



Universidade Federal de Uberlândia
Instituto de Biologia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Conservação de Recursos Naturais



**ECOLOGIA, COMPORTAMENTO E HISTÓRIA NATURAL
DA FORMIGA CEIFEIRA *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae,
Myrmicinae) EM CERRADO: RITMO BIOLÓGICO, DIETA,
ÁREA DE VIDA, ESTRUTURA E DEMOGRAFIA
DOS NINHOS.**

Ceres Belchior

2010

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

B427e Belchior, Ceres, 1985-

Ecologia, comportamento e história natural da formiga ceifeira *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae, Myrmicinae) em cerrado [manuscrito] : ritmo biológico, dieta, área de vida, estrutura e demografia dos ninhos / Ceres Belchior. - 2010.

39 f. : il.

Orientador: Kleber Del Claro.

Co-orientador: Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira.

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

Inclui bibliografia.

1. Ecologia animal - Teses. 2. Formiga - Ecologia - Teses. 3. Formiga - Comportamento - Teses. 4. Formiga - História - Teses. I. Del-Claro, Kleber. II. Oliveira, Paulo Sérgio Moreira Carvalho de. III. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais.

CDU: 591.5

Ceres Belchior

**ECOLOGIA, COMPORTAMENTO E HISTÓRIA NATURAL
DA FORMIGA CEIFEIRA *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae,
Myrmicinae) EM CERRADO: RITMO BIOLÓGICO, DIETA,
ÁREA DE VIDA, ESTRUTURA E DEMOGRAFIA
DOS NINHOS.**

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

Prof. Dr. Kleber Del Claro (Orientador)
Instituto de Biologia – UFU

Prof. Dr. Paulo Sérgio Moreira Carvalho de Oliveira
(Co-orientador)
Instituto de Biologia – UNICAMP

UBERLÂNDIA, MG
MARÇO - 2010

Ceres Belchior

**ECOLOGIA, COMPORTAMENTO E HISTÓRIA NATURAL
DA FORMIGA CEIFEIRA *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae,
Myrmicinae) EM CERRADO: RITMO BIOLÓGICO, DIETA,
ÁREA DE VIDA, ESTRUTURA E DEMOGRAFIA
DOS NINHOS.**

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

APROVADA em 23 de Fevereiro de 2010

Nota e/ou Conceito: _____

Profa. Dra. Paula Beatriz de Araújo (Membro efetivo), UFRGS

Prof. Dr. Heraldo Luis Vasconcelos (Membro efetivo), UFU

Profa. Dra. Fernanda Helena Nogueira Ferreira (Membro Suplente), UFU

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

UBERLÂNDIA, MG
FEVEREIRO - 2010

AGRADECIMENTOS

A Deus, por ter me concedido vida, proteção, saúde e perseverança.

À minha família, meu pai *Valter Luiz Belchior*, minha mãe *Solange Pedrosa de S. Belchior* e irmã *Ariane Belchior*, pelo cuidado, reconhecimento, estímulo e constante apoio durante as etapas deste trabalho (em especial, ao meu pai pelo transporte para o campo, ao meu pai e minha irmã pela ajuda na coleta de alguns dados, e ao meu pai pela confecção e manipulação das imagens).

Ao meu namorado *Gustavo Paiva Ribeiro*, pelo companheirismo, pelo apoio de diversas formas (principalmente no transporte para o campo, na coleta de alguns dados e nas traduções para o Inglês), por compreender minhas ausências e me compartilhar com o trabalho, e também à *sua família*, pela torcida em prol do mesmo.

Ao *Prof. Dr. Kleber Del Claro*, pela confiança em mim depositada, pelos constantes ensinamentos durante nossa convivência, pela orientação conferida ao longo desta, pela ajuda na coleta de alguns dados, por incentivar minha admiração pela nossa profissão através do exemplo de seu árduo trabalho, e ao *Laboratório de Ecologia Comportamental e de Interações* (LECI-UFU), pelo apoio estrutural e empréstimo de equipamentos.

Ao *Prof. Dr. Paulo S. Oliveira*, por ter aceitado me co-orientar, pelo esclarecimento de dúvidas, pela leitura, pelas sugestões e correções, que foram essenciais na construção deste trabalho.

Aos *Profs. Dra. Paula Beatriz de Araújo* e *Dr. Heraldo Luis Vasconcelos*, membros da banca, por terem aceito o convite para a participação da defesa, pela leitura, pelas sugestões e correções referentes a este trabalho.

Ao *Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais* (PPGECRN-UFU), ao *Instituto de Biologia* (INBIO-UFU), à *Universidade Federal de Uberlândia* (UFU), e à *Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior* (CAPES), pelo apoio estrutural e financeiro.

À *Sra. Maria Angélica da Silva*, secretária da PPGECRN-UFU, pelos vários auxílios referentes aos procedimentos adotados e documentos exigidos pela nossa Instituição.

Ao *Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia* (CCPIU), por permitir o acesso à sua reserva, favorecendo a realização de diversos estudos e, conseqüentemente, deste também.

Aos *Profs. Dra. Rosana Romero* e *Dr. Jimi Nakajima*, pela atenção, pelo esclarecimento de dúvidas e auxílio na identificação das sementes e espécies vegetais coletadas por *P. naegelii*, à *Sra. Maria Beatriz da Silva*, secretária do Herbarium

Uberlandense (HUFU), pelo auxílio referente aos procedimentos e normas adotados nesta unidade, e à colega *Priscila Rosa* (Mestrado) pelos préstimos.

À *Prof. Dra. Marli Ranal*, pelo espaço cedido no Jardim Experimental para o alojamento das plântulas referentes a este trabalho, ao *Sr. Lázaro Maria Peres*, assistente do Jardim Experimental do INBIO, pela atenção e por ter cuidado destas plântulas, e ao *Sr. Péricles Andrade Faria*, laboratorista do INBIO, pelo empréstimo de materiais.

Ao *Prof. Dr. Eloizio Julio Ribeiro*, da Faculdade de Engenharia Química (UFU), pela atenção e permissão do uso de equipamentos de seu laboratório, em especial, a balança de precisão.

Aos colegas de laboratório e amigos: *Estevão Alves da Silva* (Mestrado) e *Jonas Byk* (Doutorado), pelo auxílio na identificação dos artrópodes participantes da dieta de *P. naegeli* e pela ajuda com a germinação das sementes coletadas por *P. naegeli*, respectivamente, além dos divertidos momentos de aprendizagem e incentivo.

Aos demais colegas de laboratório e amigos: *Alexandra Bächtold* (Mestrado), *Ana Cláudia* (Graduação), *Andrea Andrade Vilela* (Mestrado), *Denise Lange* (Doutorado), *Diego Patrick* (Graduação), *Everton Tizo Pedroso* (Doutorado), *Fernanda Alves Martins* (Mestrado), *Luís Paulo* (Graduação), *Mariana Velasque* (Graduação) e *Vanessa Stefani Sul Moreira* (Doutorado), pelos vários préstimos, estímulo e momentos alegres. À *Prof. Dra. Helena Maura Torezan Silingardi* pela atenção e assistência oferecida.

Aos colegas de curso e amigos, *Liliane Carvalho* (Mestrado), em especial, pelo empréstimo de seu notebook durante a defesa, ao *Diego Freitas* (Mestrado) e *Pietro Kiyoshi Maruyama* (Mestrado), também pelos momentos alegres.

Aos demais professores e colegas do PPGEARN-UFU, pelos muitos ensinamentos misturados à diversão, desabafos e reflexão.

Finalmente, agradeço a todos os outros que, de alguma forma, contribuíram para a concretização deste trabalho.

ÍNDICE

RESUMO.....	ix
ABSTRACT	x
INTRODUÇÃO.....	1
Formigas predadoras de sementes.....	2
MATERIAL E MÉTODOS.....	5
Área e período de estudo	5
Espécie estudada	5
Distribuição dos ninhos e locais de nidificação	6
Estrutura dos ninhos, composição e tamanho das colônias.....	8
Ritmo biológico	8
Dieta.....	9
Área de vida e padrão de forrageamento individual	9
RESULTADOS.....	11
Distribuição dos ninhos e locais de nidificação	11
Estrutura dos ninhos, composição e tamanho das colônias.....	14
Ritmo biológico	19
Dieta.....	21
Área de vida e padrão de forrageamento individual	24
DISCUSSÃO.....	28
Distribuição dos ninhos e locais de nidificação	28
Estrutura dos ninhos, composição e tamanho das colônias.....	28
Ritmo biológico	29
Dieta.....	30
Área de vida e padrão de forrageamento individual	33
CONCLUSÃO.....	35
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	36

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - Reserva Particular do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG (18°59'S e 48°18'O). O cerrado sentido restrito é o tipo fisionômico predominante na vegetação da reserva, que contém uma área de 127 hectares. Os números de 1 a 12 representam ninhos que foram monitorados ao longo do tempo de estudo. As letras A, B, e C representam ninhos que foram escavados. Linhas em cinza representam a estrada de terra que atravessa a reserva..... 7

FIGURA 2 - (A) Abertura de um ninho de *Pogonomyrmex naegeli* vista do alto em sítio desprovido de vegetação e (B) abertura próxima à base de montículo de gramíneas. (C) Etapa de escavação do ninho e (D) detalhe das câmaras.... 12

FIGURA 3 - (A) Abertura de um ninho de *Pogonomyrmex naegeli* vista em detalhe e (B) abertura coberta com gravetos. (C) Operária carregando semente para o ninho e (D) carregando formiga *Camponotus* sp. . 13

FIGURA 4 - Esquema de um ninho de *Pogonomyrmex naegeli*, escavado em ambiente de Cerrado, agosto de 2008. (A) Abertura principal. (B) Abertura secundária fechada com gravetos e terra. (C) Câmara de gravetos. (D) Câmara de sementes. (E) Câmara com rainha e imaturos... 15

FIGURA 5 - Ritmo biológico de quatro ninhos de *Pogonomyrmex naegeli* em ambiente de Cerrado (amostragem de um dia para todos os ninhos em cada estação). A atividade das formigas está representada pelo número de indivíduos saindo (barras pretas) ou entrando (barras brancas). A intensidade da atividade foi maior entre 11:00 e 14:00 na estação seca, e entre 13:00 e 16:00 na estação chuvosa, abrangendo o período do dia com maior temperatura e menor umidade relativa do ar... 20

FIGURA 6 - Abundância relativa de itens alimentares coletados pelas operárias de dez ninhos de *Pogonomyrmex naegeli* em ambiente de Cerrado, nas estações seca e chuvosa. Barras negras representam sementes e barras brancas representam itens de origem animal.. 23

FIGURA 7 - Variação sazonal da área de vida de quatro ninhos de *Pogonomyrmex naegeli* em ambiente de Cerrado (amostragem de um dia para cada ninho em cada estação). Os mapas estão baseados nas distâncias máximas atingidas pelos indivíduos (representadas pelos pontos escuros e claros). O polígono convexo para cada ninho foi desenhado conectando-se os pontos mais externos nos quais os indivíduos foram vistos, em relação à abertura dos ninhos (cruz) e entre pontos vizinhos. A área de vida de todos os ninhos, exceto de um, foi maior na estação seca (polígonos em cinza) do que na estação chuvosa (polígonos em branco). Sobreposições são mostradas para melhor ilustrar a variação sazonal nas áreas de vida dos ninhos..... 25

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - Estrutura e conteúdo de três ninhos de <i>Pogonomyrmex naegelii</i> , escavados em ambiente de Cerrado, no final da seca (inverno), ninhos A (22/08/2008) e B (27/09/2008) e no final das chuvas (verão), ninho C (12/06/2009). (g) Câmara de gravetos. (s) Câmara de sementes. (v) Câmara vazia..	16
TABELA 2 - Sementes encontradas armazenadas em três ninhos de <i>Pogonomyrmex naegelii</i> , escavados em ambiente de Cerrado, no final da seca (inverno), ninhos A (22/08/2008) e B (27/09/2008) e no final das chuvas (verão), ninho C (12/06/2009).....	17
TABELA 3 - Composição e tamanho de três colônias de <i>Pogonomyrmex naegelii</i> , escavadas em ambiente de Cerrado, no final da seca (inverno), ninhos A (22/08/2008) e B (27/09/2008) e no final das chuvas (verão), ninho C (12/06/2009)..	18
TABELA 4 - Itens alimentares coletados pelas operárias de dez ninhos de <i>Pogonomyrmex naegelii</i> em ambiente de Cerrado, junho de 2008 a maio de 2009. Porcentagem em parênteses.....	22
TABELA 5 - Área de vida ($X \pm 1DP$; amplitude em parênteses) de quatro ninhos de <i>Pogonomyrmex naegelii</i> em ambiente de Cerrado, nas diferentes estações (seca e chuvosa).....	26
TABELA 6 - Padrão de forrageamento individual de <i>Pogonomyrmex naegelii</i> em ambiente de Cerrado..	27
TABELA 7 - Comparação das porcentagens do consumo de sementes registradas nas dietas de <i>Pogonomyrmex</i> spp.	31

RESUMO

BELCHIOR, C. 2010. Ecologia, comportamento e história natural da formiga ceifeira *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae, Myrmicinae) em cerrado: ritmo biológico, dieta, área de vida, estrutura e demografia dos ninhos. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia, MG. 39p.

