



O “efeito de ricochete” aumenta o sucesso de captura de presas por larvas de formiga-leão (Neuroptera: Myrmeleontidae)

Lucas P. de Medeiros

RESUMO: Em agregações de predadores senta-e-espera, um “efeito de ricochete” pode deixar as presas mais fracas à medida que passam por diferentes armadilhas. Larvas de formiga-leão são predadoras que constroem armadilhas em forma de funil em solos arenosos. As armadilhas formam agregações devido à limitação de micro-habitats adequados. Testei a hipótese de que o sucesso de captura de presas por larvas de formiga-leão com armadilhas menores aumenta com o “efeito de ricochete”. Realizei experimentos oferecendo formigas às larvas com armadilhas médias/pequenas em dois tratamentos: (i) após a formiga sofrer danos físicos em armadilhas grandes e (ii) sem que a formiga tenha sofrido danos prévios. Observei que o sucesso de predação aumenta se a presa sofre danos prévios em uma armadilha grande. Esse resultado sugere que o “efeito de ricochete” promove a coexistência entre larvas com habilidades competitivas distintas, o que pode gerar padrões espaciais bem definidos em agregações.

PALAVRAS-CHAVE: agregação, armadilha, competição intra-específica, forrageamento, Myrmeleon, senta-e-espera.

INTRODUÇÃO

O sucesso de forrageamento de muitos animais depende da presença de outros indivíduos da mesma espécie (Brown, 2009). Se indivíduos coespecíficos consomem um mesmo tipo de item alimentar e a disponibilidade deste item no ambiente não é suficiente para todos os indivíduos, esperamos que haja competição intra-específica (Begon et al., 2006). Além disso, a competição intra-específica pode ser assimétrica, resultando em uma grande redução no sucesso de forrageamento de alguns indivíduos, mas reduzindo pouco o sucesso de forrageamento de outros indivíduos (Begon et al., 2006). Por outro lado, forragear ao lado de membros da mesma espécie pode aumentar a eficiência da captura per capita de alimento quando alguns indivíduos pouco eficientes na captura usufruem de alimentos capturados por indivíduos mais eficientes (Brown, 2009).

Os efeitos da agregação sobre o sucesso de forrageamento de indivíduos podem ser intensos em predadores que utilizam uma estratégia passiva (senta-e-espera) e constroem armadilhas para capturar presas (Wise, 1993). Indivíduos que estão bem posicionados na agregação capturam mais presas e geram uma baixa disponibilidade de presas para indivíduos mal posicionados, resultando em competição assimétrica por exploração (Prado et al., 1993; Wilson, 1974 apud Scharf & Ovadia, 2006; Mariscal et al., 2008). No entanto, é possível que agregações contribuam para o sucesso de captura de presas de alguns indivíduos por meio de um

“efeito de ricochete”, em que as presas ficam mais lentas ou mais fracas à medida que passam por várias armadilhas em sequência (Uetz, 1989 apud Scharf & Ovadia, 2006; Lubin et al., 2001 apud Scharf & Ovadia, 2006). O “efeito de ricochete” foi estudado em aranhas, mas é pouco conhecido em outros organismos que constroem armadilhas para capturar presas (Scharf & Ovadia, 2006).

As larvas da formiga-leão *Myrmeleon* sp. (Neuroptera: Myrmeleontidae) são predadoras que constroem armadilhas em forma de funil em solo arenoso para capturar pequenos artrópodes (Scharf & Ovadia, 2006). Quando uma presa cai em uma armadilha, a larva pode arremessar partículas do solo para derrubar a presa até o fundo do funil (Scharf et al., 2010). Em seguida, a larva morde a presa para injetar uma saliva digestiva e manipula a presa com suas mandíbulas para enfraquecê-la e enterrá-la (Dias et al., 2006). No entanto, diversas presas conseguem escapar da armadilha, mesmo após serem mordidas pela larva (Pinotti et al., 2007). Após escapar de uma armadilha, uma presa supostamente enfraquecida pode cair em outra armadilha adjacente, possibilitando o “efeito de ricochete”.

