

PAULO FELLIPE CRISTALDO

MECANISMOS DE DEFESA EM NINHOS DE CUPINS (INSECTA:
ISOPTERA)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2010

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV

T

C933m
2010
Cristaldo, Paulo Fellipe, 1984-
Mecanismos de defesa em ninhos de cupins (Insecta:
Isoptera) / Paulo Fellipe Cristaldo. – Viçosa, MG, 2010.
ix, 44f. : il. (algumas col.) ; 29cm.

Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Referências bibliográficas: f. 38-44.

1. Térmita - Defesa. 2. Térmita - Comportamento.
 3. Relação hospedeiro-parasito. 4. *Cornitermes cumulans*.
 5. *Constrictotermes cyphergaster*. 6. Ecologia animal.
- I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

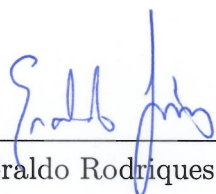
CDD 22.ed. 595.736

PAULO FELLIPE CRISTALDO

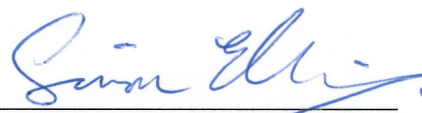
MECANISMOS DE DEFESA EM NINHOS DE CUPINS (INSECTA:
ISOPTERA)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

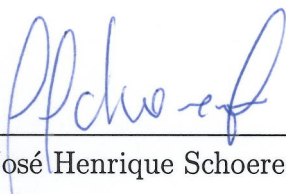
APROVADA: 19 de Fevereiro de 2010.



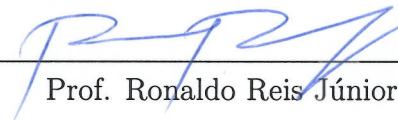
Prof. Eraldo Rodrigues de Lima



Prof. Simon Luke Elliot
Co-orientador



Prof. José Henrique Schoeder



Prof. Ronaldo Reis Júnior



Prof. Og Francisco Fonseca de Souza
Orientador

À minha família, pelo apoio, confiança e por entender que a ausência era necessária para a conquista de mais essa realização.

AGRADECIMENTOS

À Deus, por ter me dado força e coragem ao longo destes dois anos.

À Universidade Federal de Viçosa e à coordenação do programa de pós-graduação em Biologia Animal, pela oportunidade e estrutura oferecida.

À CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

À FurnaPós pelo apoio financeiro para realização das coletas de campo deste trabalho.

Aos colegas do laboratório de Termitologia: Ana, Andrea, Alessandra, Cassiano, Daniela, Fernanda e Teresa. Pelo convívio, discussões e ensinamentos. Em especial, meu agradecimento aos inquilinóides: Alessandra, Cassiano e Daniela, pela acolhida, ajuda em todos os momentos destes dois anos e principalmente por sempre estarem dispostos a ensinar e discutir sobre o que sabiam. Agradeço também a Ana, Andrea e Fernanda pelos conselhos, ajuda e convívio. Muito Obrigado!

Ao Prof. Og, pela oportunidade, disponibilidade e orientação. Por me ensinar que fazer pesquisa é muito mais do que coletar dados em campo. Pelos ensinamentos diários durante o mestrado. Obrigado!!!

Aos estudantes da BIO 131, Antônio, Gabriel e Rafael pela ajuda nas coletas desta dissertação. Aos Prof. José Henrique Schoereder e Carlos Speber e toda a turma da BIO 730, pelas sugestões e críticas no início deste trabalho.

À José M. Waquil, pelo suporte logístico em Sete Lagoas.

À minha família, pela dedicação, força e principalmente por me mostrar que viver é melhor do que sonhar.

À Carla, não só pela dedicação, convívio, amizade e ajuda durante o mestrado, mas também por ser minha família em Viçosa, pelos 7 anos de amizade e por não ter me deixado desanimar quando achava que não ia dar conta do recado. Muito Obrigado!

Aos velhos amigos de Dourados/MS presentes em Viçosa: Carol, Thales, Thiago e Danilo. Pela acolhida, convivência, risadas e principalmente pelos momentos de descontração, que me fazia sentir mais perto de casa.

Aos novos amigos de Viçosa: Joanna e Flávia, pelas risadas e amizade. Ao Daniel, Livia, Cassiano, Roberta, Juliana, Natália, Andre, Clarisse entre outros pelos momentos de descontração que possibilitaram bons momentos nestes anos.

À todos os amigos de Dourados/MS que a distância não separou, sempre me apoiando e torcendo.

Enfim, agradeço a todos que torceram e apoiaram durante esta etapa. Muito Obrigado!!!