Pogonomyrmex naegelii faz parte do grupo conhecido como formigas granívoras, que coletam e estocam sementes em celeiros subterrâneos para consumi-las posteriormente. Estas formigas ocorrem tanto em regiões temperadas quanto tropicais, especialmente em áreas de vegetação árida e semiárida, embora também possam ser encontradas em habitats úmidos. O presente estudo fornece uma descrição de aspectos da ecologia comportamental e história natural de *P. naegelii* em vegetação de cerrado (18°59'S e 48°18'O), no município de Uberlândia, MG, Sudeste do Brasil. Doze colônias foram observadas semanalmente em campo, de maio de 2008 a junho de 2009, totalizando 68 dias e 177 horas de observação (*ad libitum*/um observador). Três colônias foram escavadas: duas em 2008, sendo uma em agosto e outra em setembro, e uma em junho de 2009. A espécie nidifica no solo, aprofundando em média 0,5 m e suas colônias contêm em média pouco mais de 400 operárias. As aberturas dos ninhos não são evidentes, com diâmetro máximo de 1,5 cm e geralmente são cobertas por pequenos fragmentos de folhas secas, gravetos e pedras. A espécie é diurna, sendo ativa das 9:00 às 16:00 na estação seca e das 11:00 às 18:00 na estação chuvosa, e sua atividade está correlacionada positivamente com temperatura do ar e negativamente com umidade relativa do ar, apresentando pico sempre nas horas mais quentes e menos úmidas do dia em ambas as estações. O forrageamento é solitário e a procura por alimento ocorre exclusivamente no solo ou na serrapilheira. As áreas ocupadas variaram de 3,32 a 29,22 m² na estação seca e de 1,94 a 26,70 m² na estação chuvosa. As operárias coletam sementes (ao todo de 35 espécies), flores, frutos e partes vegetativas de plantas, assim como matéria animal morta ou em decomposição. As sementes são mais freqüentes na dieta durante a estação seca enquanto os itens animais são mais freqüentes na estação chuvosa. Este é o primeiro estudo sobre ecologia comportamental de uma formiga granívora do gênero *Pogonomyrmex* no Brasil.

Palavras-chave: formigas granívoras, *Pogonomyrmex* spp., comportamento de forrageamento, variação sazonal, sementes, ritmos de atividade, padrão espacial de forrageamento.

ABSTRACT

BELCHIOR, C. 2010. Ecology, behavior and natural history of the harvester ant *Pogonomyrmex naegelii* (Formicidae, Myrmicinae) in cerrado vegetation: activity schedule, diet, home range, nest structure and demography. Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. Universidade Federal de Uberlândia, MG. 39p.

Pogonomyrmex naegelii belongs to the group known as harvester ants, which collects and stores seeds in underground chambers for later consumption. These ants can be found in both warm temperate and tropical regions around the world, especially in areas of semiarid to arid vegetation, although they may also be found in moist habitats. The following study provides a description of some aspects of the behavioral ecology and natural history of *P. naegelii* in cerrado vegetation (18°59'S e 48°18'W), in Uberlândia, MG, SE Brazil. Twelve colonies were observed weekly in the field, from May 2008 to June 2009, totaling 68 days and 177 h of observations (ad libitum/one observer). Three nests were excavated: two in 2008, being one in August and another in September, and one in June 2009. The species nests on the ground (~ 0.5 m deep) and colonies contain in average just over 400 workers. Nest entrances are inconspicuous (up to 1.5 cm in diameter) and are often covered with dry leaves, sticks or stones. Ant activity is diurnal (9 a.m. to 4 p.m. in the dry season; 11 a.m. to 6 p.m. in the wet season), positively correlated with air temperature and negatively correlated with relative humidity, with the activity peak, on both seasons, always in the period with the highest air temperature and lowest relative humidity of the day. Foragers leave the nest independently and individually search for food within the leaf litter or on bare ground, never searching on plants. The foraging areas varied in size from 3,32 to 29,22 m² in the dry season and from 1,94 to 26,70 m² in the wet season. Workers collect seeds (35 species altogether), flowers, fruits, vegetative plant parts, as well as scavenge dead animal matter. Seeds are more frequent in the diet during the dry season while animal itens are more frequent in the wet season. This is the first study on behavioral ecology of a *Pogonomyrmex* harvester ant in Brazil.

Keywords: harvester ants, *Pogonomyrmex* spp., foraging behavior, seasonal variation, seeds, activity rhythms, spatial foraging pattern.

INTRODUÇÃO

As formigas (Hymenoptera: Formicidae) são insetos terrestres para os quais são conhecidas mais de 11.000 espécies, distribuídas em 373 gêneros e 16 subfamílias, podendo este número chegar a mais de 21.000 espécies em 574 gêneros (Agosti e Johnson, 2003). Elas estão entre os táxons de maior sucesso ecológico (Hölldobler e Wilson, 1990) e uma das principais causas deste sucesso é a eussocialidade, uma combinação de cuidado com a prole, sobreposição de gerações e divisão de membros da colônia em castas reprodutivas e não-reprodutivas (Wilson, 1987). Em termos de abundância relativa, as formigas estão entre os animais mais representativos da Terra. Juntamente com os cupins, compõem cerca de um terço de toda biomassa animal na floresta pluvial de terra firme da Amazônia, sendo que cada hectare de solo pode conter oito milhões de formigas (Hölldobler e Wilson, 1990). As formigas podem ser encontradas em vários habitats, desde o Círculo Ártico até as áreas mais ao sul da Tasmânia, Terra do Fogo e África do Sul (Wilson, 1987), embora não existam formigas nativas no Antártico, na Islândia, Ilha Verde, Leste da Polinésia e em outras ilhas mais remotas nos oceanos Atlântico e Índico (Wilson, 1987; Hölldobler e Wilson, 1990).

As formigas formam relações que variam de parasitismo a mutualismo com diversos organismos e possuem fortes interações simbióticas com as plantas, atuando na dispersão de sementes, polinização, remoção de folhas e como defesa biótica (Rico-Gray e Oliveira, 2007). Vários ecossistemas em escala mundial são influenciados por esses insetos, devido à sua abundância, diversidade de hábitos alimentares, estabilidade populacional e eficiência de forrageamento (Wilson, 1971; Hölldobler e Wilson, 1990). Também podem ser consideradas “engenheiras de ecossistema”, porque controlam a disponibilidade de recursos para outros organismos ao realizarem mudanças físico-químicas no solo, por modificarem a vegetação e alterarem os fluxos de nutrientes e energia (Folgarait, 1998), chegando, algumas vezes, a dominar paisagens inteiras (Hölldobler e Wilson, 1990).

Uma ampla variedade de itens alimentares é consumida pelas formigas e constitui a principal força seletiva na evolução da ecologia e etologia deste grupo (Carrol e Janzen, 1973). Esses insetos podem exibir hábitos alimentares especialistas, como: o cultivo de fungos pelos representantes da tribo Attini (Wirth et al., 2003), a predação de sementes pelas formigas granívoras (Whitford, 1978a) e a predação de grupos animais específicos (e.g., cupins, Leal e Oliveira, 1995; anelídeos, Dejean et al., 1999). Por outro lado, podem apresentar hábitos alimentares generalistas, incluindo em suas dietas: outros insetos, como é o

caso das formigas de correição (Powell e Franks, 2006), matéria animal em decomposição (ver Carroll e Janzen, 1973), soluções açucaradas de nectários extraflorais, exsudatos de hemípteros e de lepidópteros (Davidson et al., 2003). Os alimentos podem ser obtidos de modo individual, com pouca ou nenhuma cooperação durante a busca ou retirada do alimento, ou em grupo, com níveis variados de cooperação mediada por diferentes graus de recrutamento entre os indivíduos da mesma colônia (Hölldobler e Wilson, 1990; Johnson, 2000). As espécies que forrageiam solitariamente percorrem todas as direções e aparentam utilizar com eficiência os recursos homogeneamente distribuídos (Hölldobler, 1976; Davidson, 1977). Já as espécies que forrageiam em grupo podem formar extensas trilhas (“*trunk-trails*”), transitando numa dada direção, geralmente rumo a manchas de recurso abundante, ausentes de competidores e para onde mais operárias são recrutadas (Hölldobler, 1976). O comportamento de “*tandem running*”, em que operárias seguem-se umas às outras em contato bastante próximo formando um grupo de poucos indivíduos, também pode ser observado em várias espécies (Hölldobler e Wilson, 1990).

Por apresentarem uma grande diversidade na dieta e nos modos de obtenção de alimento, geralmente partindo de um ninho com localização fixa, as formigas são consideradas organismos úteis para o teste de hipóteses sobre estratégias de forrageamento. Segundo Traniello (1989), o completo entendimento do sistema de forrageamento de uma colônia requer a determinação de componentes individuais e coletivos do comportamento de forrageamento, assim como o contexto ecológico no qual a colônia está incluída (i.e., seus recursos e meio competitivo). Além disso, embora a literatura relacionada às formigas seja abundante em exemplos de taxonomia, diversidade, ecologia e comportamento (e.g., Hölldobler e Wilson, 1990), ainda são necessárias mais informações sobre história natural e dados quantitativos das características gerais de diferentes espécies para uma melhor compreensão de várias pressões seletivas observadas neste grupo de insetos.

Formigas Predadoras de Sementes

A predação de sementes, uma das atividades realizadas pelas formigas, é importante na estruturação de comunidades vegetais e tem sido bastante estudada (ver Rico-Gray e Oliveira, 2007). Formigas granívoras são aquelas que coletam e estocam sementes em celeiros subterrâneos para serem consumidas posteriormente e representam um grupo de 150 espécies,

dezoito gêneros (e.g., *Aphaenogaster*, *Messor*, *Monomorium*, *Pheidole*, *Pogonomyrmex* e *Solenopsis*) e três subfamílias (Myrmicinae, Ponerinae e Formicinae) (Hölldobler e Wilson, 1990; MacMahon et al., 2000; Rico-Gray e Oliveira, 2007). As formigas granívoras são componentes dominantes das comunidades de invertebrados de desertos e pastagens, tanto em regiões temperadas quanto tropicais, ocorrendo especialmente em áreas de vegetação árida e semiárida, embora também possam ser encontradas em habitats úmidos, como florestas pluviais (Hölldobler e Wilson, 1990; Kaspari, 1996). Na América do Norte, essas formigas são comuns por todas as áreas mais secas do oeste dos Estados Unidos e na maior parte das áreas temperadas e subtropicais do México (Johnson, 2000; 2001).

As formigas granívoras são importantes por vários motivos. Em alguns lugares, quase 20% da superfície do terreno é coberta pelas áreas de montículos que tiveram a vegetação removida por essas formigas (Willard e Crowell, 1965). Este tipo de ocupação tem consequências econômicas negativas para pastagens e alguns cultivos (e.g., milho e alfafa) (Taber, 1998). Além disso, essas formigas podem totalizar de várias centenas de milhares a vários milhões de indivíduos por hectare e ter uma biomassa total comparável à de pequenos vertebrados (Went et al., 1972), chegando a coletar até vários milhões de sementes por hectare por ano (primariamente de plantas anuais) (Johnson, 2001). Assim, elas afetam direta (e.g., poda da vegetação) e indiretamente (e.g., modificações no solo e transporte de nutrientes) a sobrevivência, o crescimento e a reprodução das plantas (MacMahon et al., 2000). A predação seletiva, sobretudo em ambientes áridos e semiáridos, pode causar mudanças qualitativas na estrutura da comunidade vegetal por alterar a abundância relativa das espécies que têm sementes preferencialmente coletadas (Brown et al., 1979; Inouye et al., 1980; Davidson et al., 1984; Carlson e Whitford, 1991; Samson et al., 1992).

Pogonomyrmex é um gênero de formiga granívora do Novo Mundo que possui 68 espécies descritas, sendo 34 oriundas da América do Sul, três da América Central e 31 espécies da América do Norte (Fisher et al., 2010). As características morfológicas mais primitivas de espécies sul-americanas sugerem que *Pogonomyrmex* evoluiu na América do Sul e posteriormente migrou e irradiou-se por toda a América do Norte (Kusnezov, 1951; Taber, 1998). Um problema taxonômico envolve o status de *Ephebomyrmex*, que alguns autores ora tratam como gênero ora tratam como subgênero de *Pogonomyrmex* (ver Bolton, 1995; Johnson, 2000 e demais referências).

Os estudos realizados com *Pogonomyrmex* na América do Norte envolveram 27 espécies, proporcionando dados qualitativos e quantitativos sobre história natural, ecologia e comportamento relacionados à reprodução, à territorialidade, ao recrutamento e

forrageamento, entre outros (e.g., Hölldobler, 1976; Whitford, 1978a; De Vita, 1979; Harrison e Gentry, 1981; Coffin e Lauenroth, 1990; McCoy e Kaiser, 1990; Carlson e Whitford, 1991; Crist e MacMahon, 1992). Entretanto, a fim de obter estudos comparativos de ecologia visando uma melhor compreensão da história evolutiva das formigas granívoras, dados ecológicos e comportamentais ainda são necessários para outros membros de *Pogonomyrmex*. A maioria das pesquisas está centralizada em espécies evidentes, de colônias grandes e que podem ser facilmente estudadas, enquanto que as espécies menos óbvias e de colônias pequenas são pobremente conhecidas (Johnson, 2000). Isto explica, em parte, o fato de os estudos que fornecem maiores informações sobre aspectos da ecologia (principalmente sobre o forrageamento) das congêneres sul-americanas serem relativamente escassos e abrangerem apenas três espécies (Kugler e Hincapié, 1983; Kugler, 1984; Pol e Lopez-de-Casenave, 2004; Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006). Os dados existentes para as demais espécies de *Pogonomyrmex* da América do Sul (e.g., Kusnezov, 1949; 1951; 1959; Lattke, 2006) e Central são basicamente taxonômicos.

