



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

MÁRIO HERCULANO DE OLIVEIRA

**ESTRATÉGIAS DE FORRAGEAMENTO DE *CONSTRICOTERMES*
CYPHERGASTER (TERMITIDAE, NASUTITERMITINAE)**

**CAMPINA GRANDE
2019**

MÁRIO HERCULANO DE OLIVEIRA

**ESTRATÉGIAS DE FORRAGEAMENTO DE *CONSTRICOTERMES*
CYPHERGASTER (TERMITIDAE, NASUTITERMITINAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Área de concentração: Biodiversidade

Orientador: Profa. Dra. Maria Avany Bezerra Gusmão

**CAMPINA GRANDE
2019**

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

O48e Oliveira, Mário Herculano de.
Estratégias de forrageamento de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) [manuscrito] / Mário Herculano de Oliveira. - 2019.
50 p. : il. colorido.
Digitado.
Dissertação (Mestrado em Pós Graduação em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2019.
"Orientação : Profa. Dra. Maria Avany Bezerra Gusmão, Departamento de Biologia - CCBS."
1. Biologia alimentar. 2. Cupins. 3. Forrageio. 4. Insetos sociais. I. Título
21. ed. CDD 595.7

MÁRIO HERCULANO DE OLIVEIRA

**ESTRATÉGIAS DE FORRAGEAMENTO DE *CONSTRICOTERMES*
CYPHERGASTER (TERMITIDAE, NASUTITERMITINAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Área de concentração: Biodiversidade

Aprovada em: 28/02/2019.

BANCA EXAMINADORA



Prof. Dra. Maria Avany Bezerra Gusmão (Orientador)
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)



Prof. Dr. Og Francisco Fonseca de Souza
Universidade Federal de Viçosa (UFV)



Prof. Dr. Sérgio de Faria Lopes
Universidade Estadual da Paraíba (UEPB)

A todos (as) que dedicam suas vidas para que a ciência nunca deixe de ser importante, DEDICO.

AGRADECIMENTOS

A Deus, que nunca deixou de me amar, nem de estar ao meu lado em todos os meus dias de vitórias e de derrotas. Aos meus familiares, por sempre me fornecerem companhia, por reclamarem quando eu passava muito tempo acordado, resolvendo os chamados “abacaxis”, e por me proporcionarem momentos de descontração importantes para que eu não perdesse meu “juízo”, no decorrer da minha caminhada acadêmica até aqui.

A meu avô (*in memoriam*), que sempre foi um motivo para eu sentar, respirar e criar forças para seguir em frente novamente e falar no fim de tudo “É, vô... O tempo vai passando e aos poucos eu estou amadurecendo minha forma de enxergar a vida como um todo. Queria que você também estivesse aqui, me vendo vencer cada batalha”.

À professora Maria Avany Bezerra Gusmão, pela paciência em ouvir e discutir minhas ideias, pelas orientações quanto a prazos e ajustes metodológicos, pelas leituras sugeridas ao longo dessa orientação e pela dedicação notória, sempre pensando no meu crescimento.

Aos meus colegas de laboratório de Ecologia de Térmitas – LET - e equipe (especialmente a Dayrlla e Estefany), por todo o auxílio nas coletas de dados e discussões em laboratório e em campo, as quais foram extremamente válidas para a execução de todas as etapas deste trabalho. Também agradeço a Rhian, D’Ávilla e a Ana Vitória por também terem contribuído nas coletas.

Aqui deixo um agradecimento especial também à Claudilene, por todas as vezes que me fez companhia no campo e no laboratório. Pelas conversas e por não me abandonar naquela Estação de coleta, quando o trabalho apertou e só sobramos nós dois. Você realmente merecia mais que um parágrafo inteiro de agradecimento (kkkkk), mas acredito que o pouco que escrevi é algo simbólico e você sabe o quão sou grato pela contribuição que você teve neste trabalho.

Agradeço a Arleu, Mikaela, Nathálya, Priscilla, Joanna Rayelle, Rebeca, ao pessoal do LET e a todos que me apoiaram no período da seleção. Foi um período difícil e vocês foram de fundamental importância para que eu persistisse em meu objetivo.

Aos colegas de classe: D’Ávilla, Diego, Eyllen, Franciely, Ignácio, Lamara, Maria Luísa, Mayara, Nathalia e Railla, pelos momentos de amizade, pelas discussões sobre os projetos e trabalhos paralelos e pelo apoio dado durante todo esse tempo. Também

deixo meus agradecimentos aos outros colegas do corpo docente do PPGEC, Anderson, Erimáigna, Fernanda, Graciele, Jéssica, Lidiane e Válbia pelas boas discussões, bem como momentos de descontração e até mesmo pela formação de parcerias.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação e ao seu corpo docente, em especial: Maria Avany Bezerra Gusmão, André Luiz Machado Pessanha, José Etham de Lucena Barbosa, Joseline Molozzi, Rômulo Romeu da Nóbrega Alves, Sérgio de Faria Lopes, Thelma Lúcia Pereira Dias, e Tacyana Pereira Ribeiro de Oliveira, que contribuíram por meio das disciplinas e debates, para o desenvolvimento desta pesquisa e do meu amadurecimento como pesquisador.

À banca examinadora, por todas as excelentes contribuições às quais servirão para o impulsionamento da qualidade deste trabalho e para o meu crescimento como cientista.

Aos funcionários do PPGEC/UEPB, em especial a Júlio César G. Porto, pela presteza e atendimento quando foi necessário, pelas boas conversas e pelas risadas nos momentos de descontração regados de histórias e piadas.

Aos funcionários da Estação Experimental de São João do Cariri, na pessoa do senhor Gilberto, por todo o acolhimento e atenção prestados durante os períodos de coleta de dados. Também deixo meu sincero agradecimento aos alunos da UFPB que também estavam na Estação no período de coleta e acabaram por também torcer pela realização deste trabalho. Também deixo meus agradecimentos aos funcionários do Laboratório de Solos do DSER, da Universidade Federal da Paraíba, pela atenção prestada no processo de realização de parte das análises nutricionais.

Agradeço à CAPES pela concessão da bolsa, a qual foi fundamental para a realização de diversas partes do trabalho.

RESUMO

A exploração dos recursos alimentares é fundamental para o sucesso das espécies no ambiente, e compreender as estratégias utilizadas para captura do alimento implica em fornecer dados importantes para a conservação das espécies e das comunidades biológicas. *Constrictotermes cyphergaster* forrageia em trilhas abertas e explora ampla gama de recursos alimentares, não se conhecendo ainda as razões por trás de uma dieta tão variada. Assim, estudar os links entre o consumo e as características dos recursos explorados, bem como a organização dos indivíduos no forrageio auxiliam a compreender a participação dessa espécie na manutenção dos ambientes áridos em que a mesma se distribui. O estudo de campo foi conduzido na Estação Experimental de São João do Cariri, localizada em São João do Cariri, Paraíba, Brasil. O trabalho foi dividido em dois capítulos, 1. Foram quantificados os teores de N, P, K e Mg dos recursos *Cenostigma pyramidale* e *Aspidosperma piryfolium*. Os substratos desses recursos foram coletados em diferentes alturas após o monitoramento do forrageio dos cupins de 10 ninhos, ocorridos em 15 dias, em outubro de 2018. As distâncias máximas das trilhas de forrageio foram marcadas, além do tempo de forrageio para os recursos consumidos, seja em árvores vivas e/ou na superfície do solo. Estes últimos, presentes em diferentes distâncias do ninho, foram pesados de forma a verificar a relação entre a disponibilidade dos mesmos e a média de distância percorrida pelos cupins durante os forrageios. Verificamos significância para K em função da altura dos recursos, bem como diferença significativa no tempo de forrageio e na distância das trilhas. Quando levada em consideração a massa dos recursos em cada uma das distâncias utilizadas, não houve significância na extensão das trilhas. A significância para K pode ser explicada pela relação existente no acúmulo do mineral como estratégia de defesa das plantas contra herbívoros. O capítulo agrega informações sobre as estratégias alimentares dos cupins em regiões semiáridas, assim como destaca a necessidade da preservação da vegetação existente em ambientes habitados por *C. cyphergaster*. No capítulo 2, quatro medidas corpóreas foram avaliadas a partir de 120 operários para verificar dimorfismo da casta operária de *C. cyphergaster*. A proporção de cada morfotipo foi estimada em 10.000 operários, coletados em 10 ninhos. Comportamento dos operários durante o forrageio, o número de interações entre eles e o volume do papo de 200 desses indivíduos foram analisados. As análises implicaram na diferença morfométrica entre os operários, corroborados pelos componentes principais que resultaram na formação de dois grupos. Houve variação significativa na quantidade de indivíduos de cada morfotipo, no número de interações durante o período de forrageio e no volume do papo. Os resultados fundamentam a afirmação de que operários de *C. cyphergaster* são dimórficos e possuem funções distintas durante o período de forrageio.

Palavras – Chave: Biologia alimentar, Cupins, Forrageio, Insetos sociais.

ABSTRACT

The exploration of food resources is fundamental to the success of species in the environment and understand the strategies utilized to food catch implies in provide important data to the conservation of species and biological communities. *Constrictotermes cyphergaster* forages in open foraging trails and explores a lot of food resources, not knowing yet the reasons behind its varied diet. So, study the links between the consumption and characteristics of explored resources, as well as individuals organization at the foraging can auxiliate to understand the participation of this specie in the maintenance of arid environments that are distributed. The study was conducted in the Experimental Station of São João do Cariri, located in the São João do Cariri municipality, Paraíba, Brazil. Work was divided in two chapters, 1. The contents of N, P, K and Mg of resources were quantified from *Cenostigma pyramidale* e *Aspidosperma piryfolium*. The resources substrates were collected after the foraging monitoring of 10 nests, occurred in 15 days of october of 2018. The maximum and minimum distances of foraging trails were marked, besides the foraging time for the consumed resources, whether in live trees and/or disposed in the soil surface. The latter cited, disposed in different distances of the nests, were weighed to verify the the relation between the resources disponibility and the mean of distance traveled by termites during the foraging events. We verified significance for K in function of the resources height, as well as significative difference in the foraging time and trails distance. When utilized the weight of resources in each distances utilized, there was not significance in the trails extension. The significance of K can be explained by the relation existent in the accumulation of the mineral by the plant species as defense strategy against herbivores. Chapter aggregate informations about the food strategies of termites in semiarid regions, as well as highlights the need to preservation of the vegetation existent in environments inhabited by *C. cyphergaster*. In the chapter 2, four body measures were evaluated from 120 workers to verify dimorphism in the worker caste of *C. cyphergaster*. The proportion of each morphotype was estimated from 10.000 workers collected from 10 nests. Workers behavior during the foraging, number of interactions between them and crop volume of 200 of these individuals were analyzed. The analyzes implied in morphometric differences between the workers, corroborated by the principal components that resulted in two groups. There was significative variations in the individuals quantity of each morphotype, in the number of interactions during the foraging and in the crop volume. Results substantiate the affirmation that the workers of *C. cyphergaster* are dimorphic and have distinct functions during the foraging.

Key words: Food biology, Termites, Foraging, Social insects.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 -	Localização da Estação Experimental São João do Cariri, Paraíba, Brasil..	16
Figura 2 -	Metodologia aplicada para verificação da relação entre disponibilidade de recursos e extensão das trilhas do cupim <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) em área de caatinga. Cada círculo demarca a área de coleta do material disposto (massa disponível) no solo ao redor da árvore suporte do ninho.....	26
Figura 3 -	Quantidade de nutrientes disponíveis nos itens alimentares consumidos por operários de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) na superfície de galhos de árvores adultas de <i>Cenostigma pyramidale</i> (Fabaceae: Caesalpinoidae) e na superfície do solo. Cada ponto gráfico corresponde a um item de forrageamento, seu teor do respectivo nutriente avaliado e a altura desde o solo até onde o recurso era localizado.....	27
Figura 4 -	Quantidade de nutrientes disponíveis nos itens alimentares consumidos por operários de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) na superfície de galhos de árvores adultas de <i>Aspidosperma piryfolium</i> (Apocynaceae) e na superfície do solo. Cada ponto gráfico corresponde a um item de forrageamento, seu teor do respectivo nutriente avaliado e a altura desde o solo até onde o recurso era localizado.....	28
Figura 5 -	Comparação do tempo de consumo em função do tipo de recurso explorado por <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) em ambiente de mata seca, nordeste do Brasil. (AS: eventos de forrageio em que a espécie consumiu superfície dos galhos de árvores e de recursos presentes na superfície do solo; A: eventos de forrageio em que a espécie consumiu apenas a superfície dos galhos de árvores; S: eventos de forrageio em que a espécie consumiu apenas recursos presentes na superfície do solo).....	29
Figura 6 -	Diferença média do tamanho das trilhas de forrageio de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) em função do tipo de recurso explorado durante forrageio em ambiente de mata seca, nordeste do Brasil. (AS: eventos de forrageio em que a espécie consumiu superfície dos galhos de árvores e de recursos presentes na superfície do solo; A: eventos de forrageio em que a espécie consumiu apenas a superfície dos galhos de árvores; S: eventos de forrageio em que a espécie consumiu apenas recursos presentes na superfície do solo).....	30
Figura 7 -	Distância das trilhas de forrageio percorridas por <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) em função da disponibilidade de recursos próximos do ninho (valores expressos em massa), observados em ambiente de mata seca, nordeste do Brasil. Cada ponto gráfico representa a massa de recursos potenciais disponível em uma determinada distância da árvore suporte do ninho e a média aritmética da distância das trilhas percorrida pelo ninho.....	31
Figura 8 -	Morfologia dos pronotos de operários dimórficos de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) - (esquerda: operário menor) M1, (direita: operário maior) M2.....	40
Figura 9 -	Coloração da cabeça de operários dimórficos de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera). Cápsula cefálica marrom (M1- operário menor) e cápsula cefálica preta (M2- operário maior).....	41

Figura 10	Análise de componentes principais para a presença de dois morfotipos (M1 – operário menor e M2 – operário maior) de operários de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera). (A) comprimento da cabeça, (B) largura máxima da cabeça, (C) largura na base das mandíbulas, (D) largura do labro, (E) altura máxima da cabeça, (F) comprimento do pronoto, (G) largura do pronoto, (H) comprimento da tibia, (I) comprimento do fêmur e (J) largura do fêmur.....	42
Figura 11	Quantidade de operários dimórficos presentes em ninhos de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera). Cada ponto gráfico corresponde à quantidade de indivíduos presente em um ninho. M1 – operário menor; M2 – operário menor.....	43
Figura 12	Total de interações de indivíduos da casta de operários de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) em eventos de forrageio. Legenda: ninhos (N1-N6). morfotipo M1 - menor e M2 - maior.	43
Figura 13	Operário maior (M2) de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) na borda de trilha de forrageio em posição e postura semelhante à dos soldados.....	44
Figura 14	Operários maiores (M2) de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) observados junto a soldados em início de evento de forrageio. A imagem da esquerda representa o início da saída dos indivíduos prestes a iniciar a atividade. A imagem da direita representa a saída dos indivíduos de uma abertura de um ninho da espécie.....	45
Figura 15	Volume (mm ³) do papo de operários de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Blattodea: Isoptera) em função de seus morfotipos, menor (M1) e maior (M2). Legenda: ninhos (N1-N5). Os pontos indicam o volume de papo de cada operário analisado.....	45

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

K	Potássio
N	Nitrogênio
M1	Morfotipo 1
M2	Morfotipo 2
Mg	Magnésio
P	Fósforo
ha	Hectares
mm	Milímetros
m	Metros
gl	Graus de Liberdade

SUMÁRIO

1.0	INTRODUÇÃO GERAL.....	12
1.1	FORAGEIO.....	12
1.2	Insetos sociais: sociabilidade, polietismo e polimorfismo.....	13
1.3	Constrictotermes cyphergaster.....	15
2.0	ÁREA DE ESTUDO.....	16
3.0	REFERÊNCIAS.....	16
4.0	CAPÍTULO I.....	21
5.0	CAPÍTULO II.....	37

1 - INTRODUÇÃO GERAL

1.1 Forrageio

Todos os organismos vivos necessitam adquirir nutrientes que possibilitem a sustentação de suas necessidades de crescimento, manutenção das atividades metabólicas, performance reprodutiva e sistema imune (POISSONNIER et al., 2018). Para isso, atividades como o forrageio necessitam de eficiência em sua execução, para que os indivíduos supram a demanda necessária para a sua sobrevivência. E, para a sua otimização, o ato de forragear está envolvido com diversos fatores ambientais, como temperatura, umidade do ar, teor nutricional do recurso e até mesmo o fotoperíodo (LENZ et al., 1982; WALLER; LA FAGE, 1987; 1988; LIU et al., 2005). A variabilidade qualitativa nutricional entre os recursos alimentares possibilitou aos insetos o desenvolvimento de diversas adaptações para a exploração dos recursos e suprimento de sua demanda energética (PANIZZI; PARRA, 2012). No caso dos cupins, insetos categorizados de acordo com o seu hábito alimentar, as estratégias alimentares são diversas (BIGNELL, 2018).