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS	vi
RESUMO	viii
ABSTRACT	ix
1 INTRODUÇÃO GERAL	1
2 FALHA NO SISTEMA DE DEFESA PROPICIA A INVASÃO EM NI- NHOS DE CUPINS (INSECTA: ISOPTERA)?	6
2.1 Introdução	7
2.2 Material & Métodos	11
2.2.1 Área de Estudo	11
2.2.2 Cupins	11
2.2.3 Coleta de Dados	13
2.3 Resultados	22
2.3.1 Falha inata na defesa	22
2.3.2 Falha adquirida na defesa	25
2.4 Discussão	32
3 CONCLUSÕES	37
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	38

LISTA DE FIGURAS

		Página
1	Analogia entre o corpo humano e as colônias de cupins.	4
2	Ninho epígeo (a) e a casta de soldado (b) da espécie <i>Cornitermes cumulans</i> . Viçosa, MG.	12
3	Ninho arborícola (a) e a casta de soldado (b) da espécie <i>Constrictotermes cyphergaster</i> . Sete Lagoas, MG.	13
4	Desenho esquemático dos distúrbios experimentais feitos na superfície externa da parede, em um ponto situado na metade do ninho de (a) <i>Cornitermes cumulans</i> e (b) <i>Constrictotermes cyphergaster</i>	14
5	Desenho esquemático dos valores obtidos para o cálculo do volume do ninho para a espécie <i>Cornitermes cumulans</i> : 5(a) h é altura da epígea e cb a circunferência da base; 5(b) h ₂ é altura da parte hipógea e R é raio da circunferência da base; 5(c) H _{Total} é altura total do ninho	19
6	Efeito da proporção de soldados na coabitação em ninhos de cupins ($\chi^2=120.264$, P= 0.094). Modelagem Linear Generalizada com distribuição de erros Binomial, corrigindo a sobredispersão. No eixo y, 0 é ausência de coabitação e 1 é presença. Cada ponto corresponde a uma única espécie de cupim, como relatado por Haverty (1977).	23
7	Número de operários por segundo emergindo em um ponto perturbado na parede dos ninhos de <i>Cornitermes cumulans</i> e <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (F _{1,53} = 11.011; P= 0.0016). Modelagem Linear Generalizada com distribuição de erros Normal.	24
8	Efeito do tamanho do ninho no número de soldados por segundo na defesa de um ponto perturbado em ninhos <i>Cornitermes cumulans</i> . O número de soldados por segundo na defesa é constante com o aumento do ninho (F _{1,28} = 0.358, P= 0.553). Cada ponto corresponde a um ninho. Viçosa-MG, Brasil.	26

- 9 Efeito do tamanho do ninho no número de operários por segundo na defesa de um ponto perturbado em ninhos *Cornitermes cumulans*. O número de operários por segundo na defesa é constante com o aumento do ninho ($F_{1,28} = 2.323$, $P = 0.138$). Cada ponto corresponde a um ninho. Viçosa-MG, Brasil. 27
- 10 Efeito do tamanho do ninho no tempo de chegada do primeiro soldado no ponto perturbado em ninhos *Cornitermes cumulans*. O tempo de chegada do primeiro soldado aumenta com o tamanho do ninho ($F_{1,28} = 4.466$, $P = 0.043$). Cada ponto corresponde a um ninho. Viçosa-MG, Brasil. 28
- 11 Efeito do tamanho do ninho no número de soldados por segundo na defesa de um ponto perturbado em ninhos *Constrictotermes cyphergaster*. O número de soldados por segundo na defesa diminui com o aumento do ninho ($F_{1,23} = 4.381$, $P = 0.048$). Cada ponto corresponde a um ninho. Sete Lagoas-MG, Brasil. 29
- 12 Efeito do tamanho do ninho no número de operários por segundo na defesa de um ponto perturbado em ninhos *Constrictotermes cyphergaster*. O número de operários por segundo na defesa é constante com o aumento do ninho ($F_{1,23} = 0.013$, $P = 0.909$). Cada ponto corresponde a um ninho. Sete Lagoas-MG, Brasil. 30
- 13 Efeito do tamanho do ninho no tempo de chegada do primeiro soldado no ponto perturbado em ninhos *Constrictotermes cyphergaster*. O tempo de chegada do primeiro soldado se mantém constante com o tamanho do ninho ($F_{1,4} = 0.917$, $P = 0.392$). Cada ponto corresponde a um ninho. Sete Lagoas-MG, Brasil. 31

RESUMO

CRISTALDO, Paulo Fellipe, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2010. **Mecanismos de defesa em ninhos de cupins (Insecta: Isoptera)**. Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-orientadores: Simon Luke Elliot e Angelo Pallini Filho.

Cupins apresentam um elaborado sistema de defesa, porém seus ninhos são frequentemente invadidos por uma variedade de organismos. Os mecanismos que permitem a invasão em cupinzeiros ainda não foram elucidados. Sendo assim, o objetivo desta dissertação foi compreender os mecanismos de defesa em ninhos de cupins. Para isso, levantamos a hipótese que falhas no sistema de defesa podem estar ocorrendo por fator inato ou adquirido, que estaria propiciando a invasão e subsequentemente a coexistência de espécies. Nossos resultados mostraram que *(i)* espécies com baixa proporção de soldados, fator inato, não propicia a presença de coabitantes, *(ii)* espécies de cupins com baixa proporção de soldados apresentam operários mais ativos na defesa e que *(iii)* fatores que ocorrem ao longo da história de vida da colônia geram um descréscimo no sistema de defesa da espécie hospedeira. Desta forma, pode-se concluir que cupins apresentam um balanço entre seus mecanismos de defesa o que propicia maior proteção da colônia, entretanto algumas falhas ocorrem ao longo do ciclo de vida da colônia, permitindo a entrada de invasores e subsequentemente a coexistência de espécies em cupinzeiros.