As larvas de formiga-leão possuem baixa mobilidade e selecionam micro-habitats protegidos de intempéries (Mariscal et al., 2008), com baixa umidade (Chaves et al., 2015) e com solo composto por partículas finas (Farji-Brener, 2003) para a

construção da armadilha. A seleção de habitat pode resultar em agregações de armadilhas em locais com condições adequadas para a construção de funis de captura (Gotelli, 1993 apud Scharf & Ovadia, 2006). Nessas agregações, larvas maiores devem ter uma maior eficiência em subjugar presas do que larvas menores, pois o tamanho corporal é correlacionado ao diâmetro da armadilha (Dias et al., 2006; Scharf & Ovadia, 2006; Pinotti et al., 2007) e armadilhas maiores podem interceptar um maior número de presas. Apesar de larvas maiores apresentarem um maior sucesso de predação em agregações, larvas menores podem ter acesso a presas já enfraquecidas por larvas maiores por meio de um “efeito de ricochete”. Neste trabalho, testei experimentalmente a hipótese de que o sucesso de captura de presas por larvas de formiga-leão com armadilhas menores aumenta com o “efeito de ricochete”.

MATERIAL & MÉTODOS

Coleta de larvas Coletei 66 larvas de *Myrmeleon* sp. em áreas próximas à restinga da Reserva de Desenvolvimento Sustentável da Barra do Una (24°26'22"S; 47°04'20"O), localizada no litoral sul do estado de São Paulo. Das 66 larvas, 44 foram coletadas durante à noite e mantidas em laboratório por uma semana. As outras 22 larvas foram coletadas durante o dia, dois dias antes do início do experimento. Nos locais onde encontrei as larvas, também coletei areia para utilizar na construção das arenas experimentais descritas a seguir.

Experimentos Realizei dois experimentos idênticos em duas noites consecutivas. Na primeira noite, utilizei as 44 larvas coletadas uma semana antes do experimento. Essas larvas foram alimentadas com formigas da espécie *Pheidole* sp. aproximadamente 30 h antes do experimento. Na segunda noite, utilizei as 22 larvas que haviam sido coletadas dois dias antes do experimento e não foram alimentadas. Construí arenas experimentais em potes com áreas entre 95 e 227 cm² usando areia peneirada. A granulometria da areia que utilizei e o tamanho das arenas permitem a construção adequada da armadilha por uma larva de *Myrmeleon* sp. (Farji-Brener, 2003; Alves, 2007). Também sequei a areia antes de construir as arenas, pois a umidade do substrato pode impedir a construção de armadilhas pelas larvas (Chaves et al., 2015). Coloquei as larvas nas arenas experimentais aproximadamente 24 h antes do início do experimento para que tivessem um longo período para construir armadilhas (Farji-Brener, 2003; Alves, 2007).

Medi os diâmetros das armadilhas construídas

até a hora do experimento com uma precisão de 2,5 mm usando tiras de papel milimetrado. Usei o valor do 3º quartil da distribuição de diâmetros para dividir as armadilhas construídas em dois grupos. As armadilhas com um diâmetro maior que o valor do 3º quartil foram consideradas grandes e as armadilhas com um diâmetro menor ou igual ao valor do 3º quartil foram consideradas médias/pequenas. Das 66 larvas de formiga-leão colocadas em arenas experimentais, 56 construíram armadilhas e foram utilizadas nos experimentos. O valor do 3º quartil da distribuição de diâmetros de armadilhas foi 27,5 mm. Logo, considere armadilhas com diâmetro a partir de 30 mm como grandes e armadilhas com diâmetro igual ou menor que 27,5 mm como médias/pequenas.

O experimento consistiu em oferecer indivíduos da formiga de correição *Eciton burchelli* com tamanho aproximado de 7,5 mm de comprimento total a larvas com armadilhas médias/pequenas. As presas foram oferecidas às larvas por meio de dois tratamentos distintos. Distribuí aleatoriamente as larvas com armadilha média/pequena em um dois grupos experimentais. No grupo experimental de “dano prévio”, ofereci uma presa a uma larva com armadilha grande e deixei a presa sofrer danos físicos por 10 s. Após esse período, retirei a presa da armadilha grande e a ofereci a uma larva com armadilha de diâmetro médio/pequeno. Esperei 3 min e considerei um evento de predação se a presa estivesse morta ou enterrada. Se a presa estivesse viva, dentro ou fora da armadilha, considerei um evento de escape. Utilizei 11 larvas com armadilhas grandes (diâmetro entre 30 e 37,5 mm) e 23 larvas com armadilhas de tamanho médio/pequeno (diâmetro entre 15 e 27,5 mm) no grupo experimental de dano prévio. Cada uma das larvas com armadilha grande recebeu de 1 a 3 presas para aplicar dano às formigas. No grupo experimental “controle”, coloquei a presa em um pote com areia, dentro de um funil construído por mim e deixei a presa dentro deste funil por 10 s. Após esse período, retirei a presa do funil e a ofereci a uma larva com armadilha de diâmetro médio/pequeno. Registre se houve predação ou escape em até 3 min. Utilizei 22 larvas com armadilhas de tamanho médio/pequeno (diâmetro entre 10 e 27,5 mm) no grupo experimental controle.

