e nectarívora. As categorias de presas mais coletadas no local de estudo foram néctar, provavelmente de nectários extraflorais, e homópteros da família Psyllidae.
- A distribuição agrupada destes itens alimentares parece aumentar sua utilização pela formiga. É levantada a hipótese de que a formiga forrageie preferencialmente nas plantas de alimentação de suas presas.
- Outros artrópodos como Diptera, Hymenoptera, Coleoptera, Lepidoptera, Heteroptera, Psocoptera, Neuroptera, Isoptera, Araneida e Acarina foram incluídos na dieta em proporção mais baixa. A maioria é de herbívoros mas há também predadores e parasitos de herbívoros bem como, mais raramente, alguns grupos de predadores generalistas.
- A frequência e volume de presas coletadas por P. gracilis variaram quantitativa e qualitativamente durante os diversos meses do ano. De um ano para o outro não houve variação qualitativa dos itens coletados.

- A frequência e tipos de presas capturadas por formigas variou entre locais, embora, para presas testadas, a variação na disponibilidade entre locais seja baixa. Isto pode ser indicativo de que diferentes presas tem diferentes lucratividades em diferentes áreas, dependendo do seu padrão de distribuição no ambiente.

- E. gracilis, na área de estudo, usou presas que variaram de 0,1-72mm³, sendo que 88% ficou na categoria entre 0-3,0mm³. Hymenoptera e Coleoptera foram os taxa com tamanho maior.

- Foi sugerido que a produção de alados influencia a quantidade de proteinas coletadas pela formiga baseado no fato de que o volume de presas sólidas coletadas pela formiga diminui nos meses que sucedem a revoada.

- O tamanho de presa mais coletado (0,1-3,0 mm³) se manteve constante tanto de um ano para o outro como entre locais bem como para a maioria dos anos. É levantada a hipótese de que isto ocorra por ser este o tamanho mais frequente no ambiente. É também sugerido que pode haver relação entre o tamanho mais coletado e o tamanho da mandíbula da formiga.

- O número de presas coletadas por E. gracilis por hora por indivíduo é semelhante ao observado para Messor aciculatus (Onoyama & Abe 1982) e menor que para Formica (Cherix & Bourne 1980).

5. RESUMO

A dieta de Pseudomyrmex gracilis (Fabr.) foi estudada no campus da Universidade Estadual de Campinas (Campinas,SP) nos anos de 1984 a 1986. Foi constatado que esta formiga se alimenta de pequenos artrópodos e néctar extrafloral, em quantidades que variaram de acordo com a época do ano, e entre anos.

A principal presa foi um homóptero da família Psyllidae que, embora compondo 50% da dieta, não foi predado em todos os locais de estudo. É sugerido que os agrupamentos deste homóptero, especialmente quando próximos dos ninhos representam fator determinante na sua inclusão na dieta, por P. gracilis. Outros artrópodos incluídos eram, na sua maioria, herbívoros ou predadores e parasitos de herbívoros havendo alguns poucos predadores generalistas. Muitos também ocorrem agrupados.

Os tamanhos das presas variaram de 0,1 a 72 mm³, sendo mais frequente os tamanhos menores que 3,0 mm³. O tamanho de presa variou entre taxa, sendo que himenópteros e coleópteros apresentaram maior frequência de presas grandes. O tamanho pequeno foi mais frequente em todos os locais e em todos os meses exceto junho e julho de 1985. Também foi o mais frequente nos dois anos. Isto ocorreu provavelmente por serem presas deste tamanho muito frequentes no ambiente e também por ser um tamanho próximo ao do diâmetro da mandíbula da formiga.

As flutuações mensais na composição da dieta foram relacionadas com o período de revoada das formigas sendo as épocas após a revoada as de menor volume de presas sólidas coletadas.

A quantidade de presas capturadas por tempo pela formiga foi comparada com a de outras espécies de formigas.

A estratégia de forrageamento de P. gracilis foi relacionada com a de outras espécies do gênero.

6. SUMMARY

The diet of Pseudomyrmex gracilis (Fabr.) was studied on the campus of State University of Campinas (Campinas, São Paulo) from 1984 to 1986. This ant was observed feeding upon small arthropods and secretions of extrafloral nectaries in quantities that varied monthly and between years.