ABSTRACT

CRISTALDO, Paulo Fellipe, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2010. **Mechanisms of defense in termite nests (Insecta: Isoptera)**. Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-Advisers: Simon Luke Elliot and Angelo Pallini Filho.

Termites present an elaborated defense system, but their nests are often invaded by a variety of organisms. The mechanisms that allow the invasion in termite nests are not elucidated. So, the objective of this dissertation was to understand the mechanisms of defense in termite nests. To do so, hypothesized that system failures defense may be due to innate or acquired factor, which would be providing the invasion and subsequently the coexistence of species. Our results show that *(i)* species with low proportion of soldiers, innate factor, not propitiate the presence of cohabitants, *(ii)* termite species with low proportion of soldiers have more workers active in defense and *(iii)* factors that occur throughout the life history of the colony lead a decreased in the defense system of the host species. Thus, we can be conclude that termites present a balance between their defense mechanisms which provides greater protection of the colony, however some faults occur throughout the life cycle of the colony, allowing the entry of invaders and subsequently the coexistence of species in termite nest.

1 INTRODUÇÃO GERAL

O sistema de defesa em colônias de cupins é formado pela estrutura física do ninho, operários e soldados (Deligne et al., 1981; Noirot & Darlington, 2000). Este sistema de defesa pode atuar via mecanismos especializados e complementares (Deligne et al., 1981). O mecanismo especializado é representado por uma casta morfo-fisiologicamente adaptada à defesa, os soldados, cuja a principal função é o ataque aos invasores no ninho ou em trilhas de forrageamento (Noirot & Darlington, 2000). O complementar é composto pela estrutura física do ninho, que impede a entrada de intrusos (Stuart, 1969; Deligne et al., 1981) e pelos operários, que desempenham diferentes tarefas dentro da colônia. Como componente de defesa, os operários podem atuar na reconstrução da parede do ninho ou apresentar comportamentos defensivos frente a invasores (Thorne, 1982).

O investimento nos mecanismos de defesa pode variar entre as espécies. Sendo assim, diferentes espécies podem adotar diferentes estratégias que garantem um balanço entre os mecanismos especializados e complementares, a fim de otimizar a defesa. Além deste balanço, os soldados e os operários, são capazes de reconhecer e atacar indivíduos que não pertencem à colônia, apresentando comportamentos agressivos (Kaib et al., 2004; Sobotník et al., 2008).

Apesar de possuir este elaborado sistema de defesa, ninhos de cupins são frequentemente invadidos por uma variedade de organismos (Grassé, 1986). Esta invasão pode ocasionar a coexistência de espécies em cupinzeiros, um processo bas-

tante comum e relatado por diversos autores (Redford, 1984b; Cunha et al., 2003; DeVisser et al., 2008; Costa et al., 2009).

A invasão em cupinzeiros é um processo intrigante, uma vez que o sistema de defesa da colônia deveria impedir a entrada de invasores. Os mecanismos que podem propiciar esta invasão ainda não foram elucidados (Redford, 1984b; Costa, 2005). Uma possível hipótese seria que o sistema de defesa da espécie construtora apresenta falhas, que pode permitir a invasão e subsequentemente a coexistência em cupinzeiros.

Invasões biológicas podem ser estudadas a nível de ecossistema como por exemplo a invasão de plantas em um ambiente (Souza et al., 2009) ou a nível individual como é o caso de invasões de patógenos em um hospedeiro (Leibold et al., 2004). O entendimento de invasões em ninhos de cupins pode se basear em estudos de invasões biológicas a nível individual, uma vez que segundo Cremer & Sixt (2009) colônias de insetos sociais parecem apresentar componentes e mecanismos análogos a organismos multicelulares.

De fato, colônias de cupins apresentam componentes similares ao do corpo humano (Fig. 1). O sistema imunológico de humanos é composto por dois mecanismos distintos - *não específico* e *específico* - que atuam em conjunto ou separadamente no desenvolvimento da imunidade. O mecanismo não específico é a primeira linha de defesa contra invasores, é composto pelas barreiras anatômicas (pele, membranas mucosas, proteínas solúveis do sangue e saliva), fagocitose e respostas inflamatórias. Este mecanismo atua de forma rápida, não específica e carece de memória imunológica, ou seja, respondem da mesma forma para qualquer tipo de invasor. O mecanismo específico é formado pelas células específicas de defesa, linfócitos T e B, que apresentam especificidade a antígenos, podendo reconhecer os invasores. Estes linfócitos possuem um desenvolvimento lento, apresentam uma memória

imunológica e são de longa duração (McDade, 2005; Folds, 2008). Os mecanismos não específico e específico do sistema imunológico são distintos mas interagem em vários níveis, desenvolvendo uma completa defesa contra invasores (Guyton, 1987).