Pogonomyrmex naegelii Forel, 1878 ocorre comumente em vegetação de Cerrado, o que inclui a Reserva Ecológica do Clube de Caça e Pesca Itororó, localizada em Uberlândia, MG (18°59'39''S; 48°18'30''O). A espécie constitui num excelente modelo de estudo para a compreensão inicial do impacto da atividade de formigas granívoras neste Bioma. Neste estudo, objetivou-se fornecer dados qualitativos e quantitativos sobre a ecologia, o comportamento e a história natural de *P. naegelii*. Foi dada ênfase na estrutura dos ninhos, composição e tamanho das colônias, ritmo biológico, dieta e área de vida. Investigou-se a hipótese de que há uma influência da sazonalidade nestes aspectos da ecologia de *P. naegelii*.

MATERIAL E MÉTODOS

Área e período de estudo

O estudo de campo foi conduzido de maio de 2008 a junho de 2009, totalizando um período de 68 dias e 177 horas de amostragem, na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) localizada no Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU) – MG, situado no sudoeste do município (18°59'S e 48°18'O), a 10 km do centro da cidade. A área total do clube é de 640 hectares e a reserva, criada para preservar as nascentes de água do clube, compreende 127 hectares e apresenta em seu interior uma estrada de terra com pequenas ramificações (Figura 1). O cerrado sentido restrito (*sensu* Oliveira-Filho e Ratter, 2002) é o tipo fisionômico predominante nesta reserva, que também apresenta áreas de campo sujo, vereda, mata mesófila e mata de galeria.

O clima da região é típico de cerrado, com duas estações bem definidas: uma estação seca (de abril a setembro) e outra estação chuvosa (de outubro a março), com as temperaturas médias mais baixas (em torno de 16-18°C) no período seco e as mais altas (acima de 35°C) no verão. A precipitação anual é cerca de 1550 mm e as médias anuais de temperatura oscilam em torno de 22°C (Rosa et al., 1991). Os solos encontrados na região variam de moderadamente a fortemente ácido, sendo do tipo latossolo vermelho-amarelo, profundo e distrófico de textura média (Motta et al., 2002).

Espécie estudada

A espécie de formiga sobre a qual trata este estudo, *Pogonomyrmex naegelii* Forel, 1878 foi descrita como sendo oriunda do Brasil, mas é freqüente no Paraguai e noroeste da Argentina (Kusnezov, 1959). Também há registros da presença de *P. naegelii* em savanas abertas da Venezuela (Kugler e Hincapié, 1983; Lattke, 2006) e no Brasil, esta espécie pode ser encontrada em ambientes urbanos e rurais de cidades dos estados de Santa Catarina, Paraná e Minas Gerais. Com base no levantamento bibliográfico realizado para o presente

estudo, afirma-se que este é o primeiro a investigar e discorrer sobre aspectos da ecologia comportamental de *P. naegeli*.

A espécie apresenta dimorfismo sexual acentuado, principalmente no que se refere ao formato da cabeça, antenas, mandíbulas, tórax, assim como no grau de diferenciação dos segmentos abdominais. As operárias são monomorfas e o comprimento do corpo apresenta, em média, 6 mm. A rainha alada possui tamanho ligeiramente maior que o das operárias, sendo muito parecida com estas. Os machos são um pouco menores que as operárias (ver detalhes em Kusnezov, 1959).

Distribuição dos ninhos e locais de nidificação

Ao longo da estrada principal que atravessa a reserva, em uma área com vegetação de cerrado sentido restrito, foram encontrados e marcados doze ninhos de *P. naegeli* para os estudos de ritmo biológico, dieta e área de vida. Estes ninhos foram localizados através de buscas ativas, em um período anterior ao início da realização do estudo de campo, compreendendo uma área amostrada de aproximadamente 6.000 m² (0,6 ha). As buscas não se restringiram às amplitudes da estrada, entretanto, mesmo com evidências da existência de ninhos de *P. naegeli* no interior da vegetação, decidiu-se pela utilização dos ninhos presentes na estrada devido à facilidade de encontro, visualização e monitoramento dos mesmos neste local. As localizações dos ninhos, que foram numerados de 1 a 12, encontram-se apresentadas na Figura 1. As distâncias entre eles foram medidas com o auxílio de uma trena e suas principais características externas foram registradas (i.e., localização, número e diâmetro das aberturas dos ninhos).

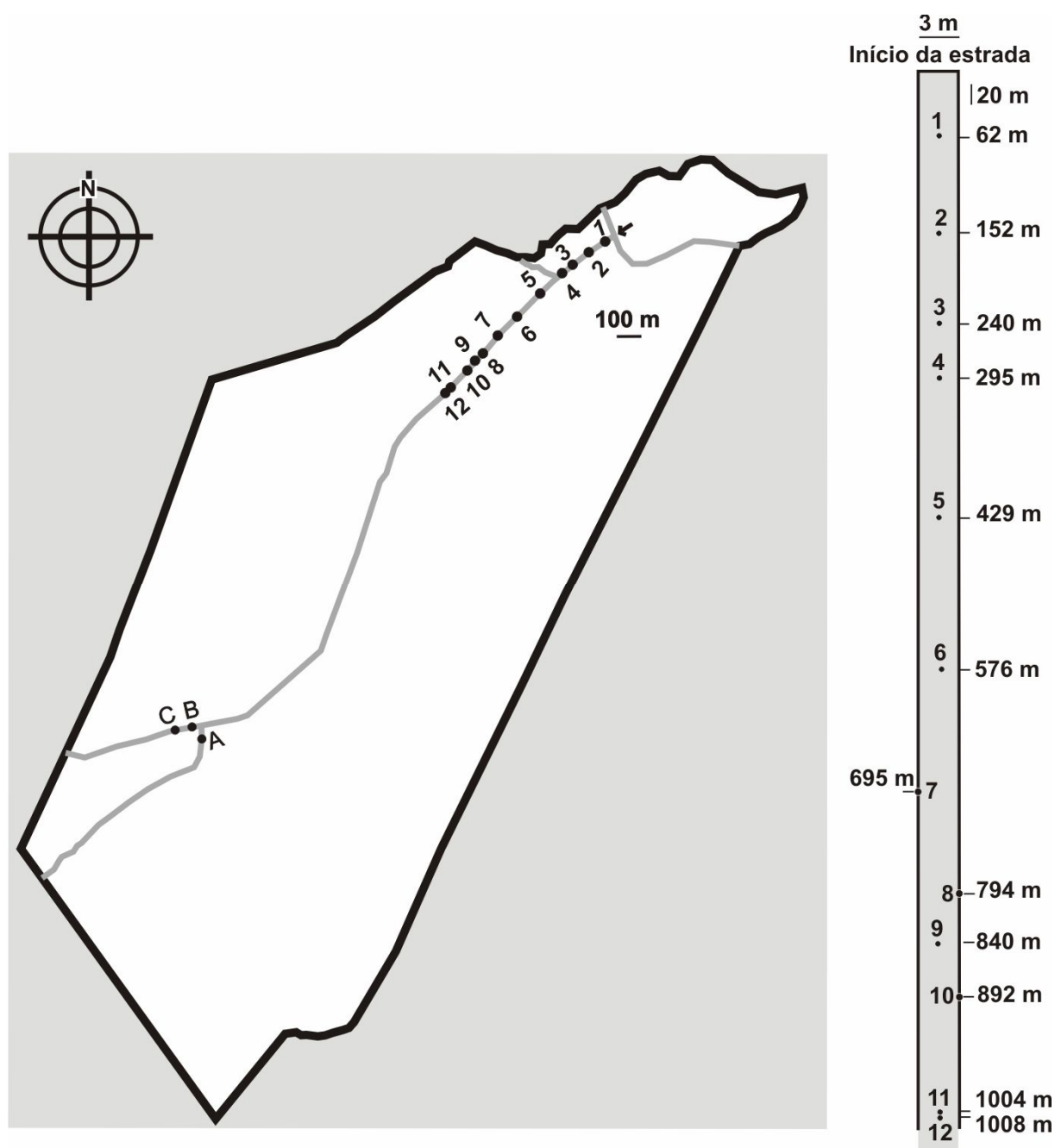


FIGURA 1. Reserva Particular do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, MG (18°59'S e 48°18'O). O cerrado sentido restrito é o tipo fisionômico predominante na vegetação da reserva, que contém uma área de 127 hectares. Os números de 1 a 12 representam ninhos que foram monitorados ao longo do tempo de estudo. As letras A, B, e C representam ninhos que foram escavados. Linhas em cinza representam a estrada de terra que atravessa a reserva.

Estrutura dos ninhos, composição e tamanho das colônias

Três ninhos não incluídos nos estudos de ritmo biológico, dieta e área de vida foram escavados (dois em 2008, sendo um em agosto e outro em setembro, e um em junho de 2009) para conhecer suas estruturas e determinar a composição e o tamanho das colônias. Estes ninhos foram identificados como A, B, C e suas localizações na reserva encontram-se apresentadas na Figura 1. Realizou-se a escavação a partir de uma trincheira de aproximadamente 50 cm de profundidade, contornando a abertura do ninho a uma distância de cerca de 50 cm de raio. Em seguida, a escavação continuou lateralmente até o ponto em que as câmaras foram encontradas. Foram registrados o formato, as dimensões (altura e comprimento) e a profundidade das câmaras (da superfície do solo até o piso das mesmas). A composição e o tamanho das colônias (número de rainhas, imaturos, operárias e alados) foram determinados imediatamente após a coleta no campo.

Ritmo biológico

Observações preliminares na área de estudo mostraram que a espécie não era ativa tanto à noite quanto no entardecer e no alvorecer. Assim, para o estudo do ritmo biológico, quatro ninhos (os de número 1, 2, 3 e 4) foram selecionados em função de suas localizações, marcados e monitorados na estação seca (junho de 2008) e chuvosa (dezembro de 2008) no período das 7:00 às 19:00. O monitoramento consistiu na contabilização do número de indivíduos que saíam e entravam pela abertura do ninho ao longo de sessões de dez minutos por hora. Com o auxílio de um higrôtermômetro, as medidas de temperatura e umidade relativa do ar foram registradas em intervalos de uma hora para cada ninho.

Dieta

Com a finalidade de se determinar a dieta, dez ninhos (os de número 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10 e 12) foram selecionados por sorteio e monitorados nos horários de pico de atividade, coletando-se os itens alimentares transportados pelas forrageadoras de cada ninho durante uma hora por mês. Cada ninho foi visitado uma vez por mês ao longo de um ano (junho de 2008 a maio de 2009), o que totalizou 120 horas de esforço amostral. Este material foi obtido utilizando-se uma folha de papel A4 como ferramenta para isolar e capturar a forrageadora em seu percurso e um pincel fino para retirar o item alimentar de suas mandíbulas. Os itens coletados foram individualizados, etiquetados e conservados em álcool 70% para identificação em laboratório, sendo posteriormente colocados em estufa a 60°C, durante 24 horas, para a obtenção do peso seco.

Os itens alimentares foram categorizados em: sementes (frutos de uma única semente, como cariopses e aquênios, foram incluídos nesta categoria – ver Pulliam e Brand, 1975; Whitford, 1978a; Crist e MacMahon, 1992; Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006), flores, frutos, partes vegetativas de plantas (estruturas não-reprodutivas, como folhas inteiras ou fragmentadas e ramos), artrópodes (organismos inteiros ou fragmentados) e outros itens. As sementes encontradas no interior dos ninhos escavados foram coletadas e peneiradas para a retirada de terra. Em seguida, foram pesadas em balança digital após serem classificadas em morfoespécies, com o uso de estereoscópio. Algumas sementes foram identificadas (por família, gênero ou espécie) quando possível, geralmente pelo encontro das suas plantas de origem. A manipulação e o armazenamento das sementes coletadas durante a escavação dos ninhos respeitaram a separação encontrada nas câmaras de origem.

Área de vida e padrão de forrageamento individual

A fim de se estimar a extensão da área de vida, na estação seca (em junho e julho de 2008) e chuvosa (em dezembro de 2008 e janeiro de 2009), quatro ninhos (os de número 7, 8, 10 e 11) foram selecionados em função de suas localizações. Os indivíduos foram marcados (com corante alimentício atóxico em pó Mix[®]), sendo monitorados desde a saída do ninho até o ponto em que se observava o afastamento máximo de cada indivíduo. Os pontos de

distância máxima foram marcados com estacas numeradas. As distâncias destes pontos em relação à abertura do ninho e entre os pontos mais externos foram medidas com o auxílio de uma trena e mapeadas em papel milimetrado. A figura do polígono formado pela união dos pontos mais externos foi recortada do mapa e pesada em balança digital, adotando-se uma escala adequada (regra de três) para estimar a área de vida de cada ninho.

Também foram investigadas as trajetórias percorridas por forrageadores individuais de dois ninhos (os de número 7 e 10 – março e abril de 2009). Operárias marcadas foram acompanhadas individualmente durante todo o percurso, desde a saída até o retorno aos ninhos. A cada intervalo de um minuto, uma estaca numerada era fixada no ponto de localização da operária. Este procedimento foi realizado de modo a evitar a alteração do comportamento da operária, mas se esta demonstrasse perturbação em função do observador os dados para o respectivo percurso eram desprezados. Desta forma foi possível registrar o tempo e a distância percorrida em cada viagem. Os pontos marcados tiveram suas distâncias medidas com o auxílio de uma trena e foram mapeados, adotando-se referenciais específicos uns em relação aos outros e em relação à abertura do ninho.