The most frequent insect in the diet was Psyllid homopteran that, comprised 50% of the diet. Although present in traps from different sites, psyllids were not included in the diets from different colonies.

It is suggested that the clumped distribution of Psyllidae, especially when concentrations occur near ant nests, are a major determinant affecting their inclusion in the diet of a P. gracilis colony. Other arthropods also included in the diet were herbivores and herbivore predators but some generalist predators were also included. Many of these prey have clumped distributions.

Prey size ranged from 0.1 to 72 mm³, and the most frequent sizes are smaller than 3.0 mm³. Prey size varied among taxa, with hymenopterans and coleopterans being the largest prey.

Small prey are equally frequent between years and in almost all months except june and july 1985. They are also the most frequent in all sites. It probably occurs because they are the most frequent size in the environment but it is also possible that it is easier for the ants that have small mandibles to hold them.

Monthly fluctuations in the composition of the diet were associated with the nuptial flight of nestmates. The smallest

volume of preys captured occurs just after the nuptial flight.

The number of prey captured per unit time was compared with data from other ant species.

The foraging strategy of P. gracilis was compared with that of other members in the same genus.

7. LITERATURA CITADA

Andersen, A. & D. H. Ashton 1985. Rates of seed removal by ants at heath and woodlands sites in southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, 10:381-390.

Arsuffi, T.L. & K. Suberkropp 1985. Selective feeding by stream caddisfly (Trichoptera) detritivores on leaves with fungal colonized patches. *Oikos*, 45:50-58.

Barton, A. M. 1986. Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology*, 67:495-504.

Bentley, B. 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community interhabitat differences in the reduction of herbivore damage. *Ecology*, 57:815-820.

- & T. Elias 1983. The biology of nectaries. Columbia Univ. Press, New York, 258 p.

Bergelson, J. M. 1985. A mechanistic interpretation of prey selection by Anax junius larvae (Odonata: Aeschnidae). *Ecology*, 66:1699-1705.

- Berstein, R. 1975. Foraging strategies of ants in response to variable food density. *Ecology*, 56:213-219.
- Blom, P. E. & H. C. William 1980. Observations of ants (Hymenoptera-Formicidae) visiting nectaries of the barrel cactus (Cactaceae), in Baja California, Mexico. *The South western Naturalist*, 25:181-196.
- Borrer D. J. & D. M. DeLong 1969. Introdução ao estudo dos insetos. Edgard Blucher, EDUSP, São Paulo. 653 p.
- Bourne, G.R. 1985. The role of profitability in snail kite foraging. *Journal of Animal Ecology*, 54:697-709.
- Brian M. V. 1983. Social insects - ecology and behavioural biology. Chapman & Hall, Londres. 377 p.
- Brown, D. H. & B. A. Goyer 1982. Effects of a predator complex on lepidopterous defoliators of soybean. *Environmental Entomology*, 11:385-389.
- Carey, H. V. 1985. The use of foraging areas by yellow-bellied marmots. *Oikos*, 44:273-279.
- Carroll, C. R. & D. H. Janzen 1973. Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4:231-251.

- Duelli, P. 1977. Das soziale Trageverhalten bei neotropischen Ameisen der Gattung Pseudomyrmex (Hym., Formicidae): eine Verhaltensnorm als Hinweis für Phylogenie und Taxonomie? *Insectes Sociaux*, 24:359-365.
- Emery, C. 1890. Studi sulle formiche della fauna neotropica, I-V. *Bull. Soc. Ent. Ital.*, 22:38-80.
- Emlen, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. *American Naturalist*, 100:611-617.
- Enzmann, E. V. 1944. Systematic notes on the genus Pseudomyrma. *Psyche*, 51:59-105.
- Faeth, S. H. 1980. Invertebrate predation of leaf-miners at low densities. *Ecological Entomology*, 5:111-114.
- Feehers, G. M. 1982. Scavenging rates of invertebrates in an Eastern deciduous forest. *American Midland Naturalist*, 107:389-391.