Durante o forrageio os cupins preferem consumir recursos com melhor qualidade nutricional (HIGASHI et al., 1992). Além disso, cupins superiores (aqueles que tem simbiose com procariontes) consomem recursos em função da densidade, fato relacionado com o investimento em seu consumo (ALMEIDA et al., 2018). Desta forma, o forrageio dos cupins aparenta estar relacionado com a extensão de seus túneis e trilhas, e a demanda de energia das colônias, de forma que as atividades de captura do alimento possam ser governadas pela adequação dos recursos (ARAÚJO et al., 2017).

Não obstante, a qualidade do alimento também influencia a atividade de sua captura, levando os indivíduos a optarem pelo recurso que proporciona maior quantidade de energia, com o menor gasto energético por forrageio (BERNAYS, 1985; NALEPA, 1994). Nesse contexto, a condição da madeira (viva ou morta) é importante para sua adequação como recurso a ser explorado, sendo o consumo de madeira viva raramente registrado para representantes da família Termitidae, e o consumo de madeira morta relacionado com o aumento da quantidade de nutrientes disponíveis, aumento da umidade e pré-digestão da mesma (MARTIN, 1979; LIMA; COSTA-LEONARDO, 2007).

Todavia, os cupins são diferenciados de outros grupos de insetos sociais pela alimentação e pelo tipo de moléculas que compõe os substratos de sua dieta, destacando-se a capacidade para digerir a lignocelulose (AHMAD et al., 2018). Para esses insetos, possuir

uma dieta baseada em celulose e derivados requer diversos processos que não envolvem apenas modificações físico-químicas intestinais, mas também a manutenção de interações com seus simbioss (LAFAGE; NUTTING, 1978; WALLER; LAFAGE, 1987; NALEPA, 2015).

Na colônia de cupins, a casta dos operários é encarregada das atividades de coleta de alimento durante o forrageio, bem como outras funções como a alimentação dos indivíduos de outras castas (soldados e reprodutores) e construção do ninho (EGGLETON, 2011). O alimento coletado pelos operários é considerado recurso energético básico da colônia (LIMA; COSTA-LEONARDO, 2007), e a eficiência na coleta do alimento se faz fundamental para a manutenção da mesma. Para isso, durante o forrageio há proteção dos operários de espécies de cupins que forrageiam em trilhas abertas. Essa proteção é feita pelos soldados, que ficam nas bordas das trilhas de forrageio, e.g. *Hospitalitermes* (MIURA; MATSUMOTO, 1998).

1.2 Insetos sociais: sociabilidade, polietismo e polimorfismo

Os insetos sociais fazem parte de um grande e bem sucedido grupo de insetos, em que muitas espécies agem como engenheiras do ecossistema ou prestando serviços ecológicos ao ambiente (CHAPMAN; BOURKE, 2001). Nesse grupo de insetos, alguns indivíduos “abrem mão” de sua capacidade reprodutiva para sustentar uma quantidade reduzida de reprodutores nas suas colônias (MIURA et al., 1998). No entanto, a relação entre as castas e a diferenciação e determinação das tarefas dos indivíduos não é direta, podendo os indivíduos de uma mesma casta desempenharem funções diferentes (WATSON et al., 1985). Desta forma, não apenas compreender o desenvolvimento, mas também o comportamento desses indivíduos é relevante para o entendimento das variáveis envolvidas com suas estratégias de exploração dos recursos alimentares.

A evolução da eussocialidade nos insetos é um dos maiores mistérios na biologia. Esse caráter estar presente em diversos grupos, e grandes colônias com divisão complexa de castas e comportamento são vistas apenas em Hymenoptera e Isoptera (HOWARD; THORNE, 2011). Apesar de compartilharem essas características, os cupins se diferenciam dos Hymenoptera sociais por possuírem duas castas altruístas – soldados e operários – (ROISIN; KORB, 2011). Além disso, os cupins se diferenciam de Hymenoptera por serem hemimetábolos diploides, compreendendo seu desenvolvimento um número de instares progressivo com poucas diferenças morfológicas entre a última muda e os alados (ROISIN, 2000).

Além de ter desenvolvimento diferenciado, se comparados a outros grupos de insetos sociais, o desenvolvimento dos indivíduos das colônias dos cupins também se diferencia entre suas famílias. Entre os Termitidae (cupins superiores) ocorre uma separação irreversível a partir dos primeiros instares larvais, encontrando-se nesse estágio indivíduos que podem se diferenciar em uma linhagem ninfal (que leva à formação de alados), ou em uma linhagem áptera (ROISIN, 2000). Os Kalotermitidae e os Termopsidae possuem indivíduos com característica de “totipotência”, são os chamados pseudergates, indivíduos que podem se diferenciar em indivíduos de outras castas, de acordo com a necessidade da colônia (GRASSÉ; NOIROT, 1947; GRASSÉ, 1949).

A diferença entre o tamanho, a forma e o comportamento dos indivíduos intra e intercastas é comum entre os cupins. No entanto, características comportamentais e evolutivas relacionadas a atividade de forrageio desses insetos ainda são pouco compreendidas (MIURA; MATSUMOTO, 1998; TRANIELLO; LEUTHOLD, 2000). Sabendo-se, entretanto, que os padrões de divisão de trabalho nos insetos sociais aparentam variação entre as espécies, e possui alto grau de especificidade (ABE, 1987; TRANIELLO; ROSENGAUS, 1997). O que eleva a importância de se verificar os padrões específicos das espécies.

Apesar de não ser uma característica comum a todos os grupos de insetos sociais, os mesmos podem possuir divisão de funções por idade, o que chamamos de “polietismo” (WILSON, 1971; BESHES; FEWELL, 2001; HÖLLDOBLER; WILSON, 2009). Todavia, a atividade exploratória dos recursos muda entre indivíduos de uma mesma espécie, tendo em vista que o comportamento de forrageio pode ser influenciado por características biológicas e capacidades individuais dos organismos (BELL, 1990). Esse fato gera hipóteses de como os indivíduos podem mudar seu tamanho e comportamento de acordo com a função exercida na atividade. Além disso, ocorre a divisão de trabalho por subcastas polimórficas, com modificações morfológicas para funções específicas, principalmente defesa (OSTER; WILSON, 1978; HÖLLDOBLER; WILSON, 2009; GRÜTER et al., 2012). Essas características estão presentes em táxons de cupins da família Termitidae e também são relacionadas com o sexo dos indivíduos (HAIFIG et al., 2012).

O altruísmo e o polimorfismo podem estar relacionados com a exploração dos recursos, sendo o comportamento de forrageio uma atividade de natureza coletiva, composta pela integração de ações individuais (TRANIELLO; LEUTHOLD, 2000). Tendo isso em vista, a compreensão da organização dos indivíduos durante o forrageio é fundamental para agregar informações relacionadas com as vantagens de se possuir o polimorfismo em suas colônias.

1.3 *Constrictotermes cyphergaster*

Cupim da família Termitidae, subfamília Nasutitermitinae, *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) está presente em territórios do centro do Brasil, Paraguai, Bolívia e norte da Argentina (MATHEWS, 1977; CONSTANTINO, 1998). No Brasil, esse cupim se distribui em áreas de mata seca, sendo dominante dentre as espécies de cupins que habitam áreas de caatinga, com média de densidade de ninhos 59/ha (VASCONCELLOS et al., 2007).

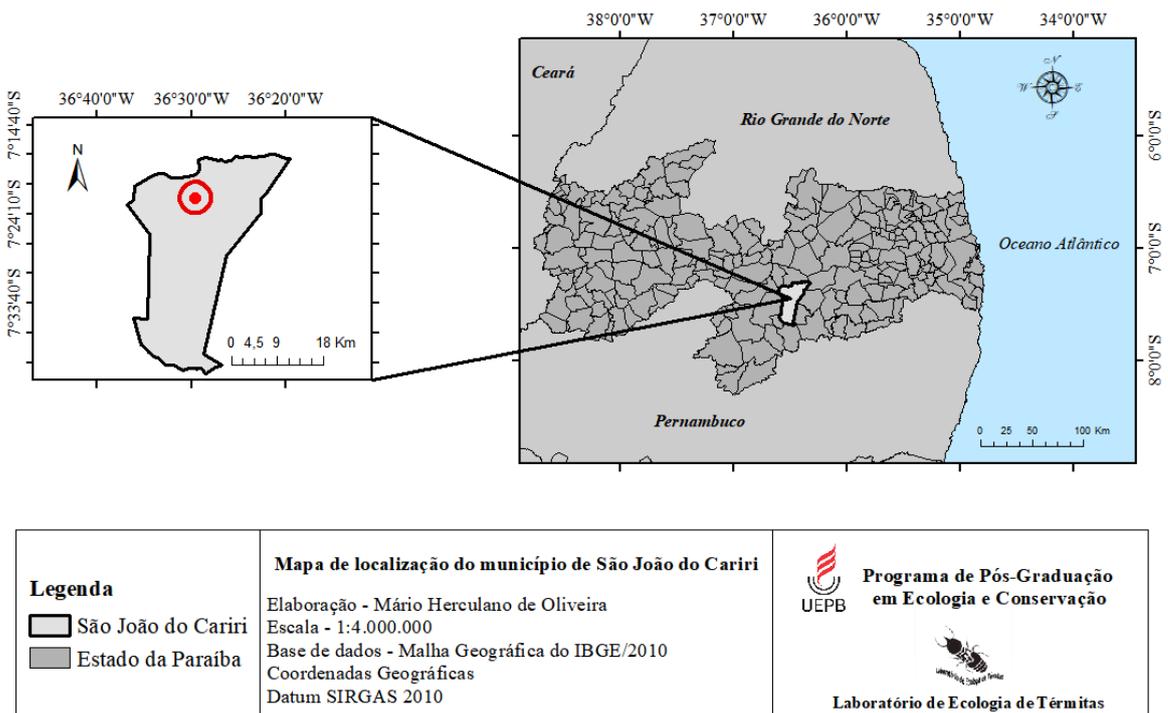
Essa espécie forrageia em trilhas abertas e explora uma ampla gama de recursos alimentares, como a superfície da casca de árvores vivas, madeira em diferentes estágios de decomposição, líquens, serapilheira e plantas cactáceas (MOURA et al., 2006a; BARBOSA-SILVA, 2014). *C. cyphergaster* chega a consumir cerca de 44.5 ± 14.7 kg da biomassa vegetal em áreas de caatinga, o equivalente a 13% de toda a madeira morta produzida por ano (MOURA et al., 2008). Além do consumo voraz da madeira, a espécie também possui comportamento indicativo de estocagem de alimento no interior de seus ninhos (BEZERRA-GUSMÃO, 2008), resultando na formação de um ambiente nutricionalmente vantajoso até mesmo para seus inquilinos. No entanto, algumas informações sobre seu comportamento alimentar ainda não foram geradas e dados que complementem o entendimento sobre a diversidade de sua dieta se fazem importantes para a compreensão sobre a ecologia trófica desses insetos em áreas de ambiente semiárido.

O gênero *Constrictotermes* foi caracterizado por Mathews (1977) como possuidor de operários dimórficos, apontando diferenças na coloração de sua cápsula cefálica e segmentos abdominais, bem como na largura de seu pronoto. No entanto, Moura et al. (2006b) afirmaram inexistência de dimorfismo para a casta operária de *C. cyphergaster*. Desta forma, frente ao tipo de forrageio caracterizado para esse cupim e, considerando, a riqueza de itens alimentares que compõem sua dieta, compreender o comportamento de seus operários durante o forrageio é uma atividade que agrega informações sobre ecologia de térmitas. Para isso, se faz necessário verificar se seus operários são dimórficos, e se existe divisão de trabalhos entre seus operários e, conseqüentemente, entender a forma como esses indivíduos exploram os recursos alimentares.

2.0 - ÁREA DE ESTUDO

O estudo de campo foi conduzido na Estação Experimental de São João do Cariri (Fig. 1) que é vinculada ao centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba (UFPB). A Estação está localizada no município de São João do Cariri ($36^{\circ}31'W$; $7^{\circ}22'S$), Paraíba, Nordeste do Brasil, e possui 310 ha de área total. A vegetação arbustiva é predominante na área, com registro das famílias Apocynaceae, Burseraceae, Cactaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae e Leguminosae (BARBOSA et al., 2007). Espécies pertencentes a algumas destas famílias foram relatadas como suporte para os ninhos de *C. cyphergaster* (BEZERRA-GUSMÃO et al., 2013), bem como a área de estudo possui alta densidade de ninhos desse cupim (MÉLO; BANDEIRA, 2004).

Figura 1 – Localização da Estação Experimental São João do Cariri, Paraíba, Brasil.



Fonte: autoria própria

3.0 – REFERÊNCIAS

ABE, T. Evolution of life types in termites. In: KAWANO, S.; CONNELL, J. H.; HIDAKA, T. (eds.). Evolution and Coadaptation in Biotic Communities. Tokyo: **University of Tokyo Press**, 1987, p.125-148.

AHMAD, T.; NABI, S.; HUMERA, Q. Biotechnology: A Tool in Termite Management. In: KHAN, Md. A.; AHMAD, T. (eds.). Termites and Sustainable Management. **Sustainability**

in **Plant and Crop Protection**, 2018, v.2, p.289-315. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-68726-1>

ALMEIDA, C.S.; CRISTALDO, P.; DESOUZA, O.; BACCI, L.; FLORENCIO, D.F.; CRUZ, N.G.; SANTOS, A.A.; SANTANA, A.S.; OLIVEIRA AP.; LIMA AP.; ARAÚJO, A.P.A. Resource density regulates the foraging investment in higher termite species. **Ecological Entomology**, v.43, p.371-378, 2018. Doi: 10.1111/een.12508.

ARAÚJO, A.P.A.; CRISTALDO, P.F.; FLORENCIO, D.F.; ARAÚJO, F.S.; DESOUZA, O. Resource suitability modulating spatial co- occurrence of soil- forager termites (Blattodea: Termitoidea). **Austral Entomology**, v.56, p.235-243, 2017.

BARBOSA, M. R. V.; LIMA, I. B.; LIMA, J. R.; CUNHA, J. P.; AGRA, M. F.; THOMAS, W. W. Vegetação e Flora no Cariri Paraibano. **Oecologia Brasiliensis**, v.11, p.313-322, 2007.