RESULTADOS

Distribuição dos ninhos e locais de nidificação

Os ninhos de *P. naegelii* localizaram-se no solo, sendo comumente encontrados no meio (n=9) e nas margens (n=3) da estrada que atravessa a reserva (Figura 1, 2 e 3), ocupando sítios desprovidos de vegetação (Figura 2A) e também a base de montículos de gramíneas ou suas proximidades (Figura 2B). As aberturas dos ninhos não eram evidentes, embora fossem cobertas por pequenos fragmentos de folhas secas, gravetos e pedras (Figura 3A, B). Cada ninho tinha uma abertura em formato circular, com diâmetro variável de 0,4-1,5 cm ($X \pm 1DP$: $0,72 \pm 0,32$; n=12), mas dois ninhos chegaram a ter duas aberturas (distantes 5 cm). Em alguns momentos, as aberturas tiveram sua localização modificada, possivelmente devido à instabilidade superficial de manchas de solo de textura arenosa. As mudanças nas localizações das aberturas (dos ninhos de número 1, 2, 5, 6, 8, 9, 10) geralmente ocorreram em até 15 cm de distância do ponto inicial, mas em um caso, a abertura (ninho nº 10) foi deslocada em 1,30 m do ponto inicial.

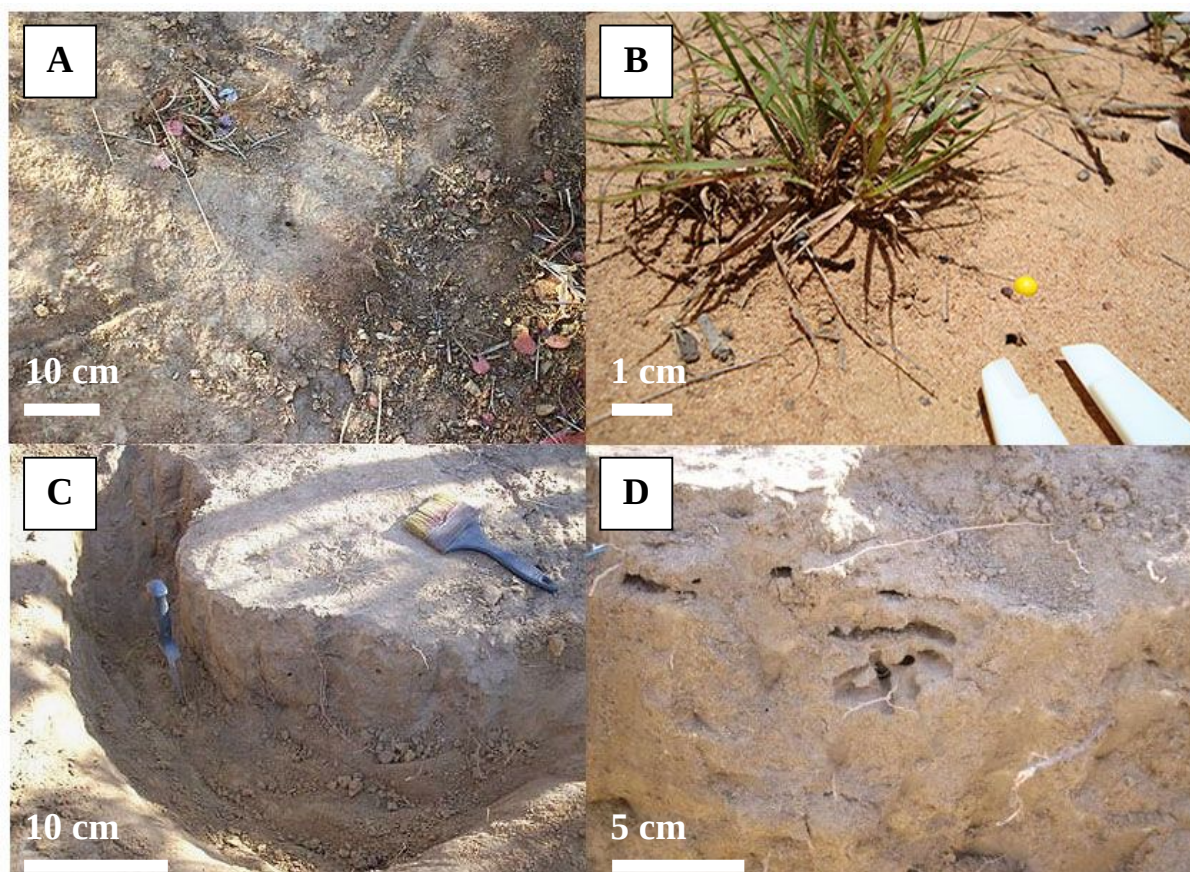


FIGURA 2. (A) Abertura de um ninho de *Pogonomyrmex naegelii* vista do alto em sítio desprovido de vegetação e (B) abertura próxima à base de montículo de gramíneas. (C) Etapa de escavação do ninho e (D) detalhe das câmaras.

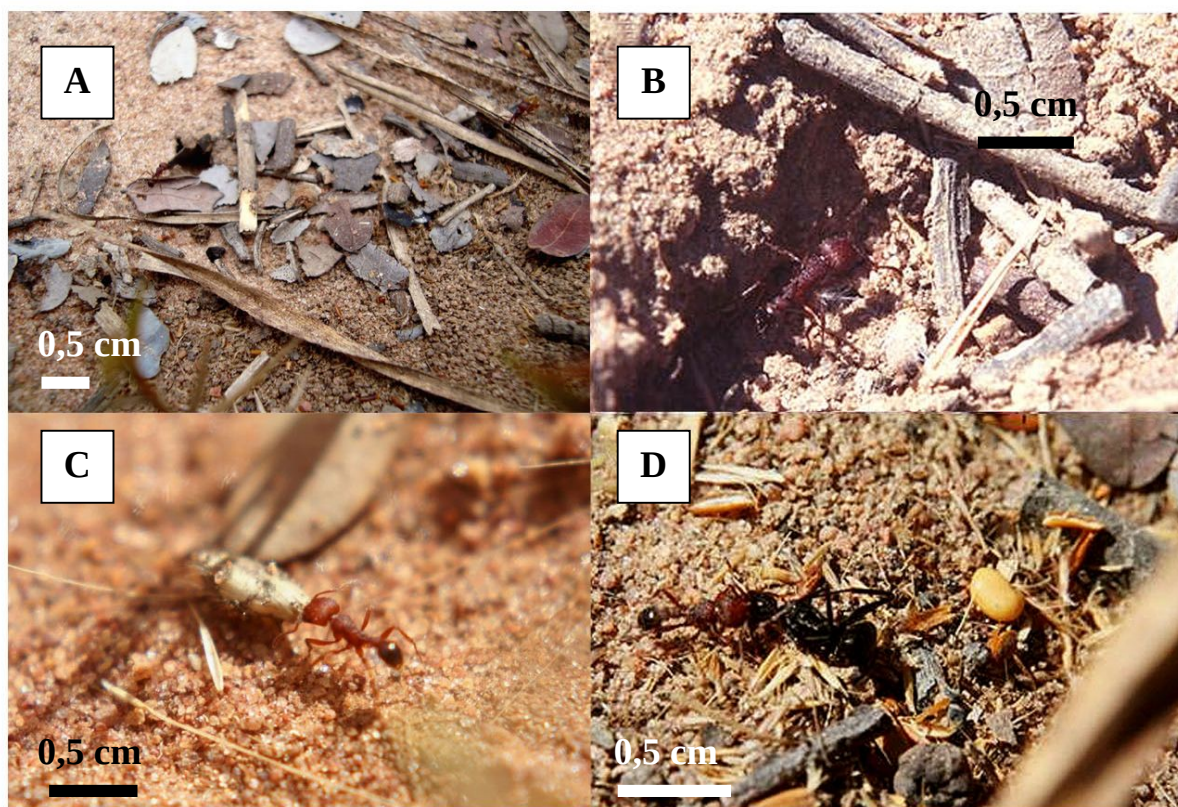


FIGURA 3. (A) Abertura de um ninho de *Pogonomyrmex naegelii* vista em detalhe e (B) abertura coberta com gravetos. (C) Operária carregando semente para o ninho e (D) carregando formiga *Camponotus* sp.

Estrutura dos ninhos, composição e tamanho das colônias

Os ninhos escavados ($n=3$) apresentaram profundidade de 20 a 70 cm ($X \pm 1DP$: $46,67 \pm 25,17$) e câmaras subterrâneas vazias ou contendo apenas gravetos (Tabela 1) ou contendo apenas sementes (Tabela 1 e 2). Como os gravetos, além de folhas e/ou pedras, são usados para vedar as aberturas dos ninhos, possivelmente as formigas os armazenam em câmaras para substituir, em caso de perda, o graveto antes utilizado. As câmaras encontradas, no geral, eram ovais, possuíam cerca de 3 cm de altura e 5 cm de comprimento, se comunicavam e estavam dispostas umas em cima das outras, com profundidades variadas (Tabela 1, Figura 4).

Foram verificadas variações entre os ninhos quanto à diversidade, quantidade e peso de sementes por câmara. O ninho A, escavado no final da seca, em agosto, apresentou câmaras contendo sementes de onze a treze espécies, variando de 279 a 3.093 sementes ($X \pm 1DP$: $1345,8 \pm 1157,85$) por câmara, com peso respectivamente, variando de 244,71 mg a 841,29 mg ($X \pm 1DP$: $558,9 \pm 231,91$). O ninho B, também escavado no final da seca, em setembro, apresentou em suas câmaras, sementes de três a oito espécies ($X \pm 1DP$: $5,6 \pm 1,90$), variando de 207 a 1.945 sementes ($X \pm 1DP$: $678,1 \pm 634,36$) e, com peso variando respectivamente, de 185,72 mg a 1.472,65 mg ($X \pm 1DP$: $517,2 \pm 434,75$) por câmara. O ninho C, escavado no final do período chuvoso e início da seca, em junho, apresentou somente uma espécie vegetal, com 25 sementes, pesando 112,50 mg em uma única câmara.

Quanto à composição e ao tamanho das colônias, foram quantificados: um mínimo de 166 operárias e quatro imaturos; um máximo de 580 operárias e 306 imaturos. Machos alados foram encontrados em dois ninhos (A, B), rainhas aladas em apenas um ninho (B) e uma rainha não alada em dois ninhos (A, C) (Tabela 3).

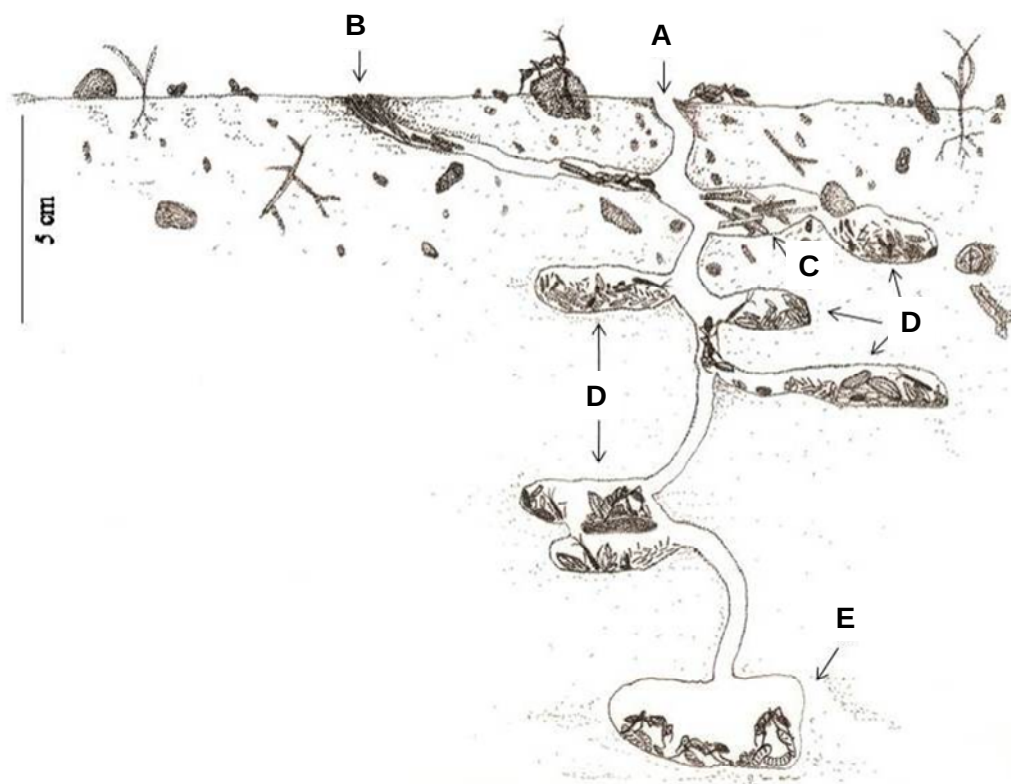


FIGURA 4. Esquema de um ninho de *Pogonomyrmex naegelii*, escavado em ambiente de Cerrado, agosto de 2008. (A) Abertura principal. (B) Abertura secundária fechada com gravetos e terra. (C) Câmara de gravetos. (D) Câmara de sementes. (E) Câmara com rainha e imaturos.