Análise dos dados Utilizei uma regressão logística para testar o efeito do grupo experimental (variável preditora) sobre a probabilidade de predação (variável resposta). Dado que o tamanho do funil sabidamente tem influência sobre a probabilidade de captura de presas (Dias et al., 2006; Scharf & Ovadia, 2006; Pinotti et al., 2007), usei o diâmetro

das armadilhas médias/pequenas como co-variável na regressão logística. Como os dois coeficientes obtidos na regressão logística para a variável preditora e para a co-variável estão na escala do logito, calculei duas estatísticas de interesse aplicando a função exponencial, e^x , aos coeficientes obtidos (McCulloch & Searle, 2001). Dessa forma, minhas estatísticas de interesse representam a magnitude do efeito da variável preditora e da co-variável sobre a razão entre a probabilidade de predação e a probabilidade de escape da presa. Minha previsão era que tanto o dano prévio quanto um maior tamanho de armadilha aumentariam a probabilidade de predação pelas larvas. Dessa forma, minha expectativa era que ambas as estatísticas de interesse teriam valores maiores que 1. Testei se os valores observados para as estatísticas de interesse eram significativos por meio de aleatorizações. Para isso, aleatorei os dados de eventos de predação entre os dois grupos experimentais (dano prévio e controle), mas dentro de cada dia de experimento. Realizei 10.000 aleatorizações e, para cada uma delas, calculei o valor das estatísticas de interesse. Quantifiquei a proporção de vezes (p) em que cada estatística de interesse obtida nas aleatorizações era maior ou igual ao respectivo valor observado. Realizei todas as análises descritas no ambiente de programação R 3.1.3 (R Core Team, 2015).

RESULTADOS

De um total de 45 larvas com armadilhas médias/pequenas que receberam presas, observei 13 eventos de predação e 32 eventos de escape da presa. Como 11 eventos de predação ocorreram no experimento do primeiro dia e apenas dois no experimento do segundo dia, posso descartar a possibilidade das larvas do experimento do primeiro dia estarem saciadas por terem sido alimentadas previamente. Das 23 larvas do grupo experimental de dano prévio, nove predaram a formiga e, das 22 larvas do grupo experimental controle, apenas quatro predaram a formiga. Logo, a porcentagem de predação no grupo experimental de dano prévio (39%) foi mais do que o dobro da porcentagem de predação no grupo experimental controle (18%). Todas as larvas que predaram formigas, em qualquer grupo experimental, tinham uma armadilha de diâmetro maior ou igual a 17,5 mm (Figura 1). Por outro lado, as larvas que não predaram formigas tinham armadilhas com diâmetro variando de 10 a 27,5 mm (Figura 1). O valor da exponencial do coeficiente obtido na regressão logística para a variável relativa ao grupo experimental de dano prévio foi 3,12, o que indica que uma larva que recebeu o tratamento de dano prévio apresentou

uma chance três vezes maior de ser predada do que uma larva do grupo experimental controle. Para o diâmetro da armadilha, o expoente do coeficiente foi 1,24, o que indica que, para um aumento de 1 mm no diâmetro da armadilha, aumenta em 24% a chance de predação. Portanto, a probabilidade de predação por larvas aumenta se a larva compõe o grupo experimental de dano prévio, sendo que este efeito é maior do que o esperado ao acaso ($p = 0,036$). Ainda, a probabilidade de predação por larvas aumenta com o diâmetro da armadilha e este efeito também é maior do que o esperado ao acaso ($p = 0,031$).

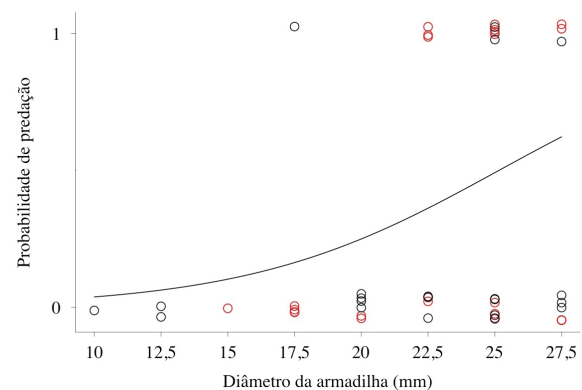


Figura 1. Probabilidade de predação (quantificada no experimento como 0 = escape da presa ou 1 = predação) em função do diâmetro de armadilhas médias/pequenas. Cada ponto representa uma larva de formiga-leão com armadilha média/pequena no grupo experimental dano prévio (pontos vermelhos) ou controle (pontos pretos). Os pontos foram movidos verticalmente em torno da variável resposta (escape ou predação) para minimizar a sobreposição e facilitar a visualização dos dados. A curva preta representa a função obtida com a regressão logística.