BARBOSA-SILVA, A. M. Liquens Associados à Alimentação de *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestre, 1901) (Isoptera, Termitidae) no Semiárido Brasileiro. Campina Grande, 2014. 47p. (Dissertação, Mestrado em Ecologia e Conservação) Universidade Estadual da Paraíba. 2014.

BEZERRA-GUSMÃO, M. A. História Natural e Ecologia de *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) (Isoptera; Termitidae) 17ivisi Área de Caatinga Arbustiva, Paraíba, Brasil. João Pessoa, 2008. 130p. (Tese, Doutorado em Ciências Biológicas) Universidade Federal da Paraíba. 2008.

BEZERRA-GUSMÃO, M. A.; MARINHO, R. A.; KOGISO, K. A.; BANDEIRA, A. G.; BARBOSA, M. R. V. Nest dynamics of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) and its association whit the supporting vegetation in a semiarid área, Northeast, Brazil. **Journal of Arid Environments**, v.91, p.1-6, 2013. Doi: 10.1016/j.jaridenv.2012.11.003

BELL, W. J. Searching behavior patterns. **Annual Review of Entomology**, v.35, p.447-467, 1990.

BERNAYS, E. A. Regulation of feeding behavior. **Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology**, v.4, p.1-32, 1985.

BESHERS, S.N.; FEWELL, J.H. Models of division of labor in social insects. **Annual Review of Entomology**, v.46, p.413-440, 2001.

BIGNELL, D. E. Wood-Feeding Termites. In: ULYSHEN, M. D. (ed.) Saproxylic Insects: Diversity, Ecology and Conservation. **Springer**, 2018, v.1, p.339-373.

CHAPMAN, R. E.; BOURKE, A. F. G. The influence of sociality on the conservation biology of social insects. **Ecology Letters**, v.4, p.650-662, 2001. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00253.x>

CONSTANTINO, R. Catalog of the living termites of the new world (Insecta: Isoptera). **Arq. Zool.**, v.35, p.135-231, 1998.

EGGLETON, P. An Introduction to Termites: Biology, Taxonomy and Functional Morphology. In: BIGNELL, E.; ROINSIN, E.; LO, N. (eds.) *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Vancouver: **Springer**, 2011, v.2, p.1-24. Doi: 10.1007/978-90-481-3977-4

GRASSÉ, P. P.; NOIROT, C. Le polymorphisme social du tennite à cou jaune (*Calotermes jlavicollis* F.). Les faux-ouvriers ou pseudergates et les mues regressives. **Comptes rendus de l'Académie des Sciences**, v.224, p.219-221, 1947.

GRASSÉ, P. P. Ordre des Isoptères ou Termites. In: GRASSÉ, P. P. *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. Paris: Masson, 1949, v.9, p. 408-544.

GRÜTER, C.; MENEZES, C.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. RATNIEKS, F. L. W. A morphologically specialized soldier caste improves colony defense in a neotropical eusocial bee. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.109, p.1182–1186, 2012. Doi: 10.1073/pnas.1113398109

HAIFIG, Y.; LEONARDO, F. C.; COSTA, F. F.; COSTA-LEONARDO, A. M. On the Apterous Line of the Termite *Velocitermes heteropterus* (Isoptera: Termitidae): Developmental Pathways and Cellulose Digestion. **Zoological Science**, v.29, p.815-820, 2012. <http://dx.doi.org/10.2108/zsj.29.815>

HIGASHI, M.; ABE, T.; BURNS, T. P. Carbon-Nitrogen balance and termite ecology. **Proc. R. Soc. Lond. B**, v.249, p.303-308, 1992.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E.O. *The Superorganism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*. New York: **W.W. Norton & Company**, 2009, 544p.

HOWARD, K. J.; THORNE, B. L. Eusocial Evolution in Termites and Hymenoptera. In: BIGNELL, E.; ROINSIN, E.; LO, N. (eds.) *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Vancouver: **Springer**, 2011, v.2, p.1-24. Doi: 10.1007/978-90-481-3977-4

LAFAGE, J.P.; NUTTING, W.L. Nutrient dynamics of termites. In: Brian, M. V. (ed.) *Production Ecology of Ants and Termites*, Cambridge: **Cambridge University Press**, 1978, p. 165–232.

LENZ, M.; Barrett, R. A.; Williams, E. R. Influence of diet on the survival and wood consumption of *Porotermes adamsoni* (Froggatt) (Isoptera: Termopsidae) at different temperatures. **Bulletin of Entomological Research**, v.72, p.423-435, 1982.

LIMA, J. T.; COSTA-LEONARDO, A. M. Recursos alimentares explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera). **Biota Neotropica**, v.7, p.243-250, 2007.

LIU, Y.; HENDERSON, G.; MAO, L.; LAINE, R. A. Effects of Temperature and Nutrition on Juvenile Hormone Titrers of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Physiology, Biochemistry and Toxicology*, v.98, p.732-737, 2005. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2005\)098\[0732:EOTANO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0732:EOTANO]2.0.CO;2)

MARTIN, M. M. Biochemical Implications of Insect Mycophagy. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v.54, p.1-21, 1979.

MATHEWS, A. G. A. Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil. **Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, p.267, 1977.

MÉLO, A.C.S.; BANDEIRA, A.G. A qualitative and quantitative survey of termites (Isoptera) in an open shrubby caatinga in northeast Brazil. **Sociobiology**, v.44, p.707-716, 2004.

MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). **Journal of Insect Behavior**, v.11, p.179-189, 1998.

MIURA, T.; ROISIN, Y.; MATSUMOTO, T. Developmental Pathways and Polyethism of Neuter Castes in the Processional Nasute Termite *Hospitalitermes medioflavus* (Isoptera: Termitidae). *Zoological Science*, v.15. p.843-848, 1998.

MOURA, F.M.S., VASCONCELLOS, A., ARAÚJO, V.F.P.; Bandeira A.G. Seasonality in foraging behavior of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Insectes Sociaux**, v.53, p.472–479, 2006a.

MOURA, F.M.S., VASCONCELLOS, A., ARAÚJO, V.F.P.; Bandeira A.G. Feeding habit *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae) in an Area of Caatinga, Northeast Brazil. **Sociobiology**, v.43, p.21-26, 2006b.

MOURA, F. M. S.; VASCONCELLOS, A.; ARAUJO, V. F. P.; BANDEIRA, A. G. Consumption of vegetal organic matter by *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in an area of Caatinga, Northeastern Brazil. **Sociobiology**, v. 51, p. 181-189, 2008.

NALEPA, C.A. Nourishment and the evolution of termite eusociality. Nourishment and Evolution in Insect Societies. In: HUNT, J. H.; NALEPA, C. A. (Eds.) Nourishment and Evolution in Insect Societies. Boulder, Colorado: **Westview Press**, 1994, 449p.

NALEPA, C. A. Origin of termite eusociality: trophallaxis integrates the social, nutritional, and microbial environments. **Ecological Entomology**, v.40, p.323-335, 2015. Doi: 10.1111/een.12197

OSTER, G.F.; WILSON, E.O. Caste and Ecology in the Social Insects. Princeton: **Princeton Univ. Press**, 1978.

PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management. Brasília: **CRC Press**, 2012, 732p.

POISSONNIER, Laure-Anne; ARGANDA, S.; SIMPSON, S. J.; DUSSUTOUR, A. Nutrition in extreme food specialists: Há illustration using termites. **Functional Ecology**, 2018. Doi: 10.1111/1365-2435.13200

ROISIN, Y. Diversity and Evolution of Caste Patterns. In: ABE, T.; BIGNELL, E.; HIGASHI, M. (eds.) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. **Academic Publisher**, Kluwer, 2000, p.95-119.

ROISIN, Y.; KORB, J. Social Organization and the Status of Workers in Termites. In: BIGNELL, E.; ROISIN, E.; LO, N. (eds.) *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Vancouver: **Springer**, 2011, v.2, p.1-24. Doi: 10.1007/978-90-481-3977-4

TRANIELLO, J. F. A.; ROSENGAUS, R. B. Ecology, evolution and division of labour in social insects. **Animal Behaviour**, v.53, p.209-213, 1997.

TRANIELLO, J. F. A.; LEUTHOLD, R. H. Behavior and ecology of foraging in termites, in: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (eds.), *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. London: **Kluwer Academic**, 2000, p.141-168.

VASCONCELLOS A., ARAUJO, V.F.P.; MOURA, F.M.S.; BANDEIRA, A. Biomass and population structure of *Constrictotermes cyphergaster* Silvestri (Isoptera: Termitidae) in the dry forest of Caatinga, northeastern Brazil. **Neotropical Entomology**, v.36, p.693–698, 2007.

WALLER, D.A.; LA FAGE, J. P. Nutritional ecology of termites. In: SLANSKY, F.J.; RODRIGUEZ, J.G. (eds.) *The Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates*, New York: **John Wiley & Sons**, 1987, p. 487–532.

WALLER, D. A.; LA FAGE, J. P. Seasonal patterns in foraging groups of *Coptotermes formosanus* (Rhinotermitidae). **Sociobiology**, v.13, p.173-181, 1988.

WATSON, J. A. L.; OKOT-KOTBER, B. M.; NOIROT, Ch. Caste Differentiation in Social Insects. **Pergamon Press**, 1985.

WILSON, E.O. *The Insect Societies*. Cambridge: **Harvard University Press**, 1971.

WHITFORD, W. G. Subterranean termites and long-term productivity of desert rangelands. **Sociobiology**, v.19, p.235-243, 1991.

4.0 – CAPÍTULO 1

Relações entre altura e a disponibilidade de nutrientes dos recursos alimentares consumidos por *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae)

Mário Herculano de Oliveira¹
Maria Avany Bezerra Gusmão¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação – UEPB

RESUMO

As relações existentes entre a ciclagem de nutrientes e a manutenção do ecossistema elevam a importância de se conhecer as estratégias alimentares dos cupins, tendo em vista sua contribuição na decomposição da madeira. O presente estudo teve por objetivos testar as seguintes hipóteses, i) os nutrientes K, N, P e Mg estão presentes em maior quantidade nos galhos das árvores consumidas por *Constrictotermes cyphergaster*, do que nos recursos da superfície do solo, e ii) o tempo de forrageio e as distâncias das trilhas são menores quando os cupins consomem partes das árvores. Foi avaliado o consumo de dois vegetais, em diferentes alturas durante o forrageio de 10 populações de ninhos ao longo de 15 dias, em outubro de 2018. Também foram avaliadas as distâncias máximas das trilhas formadas durante as observações, marcando-se o tempo de forrageio nos recursos árvores vivas e dispostos na superfície do solo. Estes últimos, presentes em diferentes distâncias do ninho, foram pesados de forma a verificar a relação entre a disponibilidade dos mesmos e a média de distância percorrida. Dos teores de N, P, K e Mg quantificados dos recursos, houve significância para a quantidade de K em função da altura dos recursos, bem como diferença significativa positiva no tempo de forrageio e na distância das trilhas. Quando levada em consideração a massa dos recursos em cada uma das distâncias utilizadas, não se verificou significância na variação da extensão das trilhas. A significância existente nos valores de K pode ser explicada pela relação existente no acúmulo do mineral como estratégia de defesa vegetal anti-herbívoria. Devido à necessidade da obtenção do potássio, *C. cyphergaster* aparenta ter desenvolvido a estratégia de consumir a superfície dos galhos das árvores em tempos e distâncias significativamente menores do que quando explora os recursos presentes no solo. Do ponto de vista nutricional e conservacionista, o estudo agrega informações sobre as estratégias alimentares dos cupins em regiões semiáridas, assim como destaca a necessidade da preservação da vegetação existente em ambientes habitados por *C. cyphergaster*, visto que as árvores vivas também se fazem fundamentais para a sua sobrevivência.

Palavras-chave: Cupins, Forrageio, Caatinga, Teor nutricional.

INTRODUÇÃO

O forrageio ótimo se relaciona com a positividade no balanço energético do processo de captura dos recursos disponíveis em determinado espaço. Assim, as estratégias que os

indivíduos desenvolvem para a captura do alimento são importantes para que haja saldo energético positivo (MACARTHUR; PIANKA, 1966). É registrado para os cupins que a qualidade do recurso influencia na atividade de captura de seu alimento, levando os indivíduos a optarem pelo recurso que proporciona maior quantidade de energia, com o menor gasto energético por forrageio (BERNAYS, 1985; NALEPA, 1994). No que diz respeito à ecologia nutricional, ainda se faz necessária a realização de estudos que forneçam informações sobre as interações entre organismos e ambiente, possibilitando a modelagem dessa interação, assim combinando dados sobre nutrição e ecologia (RAUBENHEIMER et al., 2009).

O processo de decomposição da madeira mantém a funcionalidade do ecossistema, possibilitando a ciclagem dos diversos nutrientes. Um exemplo é o Carbono presente nos vegetais, que tem a possibilidade de retornar à atmosfera quando incorporado no solo em decorrência desses processos (GAMA-RODRIGUES et al., 2003). A condição da madeira (viva ou morta) é importante para sua adequação como recurso a ser explorado pelos cupins, onde o consumo de madeira viva é raramente registrado para representantes da família Termitidae, e o consumo de madeira morta é relacionado com o aumento da quantidade de nutrientes disponíveis, aumento da umidade e pré-digestão da mesma (MARTIN, 1979; LIMA; COSTA-LEONARDO, 2007). No entanto, o consumo de partes de plantas vivas pode ser observado em algumas espécies de cupins, gerando questionamento de sua importância na manutenção das colônias.

Ao que se sabe, as plantas produzem diversas defesas químicas e físicas que as protegem de fungos e insetos herbívoros (ULYSHEN, 2016), e seus tecidos com alto teor de lignina são de difícil digestão. Todavia, é amplamente aceito que os sistemas digestivos de insetos herbívoros são incapazes de digerir a lignina (OHKUMA, 2003), bem como possuem pouca quantidade de enzimas que resultem em eficiência na degradação da celulose. Tendo isso em vista, o estado da madeira e tamanho das partículas do alimento ingerido exercem influência significativa sobre as taxas relativas de obtenção de nutrientes e conseqüentemente na absorção dos mesmos (CLISSOLD et al., 2006; CLISSOLD, 2009). Devido a isto, se busca entender o motivo que resulta no consumo da superfície de galhos de árvores em várias alturas, mesmo em áreas com vasta disponibilidade de materiais vegetais mortos dispostos no solo. Sendo assim, há possibilidade de se encontrar maior quantidade de um nutriente específico, importante para a manutenção das colônias de cupins em função de um gradiente de altura dos recursos resultando no seu consumo?

Constrictotermes cyphergaster (Silvestri, 1901) é um cupim da família Termitidae, amplamente distribuído no território da Bolívia, Paraguai, Argentina e Brasil (MATHEWS, 1977; CONSTANTINO, 1998). Neste último, a espécie está presente em áreas de mata seca, apresentando alta abundância e conspicuidade dos seus ninhos (MATHEWS, 1977; MÉLO; BANDEIRA, 2004). Esse cupim tem o hábito de forragear durante a noite a céu aberto e consome diversos tipos de alimentos, como matéria vegetal morta, seguido do consumo da casca de árvores vivas, cactos, bromélias e até mesmo líquens (MOURA et al., 2006b; BARBOSA-SILVA; VASCONCELLOS, 2019). Pertencente ao grupo dos cupins superiores, *C. cyphergaster* possui trato digestivo altamente compartimentalizado, e a forma como os cupins desse grupo exploram os recursos alimentares é fundamental para a manutenção da alcalinidade de alguns dos segmentos de seu trato (HONGO, 2011).