TABELA 1. Estrutura e conteúdo de três ninhos de *Pogonomyrmex naegeli*, escavados em ambiente de Cerrado, no final da seca (inverno), ninhos A (22/08/2008) e B (27/09/2008) e no final das chuvas (verão), ninho C (12/06/2009). (g) Câmara de gravetos. (s) Câmara de sementes. (v) Câmara vazia.

	Profundidades (cm)	Câmaras (profundidades em cm)						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
A	20	11 (g)	3 (s)	9 (s)	12 (s)	15 (s)	17 (g)	17 (s)
B	50	5 (s)	2 (s)	7 (s)	8 (s)	12 (s)	10 (s)	15 (s)
C	70	20 (v)	14 (s)	5 (v)	50 (v)	70 (g)		

TABELA 2. Sementes encontradas armazenadas em três ninhos de *Pogonomyrmex naegelii*, escavados em ambiente de Cerrado, no final da seca (inverno), ninhos A (22/08/2008) e B (27/09/2008) e no final das chuvas (verão), ninho C (12/06/2009).

Espécies	Famílias	Ninho A		Ninho B		Ninho C	
		Quant.	Peso (mg)	Quant.	Peso (mg)	Quant.	Peso (mg)
<i>Axonopus barbiger</i> (Kunth) Hitchc.	Poaceae	1186	809,31	3317	2311,75		
<i>Melinis minutiflora</i> P. Beauv.	Poaceae	4271	576,59				
Indeterminada 1	*	134	282,74	817	1723,87		
<i>Gymnopogon spicatus</i> (Spreng.) Kuntze	Poaceae	3	0,27	503	45,27		
Indeterminada 2	**	372	1413,60				
<i>Eupatorium</i> sp.1	Asteraceae	227	51,76	4	0,91		
Indeterminada 3	**	220	280,80	11	6,30		
<i>Aristida riparia</i> Trin.	Poaceae	88	45,76	76	39,52		
Indeterminada 4	**	117	93,60				
<i>Panicum cervicatum</i> Chase	Poaceae	72	324,00	1	4,50	25	112,50
<i>Eupatorium</i> sp.2	Asteraceae	29	8,70				
Indeterminada 5	**			11	1,65		
Indeterminada 6	***			7	4,20		
Indeterminada 7	**	3	9,75				
Indeterminada 8	**	2	5,80				
Indeterminada 9	**	2	1,40				
Indeterminada 10	***	1	7,20				
Indeterminada 11	***	1	0,40				
Indeterminada 12	***	1	0,30				
Total		6729	3911,98	4747	4137,97	25	112,50

(*) Provavelmente pertence à família Leguminosae.

(**) Poaceae ou Cyperaceae.

(***) Família indeterminada.

TABELA 3. Composição e tamanho de três colônias de *Pogonomyrmex naegeli*, escavadas em ambiente de Cerrado, no final da seca (inverno), ninhos A (22/08/2008) e B (27/09/2008) e no final das chuvas (verão), ninho C (12/06/2009).

Ninhos	Operárias (n)	Imaturos (n)	Machos (n)	Rainhas aladas (n)	Rainhas não-aladas (n)	Total
A	479	306	*	-	1	786
B	580	4	38	7	-	629
C	166	31	-	-	1	198

* Os machos estavam presentes, mas não foi possível quantificar.

Ritmo biológico

P. naegelii é exclusivamente diurna, com distribuição unimodal referente aos dias em ambas as estações, mas com diferenças quanto ao início, à frequência e ao período de maior intensidade nas atividades externas ao ninho (Figura 5). Na estação seca, a atividade das formigas iniciou-se às 9:00, sendo mais intensa entre 11:00 e 14:00. Na estação chuvosa, o início foi às 11:00, com maior intensidade entre 13:00 e 16:00. Em ambas as estações, o horário de maior atividade das formigas representou o período do dia com maior temperatura e menor umidade relativa do ar.

Estação Seca

Estação Chuvosa

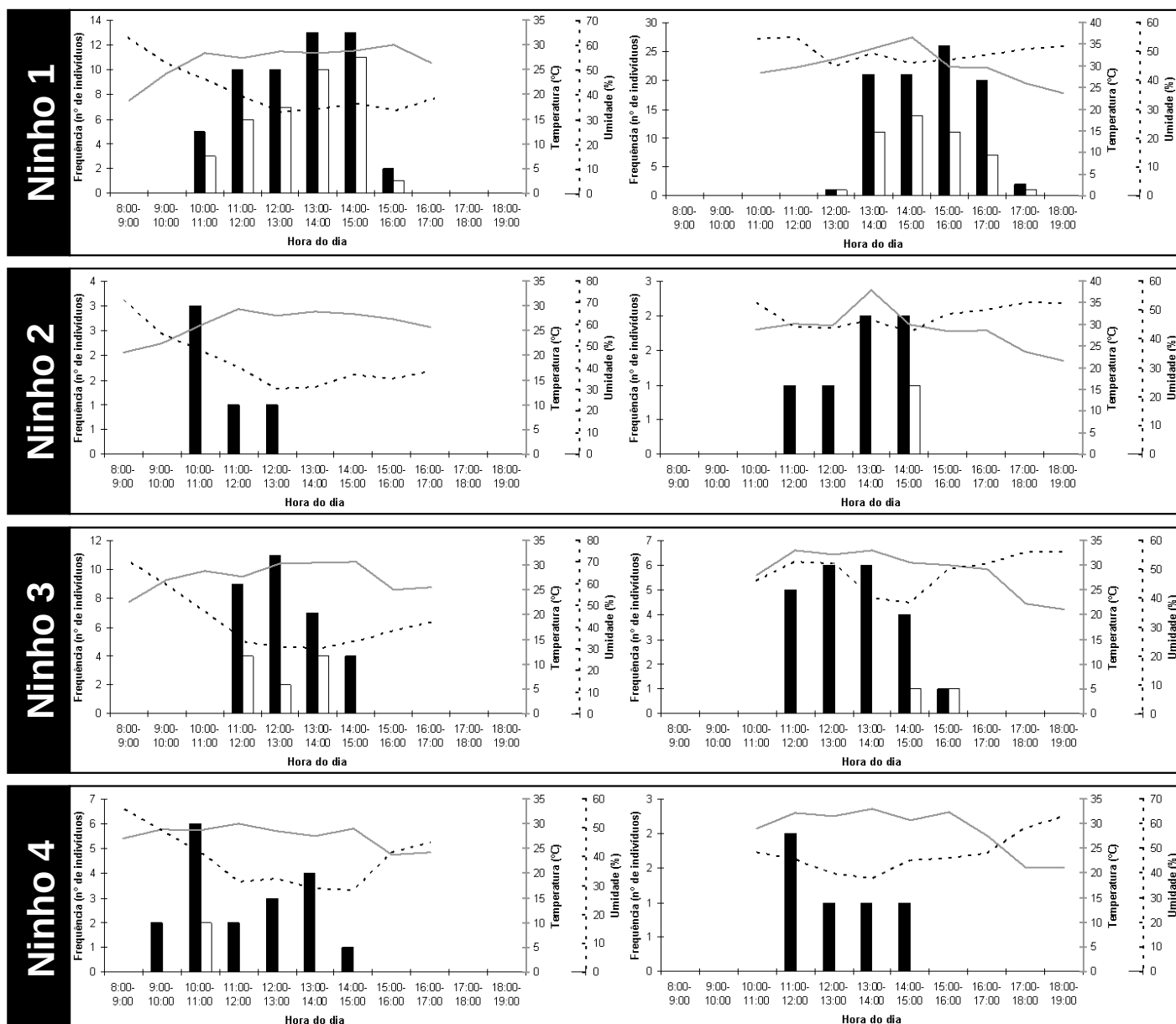


FIGURA 5. Ritmo biológico de quatro ninhos de *Pogonomyrmex naegelii* em ambiente de Cerrado (amostragem de um dia para todos os ninhos em cada estação). A atividade das formigas está representada pelo número de indivíduos saindo (barras pretas) ou entrando (barras brancas). A intensidade da atividade foi maior entre 11:00 e 14:00 na estação seca, e entre 13:00 e 16:00 na estação chuvosa, abrangendo o período do dia com maior temperatura e menor umidade relativa do ar.

Dieta

O forrageamento de *P. naegeli* ocorre exclusivamente no solo com ou desprovido de vegetação, não sendo evidenciada a busca de alimento diretamente nas plantas, e também pode ocorrer na serrapilheira. As operárias forrageiras coletam diversos itens vegetais, principalmente sementes das espécies de Poaceae, *Axonopus barbiger*, *Gymnopogon spicatus*, *Aristida riparia* e *Melinis minutiflora* (Tabelas 2 e 4, Figura 3C), assim como matéria animal morta ou em decomposição, com predominância de outras formigas (Tabela 4, Figura 3D).

Verificou-se que, no total, *P. naegeli* coletou sementes de 35 morfoespécies, tendo sido apenas onze destas identificadas ao nível de espécie (Tabelas 2 e 4). As sementes foram mais freqüentes na estação seca (83,1%) do que na chuvosa (40,3%), enquanto que os itens animais foram mais freqüentes na estação chuvosa (44,0%) do que na seca (12,8%) (Figura 6).

TABELA 4. Itens alimentares coletados pelas operárias de dez ninhos de *Pogonomyrmex naegeli* em ambiente de Cerrado, junho de 2008 a maio de 2009. Porcentagem em parênteses.

Dieta		Seca		Chuvosa	
		Total n=742	Peso (mg) n=302,29	Total n=404	Peso (mg) n=307,18
MATERIAL VEGETAL					
Sementes					
<i>Gymnopogon spicatus</i> (Spreng.) Kuntze	(A)	410	36.90	49	4.41
<i>Axonopus barbiger</i> (Kunth) Hitchc.	(A)	73	50.68	42	29.27
<i>Aristida riparia</i> Trin.	(A)	60	31.20	5	2.60
<i>Porophyllum lineare</i> DC.	(B)	3	0.30	18	1.80
Indeterminada 1	(D)	13	27.43	4	8.44
Indeterminada 13	(E)	15	28.50		
Indeterminada 6	(F)	3	1.80	9	5.40
Indeterminada 2	(E)	5	19.00	4	15.20
<i>Eupatorium</i> sp.1	(B)	7	1.60	2	0.46
Indeterminada 14	(E)	8	0.80	1	0.10
<i>Melinis minutiflora</i> P. Beauv.	(A)	8	1.08		
Indeterminada 15	(F)	2	4.40	6	13.20
Indeterminada 4	(E)			6	4.80
Indeterminada 16	(E)	1	1.70	5	8.50
<i>Panicum cervicatum</i> Chase	(A)	3	13.50	2	9.00
Indeterminada 17	(F)	3	0.30		
Indeterminada 18	(F)			2	10.40
Indeterminada 19	(F)			2	2.60
<i>Eupatorium</i> sp.2	(B)			1	0.30
<i>Chamaecrista flexuosa</i> L. (Greene)	(C)			1	4.00
Indeterminada 20	(F)			1	0.10
Indeterminada 21	(F)			1	1.60
Indeterminada 22	(E)			1	0.10
<i>Eupatorium</i> sp.3	(B)			1	1.50
Indeterminada 23	(E)	1	1.80		
<i>Eupatorium</i> sp.4	(B)	1	0.70		
Indeterminada 24	(F)	1	3.60		
Flores (partes)		6	4.00	9	32.00
Frutos		1	4.40		
Partes vegetativas de plantas		10	6.00	21	16.00
Total parcial		634 (85,4)	239,69 (79,3)	193 (47,8)	171,78 (55,9)
MATERIAL ANIMAL					
Arachnida		3	1.30	5	1.40
Pseudoscorpiones		1	0.10		
Blattodea				1	1.70
Coleoptera		4	4.60	7	11.80
Diptera		2	0.10	4	1.50
Hemiptera	Auchenorrhyncha	1	0.10	7	9.70
	Sternorrhyncha	1	0.10	1	3.10
	Heteroptera	2	0.10	1	0.10
Hymenoptera	Apidae	1	0.80	1	0.60
	Formicidae	32	13.40	75	30.20
	Vespidae	4	0.80	6	4.30
Isoptera		13	8.50	20	10.90
Lepidoptera	Larva	1	0.70	2	0.10
	Adulto	1	0.10		
Mantodea		2	0.50		
Orthoptera		1	1.50	1	0.10
Partes de insetos					
	Formicidae	10	3.00	30	19.20
	Isoptera	9	6.50		
	Outros	5	6.80	13	13.50
Não identificado	Larva	1	0.10	4	0.60
	Adulto	1	0.10		
Total parcial		95 (12,8)	49,20 (16,3)	178 (44,0)	108,80 (35,4)
MATERIAL NÃO IDENTIFICADO		13 (1,8)	13,40 (4,4)	33 (8,2)	26,60 (8,7)

(A) Pertencem à família Poaceae
 (B) Pertencem à família Asteraceae
 (C) Pertence à família Leguminosae

(D) Provavelmente pertence à família Leguminosae
 (E) Poaceae ou Cyperaceae
 (F) Família indeterminada

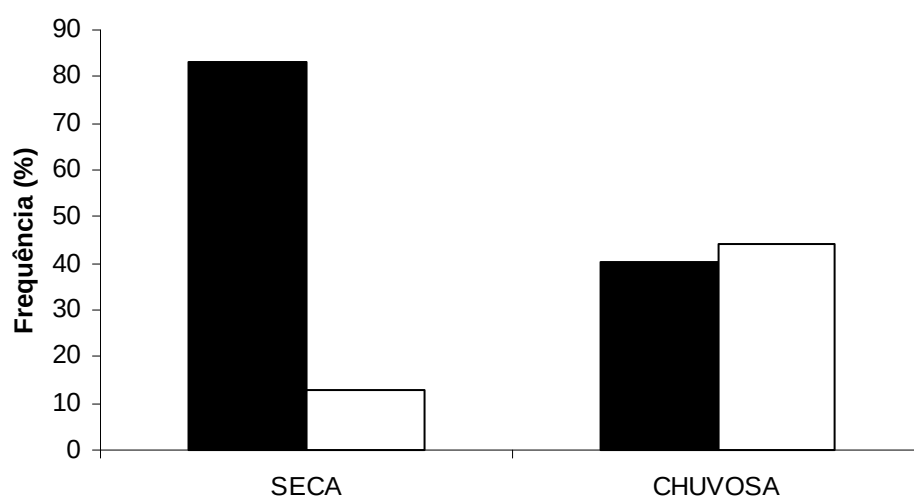


FIGURA 6. Abundância relativa de itens alimentares coletados pelas operárias de dez ninhos de *Pogonomyrmex naegelii* em ambiente de Cerrado, nas estações seca e chuvosa. Barras negras representam sementes e barras brancas representam itens de origem animal.