De maneira similar, o sistema de defesa de cupins é composto por dois mecanismos - *complementar* e *especializado* - que podem atuar juntos ou separados na defesa da colônia. O mecanismo complementar é composto pela barreira física (ninho) e pelos operários que atuam na reconstrução da parede do ninho e também no ataque direto a invasores. O mecanismo especializado é formado por uma casta morfo-fisiologicamente especializada em defesa, os soldados, que atacam diretamente o invasor usando diferentes tipos de defesa (mandíbulas, secreções químicas ou a combinação destas) (Deligne et al., 1981; Noirot & Darlington, 2000). Estes mecanismos garantem uma eficaz estratégia de defesa contra invasores.

Dado a similaridade entre estes dois sistemas de defesa (ver Fig. 1), os processos responsáveis pela entrada e estabelecimento de antígenos no corpo humano parecem ser adequado o bastante para entendermos os processos envolvidos na invasão em ninhos de cupins.

A entrada e estabelecimento de antígenos em humanos ocorre quando algumas condições desencadeiam um mal funcionamento do sistema imunológico. Estas condições geram distúrbios que levam o sistema imunológico a não proteger o organismo contra a invasão (Ponyakina & Lebedev, 2003). Este funcionamento não adequado é conhecido como imunodeficiência e pode ser classificada em dois tipos: inato ou adquirido. A imunodeficiência inata é causada por herança genética ou falha no desenvolvimento do sistema imunológico. A imunodeficiência adquirida ocorre como resultado de exposição a doenças, fatores ambientais, idade e/ou desnutrição. Ambos os tipos de imunodeficiência geram uma diminuição ou disfunção dos componentes do sistema imunológico (Petrov, 1982; Ponyakina & Lebedev, 2003).

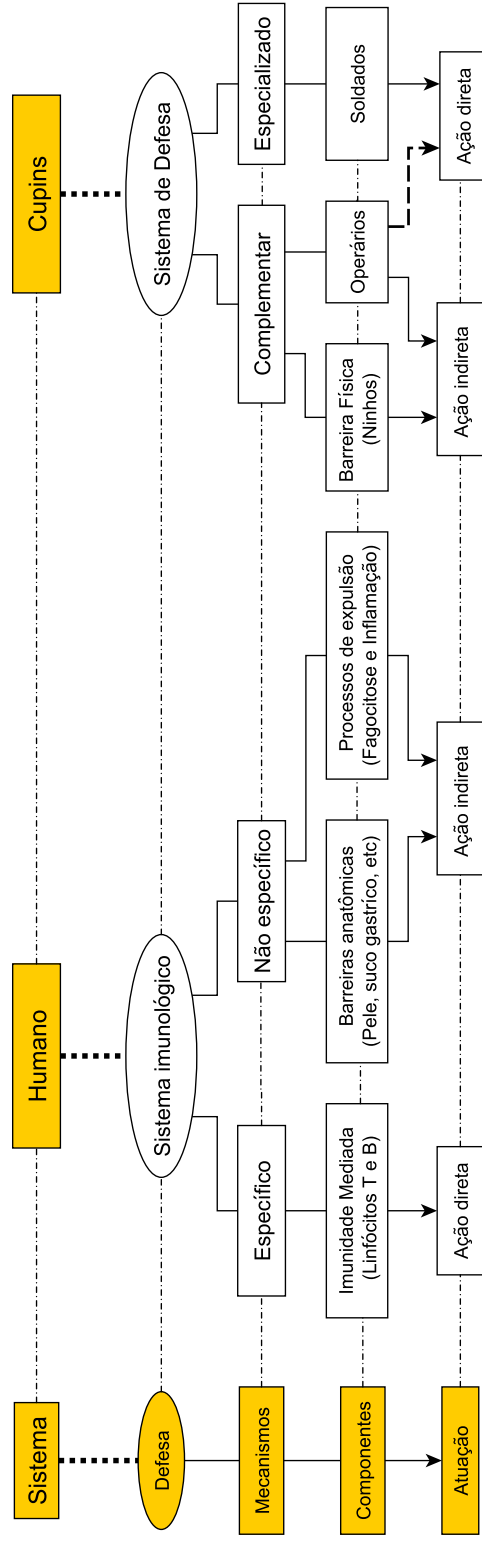


Figura 1: Analogia entre o corpo humano e as colônias de cupins.

Da mesma forma, a invasão em cupinzeiros deve ocorrer quando algumas condições desencadeiam um mal funcionamento do sistema de defesa. Estas condições geram falhas na defesa que resulta em uma menor proteção da colônia. Estas falhas podem ser classificadas em dois tipos: inato ou adquirido. A falha inata na defesa é causada por características intrínsecas da espécie como: baixa proporção de soldados na colônia, tipo de defesa dos soldados ou características da estrutura física do ninho (localização e dureza). A falha adquirida ocorre como resultado de exposição a doenças, baixa quantidade de recursos, idade avançada e/ou senescência. Ambos os tipos de falha poderiam acarretar em baixa eficiência de defesa para a colônia.