DISCUSSÃO

Os resultados mostram que a chance de captura de presas por larvas de formiga-leão com armadilhas de menor tamanho aumenta se a presa tiver sofrido danos prévios em uma armadilha maior. Dessa forma, corroborarei minha hipótese de que o sucesso de captura de presas por larvas de formiga-leão com armadilhas menores aumenta com o “efeito de ricochete”. Além disso, também encontrei que a chance de predação por larvas com armadilhas de menor tamanho aumenta quanto maior o diâmetro da armadilha. Agregações de armadilhas de predadores senta-e-espere podem trazer uma série de desvantagens aos indivíduos agregados devido à competição intra-específica por exploração e por interferência (Wise, 1993; Scharf & Ovadia, 2006). Contudo, existe um efeito adicional nesses agrupamentos em que os indivíduos facilitam a captura de presas uns dos outros por meio de um “efeito de ricochete”. Dessa forma, o “efeito de

ricochete” pode ser um mecanismo que promove a coexistência de predadores agregados que exploram os mesmos recursos, por meio da redução da intensidade da competição. O “efeito de ricochete” pode ser bastante relevante para promover a coexistência quando alguns indivíduos apresentam uma grande vantagem competitiva sobre outros (competição assimétrica), como parece ser o caso em agregações de formiga-leão (Prado et al., 1993; Dias et al., 2006; Scharf & Ovadia, 2006).

Os resultados indicam também que há um limiar de diâmetro da armadilha (1,75 mm; Figura 1) a partir do qual as larvas conseguem capturar a formiga de correição *E. burchelli*. Dessa forma, dentre as larvas com armadilhas médias/pequenas, as larvas com armadilhas maiores parecem apresentar um sucesso de predação maior do que larvas com armadilhas menores. O fato de larvas maiores, que geralmente constroem armadilhas maiores, apresentarem um maior sucesso de predação é conhecido na literatura e gera competição assimétrica em agregações de armadilhas (Prado et al., 1993; Dias et al., 2006; Scharf & Ovadia, 2006). Nesse sentido, podemos supor que o “efeito de ricochete” é mais eficiente se as presas são ricocheteadas entre armadilhas grandes. No entanto, se isto for verdade, eu deveria encontrar um efeito significativo de um termo de interação entre o grupo experimental e o diâmetro da armadilha na regressão logística, o que não foi encontrado (resultados não reportados aqui). Portanto, concluo que o “efeito de ricochete” e o aumento do sucesso de captura de presas em função do tamanho da armadilha são efeitos independentes que agem sobre o sucesso de predação de larvas de formiga-leão.

Um aspecto importante que deve ser ressaltado é que os resultados que encontrei podem ser sensíveis ao tamanho da presa utilizada nos experimentos. Utilizei formigas de correição, que são predadores vorazes de tamanho grande e bastante resistentes quando comparadas a outras formigas (Freitosa, 2015). Esses fatos podem explicar o baixo sucesso de captura de presas que encontrei (13 eventos de predação e 32 eventos de escape da presa). Assim sendo, estudos futuros podem testar a hipótese do “efeito de ricochete” em armadilhas de formiga-leão utilizando presas de tamanhos diferentes e verificar a generalidade dos resultados aqui encontrados.

Finalmente, é possível fazer inferências a respeito de padrões espaciais de agregações de armadilhas de formiga-leão a partir dos resultados reportados neste trabalho. Um padrão espacial comumente encontrado em agregações de armadilhas de formiga-leão e em agregações de teias de aranha