Área de vida e padrão de forrageamento individual

A área de vida dos ninhos de *P. naegelii* foi maior na estação seca, assim como as distâncias médias percorridas pelos indivíduos foram maiores do que as percorridas na estação chuvosa (Figura 7). Na estação seca, as distâncias atingidas variaram de 0,17 a 15,00 m, ocupando uma área forrageada entre 3,32 e 29,22 m² ($X \pm 1DP$: $12,03 \pm 11,81$; n=4). Na estação chuvosa, as distâncias foram de 0,42 a 8,40 m, englobando uma área entre 1,94 e 26,70 m² ($X \pm 1DP$: $10,34 \pm 11,13$; n=4) (Tabela 5).

Não houve evidência de recrutamento entre as operárias forrageiras de *P. naegelii*. Elas deixavam o ninho, irradiando-se individualmente por todas as direções à procura de alimento e realizavam o transporte deste independentemente de suas companheiras. Raramente foram observadas duas forrageiras interagindo durante o transporte do item alimentar. Não foram observadas interações agonísticas envolvendo indivíduos de *P. naegelii* e outros organismos.

Durante suas viagens, os indivíduos de *P. naegelii* exibiram velocidades médias e tempos variados. A menor velocidade média registrada foi 9,2 cm/min e a maior foi 69,4 cm/min. A viagem mais curta durou quatro minutos e a mais demorada durou 53 minutos. Obtiveram sucesso no forrageamento tanto operárias que realizaram viagens com alta velocidade e de curta duração quanto as que investiram em viagens com baixa velocidade e de maior duração (Tabela 6).

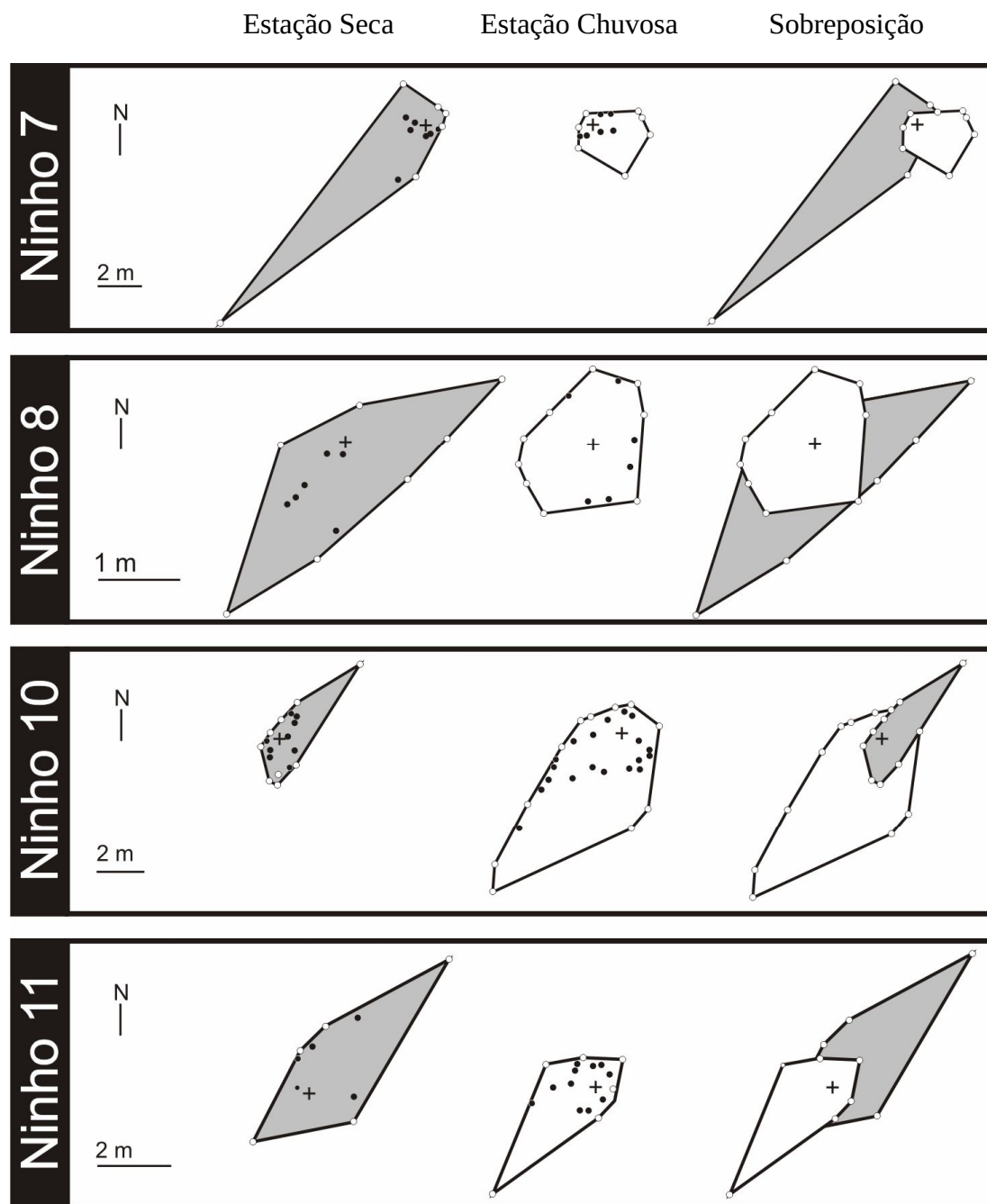


FIGURA 7. Variação sazonal da área de vida de quatro ninhos de *Pogonomyrmex naegelii* em ambiente de Cerrado (amostragem de um dia para cada ninho em cada estação). Os mapas estão baseados nas distâncias máximas atingidas pelos indivíduos (representadas pelos pontos escuros e claros). O polígono convexo para cada ninho foi desenhado conectando-se os pontos mais externos nos quais os indivíduos foram vistos, em relação à abertura dos ninhos (cruz) e entre pontos vizinhos. A área de vida de todos os ninhos, exceto de um, foi maior na estação seca (polígonos em cinza) do que na estação chuvosa (polígonos em branco). Sobreposições são mostradas para melhor ilustrar a variação sazonal nas áreas de vida dos ninhos.

TABELA 5. Área de vida ($X \pm 1DP$; amplitude em parênteses) de quatro ninhos de *Pogonomyrmex naegelii* em ambiente de Cerrado, nas diferentes estações (seca e chuvosa).

	Ninho 7		Ninho 8		Ninho 10		Ninho 11	
	Seca	Chuvosa	Seca	Chuvosa	Seca	Chuvosa	Seca	Chuvosa
Indivíduos marcados (n)	28	30	20	23	31	62	14	40
Pontos registrados (n)	13	13	13	15	18	30	10	19
Distância média (m)	2,26 $\pm$ 3,91 (0,42-15,00)	1,33 $\pm$ 0,89 (0,51-2,86)	1,04 $\pm$ 0,68 (0,17-2,52)	0,78 $\pm$ 0,16 (0,50-1,04)	1,13 $\pm$ 0,88 (0,32-4,23)	2,54 $\pm$ 1,92 (0,74-8,40)	1,89 $\pm$ 1,41 (0,38-5,50)	0,97 $\pm$ 0,83 (0,42-4,07)
Área de vida (m²)	29,22	7,27	3,32	1,94	5,40	26,70	10,19	5,47

TABELA 6. Padrão de forrageamento individual de *Pogonomyrmex naegeli* em ambiente de Cerrado.

Indivíduos	Ninho 7				Ninho 10			
	Velocidade (cm/min) média $\pm$ dp	Afastamento máximo (cm)	Tempo de viagem (min)	Sucesso	Velocidade (cm/min) média $\pm$ dp	Afastamento máximo (cm)	Tempo de viagem (min)	Sucesso
1	27,0 $\pm$ 27,7	401	53	Sim	53,4 $\pm$ 55,6	508	21	Não
2	30,1 $\pm$ 24,9	443	46	Não	42,2 $\pm$ 35,3	333	17	Sim
3	25,5 $\pm$ 27,0	105	13	Não	21,8 $\pm$ 9,7	42	4	Não
4	33,9 $\pm$ 17,0	118	9	Não	9,2 $\pm$ 15,5	60	13	Sim
5	20,3 $\pm$ 17,0	81	10	Sim	36,1 $\pm$ 42,4	342	39	Não
6	25,3 $\pm$ 11,6	94	9	Sim	69,4 $\pm$ 33,2	162	5	Sim
7	26,4 $\pm$ 28,2	437	46	Sim	30,7 $\pm$ 17,2	246	28	Sim
Média $\pm$ dp	26,9 $\pm$ 4,2	239,9 $\pm$ 175,9	26,6 $\pm$ 20,5	-	37,5 $\pm$ 20,0	241,9 $\pm$ 167,6	18,1 $\pm$ 12,5	-

DISCUSSÃO

Distribuição dos ninhos e locais de nidificação

A presença de ninhos de *P. naegelii*, a formiga granívora do cerrado, em ambiente de estrada coincide com o registrado por Pirk e Lopez-de-Casenave (2006) para as ceifeiras *P. pronotalis* e *P. rastratus*, no deserto do Monte Central na Argentina. Na América do Norte, as espécies de *Pogonomyrmex* nidificam em desertos, ambientes semiáridos e pastagens, desde o nível do mar até as elevações montanhosas e usualmente em sítios expostos diretamente ao sol (Kugler e Hincapié, 1983; Johnson, 2000; 2001). Os habitats de outras espécies sul-americanas não são bem reportados (Kugler e Hincapié, 1983), mas algumas vivem em desertos e altiplanos, como as congêneres norte-americanas, e outras vivem em ambientes méxicos (Kusnezov, 1949; 1951; 1959; Lattke, 2006). Somente para *P. odoratus* foram registrados ninhos em sombras de árvores (Kusnezov, 1949).

Estrutura dos ninhos, composição e tamanho das colônias

As colônias de *P. naegelii*, contendo em média pouco mais de 400 operárias, podem ser pequenas quando comparadas com as colônias de outras espécies de *Pogonomyrmex* da América do Norte (e.g., *P. badius*, *P. rugosus*), que geralmente chegam a ter de 1.000 a 12.000 operárias (Whitford e Ettershank, 1975; MacKay, 1981 e demais referências). Mas quando comparadas com as colônias de outras espécies sul-americanas (e.g., *P. laticeps*, *P. uruguayensis*), que possuem algumas centenas de operárias ou menos por ninho (Creighton, 1952; 1956; Cole, 1968; Kusnezov, 1959; Whitford e Ettershank, 1975; MacKay, 1981), as colônias de *P. naegelii* podem ser consideradas intermediárias no que se refere aos tamanhos de colônias relatados para o gênero.

Os ninhos de *P. naegelii* pouco profundos, com ausência de crateras ou pátios e com aberturas pequenas e dissimuladas estendendo-se a poucas câmaras, exibem uma configuração semelhante aos das espécies *P. coarctatus*, *P. angustus*, *P. odoratus*, *P. imberbicus* e *P. pima* (Creighton, 1956), e *P. mayri* (Kugler e Hincapié, 1983). Tal configuração é oposta

àquela encontrada nos ninhos de espécies como *P. badius*, *P. barbatus*, *P. maricopa*, *P. rugosus* e *P. occidentalis*, que geralmente contêm aberturas expostas circundadas por pátios vazios, montículos ou crateras e são constituídos de passagens estreitas e profundas (Cole, 1968; Lavigne, 1969; Hölldobler, 1976; Whitford et al., 1976; MacKay, 1981; Tschinkel, 2004). Talvez a profundidade e estrutura dos ninhos de *P. naegelii* no cerrado sejam determinadas pelas características do solo. Os solos do cerrado são superficialmente arenosos, porém a ação do regime de chuvas concentrado em um período do ano carrega os minerais para baixo rapidamente, formando aglomerados minerais duros (petroplinthite), algumas vezes bem superficiais (Motta et al., 2002). Nas escavações notou-se que os ninhos de *P. naegelii* tinham câmaras nos estratos arenosos, mas com alguma matéria orgânica em decomposição e umidade (com cor variando do cinza superficial ao marrom avermelhado), não atingindo as camadas mais profundas, secas e duras (de cinza bem claro ao bege).