Sendo assim, o objetivo geral desta dissertação foi compreender os mecanismos de defesa em colônias de cupins. Assim, levantamos a hipótese de que falhas, inata ou adquirida, ocorrem no sistema de defesa da espécie construtora que permite a invasão e subsequentemente a coexistência de espécies em cupinzeiros.

Esta dissertação foi subdividida em 3 capítulos, sendo este o **capítulo 1**, que visa proporcionar ao leitor um melhor entendimento do estudo desenvolvido. O **capítulo 2** consiste do artigo "Falha no sistema de defesa propicia a invasão em ninhos de cupins (Insecta: Isoptera)?", no qual mostramos que falhas ocorrem no sistema de defesa da espécie construtora que podem estar propiciando a invasão em cupinzeiros. Por fim, o **capítulo 3** faz uma conclusão geral, sintetizando os resultados obtidos.

2 FALHA NO SISTEMA DE DEFESA PROPICIA A INVASÃO EM NINHOS DE CUPINS (INSECTA: ISOPTERA)?

Paulo Fellipe Cristaldo¹ & Og DeSouza²

¹Pós-Graduação em Biologia Animal, Depto. de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa, 36570-000, Viçosa-MG

²Departamento de Biologia Animal, Universidade Federal de Viçosa, 36570-000, Viçosa-MG

2.1 Introdução

A estrutura física do ninho, os operários e os soldados são os componentes do sistema de defesa em colônias de cupins (Stuart, 1969; Deligne et al., 1981; Noirot & Darlington, 2000). Tanto os soldados como os operários podem reconhecer e atacar indivíduos que não pertencem à colônia, por meio de comportamentos agressivos (Kaib et al., 2004; Sobotník et al., 2008). Apesar de apresentarem tão complexo sistema de defesa, existem registros de pelo menos 1500 espécies de plantas e animais capazes de invadir cupinzeiros, sendo os insetos a grande maioria (Grassé, 1986). Nesta invasão, uma espécie de cupim constrói seu ninho que depois servirá como abrigo, local de nidificação e/ou fonte de alimento para outros organismos (Kistner, 1979), estes chamados de coabitantes.

Esta associação, pode acarretar na coexistência de espécies em cupinzeiros, um processo bastante comum na natureza e relatado por diversos autores (Holt & Greenslade, 1979; Domingos, 1983; Redford, 1984b; Lacher Jr. et al., 1986; Eggleton & Bignell, 1997; Miura & Matsumoto, 1997; Haddad & Dippenaar-Schoeman, 2002; Cunha et al., 2003; DeVisser et al., 2008; Costa et al., 2009). Apesar da grande quantidade de relatos de invasão e coexistência em ninhos de cupins, os mecanismos que podem permitir a entrada dos invasores são pouco conhecidos (Redford, 1984b; Costa, 2005).

A invasão em cupinzeiros é um processo intrigante, uma vez que os invasores deveriam ser barrados pelo elaborado sistema de defesa da colônia. Coles (1980); Domingos (1983) e Domingos & Gontijo (1996), relatam que a ocorrência de coabitantes em cupinzeiros parece estar relacionado a diversos fatores entre eles o sistema de defesa da espécie construtora. Sendo assim, é possível que a existência de coabitantes ocorra pela falha no sistema de defesa do construtor. Entretanto, não

há qualquer estudo que verifique a influência da defesa sobre a ocorrência de invasão em cupinzeiros.

Por outro lado, há um extenso corpo teórico que trata de invasões biológicas em outros sistemas. Invasões podem ocorrer em diferentes escalas, incluindo florestas, fragmentos e até mesmo em um organismo (Leibold et al., 2004). Desta forma, invasões biológicas podem ser estudadas a nível de ecossistema (Souza et al., 2009) ou a nível de indivíduo (Guyton, 1987).

Invasões em cupinzeiros, também podem ser estudadas em qualquer um destes níveis. Se considerarmos o cupinzeiro como sendo uma ilha isolada onde ocorre processos de imigração e extinção de coabitantes de um ninho para outro, podemos utilizar uma abordagem a nível de ecossistema. Porém a invasão de cupinzeiros também pode ser estudada a nível individual, se considerarmos que colônias de insetos sociais apresentam componentes e mecanismos análogos a organismos multicelulares (Cremer & Sixt, 2009) e que os intrusos são reconhecidos e repelidos com uma seletividade semelhante à de um sistema imunológico operando em um corpo (Dawkins, 2006).

Gordon (1996), relata que colônias de insetos sociais parecem apresentar respostas individuais organizadas em comportamentos sofisticados. Comportamentos sofisticados em um organismo frequentemente consistem em resposta de muitas subunidades, como por exemplo órgãos e células, a um estímulo (Sakata & Katayama, 2001). Dawkins (2006), relata que sociedade de formigas, abelhas ou cupins atinge uma espécie de individualidade em um nível mais elevado onde a informação é partilhada com tanta eficiência, que a comunidade se comporta quase como se fosse uma unidade com um sistema nervoso e órgãos dos sentidos próprios. Considerando tais analogias, este trabalho irá utilizar uma abordagem individual para invasão em cupinzeiros.