Alguns trabalhos como os de Moura et al. (2006^a; 2006b; 2008) trazem informações sobre o hábito alimentar e de forrageio de *C. cyphergaster*. No entanto, não há informações sobre a importância do consumo da superfície de partes das árvores vivas, bem como se há diferenças no investimento empregado pelos cupins para o consumo desses recursos em comparação com o consumo do material vegetal disposto no solo. Na verdade, o fluxo de nutrientes existente na madeira em diferentes estágios de decomposição e as alterações físicas e químicas provenientes de fatores bióticos e abióticos a faz propícia a ser consumida pelos cupins (LA FAGE; NUTTING, 1978). Além disso, árvores vivas possuem substâncias defensivas como proteinases, inibidores de amilase, lectinas, alcaloides e taninas (CHRISPEELS; RAIKHEL, 1991; PEUMANS; VAN DAMME, 1995; SÁ et al., 2008), significando o consumo de partes de árvores vivas aparentemente desvantajoso para *C. cyphergaster*.

Levando em consideração que a biologia alimentar é o fator que afeta mais significativamente a história de vida e evolução desses insetos (LIMA; COSTA-LEONARDO, 2007), o presente trabalho teve como objetivos, 1) avaliar como os nutrientes dos recursos explorados por *C. cyphergaster* podem variar de acordo com um gradiente de altura dos vegetais, possibilitando o consumo da superfície dos galhos de árvores vivas, e 2) verificar a existência de variações significativas no tempo de forrageio e nas distâncias das trilhas em função do tipo de recurso a ser explorado pelos cupins.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Experimental de São João do Cariri, localizada no município de São João do Cariri (36°31'W; 7°22'S), Paraíba, Nordeste do Brasil. A área possui 310 ha de área total, com predominância de vegetação arbustiva e registro das famílias Apocynaceae, Burseraceae, Cactaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae e Leguminosae (BARBOSA et al., 2007). Também é caracterizada por se localizar em zona degradada e possuir espécies lenhosas de pequeno porte pertencentes aos gêneros *Cenostigma*, *Aspidosperma* e *Jatropha* (ALVES, 2009). A cobertura vegetal é de caatinga arbustiva, e o clima do tipo BSh, segundo a classificação de Köppen (1918), com índices pluviométricos anuais históricos de 426,3mm (MEDEIROS et al., 2015).

Tipo de consumo e tempo de forrageio

Observou-se o forrageio dos cupins provenientes de 10 ninhos durante período de 15 dias, entre 22:00h e 6:00h, em outubro de 2018. Os ninhos estavam associados a cinco indivíduos de *Cenostigma pyramidale* (Tul.) Gagnon & G.P. Lewis (localmente conhecida como catingueira) e cinco de *Aspidosperma pyriformium* Mart. (localmente conhecida como pereiro). Essas duas espécies de árvores foram selecionadas em virtude de sua alta abundância em áreas de caatinga e por servirem como suporte de ninhos de *C. cyphergaster* (BEZERRA-GUSMÃO et al., 2013). Na região, suas alturas variam entre 1 e 3 metros (ALVES, 2009), o que facilita a observação dos eventos de forrageio desse cupim. Os vegetais suportes dos ninhos tinham distância mínima entre si de 20 m, visto que esse cupim possui extensão de trilhas que chegam até 18,5 m (MOURA et al., 2006b).

Os recursos consumidos em cada forrageio foram anotados e classificados em três categorias: 1) superfície dos galhos das árvores; 2) recursos na superfície do solo) e 3) ambas as categorias citadas anteriormente. O tempo para o consumo dos recursos gasto durante o forrageio foi registrado (horas), bem como a extensão máxima de suas trilhas percorridas foi medida com apoio de fita métrica (metros). Para esta etapa do estudo, utilizou-se a medição da distância máxima das trilhas de forma a considerar a distância entre o ninho e o recurso consumido mais distante do mesmo.

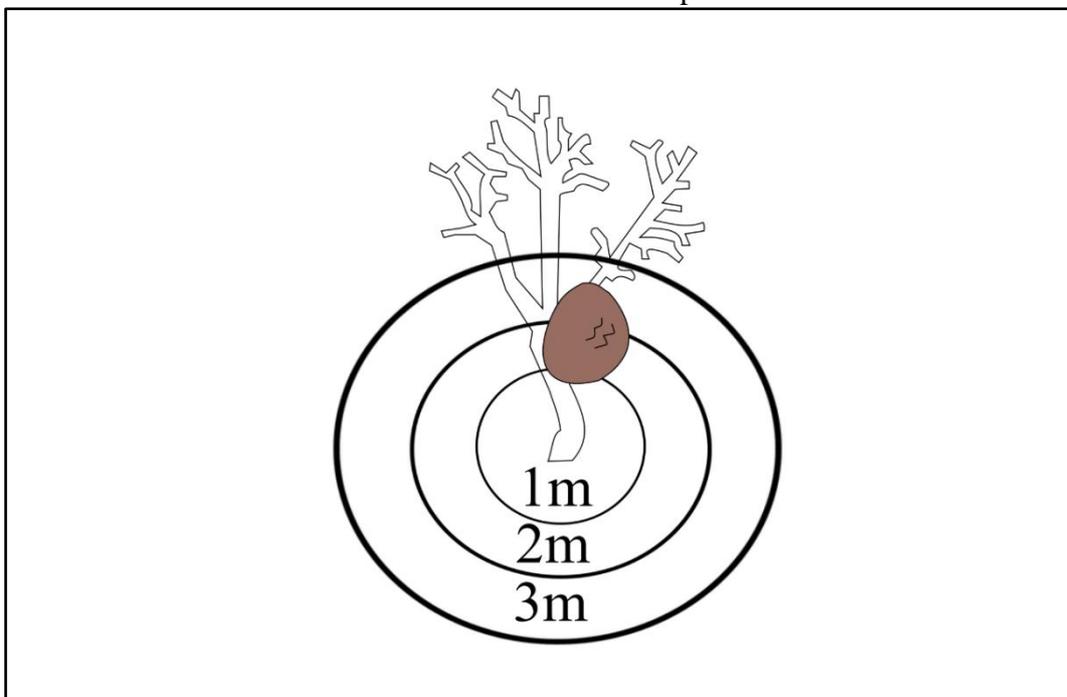
Análises nutricionais dos substratos consumidos em função da altura

Após o monitoramento dos forrageios, amostras dos recursos consumidos, e marcados, em diferentes alturas (dispostos no solo e superfície dos troncos e galhos das árvores dos suportes dos ninhos) foram coletados para quantificação dos teores de N, P, K e Mg. As análises foram realizadas a partir de 1g de cada tipo de recurso, coletado de três pontos em cada árvore, totalizando quinze pontos para cada espécie de árvore suporte, com a finalidade de obter uma resposta comparativa entre os nutrientes dos recursos dispostos no solo e as árvores, de acordo com o ponto mais alto que o cupim consumiu no vegetal (altura). O ponto mais alto em relação ao solo onde os cupins consumiram as árvores foi considerado como altura máxima em cada árvore. A altura dos pontos mais baixos é proveniente da medição da altura de galhos secos dispostos no solo. As análises foram realizadas no Laboratório de Análise de Tecido de Planta, no centro de Ciências Agrárias, Campus II da Universidade Federal da Paraíba, Areia-PB, Brasil. Seguindo metodologia proposta por Tedesco et al. (1995).

Massa dos recursos próximos dos ninhos

Todos os recursos potenciais (galhos secos, serapilheira e até troncos de árvores mortas) dispostos no solo, em distâncias de 1, 2 e 3 metros a partir do suporte do ninho foram coletados e pesados (Fig. 2). O objetivo foi verificar se havia relação entre a disponibilidade dos recursos próximos aos ninhos e a média de distância percorrida pelos cupins nas trilhas de forrageio. Com isto esperava-se observar se a disponibilidade de recursos alimentares é um fator determinante para a extensão das trilhas, ou se pode haver relação com outros fatores. Apenas a média aritmética das distâncias (metros) máximas das trilhas percorridas pelos cupins no solo foi levada em consideração para a realização desta etapa do estudo.

Figura 2 – Metodologia aplicada para verificação da relação entre disponibilidade de recursos e extensão das trilhas do cupim *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) em área de caatinga. Cada círculo demarca a área de coleta do material disposto (massa disponível) no solo ao redor da árvore suporte do ninho.



Fonte: autoria própria

Análises de dados

Os dados de nutrientes em função da altura dos recursos consumidos foram analisados através de regressões lineares simples (uma para cada elemento), após atender aos pressupostos de homogeneidade de variâncias (utilizando o teste de Levene) e normalidade de dados (utilizado teste de Shapiro-Wilk).

Modelos lineares mistos foram construídos para a verificação do nível de significância existente nos dados do tempo de forrageio e distância das trilhas em função de uma variável categórica de três níveis, (1) apenas consumo de recurso na superfície do solo, (2) consumo de recurso na superfície do solo e superfície de partes das árvores, e (3) quando houve apenas o consumo da superfície de todas as partes das árvores e um efeito aleatório correspondente a uma variável categórica de dez níveis, referente aos ninhos monitorados (Tempo ~ Recurso | Ninho). Os modelos foram feitos no software R 3.5.1 (R Development Core Team, 2018), e foram testados utilizando a função ‘lme’ do pacote nlme (PINHEIRO et al., 2018). Além disso foi verificada a significância dos modelos através do teste de análise de desvio, da função ‘Anova’ do pacote car, versão 3.0-2 (FOX; WEISBERG, 2011).

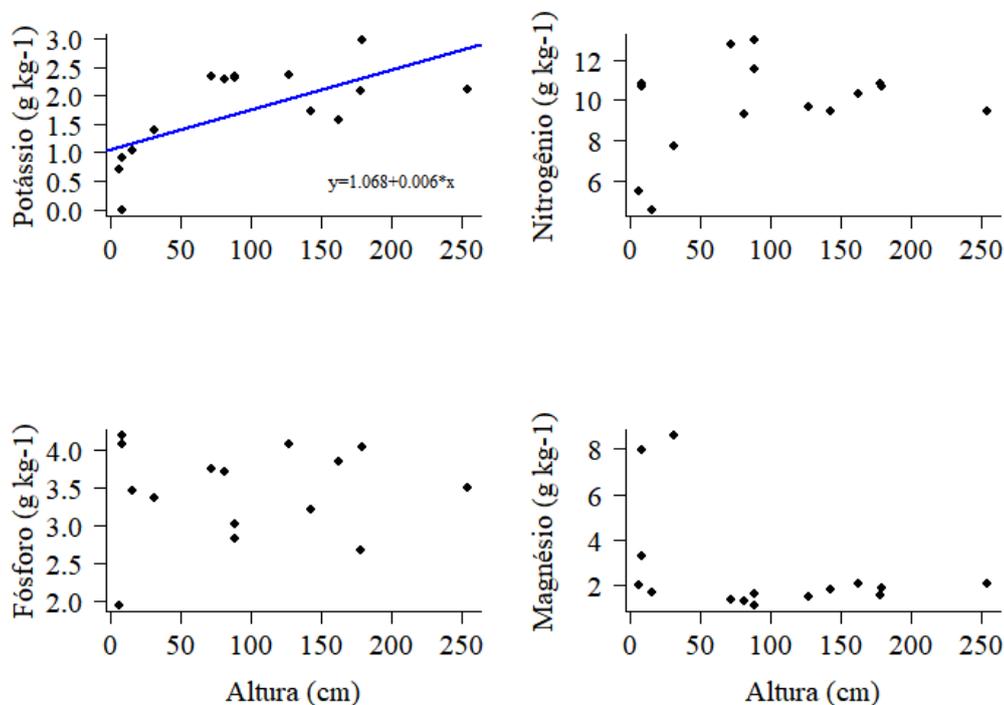
Foram feitas regressões lineares simples da média aritmética dos resultados da extensão das trilhas de forrageio de *C. cyphergaster* no solo em função dos valores da massa

dos recursos potenciais coletados nas diferentes distâncias do suporte (raios de 1, 2 e 3 m), de forma a analisar a relação entre o tamanho das trilhas e a massa dos recursos potenciais em cada uma das distâncias, bem como em um valor cumulativo (1m+2m+3m). Todas as análises foram realizadas no software R 3.5.1 (R Development Core Team, 2018).

RESULTADOS

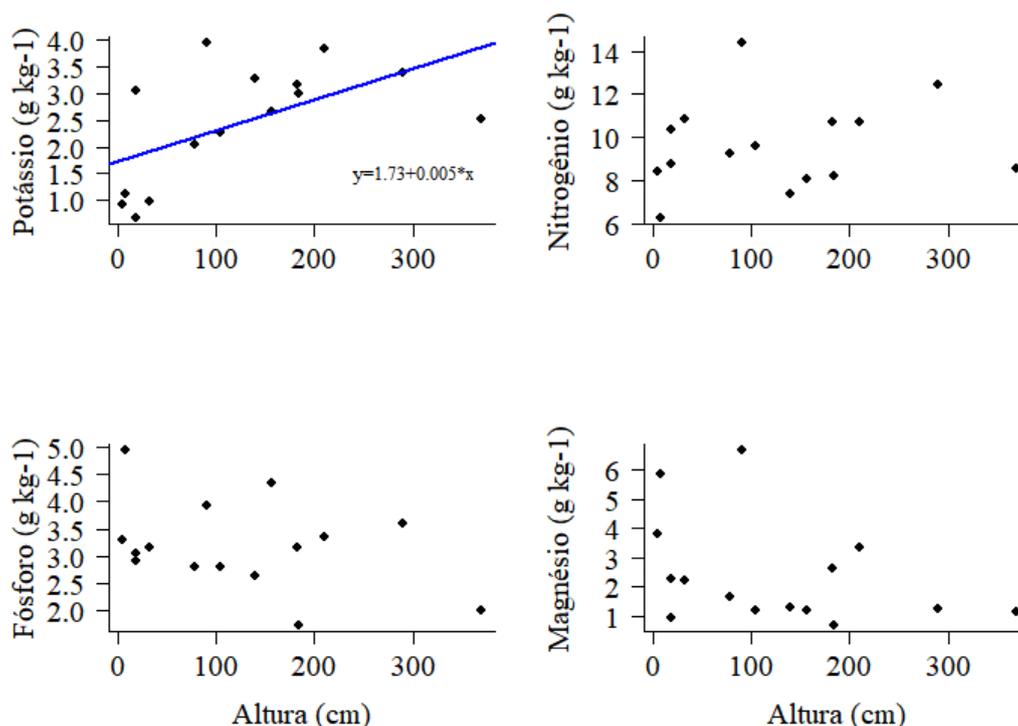
As análises de regressão linear simples apontaram significância apenas para a quantidade de potássio em função da altura, sendo *C. pyramidale* ($r^2= 0,43$; $p=0,007$) e *A. pyriforme* ($r^2= 0,33$; $p=0,02$). As alturas máximas onde os cupins consumiram os indivíduos analisados variaram de 1,43 a 2,54 m para *C. pyramidale* e de 1,56 a 3,69 m para *A. pyriforme* (Figs. 3 e 4).

Figura 3 - Quantidade de nutrientes disponíveis nos itens alimentares consumidos por operários de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) na superfície de galhos de árvores adultas de *Cenostigma pyramidale* (Fabaceae: Caesalpinoidae) e na superfície do solo. Cada ponto gráfico corresponde a um item de forrageamento, seu teor do respectivo nutriente avaliado e a altura desde o solo até onde o recurso era localizado.



Fonte: autoria própria

Figura 4 - Quantidade de nutrientes disponíveis nos itens alimentares consumidos por operários de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) na superfície de galhos de árvores adultas de *Aspidosperma pyriforme* Mart. (Apocynaceae) e na superfície do solo. Cada ponto gráfico corresponde a um item de forrageamento, seu teor do respectivo nutriente avaliado e a altura desde o solo até onde o recurso era localizado.