Ritmo biológico

A atividade diurna observada para *P. naegelii* no cerrado corrobora as observações de vários estudos realizados com o gênero *Pogonomyrmex* (Willard e Crowell, 1965; Rogers, 1974; Whitford e Ettershank, 1975; Kugler, 1984; MacKay e MacKay, 1989; Crist e MacMahon, 1991a; Pol e Lopez-de-Casenave, 2004). Exceto por *P. rugosus*, que pode apresentar períodos de atividade noturna (Whitford e Ettershank, 1975), todas as espécies deste gênero até então estudadas são diurnas (MacMahon et al., 2000).

As diferenças entre as condições ambientais dos habitats xéricos, nos quais foi estudada a maioria das espécies de *Pogonomyrmex*, e as condições ambientais do cerrado, onde se encontra *P. naegelii*, podem explicar porque o padrão de atividade desta espécie, que está ativa durante o ano todo, não varia sazonalmente como o das demais congêneres. Estas, no geral, praticamente encerram suas atividades no inverno (MacKay, 1985; Pol e Lopez-de-Casenave, 2004) e tendem a exibir o padrão bimodal, com um pico de manhã e outro à tarde, no verão (Rogers, 1974; Pulliam e Brand, 1975; MacKay e Mackay, 1989; Crist e MacMahon, 1991a; Pol e Lopez-de-Casenave, 2004), enquanto o padrão unimodal, com um pico ao meio-dia, tende a ocorrer durante a primavera e o outono (Pulliam e Brand, 1975; Crist e MacMahon, 1991a; Pol e Lopez-de-Casenave, 2004). Tal comportamento é justificável em ambientes desérticos, que apresentam oscilações climáticas extremas. Além disso, a oferta

de recursos alimentares nestes locais está praticamente restrita aos períodos em que a disponibilidade hídrica aumenta (Bernstein, 1974; Brown et al., 1979; Rico-Gray e Oliveira, 2007), diferentemente do cerrado, onde é possível a obtenção de diversos recursos alimentares durante todo o ano (Ribas et al., 2003; Tizo-Pedroso e Del-Claro, 2007; Yamamoto e Del-Claro, 2008) e as oscilações climáticas não são extremas.

O aumento das atividades realizadas de fora do ninho nas horas mais quentes do dia, com redução nos períodos de elevada umidade, registrado para *P. naegeli*, também foi relatado para outras espécies de formigas diurnas nos trópicos (Del-Claro e Oliveira, 1999; Oliveira et al., 1999; Cogni e Freitas, 2002; Yamamoto e Del-Claro, 2008), indicando a existência de um padrão comum entre as mesmas. Vários estudos realizados com *Pogonomyrmex* mostraram que a variação diária e sazonal na atividade de forrageamento destas formigas tem relação com temperatura da superfície do solo (Bernstein, 1974; Rogers, 1974; Whitford e Ettershank, 1975; Crist e MacMahon, 1991a), disponibilidade de sementes (Whitford e Ettershank, 1975; Whitford, 1978b; Crist e MacMahon, 1992), distribuição pluvial (Pulliam e Brand, 1975; Whitford, 1978b) e/ou potencial de perda hídrica (MacMahon et al., 2000).

Dieta

Os resultados deste estudo mostraram que *P. naegeli* pode ser considerada uma formiga granívora, assim como a maioria das espécies de *Pogonomyrmex* que depende do consumo de sementes (Tabela 7). Por outro lado, existem congêneres que não dependem do consumo de sementes, como: *P. montanus*, que não armazena sementes (MacKay, 1981), *P. badius*, que pode ter até 50% de sua dieta constituída de insetos (Johnson, 2000), e *P. mayri*, que subsiste principalmente de artrópodes mortos e uma variedade de partes vegetais (Kugler e Hincapié, 1983). Estudos menos quantitativos com *P. huachucanus*, *P. pima* e *P. imberbiculus* sugerem que estas espécies também sejam menos dependentes de sementes (Creighton, 1952; 1956; Cole, 1968).

TABELA 7. Comparação das porcentagens do consumo de sementes registradas nas dietas de *Pogonomyrmex* spp.

Dependem do consumo de sementes		Não dependem do consumo de sementes	
<i>P. naegellii</i> :	40-83%	<i>P. montanus</i> ⁶ :	32%
<i>P. occidentalis</i> ⁸ :	39-89%	<i>P. huachucanus</i> ^{1, 2, 3} :	N.I.
<i>P. subnitidus</i> ⁶ :	62%	<i>P. pima</i> ^{1, 2, 3} :	N.I.
<i>P. rugosus</i> ^{6, 9, 10} :	68-98%	<i>P. imberbicus</i> ^{1, 2, 3} :	N.I.
<i>P. barbatus</i> ¹⁰ :	65-95%	<i>P. badius</i> ⁴ :	N.I.
<i>P. pronotalis</i> ⁷ :	87%	<i>P. mayri</i> ⁵ :	até 10%
<i>P. rastratus</i> ⁷ :	94%		
<i>P. californicus</i> ⁹ :	95-100%		
<i>P. desertorum</i> ⁹ :	90-100%		

(1) Cole, 1968; (2) Creighton, 1952; (3) Creighton, 1956; (4) Johnson, 2000; (5) Kugler e Hincapié, 1983; (6) MacKay, 1981; (7) Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006; (8) Rogers, 1974; (9) Whitford, 1978a; (10) Whitford et al., 1976; N.I.=porcentagem não informada.

O número de espécies de sementes coletadas por *P. naegelia* (35) é superior ao encontrado para outras espécies de *Pogonomyrmex*: 31 espécies de sementes para *P. owyhee* (Willard e Crowell, 1965); de 26 a 29 para *P. occidentalis* (Cole, 1932; Crist e MacMahon, 1992); cerca de vinte para *P. rugosus*, *P. desertorum* e *P. californicus* (Whitford, 1978a); em torno de dezoito para *P. pronotalis* e *P. rastratus* (Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006); em torno de seis para *P. barbatus* (Pulliam e Brand, 1975); e três para *P. montanus*, *P. subnitidus* e *P. rugosus* (MacKay, 1981).

Embora *P. naegelia* tenha coletado sementes de uma variedade de plantas, apenas quatro espécies foram consideravelmente freqüentes em sua dieta, o que sugere que estas sejam preferidas dentre as demais ou que as formigas, atuando de modo oportunista, estejam coletando as espécies mais abundantes. Este comportamento de coletar sementes de várias espécies de plantas, mas exibir preferências por algumas é comum em *Pogonomyrmex* spp. (ver MacMahon et al., 2000 e demais referências; Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006). Os atributos que afetam a seleção de sementes sob condições naturais e experimentais incluem abundância relativa (Pulliam e Brand, 1975; Whitford, 1978a; Hobbs, 1985; Crist e MacMahon, 1992; Davidson, 1993), qualidade nutricional (Kelrick et al., 1986; Crist e MacMahon, 1992), morfologia (Pulliam e Brand, 1975; Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006), viabilidade (Morehead e Feener, 1998) e tamanho (Hansen, 1978; Whitford, 1978a; Crist e MacMahon, 1992; Davidson, 1993; Morehead e Feener, 1998).

Sementes de gramíneas predominaram dentre as sementes coletadas por *P. naegelia* em cerrado, corroborando o constatado para *P. barbatus* em pradaria (Pulliam e Brand, 1975; Whitford et al., 1976), *P. rugosus* (Whitford et al., 1976), *P. occidentalis* em ecossistema de escrube-estepe (Crist e MacMahon, 1992), *P. desertorum*, *P. rugosus* e *P. californicus* (Whitford, 1978a), *P. pronotalis* e *P. rastratus* (Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006) em ambientes desérticos. A predominância das sementes de gramíneas pode ser explicada pela abundância com que são encontradas no meio ambiente (Pulliam e Brand, 1975; Crist e MacMahon, 1992), por serem previsíveis (Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006), pela facilidade de serem transportadas em função de suas características morfológicas (Pulliam e Brand, 1975; Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006) e por possuírem relativamente poucas toxinas (Carroll e Janzen, 1973; Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006).

As observações do comportamento de forrageamento das operárias de *P. naegelia* em campo mostraram que esta espécie praticamente não manipula as sementes coletadas durante seu retorno aos ninhos. Isto explica a presença de acúmulos de material vegetal, em algumas ocasiões da estação seca, ao redor da abertura dos ninhos, indicando que a remoção de partes

não comestíveis das sementes acontece no interior dos mesmos. Na literatura são relatadas diferenças nos comportamentos de manipulação das sementes exibidos pelas espécies de *Pogonomyrmex*: enquanto algumas (*P. badius*, *P. barbatus*, *P. occidentalis* – Taber, 1998; *P. rastratus* – Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006) removem partes não comestíveis das sementes antes de armazená-las, outras espécies (*P. coarctatus* – Taber, 1998; *P. pronotalis* – Pirk e Lopez-de-Casenave, 2006) não as removem até as sementes serem consumidas.

Outros itens, além de sementes, foram transportados pelas operárias de *P. naegelii* aos seus ninhos: flores, frutos e partes vegetativas de plantas em menores proporções e artrópodes mortos em maiores proporções. Esses itens, incluindo fezes de vertebrados, foram observados sendo carregados em pequenas proporções por outras espécies de *Pogonomyrmex* que também consomem sementes em grande quantidade (Whitford et al., 1976; Whitford, 1978a; MacKay, 1981; Kugler e Hincapié, 1983; Hölldobler e Wilson, 1990; Taber, 1998). Exemplos de cupins e de formigas, registrados na dieta de *P. naegelii* durante este estudo, também foram observados nas dietas de *P. californicus*, *P. rugosus* e *P. desertorum* (Whitford, 1978a), *P. maricopa*, *P. apache* e *P. barbatus* (Taber, 1998) – apenas cupins consumidos, e *P. mayri* (Kugler e Hincapié, 1983) – cupins e formigas consumidos.

As formigas podem apresentar elevada plasticidade comportamental e, de acordo com a disponibilidade dos recursos ambientais, obter alimentos de fontes diferentes ao longo das estações (Carroll e Janzen, 1973; Rico-Gray, 1993; Rico-Gray e Oliveira, 2007). Isto foi constatado para *P. naegelii*, que teve a composição de sua dieta alterada com a mudança sazonal. O maior consumo de sementes por *P. naegelii* na estação seca, possivelmente, deve-se ao fato de as plantas do estrato herbáceo no cerrado florescerem, principalmente, ao final da estação chuvosa (Batalha e Mantovani, 2000), fazendo com que as sementes estejam disponíveis em abundância na estação seca. Além disso, é grande a disponibilidade de artrópodes durante a estação chuvosa em savanas tropicais (Ribas et al., 2003; Tizo-Pedroso e Del-Claro, 2007; Yamamoto e Del-Claro, 2008; Vasconcelos et al., 2009), o que explica o aumento da frequência de matéria animal na dieta de *P. naegelii*.

Área de vida e padrão de forrageamento individual

As distâncias médias (0,78-2,54 m) e máximas (1,04-15,0 m) de forrageamento registradas para *P. naegelii* neste estudo se assemelham aos valores relatados para outras

espécies de *Pogonomyrmex*: *P. californicus* pode percorrer em média 1,2-2,9 m no Deserto de Mojave (De Vita, 1979), *P. occidentalis* pode percorrer 2,6-9,7 m em diferentes fitofisionomias de estepe (Crist e Frieese, 1994), *P. mayri* atinge distâncias de 2,0 a 9,4 m (Kugler, 1984) e *P. salinus* em torno de 8,0 m (Jorgensen e Porter, 1982). As formigas ceifeiras atingem distâncias que variam de 15 a 25 m (Crist e MacMahon, 1991b; Rissing, 1981), mas a maior parte do forrageamento ocorre em até 10 m do ninho (MacMahon et al., 2000), o que também foi constatado neste estudo. A tendência de aumento na área de vida de *P. naegelii* durante a estação seca e diminuição na estação chuvosa pode estar relacionada ao consumo de sementes, que foi maior na seca. Situação semelhante foi relatada para *P. californicus*, cuja distância média de forrageamento apresentou um período de expansão seguido por um período de contração durante o verão, à medida que a disponibilidade de sementes diminuiu (De Vita, 1979).

O forrageamento solitário sem recrutamento observado em *P. naegelii* também foi registrado para as espécies *P. huachucanus*, *P. pima*, *P. laevinodis* e *P. imberbiculus*, estudadas em outros ambientes (ver Jonhson, 2000 e demais referências). As demais congêneres podem forragear solitariamente com algum grau de recrutamento ou em grupo (Johnson, 2000). O forrageamento solitário parece ser uma condição ancestral em *Pogonomyrmex*, enquanto o forrageamento em grupo evoluiu nas espécies norte-americanas e está ausente nas espécies da América do Sul, de onde se considera que o gênero tenha diversificado (Kusnezov, 1951). O método de forrageamento e a quantidade de operárias verificada para *P. naegelii* condizem com o padrão de correlação entre estes aspectos, constatado para várias espécies de formigas: aquelas que forrageiam solitariamente possuem colônias com relativamente poucas operárias (<500) enquanto as que formam colunas ou “*trunk-trails*” tipicamente possuem colônias muito maiores (>5.000-10.000) (Jonhson, 2000; 2001).