Dentre os estudos de invasão a nível individual, a teoria de imunodeficiência prediz que a entrada de invasores no corpo humano ocorre quando o sistema imunológico do hospedeiro apresenta disfunções em seus componentes, ou seja, o sistema imunológico torna-se incapaz de combater os potenciais invasores, acarretando na entrada e estabelecimento destes (Guyton, 1987; Wodarz, 2006; Folds, 2008). Uma analogia viável para cupins é que a entrada dos coabitantes ocorre quando o sistema de defesa da espécie construtora apresenta falhas em seus componentes. Desta forma, a defesa do construtor torna-se incapaz de combater os potenciais coabitantes, acarretando na entrada e estabelecimento destes.

Em humanos, a imunodeficiência pode ser de dois tipos: inato ou adquirido. Na imunodeficiência inata, a falha no sistema imunológico é causada por fatores genéticos que acarretam falhas no desenvolvimento do sistema imunológico ao longo de toda a vida. A imunodeficiência adquirida ocorre ao longo do ciclo de vida do hospedeiro, como resultado de fatores como idade, desnutrição ou exposição à doenças. Em ambos os casos, há uma diminuição e/ou disfunção dos componentes do sistema imunológico (Ponyakina & Lebedev, 2003). Em cupins, falhas inatas seriam causadas por características intrínsecas das espécies como a variação na proporção de soldado da colônia, na dureza do ninho ou no tipo de defesa dos soldados. A falha adquirida seriam desencadeadas por características obtida ao longo da história de vida da colônia e que podem levar a debilidade da colônia como baixa quantidade de recursos, exposição à doenças, idade avançada ou senescência. Desta maneira, falhas na defesa do construtor seja ela inata ou adquirida, poderiam acarretar em baixa eficiência de defesa para a espécie construtora, propiciando assim a invasão em cupinzeiros.

Sendo assim, o objetivo do presente trabalho foi checar se falhas inatas ou adquiridas no sistema de defesa do construtor propiciam a invasão em ninhos de

cupins. Para isso, hipotetizamos que: *i)* espécies de cupins que possuem colônias com maior proporção de soldados, um fator inato, são menos susceptíveis à invasão por outros organismos e *ii)* a eficiência de defesa dos soldados e operários diminui com o aumento do tamanho do ninho, um fator adquirido. Para testar se ocorre falha inata na defesa, foi realizada uma revisão bibliográfica a fim de relacionar dados de presença/ausência de coabitantes em ninhos e a proporção de soldados em diferentes espécies de cupins. Em seguida a fim de confirmar o padrão em campo, foram simuladas em campo, perturbações físicas na parede de ninhos de *Cornitermes cumulans* (Kollar)(Termitidae: Syntermitinae) e de *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri)(Termitidae: Nasutitermitinae) e quantificado a atividade dos operários na defesa. Para testar se ocorre falha adquirida na defesa, foram simuladas em campo, perturbações físicas na parede de ninhos de diferentes tamanhos de *Cor. cumulans* e de *Con. cyphergaster* e medido a eficiência de defesa dos operários e soldados.

2.2 Material & Métodos

2.2.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado em Viçosa (20°45'S 42°52'W) e em Sete Lagoas (19°26'S 44°14'W), Minas Gerais, Brasil.

O município de Viçosa localiza-se no bioma Mata Atlântica, com altitude média de 648 m acima do nível do mar. O bioma foi drasticamente alterada com a expansão do núcleo urbano a partir de 1930. O clima local de acordo com a classificação de Köppen é do tipo Cwa- temperado quente com inverno seco e verão quente (Kottek et al., 2006). A temperatura média e a precipitação acumulada durante o estudo foi de 20,3 °C e 114,3 mm. A temperatura média anual e a precipitação acumulada anual em 2008 foi de 21,8 °C e 1.701,1 mm (Agritempo, 2009).

Sete Lagoas localiza-se em uma área do bioma Cerrado. Possui altitude média de 762 m acima do nível do mar, o clima local é do tipo Aw- equatorial com inverno seco, segundo classificação de Köppen (Kottek et al., 2006). Durante o estudo, a temperatura média foi de 18,0 °C e a precipitação acumulada de 0,0 mm. A temperatura média anual e a precipitação acumulada anual foi de 21,4 °C e 133,9 mm em 2008 (Agritempo, 2009).

2.2.2 Cupins

O experimento foi conduzido em ninhos de *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Termitidae: Syntermitinae) e *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri) (Termitidae: Nasutitermitinae). Estas espécies foram escolhidas por terem seus ninhos frequentemente invadidos por outros organismos (Redford, 1984b; Cunha & Brandão, 2000; Cunha et al., 2003; Costa et al., 2009). Além disso, estas espécies apresentam diferentes mecanismos de defesa, proporções de soldados e tipo de ninho, possibilitando uma ampliação do número de características avaliadas.