consiste em áreas centrais com armadilhas maiores rodeadas por armadilhas de menor tamanho (aranhas: Rayor & Uetz, 2000 apud Scharf & Ovadia, 2006; formiga-leão: McClure, 1976 apud Scharf & Ovadia, 2006). Esse padrão faz sentido à luz do “efeito de ricochete”, pois muitas presas que escapam de armadilhas menores presentes na borda são capturadas por larvas com armadilhas maiores no interior da agregação. Adicionalmente, as presas que escapam de uma tentativa de predação por lavas com armadilhas maiores e centrais são mais facilmente capturadas por larvas com armadilhas menores. Portanto, meus resultados sugerem que o “efeito de ricochete” eleva o sucesso de forrageamento de larvas de formiga-leão com um baixo sucesso de captura de presas. Dessa forma, pode haver coexistência entre larvas de formiga-leão com habilidades competitivas distintas, o que pode gerar padrões espaciais bem definidos em agregações.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Paulo Inácio Prado e à Adriana Martini pelas valiosas sugestões de como atacar o meu problema de interesse e de como analisar os dados; ao Glauco Machado pela ajuda com a coleta das larvas, pelas sugestões de como desenvolver o projeto, pela ajuda com as formigas e por ter proporcionado uma experiência fantástica com o Curso de Campo; ao Gallo por seu astral contagiante e suas sugestões a respeito dos meus resultados e sobre como melhorar este manuscrito; ao Gustavo “Billy” Requena pelas sugestões de como fazer o experimento; ao Sergio Plasier e ao Danilo Mori pela ajuda com toda a manipulação e experimentos com as formigas-leão; ao Diog(r)o pelo companheirismo e toda a ajuda com muitas análises de dados; à Aymam e Solimary pela ajuda com a coleta de dados e com os experimentos; à Jani Silva por toda a ajuda com as formigas e ao Tiago “Juréia” por me ajudar a encontrar e coletar as larvas.

REFERÊNCIAS

- Alves, D.A. 2007. A granulometria do substrato interfere no diâmetro das armadilhas e no sucesso de captura de presas por larvas de formiga-leão *Myrmeleon* sp. (Neuroptera: Myrmeleontidae)? Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Begon, M.; C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. Bla-

- ckwell Publishing, New York.
- Brown, J.S. 2009. Foraging behaviour, pp. 51-58. Em: *The Princeton guide to ecology* (S. Levin, ed.). Princeton University Press, New Jersey.
- Chaves, A.D.G.; G.P. Murayama; L.P. Medeiros & S. Plasier. 2015. O efeito da umidade do solo na seleção do substrato e na construção de armadilhas de funil por larvas de formigas-leão (Neuroptera: Myrmeleontidae). Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica" (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Dias, S.C.; B.A. Santos; F.P. Werneck; P.K. Lira; V. Carrasco-Carbadillo & G.W. Fernandes. 2006. Efficiency of prey subjugation by one species of Myrmeleon larvae (Neuroptera: Myrmeleontidae) in the Central Amazonia. *Brazilian Journal of Biology*, 66:441-442.
- Farji-Brener, A.G. 2003. Microhabitat selection by antlion larvae, *Myrmeleon crudelis*: effect of soil particle size on pit-trap design and prey capture. *Journal of Insect Behavior*, 16:783-796.
- Freitosa, R. M., 2015. Post scriptum: Ecitoninae. Em: *Formigas do Alto Tietê* (S.S. Suguituru; M.S.C. Morini; R.M. Feitosa & R.R. Silva, eds.). Canal 6 editora, Bauru, São Paulo.
- Mariscal, A.A.; F.M. Couto; M.E. Lapate & S. Diniz. 2008. Efeito da agregação de funis sobre o comportamento predatório da formiga-leão *Myrmeleon* sp. (Neuroptera: Myrmeleontidae). Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica" (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- McCulloch, C.E. & S.R. Searle. 2001. *Generalized, linear, and mixed models*. John Wiley & Sons, USA.
- Pinotti, B.T.; D.A. Alves; L.E.C. Oliveira & M. Panuti. 2007. Relação entre o tamanho das larvas de formiga-leão (Neuroptera: Myrmeleontidae) e o diâmetro de suas armadilhas em funil: variações ambientais e sucesso de captura de presas. Em: Livro do curso de campo "Ecologia da Mata Atlântica" (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Prado, P.I.K.L.; L.C. Bedê & M.L. Faria. 1993. Asymmetric competition in a natural population of antlion larvae. *Oikos*, 68: 525-530.
- R Development Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Scharf, I. & O. Ovadia. 2006. Factors influencing site abandonment and site selection in a sit-and-wait predator: A review of pit-building antlion larvae. *Journal of Insect Behavior*, 19:197-218.
- Scharf, I.; E.D. Barkae & O. Ovadia. 2010. Response of pit-building antlions to repeated unsuccessful encounters with prey. *Animal Behaviour*, 79: 153-158.
- Wise, D.H. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press, Cambridge.