CONCLUSÃO

As informações gerais apresentadas neste estudo indicam que as interações envolvendo *P. naegelia* constituem uma importante componente da teia trófica no cerrado, considerando a diversidade de espécies vegetais e animais com as quais pode interagir. Questões para estudos futuros envolvem determinar quais atributos (e.g., abundância relativa, qualidade nutricional, características morfológicas) afetam a seleção de sementes por *P. naegelia*, estimar a porcentagem de consumo das sementes disponíveis no meio e investigar se este consumo resulta em mudanças qualitativas na comunidade vegetal. Este estudo ressalta a necessidade de se coletar dados quantitativos básicos sobre história natural, comportamento e ecologia de espécies de formigas granívoras sul-americanas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS¹

- Agosti D. e Johnson N.F. 2003. La nueva taxonomía de hormigas. In *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical* (F. Fernández, Ed), Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá. pp 45-48
- Batalha M.A. e Mantovani W. 2000. Reproductive phenological patterns of cerrado plant species at the Pé-de-Gigante reserve (Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and woody floras. *Rev. Brasil. Biol.* **60**: 129-145
- Bernstein R.A. 1974. Seasonal food abundance and foraging activity in some desert ants. *Am. Nat.* **108**: 490-498
- Bolton B. 1995. *A new general catalogue of the ants of the world*. Harvard University Press, Cambridge. 504pp
- Brown J.H., Reichman O.J. e Davidson D.W. 1979. Granivory in desert ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**: 201-227
- Carlson S.R. e Whitford W.G. 1991. Ant mound influence on vegetation and soils in a semiarid mountain ecosystem. *Am. Midl. Nat.* **126**: 125-139
- Carroll C.R. e Janzen D.H. 1973. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **4**: 231-257
- Coffin D.P. e Lauenroth W.K. 1990. Vegetation associated with nest sites of western harvester ants (*Pogonomyrmex occidentalis* Cresson) in a semiarid grassland. *Am. Midl. Nat.* **123**: 226-235
- Cogni R. e Freitas A.V.L. 2002. The ant assemblage visiting extrafloral nectaries of *Hibiscus pernambucensis* (Malvaceae) in a mangrove forest in Southeast Brazil (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **40**: 373-383
- Cole A.C. Jr. 1932. The relation of the ant, *Pogonomyrmex occidentalis* Cr., to its habitat. *Ohio J. Sci.* **32**: 133-146
- Cole A.C. Jr. 1968. *Pogonomyrmex harvester ants: a study of the genus in North America*. The University of Tennessee Press, Knoxville. 222 pp.
- Creighton W.S. 1952. Studies on Arizona ants (3). The habits of *Pogonomyrmex huachucanus* Wheeler and a description of the sexual castes. *Psyche* **59**: 71-81
- Creighton W.S. 1956. Studies on the North American representatives of *Ephebomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* **63**: 54-66
- Crist T.O. e Friesse C.F. 1994. The use of ant nests by subterranean termites in two semi-arid ecosystems. *Am. Midl. Nat.* **131**: 370-373
- Crist T.O. e MacMahon J.A. 1991a. Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrub-steppe ecosystem: the roles of temperature, trunk trails, and seed resources. *Environ. Entomol.* **20**: 265-275
- Crist T.O. e MacMahon J.A. 1991b. Individual foraging components of harvester ants: movement patterns and seed patch fidelity. *Ins. Soc.* **38**: 379-396
- Crist T.O. e MacMahon J.A. 1992. Harvester ant foraging and shrub-steppe seeds: interactions of seed resources and seed use. *Ecology* **73**: 1768-1779
- Davidson D.W. 1977. Foraging ecology and community organization in desert seed-eating ants. *Ecology* **58**: 725-737
- Davidson D.W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* **68**: 25-35
- Davidson D.W., Cook S.C., Snelling R.R. e Chua T.H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science* **300**: 969-972

¹ Conforme as regras da revista Insectes Sociaux

- Davidson D.W., Inouye R.S. e Brown J.H. 1984. Granivory in a desert ecosystem: experimental evidence for indirect facilitation of ants by rodents. *Ecology* **65**: 1780-1786
- De Vita J. 1979. Mechanisms of interference and foraging among colonies of the harvester ant *Pogonomyrmex californicus* in the Mojave desert. *Ecology* **60**: 729-737
- Dejean A., Schatz B., Orivel J. e Beugnon G. 1999. Prey capture behavior of *Psalidomyrmex procerus* (Formicidae: Ponerinae), a specialist predator of earthworms (Annelida). *Sociobiology* **34**: 545-554
- Del-Claro K. e Oliveira P.S. 1999. Ant-homoptera interactions in a Neotropical savanna: the honeydew-producing treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae). *Biotropica* **31**: 135-144
- Fisher B., Esposito M., Prado E., Ward P., Koo M., Thau D., Davis L., Trager J., Longino J. 2010. *Ants of the world: every ant tells a story and AntWeb provides tools for exploring the diversity and identification of ants (Hymenoptera: Formicidae)*. <http://www.antweb.org/browse.do?rank=genus&name=pogonomyrmex&project=worldants>. Data de acesso: 11 de março de 2010.
- Folgarait P.J. 1998. Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodivers. Conserv.* **7**: 1221-1244
- Hansen S.R. 1978. Resource utilization and coexistence of three species of *Pogonomyrmex* ants in an upper Sonoran grassland community. *Oecologia* **35**: 109-117
- Harrison J.S. e Gentry J.B. 1981. Foraging pattern, colony distribution, and foraging range of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *Ecology* **62**: 1467-1473
- Hobbs R.J. 1985. Harvester ant foraging and plant species distribution in annual grassland. *Oecologia* **67**: 519-523
- Hölldobler B. 1976. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **1**: 3-44
- Hölldobler B. e Wilson E.O. 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge. 732 pp
- Inouye R.S., Byers G.S. e Brown J.H. 1980. Effects of predation and competition on survivorship, fecundity, and community structure of desert annuals. *Ecology* **61**: 1344-1351
- Johnson R.A. 2000. Seed-harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) of North America: an overview of ecology and biogeography. *Sociobiology* **36**: 89-122
- Johnson R.A. 2001. Biogeography and community structure of North American seed-harvester ants. *Annu. Rev. Entomol.* **46**: 1-29
- Jorgensen C.D. e Porter S.D. 1982. Foraging behavior of *Pogonomyrmex owyhee* in southeast Idaho. *Environ. Entomol.* **11**: 381-384
- Kaspari M. 1996. Worker size and seed size selection by harvester ants in a Neotropical forest. *Oecologia* **105**: 397-404
- Kelrick M.I., MacMahon J.A., Parmenter R.R. e Sisson D.V. 1986. Native seed preferences of shrub-steppe rodents, birds and ants: the relationships of seed attributes and seed use. *Oecologia* **68**: 327-337
- Kugler C. 1984. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: foraging and competition. *Biotropica* **16**: 227-234
- Kugler C. e Hincapié M.D.C. 1983. Ecology of the ant *Pogonomyrmex mayri*: distribution, abundance, nest structure, and diet. *Biotropica* **15**: 190-198
- Kusnezov N. 1949. *Pogonomyrmex* del grupo *Ephebomyrmex* em la fauna de La Patagônia. *Acta Zool. Lilloana* **8**: 291-307
- Kusnezov N. 1951. El género *Pogonomyrmex* Mayr (Hym., Formicidae). *Acta Zool. Lilloana* **11**: 227-333

- Kusnezov N. 1959. La fauna de hormigas en el oeste de la Patagonia. *Acta Zool. Lilloana* **17**: 321-401
- Lattke J.E. 2006. A new species of *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) from gallery forests of the Orinoco Watershed, Venezuela. *Myrmecologische Nachrichten* **8**: 53-57 (excluír)
- Lavigne R.J. 1969. Bionomics and nest structure of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **62**: 1166-1175
- Leal I.R. e Oliveira P.S. 1995. Behavioral ecology of the Neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **37**: 373-383
- MacKay W.P. 1981. A comparison of the nest phenologies of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* **88**: 25-74
- MacKay W.P. 1985. A comparison of the energy budgets of three species of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia* **66**: 484-494
- MacKay W.P. e Mackay E.E. 1989. Diurnal foraging patterns of *Pogonomyrmex* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae). *Southwest. Nat.* **34**: 213-218
- MacMahon J.A., Mull J.F. e Crist T.O. 2000. Harvester ants (*Pogonomyrmex* spp.): their community and ecosystem influences. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **31**: 265-291
- McCoy E.D. e Kaiser B.W. 1990. Changes in foraging activity of the southern harvester ant *Pogonomyrmex badius* (Latreille) in response to fire. *Am. Midl. Nat.* **123**: 112-123
- Morehead S.A. e Feener D.H. Jr. 1998. Foraging behavior and morphology: seed selection in the harvester ant genus, *Pogonomyrmex*. *Oecologia* **114**: 548-555
- Motta P.E.F., Curi N. e Franzmeier D.P. 2002. Relation of soil and geomorphic surface in the Brazilian cerrado. In *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (P.S. Oliveira e R.J. Marquis, Eds), Columbia University Press, New York. pp 13-32
- Oliveira P.S., Rico-Gray V., Dias-Castelazo C. e Castillo-Guevara C. 1999. Interaction between ants, extrafloral nectaries, and insect herbivores in Neotropical coastal sand dunes: herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Funct. Ecol.* **13**: 623-631
- Oliveira-Filho A.T. e Ratter J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna* (P.S. Oliveira e R.J. Marquis, Eds), Columbia University Press, New York. pp 91-120
- Pirk G.I. e Lopez-de-Casenave J. 2006. Diet and seed removal rates by the harvester ants *Pogonomyrmex rastratus* and *Pogonomyrmex pronotalis* in the central Monte desert, Argentina. *Ins. Soc.* **53**: 119-125
- Pol R. e Lopez-de-Casenave J. 2004. Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the central Monte desert, Argentina. *J. Ins. Behav.* **17**: 647-661
- Powell S. e Franks N.R. 2006. Ecology and the evolution of worker morphological diversity: a comparative analysis with *Eciton* army ants. *Funct. Ecol.* **20**: 1105-1114
- Pulliam H.R. e Brand M.R. 1975. The production and utilization of seeds in plains grassland of southeastern Arizona. *Ecology* **56**: 1158-1167
- Ribas C.R., Schoereder J.H., Pic M. e Soares S.M. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale process regulating arboreal ant species richness. *Austral. Ecol.* **28**: 305-314
- Rico-Gray V. 1993. Use of plant-derived food resources by ants in the dry tropical lowlands of Coastal Veracruz, México. *Biotropica* **25**: 301-315

- Rico-Gray V. e Oliveira P.S. 2007. *The ecology and evolution of ant-plant interactions*. University of Chicago Press, Chicago. 331 pp
- Rissing S.W. 1981. Foraging specializations of individual seed harvester ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **9**: 149-152
- Rogers L.E. 1974. Foraging activity of the western harvester ant in the shortgrass plains ecosystem. *Environ. Entomol.* **3**: 420-424
- Rosa R., Lima S.C. e Assunção W.L. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Soc. Nat.* **3**: 91-108
- Samson D.A., Philippi T.E. e Davidson D.W. 1992. Granivory and competition as determinants of annual plant diversity in the Chihuahuan desert. *Oikos* **65**: 61-80
- Taber S.W. 1998. *The world of the harvester ants*. Texas A & M University Press, College Station. 213 pp
- Tizo-Pedroso E. e Del-Claro K. 2007. Cooperation in the neotropical pseudoscorpion, *Paratemnoides nidificator* (Balzan, 1888): feeding and dispersal behavior. *Insec. Soc.* **54**: 124-131
- Traniello J.F.A. 1989. Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* **34**: 191-210
- Tschinkel W.R. 2004. The nest architecture of the Florida harvester ant, *Pogonomyrmex badius*. *J. Insect Sci.* **4**: 1-21
- Vasconcelos H.L., Pacheco R., Silva R.C., Vasconcelos P.B., Lopes C.T., Costa A.N. e Bruna E.M. 2009. Dynamics of the leaf-litter arthropod fauna following fire in a Neotropical woodland savanna. *PLoS ONE* **4**: e7762. doi:10.1371/journal.pone.0007762
- Went F.W., Wheeler J. e Wheeler G.C. 1972. Feeding and digestion in some ants (*Veromessor* and *Manica*). *BioScience* **22**: 82-88
- Whitford W.G. 1978a. Foraging in seed-harvester ants *Pogonomyrmex* spp. *Ecology* **59**: 185-189
- Whitford W.G. 1978b. Structure and seasonal activity of Chihuahua Desert ant communities. *Ins. Soc.* **25**: 79-88
- Whitford W.G. e Ettershank G. 1975. Factors affecting foraging activity in Chihuahuan Desert harvester ants. *Environ. Entomol.* **4**: 689-696
- Whitford W.G., Johnson P. e Ramirez J. 1976. Comparative ecology of the harvester ants *Pogonomyrmex barbatus* (F. Smith) and *Pogonomyrmex rugosus* (Emery). *Insec. Soc.* **23**: 117-132
- Willard J.R. e Crowell H.H. 1965. Biological activities of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyhee*, in central Oregon. *J. Econ. Entomol.* **58**: 484-489
- Wilson E.O. 1971. *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge. 548 pp
- Wilson E.O. 1987. Causes of ecological success: the case of the ants. *J. Anim. Ecol.* **56**: 1-9
- Wirth R., Herz H., Ryel R., Beyschlag W. e Hölldobler B. 2003. *Herbivory of leaf-cutting ants: a case study on Atta colombica in the tropical rainforest of Panama*. Springer Verlag, Berlin. 230pp
- Yamamoto M. e Del-Claro K. 2008. Natural history and foraging behavior of the carpenter ant *Camponotus sericeiventris* Guérin, 1838 (Formicinae, Campotonini) in the Brazilian tropical savanna. *Acta Ethol.* **11**: 55-65