- Fowler, H. G. 1980. Populations, prey capture and sharing, and foraging of the Paraguayan ponerine Odontomachus chelifer Latreille. Journal of Natural History, 14:79-84.
- . 1985. Populations, foraging and territoriality in Dinoponera australis (Hymenoptera: Formicidae). Revista Brasileira de Entomologia, 29:443-447.
- Fresneau, D. 1985. Individual foraging and path fidelity in a ponerinae ant. Insectes Sociaux, 32:109-116.
- Gamboa, G.H., H. K. Reeves & D. W. Pfenning 1986. The evolution and ontogeny of nestmate recognition in social wasps. Annual Review of Entomology, 31:431-454.
- Garcia-Pérez, J. A. 1985. Contribucion al conocimiento del determinismo de la relacion hormiga-planta en Pseudomyrmex ferruginea F. Smith (Hymenoptera, Formicidae), especie mutualista de varias especies de Acacias neotropicales. Folia Entomológica Mexicana, 65:109-117.
- Gleason, S. K. & D. S. Wilson 1986. Equilibrium diet: optimal foraging and prey coexistence. Oikos, 46:139-144.
- Gravena, S. & C. V. Almeida 1982. Inimigos naturais de Oiketicus kirbyi Lands Guilding, 1827 e Oiketicus geyeri Berg, 1877 no agroecossistema citricola. Cientifica, 10:99-104.

Greene, C. H. & M. R. Landry 1985. Patterns of prey selection in the cruising calanoid predator Euchaeta elongata. *Ecology*, 1408-1416.

Hermann, H.R. & M. S. Blum 1981. Defensive mechanisms in the social Hymenoptera. In: Social Insects, Vol 2. Academic Press, New York .

Houston, A. I., R. H. McCleery & N. B. Davies 1985. Territory size, prey renewal and feeding rates: interpretation of observations on the pied wagtail (Motacilla alba) by simulation. *Journal of Animal Ecology*, 54:227-239.

Howard, D. F. & W. R. Tschinkel 1981. The flow of food in colonies of the fire ant, Solenopsis invicta: a multifactorial study. *Physical Entomology*, 6:297-306.

Igboekwe, A.D. & A. O. Adenuga 1983. Studies on the bionomic of cocoa psyllid Iyora tessmanni (Aulmann). *Rev. Zool. Afr.*, 97:896-901.

Inoue T., S. Smalsh, I. Abbas & E. Yusuf 1985. Foraging behavior of individual workers and foraging dynamics of colonies of three Sumatran stingless bees. *Research on Population Ecology*, 27:373-392.

Jaffé, K. & Aragot, 1986. On the communication systems of the ants Pseudomyrmex termitarius and P. triplarinus. Insectes Sociaux, 33:105-117.

Janzen, D. H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. Evolution, 20:249-275.

- 1973. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of season, vegetation types, time of day and insularity. Ecology, 54:687-708.

Janzen, D. H. 1975. Pseudomyrmex nigropilosus: a parasite of mutualism. Science, 188:936-937.

Keeler, K. 1981. Infidelity by acacia-ants. Biotropica, 13:79-80

- 1985. Extrafloral nectaries on plants in communities without ants: Hawaii. Oikos, 44:407-414.

Kempf, W. W. 1958. Estudos sobre Pseudomyrmex II (Hymenoptera Formicidae). Studia Entomologica, 1:433-462.

- 1960. Estudos sobre Pseudomyrmex I. Revista Brasileira de Entomologia, 9:5-32.

- 1961 Estudos sobre Pseudomyrmex (Hymenoptera:Formicidae).
Studia Entomologica, 4:369-408.
 - 1967. Estudos sobre Pseudomyrmex IV (Hymenoptera: Formicidae); *Revista Brasileira de Entomologia*, 12:1-11.
- Lennon , A. 1979. Feeding behavior in young societies of the ant Tapinoma erraticum 1: trophallaxis e polyethism. *Insectes Sociaux*, 26:19-37.
- Lewis, T.; G. V. Pollard & G. C. Dibley 1974. Rhythmic foraging in the leaf-cutting ant Atta cephalotes (L.) (Formicidae-Attini). *Journal of Animal Ecology*, 43:143-155.
- Lima, S. L. 1985. Maximizing feeding efficiency and minimizing time exposed to predators: a trade off in the black capped chickadee. *Oecologia*, 66:60-67.
- Lopes, B. C. 1984. Aspectos da ecologia de membracídeos (Insecta: Homoptera) em vegetação de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. Dissertação de Mestrado, UNICAMP,Campinas,S.P. 112p.
- MacArthur, R. & E. Pianka 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100:603-609.