Cornitermes spp. são espécies que ocorrem em vários habitats Neotropicais, incluindo florestas, cerrado e ambientes modificados pelo homem, como pastagem ou até mesmo jardins (Canello, 1989). *Cor. cumulans* contrói ninhos epígeos, com uma grossa parede feita de argila e saliva (Fig; 2a), que são geralmente habitados por outras espécies de cupins e também por outros organismos (Redford, 1984b; Canello, 1989; Costa et al., 2009). Os soldados desta espécie possuem defesa mista (Fig. 2b) (Prestwich, 1984) e uma proporção de soldados de 5% em suas colônias (Haverty, 1977).



(a) Ninho epígeo



(b) Casta de soldado

Figura 2: Ninho epígeo (a) e a casta de soldado (b) da espécie *Cornitermes cumulans*. Viçosa, MG.

Constrictotermes spp. são espécies que ocorrem na América do Sul, incluindo Brasil, Paraguai, Bolívia e no Nordeste da Argentina. *Con. cyphergaster* é comum nos biomas cerrado e caatinga (Mathews, 1977; Godinho & Lins, 1989; Moura et al., 2006). Seus ninhos são estruturas cartonadas com uma fina camada de solo (Fig. 3a). Possuem uma parede frágil, e são geralmente construídos em árvores, entretanto há relatos de ninhos sobre rochas (Mathews, 1977). Os ninhos desta

espécie são frequentemente coabitados por outras espécies de cupins e/ou também por outros coabitantes como aranhas, besouros, etc (Araujo, 1970; Mathews, 1977; Cunha & Brandão, 2000). Os soldados possuem defesa química (Fig. 3b) (Prestwich, 1984) e uma proporção de soldados maior do que 10% e 13% em suas colônias (Haverty, 1977).



(a) Ninho arborícola



(b) Casta de soldado

Figura 3: Ninho arborícola (a) e a casta de soldado (b) da espécie *Constrictotermes cyphergaster*. Sete Lagoas, MG.

2.2.3 Coleta de Dados

Falha inata na defesa

A possível falha inata na defesa foi analisada em duas etapas, sendo a primeira com base em dados bibliográficos e a segunda com experimento em campo.

Primeiramente, para verificar se havia correlação entre as características inatas e a presença de invasores, testamos se a presença de coabitantes é maior em espécies com baixa proporção de soldados. Para isso, consultamos o trabalho de Haverty (1977) para obtermos a proporção de soldados nas colônias de diferentes espécies. Este estudo apresenta a proporção média de soldados, relativo ao número total de indivíduos, em colônias de 102 espécies de cupins. Adicionalmente, para

cada uma das espécies foi realizada uma revisão bibliográfica com base em Krishna (1969), Mathews (1977), Grassé (1986) e Rosa (2008), a fim de verificar se tais espécies apresentam relatos de presença ou ausência de coabitantes em seus ninhos.

Na segunda etapa, para confirmar no campo a ausência de falha inata na defesa, testamos se espécie de cupim com baixa proporção de soldados apresentam um maior número de operários ativos na defesa. Isto, mostraria que espécies com baixa proporção de soldados compensam essa baixa proporção da casta especializada em defesa com um maior número de operários, uma vez que os operários também atuam na defesa. E desta forma, não haveria uma falha inata na defesa. Para isso, distúrbios experimentais foram feitos na superfície externa da parede dos ninhos de *Cor. cumulans* e *Con. cyphergaster*, e o número de operários que chegaram neste local foi quantificado dentro de um tempo pré-determinado. Os distúrbios experimentais foram feitos na superfície externa da parede, em um ponto situado na metade do ninho (Fig. 4a e 4b).

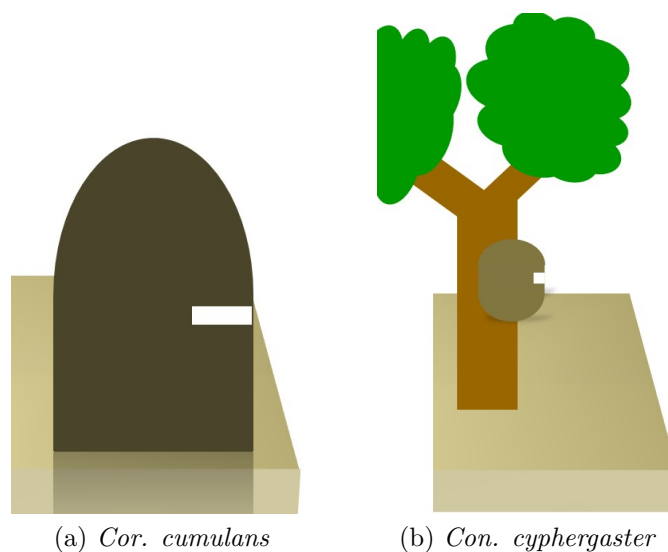


Figura 4: Desenho esquemático dos distúrbios experimentais feitos na superfície externa da parede, em um ponto situado na metade do ninho de (a) *Cornitermes cumulans* e (b) *Constrictotermes cyphergaster*.