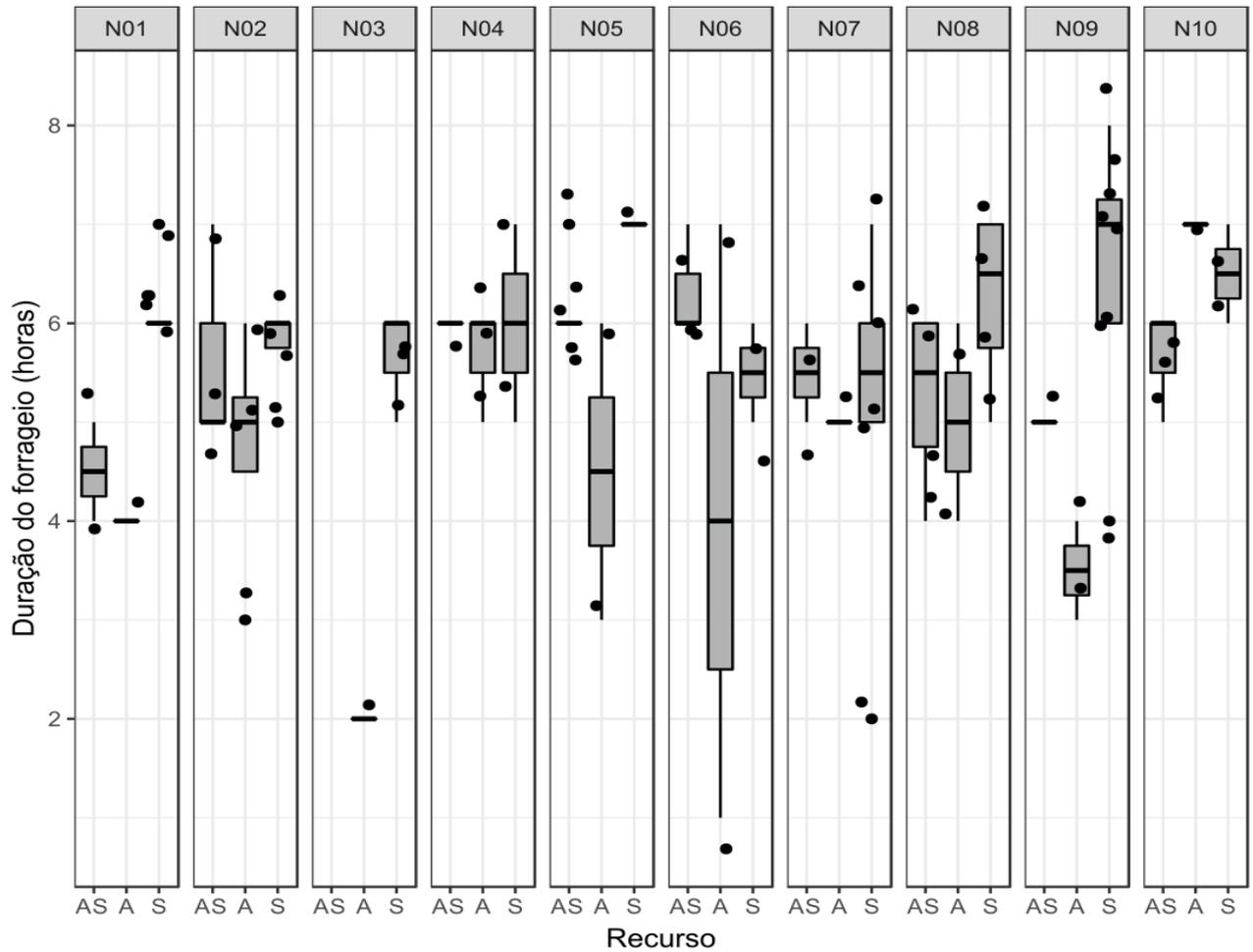


Fonte: autoria própria

O tempo de forrageio em função dos recursos consumidos na superfície dos galhos das árvores, na superfície do solo, e em ambos os recursos diferiu significativamente ($\chi^2=17.149$, $gl=2$, $p<0,001$) (Fig. 5). As respectivas médias de tempo foram $4,63\pm 0,38$ (média±desvio padrão) para apenas o consumo das árvores; $6,02\pm 0,18$ para apenas recursos na superfície do solo, e $5,66\pm 0,16$ para eventos de forrageio os quais os cupins consumiram na superfície do solo e nas árvores.

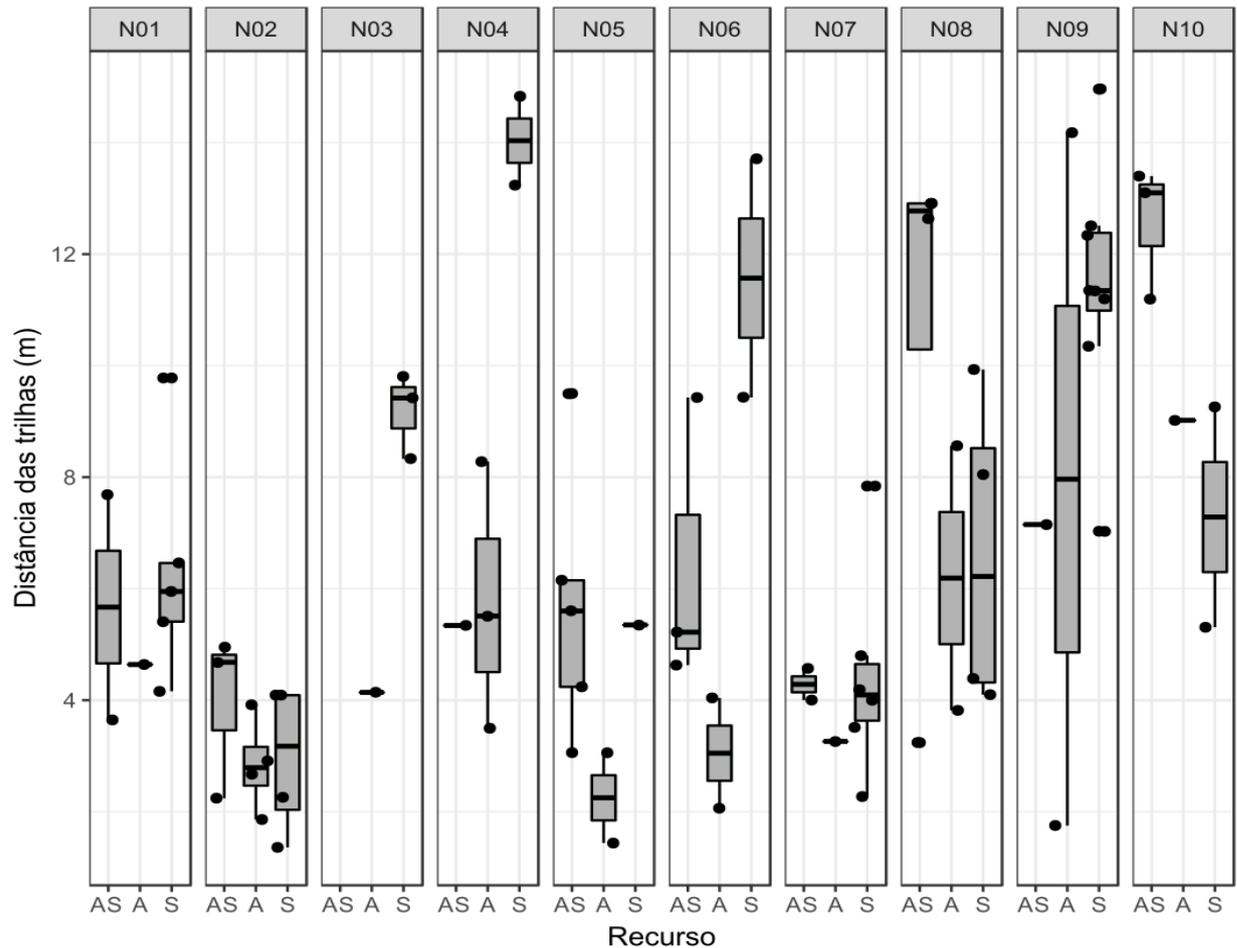
A extensão das trilhas em função do tipo do recurso explorado por *C. cyphergaster* foi significativamente diferente ($\chi^2=13.279$, $gl=2$, $p<0,002$) (Fig. 6). As médias e desvio padrão para a extensão das trilhas foram de $4,66 \pm 0,73$ para apenas o consumo das árvores; $7,74 \pm 0,62$ para apenas recursos na superfície do solo, e $5,66 \pm 0,16$ para eventos de forrageio os quais os cupins consumiram na superfície do solo e nas árvores.

Figura 5 – Comparação do tempo de consumo em função do tipo de recurso explorado por *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) em ambiente de mata seca, nordeste do Brasil. (AS: eventos de forrageio em que a espécie consumiu superfície dos galhos de árvores e de recursos presentes na superfície do solo; A: eventos de forrageio em que a espécie consumiu apenas a superfície dos galhos de árvores; S: eventos de forrageio em que a espécie consumiu apenas recursos presentes na superfície do solo).



Fonte: autoria própria

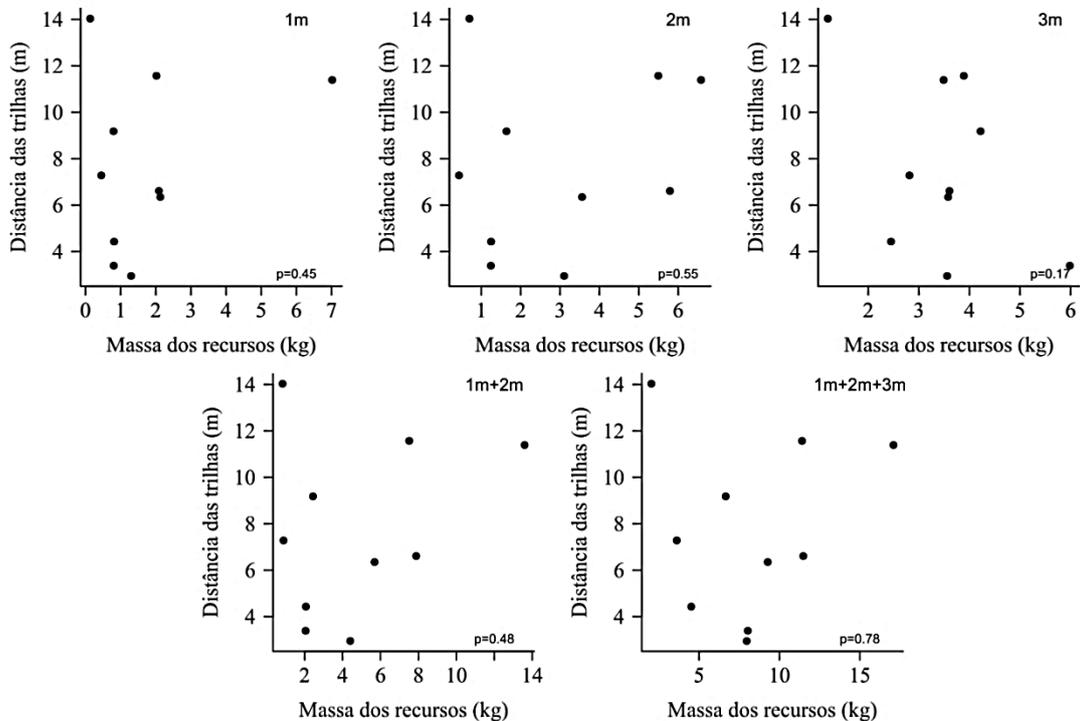
Figura 6 – Diferença média do tamanho das trilhas de forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) em função do tipo de recurso explorado durante forrageio em ambiente de mata seca, nordeste do Brasil. (AS: eventos de forrageio em que a espécie consumiu superfície dos galhos de árvores e de recursos presentes na superfície do solo; A: eventos de forrageio em que a espécie consumiu apenas a superfície dos galhos de árvores; S: eventos de forrageio em que a espécie consumiu apenas recursos presentes na superfície do solo).



Fonte: autoria própria

Os valores de distância das trilhas não possuíram alterações significativas em função da massa dos recursos em cada um dos raios utilizados, bem como para os valores cumulativos (Fig. 7).

Figura 7 - Distância das trilhas de forrageio percorridas por *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) em função da disponibilidade de recursos próximos do ninho (valores expressos em massa), observados em ambiente de mata seca, nordeste do Brasil. Cada ponto gráfico representa a massa de recursos potenciais disponível em uma determinada distância da árvore suporte do ninho e a média aritmética da distância das trilhas percorrida pelo ninho.



Fonte: autoria própria

DISCUSSÃO

O aumento da quantidade de potássio em função de um gradiente de altura das plantas observadas neste trabalho pode ser explicado devido a relação existente no acúmulo desse mineral como estratégia de defesa das plantas, causando contrabalanço com o sódio existente em seus tecidos e assim não atendendo aos requisitos básicos dos animais, o que as torna menos atrativas aos herbívoros (CHAPIN et al., 1980). No entanto, o investimento no consumo de determinados recursos alimentares também pode estar relacionado com benefícios nutricionais indiretos para os indivíduos. No caso de *C. cyphergaster* isso pode implicar na manutenção do processo digestivo, tendo em vista que a manutenção da alcalinidade do pH no intestino médio de cupins superiores é considerada uma característica adaptativa de uma dieta rica em taninos e outros constituintes polifenólicos, relacionados com a prevenção da precipitação de enzimas digestivas (SHARMA et al., 1984; MARTIN et al., 1987; FELTON; DUFFEY, 1991). Assim, o consumo de alimentos com alto teor de potássio

pode ser importante para cupins superiores como *C. cyphergaster*, cujo pH do primeiro segmento proctodeal que é superior a 10 (BRUNE, 2014). Portanto, o consumo da superfície dos galhos das árvores, com maior presença de K pode auxiliar na manutenção do pH intestinal ideal.

A ausência de significância na preferência no consumo de madeira fresca ou seca já foi reportada para outras espécies de cupins como as dos gêneros *Ancistrotermes* e *Microcerotermes*, onde variáveis como a umidade e a densidade da madeira não foram relacionadas (N'DRI; GIGNOUX; KONATÉ, 2018). De acordo com a teoria do forrageio ótimo (MACARTHUR; PIANKA, 1966), os cupins deveriam buscar recursos com menor gasto de energia possível, resultando em saldo energético positivo de acordo com os alimentos explorados. Contudo, os investimentos metabólicos para consumir partes de plantas vivas parecem desvantajosos, levando-se em consideração que as mesmas possuem diversas substâncias defensivas. Além disso, é sabido que as modificações físico-químicas (incluindo sua densidade) realizadas pelos fungos presentes na madeira morta a faz propícia para ser consumida pelos cupins (PERALTA et al., 2004).

Os resultados não significativos para os elementos P, Mg e N também se fazem importantes, visto que os recursos consumidos a partir de partes vegetais em alturas mais elevadas não resulta na perda significativa no quantitativo de elementos importantes para a manutenção da colônia, como o nitrogênio. No entanto, o consumo de quantidade excessiva de potássio pode ser desnecessário para *C. cyphergaster* devido às modificações no pH do seu trato digestivo. Desta forma, os resultados dos modelos lineares mistos do presente estudo apontam que a espécie desenvolveu a estratégia de consumir a superfície dos galhos das árvores em tempo e distâncias significativamente menores do que quando explora os recursos presentes na superfície do solo, dosando o consumo de material proveniente das árvores vivas.

Não haver diferença significativa para a distância das trilhas em função da massa dos recursos potenciais próximos aos ninhos de *C. cyphergaster* é atribuído ao fato de que a espécie opta por recursos que atendam às necessidades da colônia. Durante o período de monitoramento foi possível observar situações nas quais os cupins consumiram recursos durante toda a extensão de suas trilhas; situações em que apenas um único recurso alimentar foi consumido e situações em que as trilhas se bifurcam, e recursos dispostos em direções opostas foram explorados. Esta forma aleatória de consumo dos recursos pode ter influenciado nos resultados. Outro ponto a ser levado em consideração foi a distância escolhida para seleção do material a ser pesado. É possível que haja padrões em escalas de

distâncias maiores, com raios de extensão semelhante à mínima e máxima percorrida pelas trilhas observadas neste estudo 1,36 e 18,54 m.