- Magnhagen, C. 1985. Random prey capture or active choice? An experimental study on prey size selection in three marine fish species. *Oikos*, 46:243-249.
- Marsh, A. C. 1985. Microclimatic factors influencing foraging patterns and success of the thermophilic desert ant, Ocymyrmex barbiger. *Insectes Sociaux*, 32:286-292.
- McGinley, M. A. & G. T. Witham 1985. Central place foraging by beavers (Castor canadensis): a test of foraging predictions and the impact of selective feeding on the growth form of cottonwoods (Populus fremontii). *Oecologia*, 66:558-562.
- Mills, A. E. 1981. Observations on the ecology of Pseudomyrmex hermitarius (F. Smith) (Hymenoptera:Formicidae) in Brazilian savannas. *Revista Brasileira de Entomologia*, 25:271-274.
- Mintzer, A. 1982. Nestmate recognition and incompatibility between colonies of the acacia-ant Pseudomyrmex ferruginea. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 10:165-168.
- & S. B. Vinson 1985 Kinship and incompatibility between colonies of the acacia-ant Pseudomyrmex ferruginea. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 17:75-78.

- Morais, H.C. 1980. Estrutura de uma comunidade de formigas arborícolas em vegetação de Campo Cerrado. Dissertação de Mestrado, UNICAMP, Campinas, S.P. 123 p.
- Nadau, N. 1984. Feeding frequencies of nestling blue tits (Parus caeruleus): cost, benefits and model of optimal feeding frequency. *Oecologia*, 65:125-137.
- Nentwig, W. 1985. Prey analysys of four species of tropical orb-weaving spiders (Araneae: Araneidae) and comparison with araneids of the temperate zone. *Oecologia*, 66:580-594.
- 1985. Feeding ecology of the tropical spitting spider Scytodes longipes (Araneae, Scytodidae). *Oecologia*, 5:284-288
- Nuutinen, V. & E. Ranta 1986. Size-selective predation on zooplankton by the smooth newt Triturus vulgaris. *Oikos*, 47:83-91.
- 1985. Foraging by the smooth newt (Triturus vulgaris) on zooplankton: functional response and diet choice. *Journal of Animal Ecology*, 54:273-293.
- Oliveira, P. S., A. T. Oliveira-Filho & R. Cintra 1987. Ant-foraging on ant-inhabited Triplaris (Polygonaceae) in Western Brazil: a field experiment using live termite-baits. *Journal of Tropical Ecology*, 3:193-200.

Onoyama K. & T. Abe 1982. Foraging behavior of the harvester ant Messor aciculatus in relation to the amount and distribution of food. Japanese Journal of Ecology, 32:383-393.

Orians G. & N. F. Pearson 1977. On the theory of central place foraging. In Horn., D. F. (ed.) Analysis of ecological systems. Ohio State Univ. Press, Columbus, Ohio P.

Oster G. F. & E. O. Wilson 1978. Caste and ecology in the Social Insects. Monographs in Population Biology, no 12, Princeton Univ. Press., Princeton, N.J. P.

Paszkowiski, C. A 1985. The foraging behavior of the central mudminnow and yellow perch: the influence of foraging site, intraspecific and interspecific competition. Oecologia, 66:271-279.

Person, L. 1985. Optimal foraging: the difficulty of exploiting different strategies simultaneously. Oecologia, 66:338-341.

Pimentel, D. 1955. Relationship of ants to fly control in Puerto Rico. Journal of Economical Entomology, 48:28-30.

- & L. Uhler 1969. Ants and the control of houseflies in the Philippines. Journal of Economical Entomology, 62:248-251.

Pulliam, H. R. 1974. On the theory of optimal diets. *American Naturalist*, 108:59-74.

Pyke G. H.; H. R. Pulliam & E. L. Charnov 1977. Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *Quarterly Review of Biology*, 52:137-154.

- 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15:523-575.

Racey P. A. & S. Risch 1985. Feeding ecology of Pipistrellus (Chiroptera: Vespertilionidae) during pregnancy and lactation: I. Foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 54:205-215.

Risch, S. 1981. Ants as important predators of root worm eggs in the Neotropics. *Journal of Economical Entomology*, 74:88-90.

Risch, S. & C. R. Carroll 1982. Effect of keystone predaceous ant, Solenopsis geminata, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology*, 63:1979-1983.

- 1982. The ecological role of ants in two Mexican agroecosystems. *Oecologia*, 55:114-119.

- Rissing, S. W. 1982. Foraging velocity of seed-harvester ants, Veromessor pergandei (Hymenoptera-Formicidae). Journal of the Entomological Society of America, 75:905-907.
- Romanovsky, Y. E. & I. Y. Feniova 1985. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply. Oikos, 44:243-252.
- Saks, M. & C. R. Carroll 1980. Ant foraging activity in tropical agroecosystems. Agroecosystem, 6:177-188.
- Sandoval, C. P. 1987. Aspectos de ecologia e socialidade de uma aranha colonial Eriophora bistrigata (Rengger, 1936) (Araneidae). Dissertação de mestrado, UNICAMP, Campinas, SP.
- Schoener, T. W. 1971. Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics, 2:369-404.
- Shorey, H. H. 1973. Behavioral responses to insect pheromones. Annual Review of Entomology, 27:344-379.
- Sjoberg, K. 1985. Foraging activity patterns in the goosander (Mergus merganser) and the red-breasted merganser (M. serrator) in relation to patterns of activity in their major prey species. Oecologia, 67:35-39.

Smiley, J. 1986. Ant constancy at Passiflora extrafloral nectaries: effects on caterpillar survival. *Ecology*, 67:516-521.

Sorensen, J.; T. Mirenda & B. Vinson 1981. Food exchange and distribution by three functional worker groups of the imported fire ant Solenopsis invicta Buren. *Insectes Sociaux*, 28:383-394.

Sota, T. 1985. Limitation of reproduction by feeding conditions in a carabid beetle, Carabus yaconicus. *Researches on Population Biology*, 27:171-184.

Steenhof, K. & M. N. Kochert 1985. Dietary shifts of sympatric buteos during a prey decline. *Oecologia*, 66:6-16.

Stemberg R. S. 1985. Prey selection by the copepod Diacyclops thomasi. *Oecologia*, 65:492-497.

Stephens, D. W.; J. F. Lynch; A. E. Sorensen & L. C. Gordon 1986. Preference and profitability: theory and experiment. *American Naturalist*, 127:533-553.

Sterling, W. 1978. Fortuitous biological suppression of the boll weevil by the red imported fire ant. *Environmental Entomology*, 7:564-568.

- Sudd, J. H. 1967. An introduction to behaviour of ants. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London. 200 p.
- & N. R. Franks 1987. The behavioral Ecology of ants, Chapman & Hall, N.Y. 206 p.
- Summerlin, J. W.; J. K. Olson; R. R. Blume; A. Aga & D. E. Bay 1977. Red imported fire ant: effects on Ontophagus gazzella and the horn fly. Environmental Entomology, 6:440-442.
- Taylor, J. A. 1986. Food and foraging behaviour of the lizard Ctenotus taeniatus. Australian Journal of Ecology, 11:49-54
- Thornton, W. B. 1985. The geographical and ecological distribution of arboreal Psocoptera. Annual Review of Entomology, 30:175-196.
- Ward, P. S. 1985. The Nearctic species of the genus Pseudomyrmex (Hymenoptera: Formicidae). Quaest. Entom., 21:209-246.
- Warrington, S. & J. B. Whittaker 1985a. An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by Formica rufa predation on sycamore (Acer pseudoplatanus) I -- Lepidoptera. Journal of Applied Ecology, 22:775-785.

- 1985b. An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by Formica rufa predation on sycamore (Acer pseudoplatanus) II -- Aphidoidea. *Journal of Applied Ecology*, 22:787-796.

Way, M. J. 1963. Mutualism between ants and honeydew-producing homoptera. *Annual Review of Entomology*, 13:307-343.

Whittaker, J.B. & S. Warrington 1985. An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by Formica rufa predation on sycamore (Acer pseudoplatanus) III -- Effects on tree growth. *Journal of Applied Ecology*, 22:797-811.

Wheeler, W. M. & I. W. Bailey 1920. The feeding habits of pseudomyrmecine and other ants; *Transactions of the American Philosophical Society*, 22:235-279.

Wilson, E. O. 1971. The insect societies. Belknap Press., Cambridge, Mass. 548 p.