Em conclusão, o presente estudo traz informações que auxiliam a compreensão das estratégias alimentares de *C. cyphergaster* em áreas de mata seca. O consumo das árvores se faz importante e reforça a necessidade da preservação da vegetação existente em áreas com ninhos da espécie, tanto pelo seu valor nutricional, quanto por servirem de suporte dos seus ninhos. Além disso, os valores nutricionais obtidos mostram que as plantas vivas também servem como fonte alternativa de nutrientes para os cupins.

REFERÊNCIAS

- ALVES, J. K. A. Caatinga do Cariri Paraibano. **GEONOMOS**, v.19, p.19-25, 2009.
- BARBOSA, M. R. V.; LIMA, I. B.; LIMA, J. R.; CUNHA, J. P.; AGRA, M. F.; THOMAS, W. W. Vegetação e Flora no Cariri Paraibano. **Oecologia Brasiliensis**, v.11, p.313-322, 2007.
- BARBOSA-SILVA, A. M.; VASCONCELLOS, A. Consumption Rate of Lichens by *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera): Effects of C, N and P Contents and Ratios. **Insects**, v.10, p.1-11, 2019. doi: 10.3390/insects10010023
- BERNAYS, E. A. Regulation of feeding behavior. **Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology**, v.4, p.1-32, 1985.
- BEZERRA-GUSMÃO, M. A.; MARINHO, R. A.; KOGISO, K. A.; BANDEIRA, A. G.; BARBOSA, M. R. V. Nest dynamics of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) and its association with the supporting vegetation in a semiarid area, Northeast, Brazil. **Journal of Arid Environments**, v.91, p.1-6, 2013. doi: 10.1016/j.jaridenv.2012.11.003
- BRUNE, A. Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. **Nature Reviews**, v.12, p.168-180, 2014. doi:10.1038/nrmicro3182
- CHAPIN, F. S.; JOHNSON, D. A.; MCKENDRICK, J. D. Seasonal movement of nutrients in plants of different growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory. **J. Ecol.**, v.68, p.189-209, 1980.
- CLISSOLD, F.J.; SANSON, G.D.; READ, J. The paradoxical effects of nutrient ratios and supply rates on an outbreaking insect herbivore, the Australian plague locust. **Journal of Animal Ecology**, v.75, p.1000–1013, 2006.
- CLISSOLD, F.J.; SANSON, G.D.; READ, J.; SIMPSON, S.J. Gross versus net income: how plant toughness affects performance of an insect herbivore. **Ecology**, v.90, p.3393–3405, 2009.

- CONSTANTINO, R. Catalog of the living termites of the New World (Insecta: Isoptera). **Arquivos de Zoologia**, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, v.35, p.135-230, 1998.
- CHRISPEELS, M.J.; RAIKHEL, N.V. Lectins, lectin genes and their role in plant defense. **Plant Cell**, v.3, p.1-9, 1991.
- FELTON, G.W.; DUFFEY, S.S. Reassessment of the role of gut alkalinity and detergency in insect herbivory. **J. Chem. Ecol.**, v.17, p.1821-1836, 1991.
- FOX, J.; WEISBERG, S. (2011). An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- GAMA-RODRIGUES, A. C.; BARROS, N. F.; SANTOS, M. L. Decomposição e Liberação de Nutrientes do Folheto de Espécies Florestais Nativas em Plantios Puros e Mistos no Sudeste da Bahia. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v.27, p.1021-1031, 2003.
- HONGO, Y. Toward the functional analysis of uncultivable, symbiotic microorganisms in the termite gut. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v.68, p.1311-1325, 2011. doi: 10.1007/s00018-011-0648-z
- KÖPPEN, W. Klassifikation der Klimate nach Temperatur, Niederschlag und Jahreslauf. **Petermanns Mitt**, v. 64, p. 193-203, 1918.
- LA FAGE, J.P.; NUTTING, W.L. Nutrient dynamics of termites. In: Brian, M. V. (ed.) Production Ecology of Ants and Termites, Cambridge: **Cambridge University Press**, 1978, p. 165-232.
- LIMA, J. T.; COSTA-LEONARDO, A. M. Recursos alimentares explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera). **Biota Neotropica**, v.7, p.243-250, 2007.
- MACARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. On Optimal Use of a Patchy Environment. **The American Naturalist**, v.100, p.603-609, 1966.
- MARTIN, M. M. Biochemical Implications of Insect Mycophagy. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v.54, p.1-21, 1979.
- MARTIN, J.S.; MARTIN, M.M.; BERNAYS, E.A. Failure of tannic acid to inhibit digestion or reduce digestibility of plant protein in gut fluids of insect herbivores: implications for theories of plant defense. **J. Chem. Ecol.**, v.13, p.605-622, 1987.
- MATHEWS, A. G. A. Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil. **Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, p.267, 1977.
- MEDEIROS, R. M.; SANTOS, D. C.; FRANCISCO, P. R. M.; FILHO, M. F. G. Análise Hidroclimática da Região de São João do Cariri – PB. **Revista Educação Agrícola Superior**, v.30, p.59-65, 2015.

- MÉLO, A.C.S.; BANDEIRA, A.G. A qualitative and quantitative survey of termites (Isoptera) in an open shrubby caatinga in northeast Brazil. **Sociobiology**, v.44, p.707-716, 2004.
- MOURA, F.M.S., VASCONCELLOS, A., ARAÚJO, V.F.P.; Bandeira A.G. Seasonality in foraging behavior of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Insectes Sociaux**, v.53, p.472–479, 2006a.
- MOURA, F.M.S., VASCONCELLOS, A., ARAÚJO, V.F.P.; Bandeira A.G. Feeding Habit of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae) in an Area of Caatinga, Northeast Brazil. **Sociobiology**, v.43, p.21-26, 2006b.
- MOURA, F. M. S.; VASCONCELLOS, A.; ARAUJO, V. F. P.; BANDEIRA, A. G. Consumption of vegetal organic matter by *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in an area of Caatinga, Northeastern Brazil. **Sociobiology**, v. 51, p. 181-189, 2008.
- NALEPA, C.A. Nourishment and the evolution of termite eusociality. Nourishment and Evolution in Insect Societies. In: HUNT, J. H.; NALEPA, C. A. (Eds.) Nourishment and Evolution in Insect Societies. Boulder, Colorado: **Westview Press**, 1994, 449p.
- N'DRI, A. B.; GIGNOUX, J.; KONATÉ, S. Food preferences and foraging strategies of wood-feeding termites in a West African savana. **Current Science**, v.114, p.186-192, 2018. doi: 10.18520/cs/v114/i01/186-192
- OHKUMA, M. Termite symbiotic systems: efficient biorecycling of lignocellulose. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 61, p.1–9, 2003.
- PEUMANS, W.J.; VAN DAMME, E.J.M. Lectins as plant defense proteins. **Plant Physiology**, v.109, p.347–352, 1995.
- PERALA, R. C. G.; MENEZES, E. B.; CARVALHO, A. G.; AGUIAR-MENEZES, E. L. Feeding Preference of Subterranean Termites For Forest Species Associated or Not a Wood-Decaying Fungi. **Floresta e Ambiente**, v.10, p.58-63, 2004.
- PINHEIRO, J.; BATES, D.; DEBROY, S.; SARKAR, D.; R Core Team (2018). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-137, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- R Development Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Viena, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- RAUBENHEIMER, D; SIMPSON, S. J.; MAYNTZ, D. Nutrition, ecology and nutritional ecology: toward an integrated framework. **Functional Ecology**, v.23, p.4-16, 2009. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01522.x
- SÁ, R. A.; NAPOLEÃO, T. H.; SANTOS, N. D. L.; GOMES, F. S.; ALBUQUERQUE, A. C.; XAVIER, H. S.; COELHO, L. C. B. B.; BIEBER, L. W.; PAIVA, P. M. G. Induction of

mortality on *Nasutitermes corniger* (Isoptera, Termitidae) by Myracrodruon urundeuva heartwood lectin. **International Biodeterioration & Biodegradation**, v.62, p.460-464, 2008.

SHARMA, B.R.; MARTIN, M.M.; SHAFER, J.A. Alkaline proteases from the gut fluids of detritus-feeding larvae of the crane fly, *Tipula abdominalis* (Say) (Diptera, Tipulidae). **Insect Biochem.**, v.14, p.37-44, 1984.

TEDESCO, M. J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C. A.; BOHNEN, H; VOLKWEISS, S. J. Análise de solo, plantas e outros minerais. Departamento de Solos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 174p., 1995.

ULYSHEN, M. D. Wood decomposition as influenced by invertebrates. **Biol. Rev.**, v.91, p. 70-85, 2016. doi: 10.1111/brv.12158

5.0 - CAPÍTULO II

Dimorfismo em operários de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae: Nasutitermitinae): implicações no comportamento de forrageio

Mário Herculano de Oliveira¹
Maria Avany Bezerra Gusmão¹

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação - UEPB

RESUMO

A presença de castas está ligada ao sucesso evolutivo e estabelecimento dos insetos sociais. A exploração dos recursos pode mudar entre indivíduos de uma mesma espécie, tendo em vista que o comportamento de forrageio pode ser influenciado por características biológicas e capacidades individuais dos organismos. O presente estudo verificou diferenças morfométricas em operários de *Constrictotermes cyphergaster*, bem como a presença de função específica dos morfotipos durante a atividade de forrageio em uma área de mata seca no nordeste do Brasil. Quatro medidas corpóreas foram avaliadas a partir de 120 operários. A proporção de cada morfotipo foi estipulada em 10.000 operários, coletados aleatoriamente em 10 ninhos. Comportamento dos operários durante o forrageio, o número de interações entre eles e o volume do papo de 200 desses indivíduos foram analisados. As análises implicaram na existência de diferença morfométrica entre os operários, corroborados pelos componentes principais que resultaram na formação de dois grupos. Houve variação significativa na quantidade de indivíduos de cada morfotipo, no número de interações durante o período de forrageio e no volume do papo. Os resultados fundamentam a afirmação de que operários de *C. cyphergaster* são dimórficos e possuem funções distintas durante o período de forrageio.

Palavras-chave: Blattodea, Forrageio, Operários, Polietismo.

INTRODUÇÃO

No geral, insetos sociais são caracterizados pela diferenciação morfológica e funcional dos membros de suas colônias (HAYASHY et al., 2007). No entanto, esse grupo de insetos possui diferenças quanto a sua organização. Os cupins possuem duas castas altruístas (soldados e operários), as quais podem ser polimórficas, diferente dos Hymenoptera sociais que possuem apenas operários (ROISIN; KORB, 2011). Tendo em vista essas diferenças organizacionais, estudar a sociabilidade dos insetos é de fundamental importância para o entendimento de sua ecologia e influência direta na sua conservação (CHAPMAN; BOURKE, 2001).

A eusocialidade nomeia a colônia dos cupins como um “superorganismo”, devido à presença de indivíduos com funções pré-estabelecidas que não conseguem sobreviver fora dos

ninhos por muito tempo (EGGLETON, 2011). As castas possuem funções específicas, em que reis e rainhas são responsáveis por gerar novos indivíduos para a colônia, e soldados têm cápsulas cefálicas fortemente esclerotizadas com função defensiva (ROISIN, 2000). Já a casta operária tem função primordial nas colônias, visto que participam diretamente na exploração do alimento (EGGLETON, 2011). Assim, para os cupins a divisão de trabalho entre os operários é um componente importante na organização de sua sociedade, contribuindo inteiramente para o seu sucesso (OSTER; WILSON, 1978).

Como insetos eussociais, o forrageio é um fator extremamente importante para os cupins. Combinada ao seu comportamento construtor, sua dieta é usada para classificá-los em sete hábitos de vida distintos (EGGLETON; TAYASU, 2001). A forma como os organismos exploram o recurso alimentar é fundamental para sua permanência no ambiente, visto que recursos podem ser reduzidos de acordo com a atividade destes (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2006). A atividade exploratória dos recursos pode mudar entre indivíduos de uma mesma espécie, devido ao comportamento de forrageio que pode ser influenciado por características biológicas e capacidades individuais dos organismos (BELL, 1990). Tal fato permite gerar hipóteses de como os indivíduos podem mudar seu tamanho e comportamento de acordo com a função exercida nessa atividade. Contudo, características comportamentais e evolutivas relacionadas ao forrageamento ainda são pouco compreendidas para os cupins (MIURA; MATSUMOTO, 1998b; TRANIELLO; LEUTHOLD, 2000).

A subfamília Nasutitermitinae (Termitidae) possui registros de polimorfismo em operários para algumas espécies, como *Nasutitermes corniger* (LIMA; BAILEZ; VIANA-BAILEZ, 2013), *Velocitermes heteropterus* (HAIFIG et al., 2011), *Macrotermes michaelsoni* (OKOT-KOTBER, 1981) e *Hospitalitermes medioflavus* (MIURA; MATSUMOTO, 1995). Para Moura et al. (2006), não ocorre dimorfismo em operários de *Constrictotermes cyphergaster*, cupim pertencente à essa subfamília. Contudo, Mathews (1977) descreveu essa espécie no estado de Mato Grosso, Brasil, e afirmou que a mesma possui operários dimórficos, com variações na coloração da cápsula cefálica e nos segmentos corpóreos, onde os tergitos do corpo dos operários menores são apontados como mais escuros que a coloração da cabeça. Todavia, se existir diferenças na função de indivíduos com morfologias distintas, isso pode levar à identificação de características que podem ser fundamentais para o entendimento da estrutura social de *C. cyphergaster*.

O fato de que a divisão de funções entre quantidades específicas de operários pode maximizar a eficiência das colônias, e os fatores e mecanismos envolvidos com a divisão de trabalho dos indivíduos tem despertado interesse ao longo dos anos (OSTER; WILSON,

1978; BESHERS; FEWELL, 2001). Neste intuito, observações de campo e de amostras de colônias de *C. cyphergaster* possibilitaram o levantamento da hipótese de que a espécie possui operários de morfotipos distintos, como descrito por Mathews (1977), e funções distintas durante a atividade de forrageio. Sendo assim, o presente estudo teve o objetivo de testar as seguintes hipóteses: i) os operários dessa espécie são dimórficos, ii) há presença de função específica dos operários de cada morfotipo nas atividades de forrageio.