Wilson, L. J. 1986. Movements and feeding patterns of Epilachna cucurbitae Richards (Coleoptera: Coccinellidae) on pumpkin and zucchini plants. *Australian Journal of Ecology*, 11:381-390.

Wright, D. H. 1985. Patch dynamics of a foraging assemblages of bees. *Oecologia*, 65:558-562.

8. APÊNDICE

Deste apêndice constam todos os dados que foram usados para elaborar as figuras e tabelas que não foram citadas no texto.

Tabela I - Número de presas amostradas, coletadas por Pseudomyrmex gracilis nas categorias Homoptera, outros taxa e repletas, para os anos de 1985 e 1986.

	1985	1986
HOMOPTERA	266	200
OUTROS	98	96
REPLETAS	44	76
TOTAL	408	372

Tabela II - Volume de presas sólidas amostradas, coletadas por Pseudomyrmex gracilis nas categorias Homoptera e outros taxa para os anos de 1985 e 1986.

	1985	1986
HOMOPTERA	505,2	409,1
OUTROS	568,0	583,3
TOTAL	1073,2	992,3

Tabela III- Número de itens e volume amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis, divididos em categorias taxonômicas para os anos de 1985 e 1986.

CATEGORIA	1985		1986	
	N	VOL	N	VOL
HOMOPTERA	262	505,2	200	409,1
DETritos	17	37,0	26	48,3
HYMENOPTERA	28	166,5	8	85,5
LEPIDOPTERA	25	112,0	14	84,0
COLEOPTERA	4	125,0	13	223,0
PSOCOPTERA	8	51,5	11	27,5
DIPTERA	5	14,5	9	29,4
HEMIPTERA	5	25,0	6	48,0
"RESTANTES"	6	36,5	9	37,5
TOTAL	360	1073,2	296	992,3

Tabela IV - Número de itens amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis, divididos em categorias de tamanho (pequena ($0.1-3.0\text{ mm}^3$), média ($3.0-10.0\text{ mm}^3$), grande ($>10.0\text{ mm}^3$)) e por taxon, para os anos de 1985 e 1986.

CATEGORIA	1985			1986		
	PEQ.	MED.	GDE.	PEQ.	MED.	GDE.
HOMOPTERA	262	0	0	196	3	1
DETritos	15	1	1	24	1	1
HYMENOPTERA	18	5	5	3	0	5
LEPIDOPTERA	8	16	1	3	9	2
COLEOPTERA	0	0	4	8	1	4
PSOCOPTERA	4	2	2	10	0	1
HEMIPTERA	2	3	0	3	2	1
DIPTERA	4	1	0	0	0	1
"RESTANTES"	4	1	1	4	1	4
TOTAL	317	29	14	259	17	20

Tabela V - Volume amostrado de presas sólidas coletadas por Pseudomyrmex gracilis, divididos nas categorias Homoptera e outros taxa, em cada local de amostragem, para os anos de 1985 e 1986 respectivamente.

	CEXI		ES		CM		CEXII	
	85	86	85	86	85	86	85	86
HOMOPTERA	488,5	395,1	11,0	2,0	3,7	0,0	2,0	2,0
OUTROS	241,5	403,1	184,5	152,1	133,0	28,0	9,0	0,0
TOTAL	730,0	798,2	195,5	154,1	136,7	28,0	11,0	2,0

Tabela VI- Número e volume de itens sólidos e de formigas repletas amostrados, coletados por Pseudomyrmex gracilis para cada local, no período de novembro de 1984 a agosto de 1986.

	CEXI			ES			CM			CEXII		
	N	R	VOL	N	R	VOL	N	R	VOL	N	R	VOL
NOV	23	-	41,5	3	-	20,0	2	-	62,0	1	-	2,0
DEZ	45	-	115,5	4	-	17,0	1	-	1,0	2	-	3,0
JAN	21	-	37,0	10	-	69,5	3	-	4,2	0	-	0,0
FEV	42	-	113,5	3	-	16,0	4	-	63,7	1	-	2,0
MAR	40	10	107,0	4	3	13,0	0	0	0,0	3	1	6,0
ABR	20	9	52,0	2	1	60,0	3	3	7,5	0	0	0,0
MAI	15	0	38,5	1	0	16,0	0	0	0,0	0	2	0,0
JUN	3	41	50,0	0	3	0,0	1	5	46,0	0	2	0,0
JUL	9	4	42,5	0	0	0,0	1	0	20,0	0	0	0,0
AGO	145	8	296,0	0	2	0,0	2	0	42,0	0	1	0,0
SET	54	13	174,5	3	0	20,4	1	0	0,1	3	4	3,9
OUT	49	5	170,5	1	0	0,2	2	0	40,0	1	0	1,5
NOV	60	8	177,0	5	2	5,6	1	5	2,0	0	0	0,0
DEZ	44	13	136,2	1	10	1,0	0	3	0,0	0	2	0,0
JAN	37	14	124,6	7	0	50,0	0	0	0,0	0	1	0,0
FEV	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
MAR	37	5	147,5	7	1	42,5	0	4	0,0	0	0	0,0
ABR	11	7	66,5	3	0	22,0	3	0	4,0	0	0	0,0
MAI	17	5	50,9	4	1	24,5	1	1	1,5	0	0	0,0
JUN	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
JUL	7	12	14,5	0	1	0,0	3	4	5,0	0	0	0,0
AGO	41	31	81,0	3	0	18,5	3	3	15,5	1	1	2,0
TOTAL	720	185	2036,7	61	24	396,2	31	28	314,5	12	14	20,4

Tabela VII - Número total de itens sólidos amostrados em cada categoria de tamanho, coletados por Pseudomyrmex gracilis e por armadilhas, no período de novembro de 1985 a agosto de 1986.

TAMANHO (mm ³)	CEXI		ES		CM		CEXII	
	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD	PG	ARMAD
(0,1-3,0)	538	207	63	182	53	148	9	166
(3,1-10,0)	22	14	7	20	0	16	0	14
(>10,0)	20	17	10	37	1	25	2	27
TOTAL	580	238	80	239	54	189	11	207

Tabela VIII - Frequência média e erro padrão de itens amostrados, coletados por armadilhas em dois pontos diferentes do local CEXI durante uma semana no mês de novembro de 1987.

CATEGORIA	PONTO CONTROLE*	EP CONTROLE	PONTO TESTE**	EP TESTE
	CONTROLE*	EP CONTROLE	TESTE**	EP TESTE
HOMOPTERA	2,43	±1,13	16,86	±3,16
DIPTERA	9,29	±1,30	9,86	±1,33
HYMENOPTERA***	4,43	±1,27	6,43	±1,25
FORMICIDAE	0,43	±0,30	3,43	±0,71
COLEOPTERA	0,43	±0,20	0,14	±0,14
"RESTANTE"	2,0	±0,76	0,71	±0,57
TOTAL	19,0		37,43	

* Ponto usado durante todo o trabalho.

** Ponto onde os Psyllidae se agrupam (Peltophorum dubium).

***Exceto Formicidae.

Tabela IX - Temperatura média e pluviosidade mensal na região de Campinas, no período de novembro de 1983 a dezembro de 1986. (Dados fornecidos pela Seção de Climatologia Agrícola do Instituto Agronômico de Campinas).

ANO	MES	TEMP (°C)	PLUV (mm)
1983	NOV	22,9	140,2
	DEZ	23,3	277,1
1984	JAN	25,0	187,7
	FEV	26,3	36,0
	MAR	24,3	80,6
	ABR	21,9	152,6
	MAI	21,5	56,0
	JUN	19,6	0,0
	JUL	20,1	1,9
	AGO	19,1	127,6
	SET	19,7	90,5
	OUT	23,5	20,5
	NOV	23,6	128,0
	DEZ	23,0	253,8
1985	JAN	23,4	177,8
	FEV	24,8	154,8
	MAR	23,9	198,3
	ABR	22,6	96,1
	MAI	19,5	65,4
	JUN	16,8	16,0
	JUL	17,4	3,8
	AGO	13,9	14,5
	SET	21,1	92,8
	OUT	23,5	8,1
	NOV	24,1	105,1
	DEZ	24,2	114,7
1986	JAN	24,9	124,1
	FEV	24,4	205,0
	MAR	24,1	204,3
	ABR	23,1	29,4
	MAI	20,9	136,6
	JUN	18,6	0,0
	JUL	18,0	10,7
	AGO	19,8	156,3
	SET	20,8	34,4
	OUT	22,3	66,8
	NOV	24,0	138,5
	DEZ	23,9	406,0