MATERIAL E MÉTODOS

Sítio de obtenção de amostras

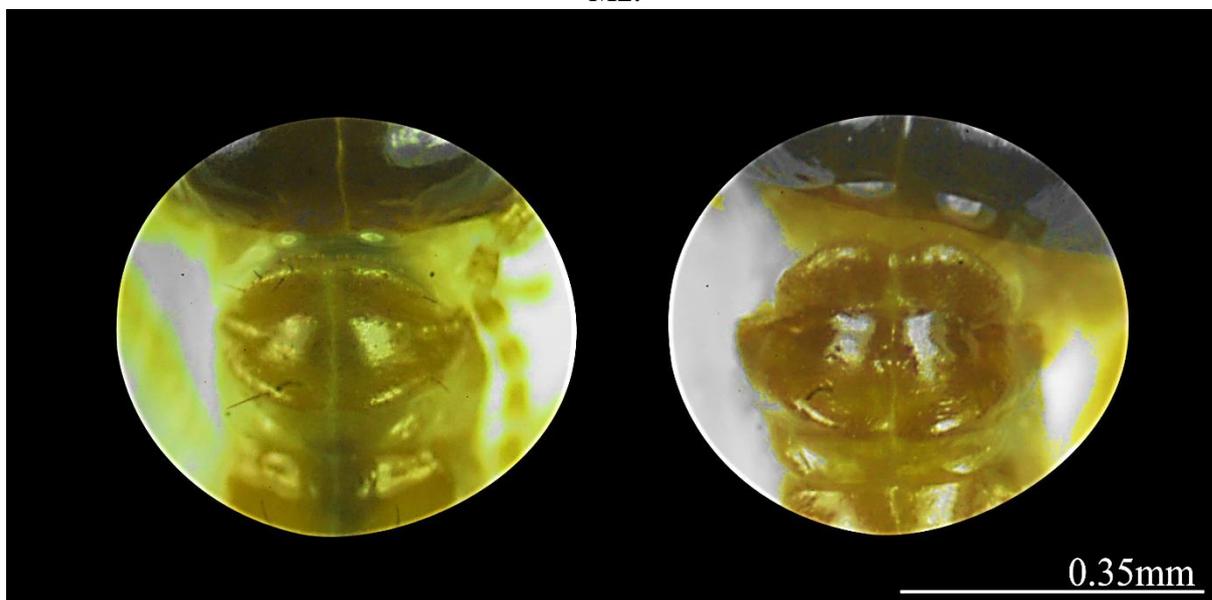
As amostras de cupins e os dados comportamentais foram obtidas entre maio e novembro de 2018, na Estação Experimental de São João do Cariri (36°31'W; 7°22'S), localizada no município de São João do Cariri, Paraíba, Nordeste do Brasil. A Estação possui 310 ha de área total, e sua cobertura vegetal é de caatinga, com predominância de vegetação arbustiva aberta e clima do tipo BSh, segundo a classificação de Köppen (1918). Os índices pluviométricos anuais históricos são de 426,3mm (MEDEIROS et al., 2015).

Morfotipos e suas proporções

A presença dos morfotipos foi avaliada a partir da morfometria de 120 operários oriundos de três ninhos. Cada morfotipo (I e II), 60 de cada um, foi pré-determinado de acordo com as características descritas por Mathews (1977). As medições seguiram metodologia utilizada por Moura et al. (2011) com adaptações, medindo-se o comprimento da tíbia, a largura e comprimento do fêmur, o comprimento e largura do pronoto, bem como o comprimento e largura máxima da cabeça, a largura na base das mandíbulas e a largura do labro dos indivíduos. As medições foram realizadas em escala de milímetros.

A proporção dos morfotipos se deu pela contagem de 10.000 operários, coletados aleatoriamente em 10 outros ninhos com diferentes volumes, variando de 2 a 18 litros. Os indivíduos foram separados em M1 e M2 utilizando lupa estereomicroscópica com ocular milimetrada. As características utilizadas para a diferenciação dos mesmos foram a coloração e tamanho da cápsula cefálica, opacidade e angulação do abdômen e morfologia distinta dos pronotos (Fig. 8).

Figura 8 – Morfologia dos pronotos de operários dimórficos de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) - (esquerda: operário menor) M1, (direita: operário maior) M2.



Fonte: autoria própria

Volume do papo

Tendo como base o estudo de Miura e Matsumoto (1995), este estudo também buscou verificar a diferenciação dos tipos de operários relacionando-os com sua função. Como operários de *Hospitalitermes* carregam o alimento nas mandíbulas, surgiu a necessidade de buscar uma metodologia alternativa para operários de *C. cyphergaster*, que carregam o alimento em seus papos. O volume (mm^3) do papo de 200 operários (40 de cada morfotipo, provenientes de cinco ninhos) que retornavam ao ninho após o forrageio foi medido. O volume foi determinado através de medições do seu raio, usando a fórmula do volume de uma esfera $\frac{4}{3} \cdot \pi \cdot r^3$ (BEZERRA-GUSMÃO, não publicado), modelo que se assemelha a forma do papo de *C. cyphergaster*.

Comportamento dos morfotipos de operários durante forrageio

A participação de cada morfotipo durante o forrageio foi avaliada pela observação dos cupins que saíam dos ninhos em busca dos recursos. A saída de 30 indivíduos de cada morfotipo (M1 e M2), oriundos de seis ninhos, foram monitorados totalizando 360 observações. Com o uso de uma lupa de mão, um único operário era selecionado e o mesmo seguido durante 20 segundos e o número de suas interações com outros cupins contada. Foram consideradas interações todas as vezes em que o operário seguido transmitia ou recebia informações de outros cupins através do toque das antenas e/ou cabeças, bem como quando vibravam seus corpos ao se conectar. Os dados de interação entre os cupins e o tempo de observação foram anotados por um pesquisador que auxiliou o processo de monitoramento.

A partir da observação do forrageio de cinco ninhos buscou-se observar o comportamento de M1 e M2 (Fig. 9) nas trilhas de forrageio, tanto próximo ao ninho, quanto na ponta das trilhas (ao chegarem aos recursos). Registrou-se o posicionamento e distribuição dos operários nas trilhas, bem como seu comportamento sobre os recursos a serem explorados pela colônia.

Figura 9 – Coloração da cabeça de operários dimórficos de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera). Cápsula cefálica marrom (M1- operário menor) e cápsula cefálica preta (M2- operário maior).



Fonte: autoria própria

Análises de dados

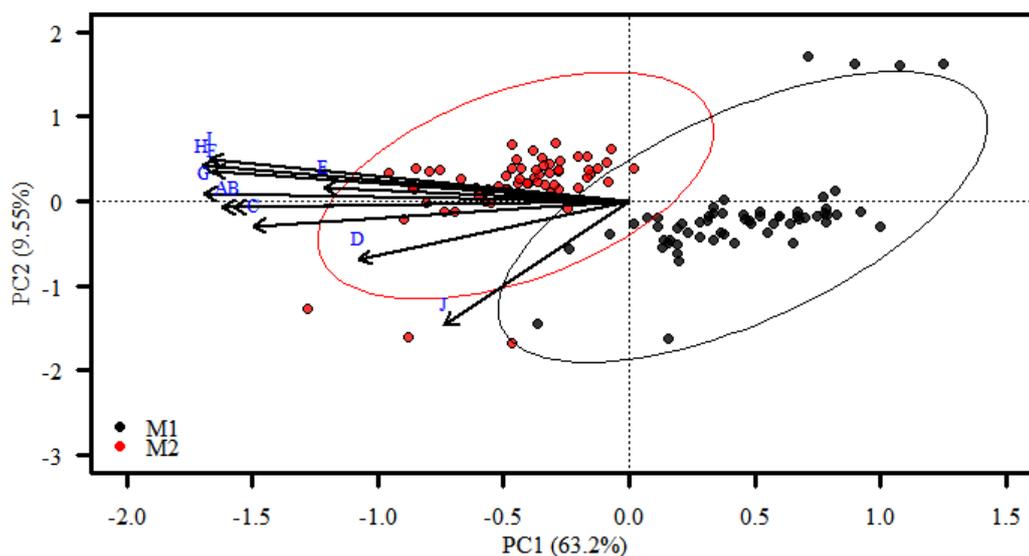
Além das diferenças conspícuas nas cores e formas apontadas de forma descritiva, a diferença morfométrica da casta operária de *C. cyphergaster* foi verificada com uma análise de componentes principais (PCA) e posteriormente com um teste t do componente principal em função da variável explicativa de dois níveis (morfotipos), para verificação do nível de significância da diferença entre os grupos. Os dados de proporção dos morfotipos foram submetidos a teste de verificação de normalidade de dados (Shapiro – Wilk) e homogeneidade de variâncias (Levene). Não atendendo a esses pressupostos, então foram submetidos ao teste de Wilcoxon-mann-whitney. Modelos lineares mistos foram construídos para a verificação do nível de significância existente nos dados da quantidade de interações e volume dos papos em função de uma variável categórica de dois níveis, (M1 e M2), e um efeito aleatório correspondente a uma variável categórica, referente aos ninhos monitorados

(Interações ~ Morfotipo | Ninho). Os modelos foram feitos no software R 3.5.1 (R Development Core Team, 2018), os modelos foram testados utilizando a função ‘lme’ do pacote nlme (PINHEIRO et al., 2018). Além disso foi verificada a significância dos modelos através do teste de análise de desvio, da função ‘Anova’ do pacote car, versão 3.0-2 (FOX; WEISBERG, 2011). Os dados de organização dos indivíduos nas trilhas foram inseridos neste estudo de forma descritiva.

RESULTADOS

Detectou-se existência de dimorfismo na casta operária de *C. cyphergaster*, M1 – operário menor, e M2 – operário maior, com somatória de mais de 72% dos dois primeiros componentes principais (Fig. 10). O teste t mostrou diferença significativa para o componente principal em função dos morfotipos ($t=16,96$; $gl=112,9$; $p<0,001$).

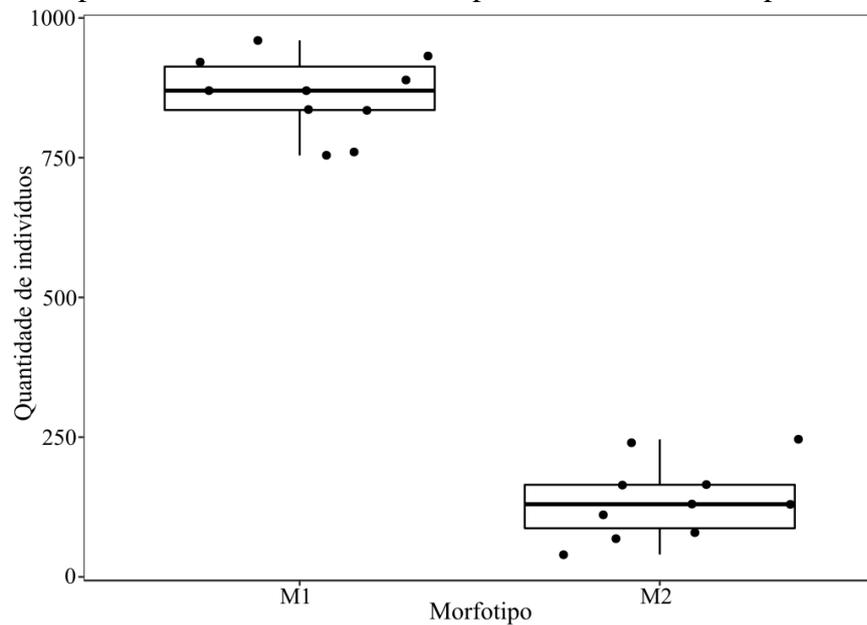
Figura 10 – Análise de componentes principais para a presença de dois morfotipos (M1 – operário menor e M2 – operário maior) de operários de *Constrictotermes cyphergaster*. (A) comprimento da cabeça, (B) largura máxima da cabeça, (C) largura na base das mandíbulas, (D) largura do labro, (E) altura máxima da cabeça, (F) comprimento do pronoto, (G) largura do pronoto, (H) comprimento da tíbia, (I) comprimento do fêmur e (J) largura do fêmur.



Fonte: autoria própria

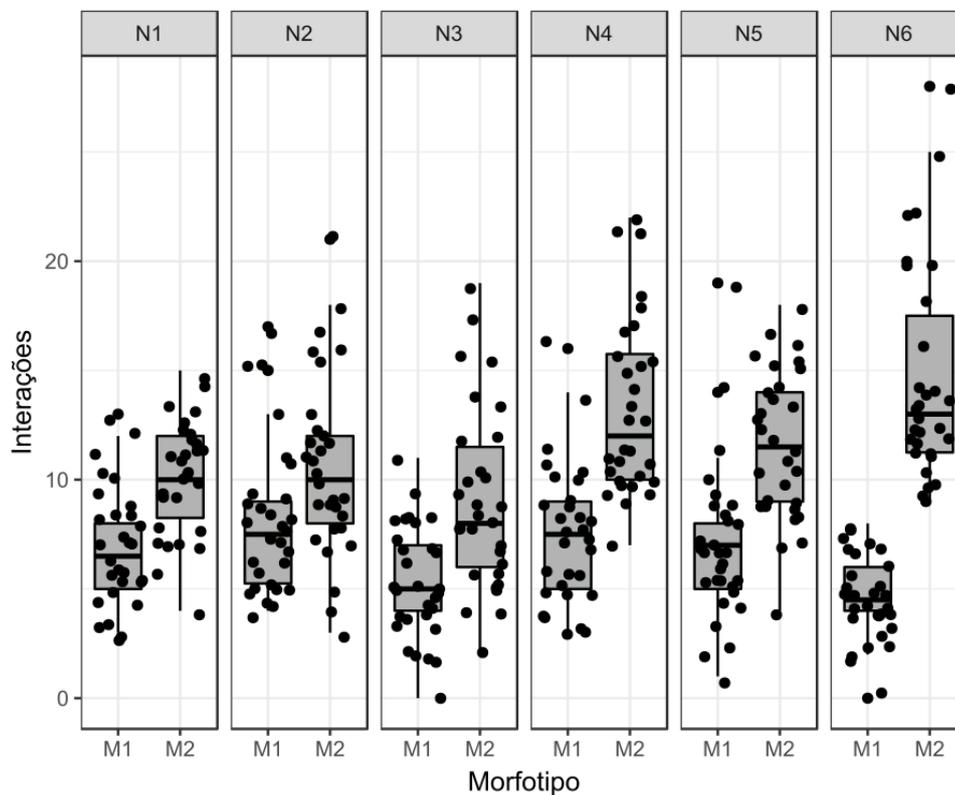
Verificou-se variação significativa na quantidade de indivíduos de cada morfotipo ($W=100$; $p=0,0001$) (Fig. 11), com média maior para M1 ($872,7 \pm 68,56$), em comparação com M2 ($137,3 \pm 68,56$) - (média \pm desvio padrão). Também houve variação significativa no número de interações entre os morfotipos M1 e M2 durante o forrageio ($\chi^2=168,76$, $gl=1$, $p<0,0001$) (Fig. 12).

Figura 11 – Quantidade de operários dimórficos presentes em ninhos de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera). Cada ponto gráfico corresponde à quantidade de indivíduos presente em um ninho. M1 – operário menor; M2 – operário menor.



Fonte: autoria própria

Figura 12 – Total de interações de indivíduos da casta de operários de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) em eventos de forrageio. Legenda: ninhos (N1-N6). Morfotipo M1 – menor e M2 – maior.



Fonte: autoria própria

Durante todos os eventos de forrageio monitorados, observou-se indivíduos M2 na entrada dos ninhos, nas bordas das trilhas de saída, com postura defensiva semelhante à dos soldados (Fig. 13). No início do forrageio M2 também saía dos ninhos junto aos soldados e seguiam na ponta das trilhas em direção aos recursos (Fig. 14). Ao chegarem nos recursos, tais operários faziam paradas e raspagens de poucos segundos (como se estivessem provando os recursos). Após as raspagens, retornavam em direção aos ninhos passando informações vibratórias aos operários M1. A frequência de retorno de indivíduos de cada morfotipo no início do forrageio não foi mensurada durante as observações. No entanto, observou-se com mais facilidade indivíduos M2 retornando para o ninho no início dos eventos de forrageio, comparado a quando as trilhas apresentavam grande quantidade de indivíduos saindo do ninho.

Figura 13 – Operário maior (M2) de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) na borda de trilha de forrageio em posição e postura semelhante à dos soldados.



Fonte: autoria própria

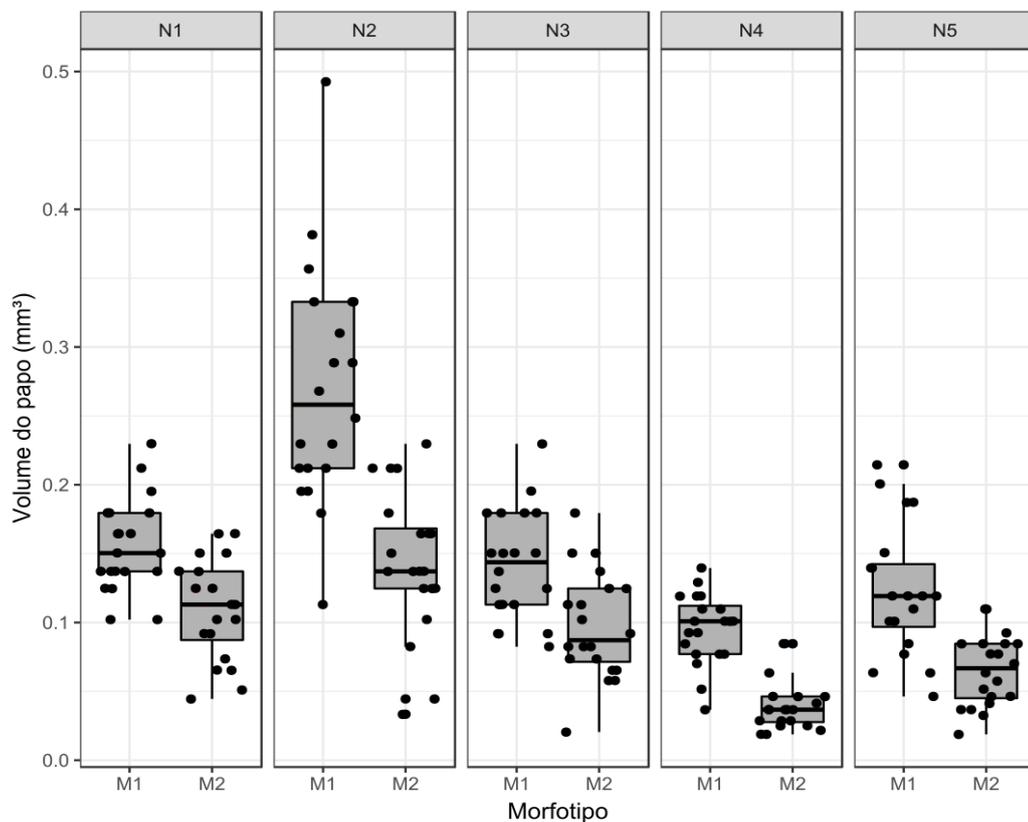
Figura 14 – Operários maiores (M2) de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) observados junto a soldados em início de evento de forrageio. A imagem da esquerda representa o início da saída dos indivíduos rumo ao recurso a ser explorado. A imagem da direita representa a saída dos indivíduos de uma abertura de um ninho da espécie.



Fonte: autoria própria

Os morfotipos de operários de *C. cyphergaster* apresentam variação significativa no volume do papo após o forrageio ($\chi^2=99.661$, $gl=1$, $p<0,0001$) (Fig. 15).

Figura 15 - Volume (mm^3) do papo de operários de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Isoptera) em função de seus morfotipos, menor (M1) e maior (M2). Legenda: ninhos (N1-N5). Os pontos indicam o volume de papo de cada operário analisado.



Fonte: autoria própria

DISCUSSÃO

A diferença significativa encontrada nos resultados dos componentes analisados na PCA para a presença de operários dimórficos em *C. cyphergaster* pode estar associada à presença de funções distintas dos operários, necessárias para a manutenção da colônia. Assim como em cupins do gênero *Hospitalitermes* (MIURA; MATSUMOTO, 1997), o forrageio em trilhas abertas desempenhado por *C. cyphergaster* expõe os indivíduos a diversos predadores.

No entanto, o forrageio em trilhas abertas garante também que grande quantidade de operários possa forragear e capturar os recursos necessários (JONES; GATHORNE-HARDY, 1995). Algumas características morfológicas podem estar ligadas à diminuição da predação de operários M2, mesmo correndo alto risco. A coloração diferenciada da cápsula cefálica é um fator que leva a crer que esses indivíduos podem ser confundidos com os soldados, no momento em que estão nas bordas das trilhas. Sabendo que a defesa química está ligada a soldados de cupins que possuem comportamento de forrageio em trilhas abertas (COATON; SHEASBY, 1972; MASCHWITZ et al., 1972; PRESTWICH, 1984), ser confundido com um soldado é vantajoso, visto que operários que tem cápsula cefálica de coloração semelhante à dos soldados tendem a ser menos predados.

A caracterização monomórfica dos operários de *C. cyphergaster* observada por Moura et al. (2006) pode ser atribuída ao fato de que os autores não afirmaram se utilizaram as características descritoras propostas por Mathews (1977) no momento em que coletaram operários que estavam forrageando. Esta condição pode ter acarretado na captura de poucos indivíduos M2 (operários encontrados em menor proporção no interior dos ninhos), resultando assim em baixa frequência de medidas maiores e, conseqüentemente um histograma de distribuição normal. Além disso, apenas medidas da largura da cabeça dos indivíduos foram utilizadas. Embora esse caráter tenha sido usado em alguns estudos para descrever o polimorfismo em outras espécies da família Termitidae, como para diferenciar os operários de *H. medioflavus*, onde as medidas foram utilizadas e ligadas à sua função durante o forrageio em “raspadores” e “carregadores”, além de demonstrar a quantidade dos morfotipos presentes nas colônias (MIURA; MATSUMOTO, 1995). Outros parâmetros além da largura da cabeça foram utilizados para análises de agrupamento dos indivíduos, sugerindo o polimorfismo para a casta operária em várias espécies de cupins (OKOT-KOTBER, 1981; LIMA et al., 2013; ANNONI et al., 2017).

Não obstante, *H. medioflavus* e *H. rufus* possuem distinção no padrão de entrada e saída de operários dos morfotipos durante o forrageio. Para essas espécies, indivíduos do morfotipo de tamanho maior possuem maior atividade de entrada e saída do ninho durante os forrageios, carregando partículas de alimento durante todo o tempo; enquanto que operários de tamanho menor só retornam para o ninho no fim do evento (MIURA; MATSUMOTO, 1998a). Funções como essas estão associadas ao dimorfismo dos operários de *C. cyphergaster*. Nossos resultados fundamentam essa afirmação, visto que principalmente no início do forrageio operários M2 são vistos transmitindo mais informações ($11,53 \pm 4,32$) para operários e soldados dispostos nas trilhas em comparação com M1 ($6,51 \pm 3,13$).

As diferenças significativas nos modelos lineares mistos para o comportamento dos operários durante o forrageio e o volume do papo de *C. cyphergaster* deve-se às funções desempenhadas por M2 durante a atividade, como a função defensiva (Fig. 13), o comportamento de avaliação da palatabilidade e a segurança dos recursos a serem consumidos pela colônia observado neste estudo. A exploração inicial de recursos faz com que os indivíduos presentes na frente das trilhas corram mais riscos de serem predados, devido sua exposição iminente. Devido a isso, os cupins desenvolveram diversas formas de defesa, com a finalidade de reduzir os riscos (HAIFIG et al., 2015).

As observações comportamentais feitas no presente estudo mostram que a atividade de saída e análise dos recursos no início do forrageio desempenhada por operários M2 reflete adaptação de *C. cyphergaster* para o seu hábito de forrageamento, visto que M2 parece ser um soldado em tamanho e coloração da cápsula cefálica. Assim, M2 tem participação fundamental no sucesso da captura dos recursos. Sua habilidade comunicativa não apenas leva informações sobre a qualidade dos alimentos a serem consumidos, como também seu posicionamento nas bordas das trilhas possibilita detecção de predadores e facilita com que os avisos de alarme sejam distribuídos com maior rapidez.

O forrageio em trilhas abertas realizado por *C. cyphergaster* pode servir de modelo para estudos futuros com o hábito de forrageio de cupins, visto que o progresso na área da biologia do forrageamento desses insetos ainda é lento, principalmente devido ao hábito críptico da busca e seleção do alimento a ser consumido (TRANIELLO; LEUTHOLD, 2000). A literatura traz informações sobre a divisão específica de funções dentro da casta operária durante período de forrageio (HAIFIG et al., 2015), sendo o tráfego de maiores e menores operários diferenciado em espécies como *Odontotermes distans* com predominância de operários maiores (MCMAHAN et al., 1984); e *Macrotermes bellicosus*, com predominância de operários menores (LYS; LEUTHOLD, 1991). Tendo isso em vista, fica claro que a

hipótese de divisão de trabalho na casta operária de *C. cyphergaster* é presente e os dados deste estudo a confirmam.

Em conclusão, os resultados evidenciam a complexidade existente na organização social de *C. cyphergaster* e algumas das estratégias que a espécie desenvolveu para a otimização da exploração de recursos em trilhas abertas. Destacam-se os comportamentos defensivo e comunicativo de operários M2 durante a atividade de forrageio, bem como a relação existente entre a sua função e a diminuição do alimento que captam em comparação com M1.

REFERÊNCIAS

- ANNONI, G. M.; CORONEL, J. M.; LAFFONT, E. R. Caste Developmental Pathways of *Cortaritermes fulviceps* (Blattodea, Termitidae). **Brazilian Journal of Agriculture**, v.92, p.1-11, 2017.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. Ecology: From Individuals to Ecosystems. Oxford: **Blackwell Publishing**, 2006.
- BELL, W. J. Searching behavior patterns. **Annual Review of Entomology**, v.35, p.447-467, 1990.
- BESHERS, S.N.; FEWELL, J.H. Models of division of labor in social insects. **Annual Review of Entomology**, v.46, p.413-440, 2001.
- CHAPMAN, R. E.; BOURKE, A. F. G. The influence of sociality on the conservation biology of social insects. **Ecology Letters**, v.4, p.650-662, 2001.
- COATON, W. G.; SHEASBY, J. L. Preliminary report on a survey of the termites (Isoptera) of South West Africa. **Cimbebasia Memoir**, v.2, p.7-729, 1972.
- CONSTANTINO, R.; COSTA-LEONARDO, A.M. A new species of *Constrictotermes* from Central Brazil with notes on the mandibular glands of workers (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v.30, p.213-223, 1997.
- EGGLETON, P.; TAYASU, I. Feeding groups, lifetypes and the global ecology of termites. **Ecological Research**, v.16, p.941-960, 2001. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00444.x>
- EGGLETON, P. An Introduction to Termites: Biology, Taxonomy and Functional Morphology. In: BIGNELL, E.; ROINSIN, E.; LO, N. (eds.) *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Vancouver: **Springer**, 2011, v.2, p.1-24. doi: 10.1007/978-90-481-3977-4
- FOX, J.; WEISBERG, S. (2011). *An {R} Companion to Applied Regression, Second Edition*. Thousand Oaks CA: Sage. URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>

- HAIFIG, Y.; JOST, C.; FOURCASSIÉ, V. ZANA, Y.; COSTA-LEONARDO, A. M. Dynamics of foraging trails in the Neotropical termite *Velocitermes heteropterus* (Isoptera: Termitidae). **Behavioural Processes**, v.118, p.123-129, 2015. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2015.06.010>
- HAIFIG, Y.; JOST, C.; JANEI, V.; COSTA-LEONARDO, A. M. The size of excavators within a polymorphic termite species governs tunnel topology. **Animal Behaviour**, v.82, p.1409-1414, 2011. doi:10.1016/j.anbehav.2011.09.025
- HAYASHI, Y.; LO, N.; MIYATA, H.; KITADE, O. Sex-Linked Genetic Influence on Caste Determination in a Termite. **Science**, v.318, p.985-987, 2007. doi: 10.1126/science.1146711
- JONES, D.T.; GATHORNE-HARDY, F. Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis* (Termitidae: Nasutitermitinae) in the rain forest of Brunei, north-west Borneo. **Insectes Sociaux**, v.42, p.359–369, 1995.
- KÖPPEN, W. Klassifikation der Klimate nach Temperatur, Niederschlag und Jahreslauf. **Petermanns Mitt**, v. 64, p. 193-203, 1918.
- LIMA, V. L. S.; BAILEZ, O. E.; VIANA-BAILEZ, A. M. Caste polymorphism of apterous line of the Neotropical termite *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera, Termitidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.57, p.309-312, 2013. <http://dx.doi.org/10.1590/S0085-56262013005000019>
- LYS, J.A.; LEUTHOLD, R.H. Task-specific distribution of the two worker castes in extranidal activities in *Macrotermes bellicosus* (Smeathman): observation of behaviour during food acquisition. **Insectes Sociaux**, v.38, p.161–170, 1991.
- MCMAHAN, E.A.; KUMAR, S.; SEN-SARMA, P.K. Male/female (size) polyethism in workers of *Odontotermes distans* Holmgren and Holmgren (Isoptera: Termitidae: Macrotermitinae). **Annals of the Entomological Society of America**, v.77, p.429–434, 1984.
- MATHEWS, A. G. A. Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil. **Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, p.267, 1977.
- MASCHWITZ, U.; MIIHLENBERG, M. Chemische gefahrenalarmierung bei einer Termite. **Naturwissenschaften**, v.59, p.516-517, 1972.
- MEDEIROS, R. M.; SANTOS, D. C.; FRANCISCO, P. R. M.; FILHO, M. F. G. Análise Hidroclimática da Região de São João do Cariri – PB. **Revista Educação Agrícola Superior**, v.30, p.59-65, 2015.
- MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Worker Polymorphism and Division of Labor in the Foraging Behavior of the Black Marching Termite *Hospitalitermes medioflavus*, on Borneo Island. **Naturwissenschaften**, v.82, p.564-567, 1995.
- MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Diet and nest material of the processional termite *Hospitalitermes*, and cohabitation of Termes (Isoptera, Termitidae) on Borneo Island. **Insectes Sociaux**, n.44, p.267-275, 1997.

MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Foraging organization of the open-air processional lichen feeding termite *Hospitalitermes* (Isoptera, Termitidae) in Borneo. **Insectes Sociaux**, v.45, p.17-32, 1998a.

MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). **Journal of Insect Behavior**, v.11, p.179-189, 1998b.

MOURA, F.M.S.; VASCONCELLOS, A.; ARAÚJO, V.F.P.; Bandeira, A.G. Seasonality in foraging behavior of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Insectes Sociaux**, v.53, p.472–479, 2006.

MOURA, F.M.S.; VASCONCELLOS, A.; SILVA, N. B.; BANDEIRA, A. G. Caste development systems of the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae). **Insectes Sociaux**, v.58, p.169-175, 2011.

OKOT-KOTBER, B. M. Polymorphism And The Development Of The First Progeny In Incipient Colonies Of *Macrotermes michaelseni* (Isoptera, Macrotermitinae). **Insect Science Applications**, v.1, p.147-150, 1981.

OSTER, G. F.; WILSON, E. O. Caste and ecology in the social insects. Princenton: **Princenton University Press**, 1978.

PINHEIRO, J.; BATES, D.; DEBROY, S.; SARKAR, D.; R Core Team (2018). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-137, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.

PRESTWICH, G. D. Defense Mechanisms of Termites. **Ann. Rev. Entomol.**, v.29, p.201-232, 1984.

R Development Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R foundation for Statistical Computing, Viena, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>

ROISIN, Y. Diversity and Evolution of Caste Patterns. In: ABE, T.; BIGNELL, E.; HIGASHI, M. (eds.) Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. **Academic Publisher**, Kluwer, 2000, p.95-119.

ROISIN, Y.; KORB, J. Social Organization and the Status of Workers in Termites. In: BIGNELL, E.; ROINSIN, E.; LO, N. (eds.) Biology of Termites: A Modern Synthesis. Vancouver: **Springer**, 2011, v.2, p.1-24. doi: 10.1007/978-90-481-3977-4

TRANIELLO, J. F. A.; LEUTHOLD, R. H. Behavior and ecology of foraging in termites, in: Abe, T., BIGNELL, D. E., HIGASHI, M. (eds.), Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology. London: **Kluwer Academic**, 2000, p.141-168.