Para tanto, características intrínsecas das espécies estudadas tiveram que ser observadas a fim de ajustar o tipo de perturbação e o tempo de espera. Ninhos de *Cor. cumulans* são grandes, possuem paredes espessas e duras (Fig. 2a) enquanto ninhos de *Con. cyphergaster* são pequenos e possuem paredes frágeis (Fig. 3a) (Mathews, 1977). Além disso, *Con. cyphergaster* quando comparado com *Cor. cumulans* apresenta uma maior proporção de soldados na colônia (Haverty, 1977). Estas diferenças fizeram com que o tipo de perturbação tivesse que ser realizada com ferramentas adequadas a fim de: (i) evitar o colapso nas paredes frágeis dos ninhos de *Con. cyphergaster* se usássemos uma ferramenta pesada ou (ii) não provocasse distúrbio em ninhos de *Cor. cumulans* se usássemos uma ferramenta muito leve. O intervalo de tempo entre o início e o fim das observações em cada espécie também foi ajustado, considerando o número e o ritmo no qual os operários e os soldados chegavam no local perturbado da parede do ninho. Este procedimento evitou a interrupção do experimento antes do tempo necessário para a resposta de defesa, evitando assim uma resposta falsa negativa. Também evitou que um número excessivo de indivíduos fossem registrados em um intervalo de tempo, incluindo aqueles indivíduos que saíam e entravam na colônia durante a espera, superestimando a resposta. Para superar tais problemas, garantindo assim uma comparação segura dos experimentos entre as diferentes espécies, um teste piloto foi realizado, objetivando definir o tempo ideal de espera para a amostragem usando uma ferramenta adequada para cada espécie.

O teste piloto para *Cor. cumulans* foi realizado com três ninhos. O distúrbio físico foi causado com uma furadeira na parte exterior do ninho, com um buraco de aproximadamente 20 cm de profundidade e 1 cm de diâmetro no meio do ninho (Fig. 4a). Em seguida, um cilindro de papelão de 20 cm de comprimento foi parcialmente inserido no buraco e o número de indivíduos chegando no cilindro de papel foi quantificado. A contagem de indivíduos que chegaram no ponto pertur-

bado foi realizado com 20 minutos em um ninho, 30 minutos em outro ninho e 40 minutos no terceiro ninho. A relação entre o número de indivíduos que chegaram e o tempo de espera após o distúrbio foi analisado por regressão linear, com distribuição de erros Poisson, corrigido a sobredispersão. O número de indivíduos no cilindro não respondeu ao tempo de espera ($\chi^2= 11.34$; $P= 0.886$), sendo assim escolheu-se arbitrariamente o tempo fixo de 30 minutos para a realização dos experimentos principais.

O teste piloto para ninhos de *Con. cyphergaster* foi realizado em seis ninhos. O distúrbio foi realizado usando um canivete, na parte exterior da parede do ninho (Fig. 4b), com aproximadamente 3.5 cm de comprimento e 1 cm de diâmetro. Um graveto de 20 cm de comprimento foi parcialmente inserido no buraco, e o número de indivíduos que emergiram do ninho no graveto foi quantificado. A contagem de indivíduos que chegaram no ponto perturbado foi realizada com 10 segundos após o distúrbio no primeiro ninho, 20 segundos em outro ninho e assim sucessivamente até 60 segundos no último ninho. A relação entre o número de indivíduos que responderam ao distúrbio e o tempo de espera foi analisado por regressão linear, com distribuição de erros Poisson, corrigido a sobredispersão. O número de indivíduos não foi afetado pelo tempo de espera ($\chi^2= 80.85$; $P= 0.860$), sendo assim escolheu-se arbitrariamente o tempo de 40 segundos para os experimentos principais.

Os experimentos principais foram realizados em 30 ninhos de *Cor. cumulans* e em 25 ninhos de *Con. cyphergaster*, seguindo rigorosamente os mesmos procedimentos obtidos durante o teste piloto, como descrito acima. Os ninhos foram escolhidos arbitrariamente, sendo excluídos do experimento, ninhos que estavam quebrados ou apresentavam danos em suas paredes. Os ninhos de *Cor. cumulans* foram amostrados em Viçosa-MG e os de *Con. cyphergaster* em Sete Lagoas-MG. Os operários coletados foram preservados em álcool 80% e depois identificados a nível de

espécie, de acordo com Mathews (1977), Constantino (1999) e através de comparação com amostras da seção de Termitologia do Museu Entomológico da UFV, onde os espécimes foram depositados.

Para verificarmos se havia correlação entre as características inatas e a presença de invasores, testamos a hipótese de que o número de soldados por espécie afetava a presença de coabitantes em ninhos de cupins. Os dados foram submetidos a regressão logística, com distribuição de erros de Binomial. A coabitação em ninhos de cupins foi usada como variável resposta (y), onde o valor 0 indica ausência de registros de coabitantes para a espécie e 1 a presença de registro de coabitação para a espécie; já a proporção de soldados por espécie foi usada como variável explanatória (x).

Para verificarmos se espécie de cupim com baixa proporção de soldados apresentam um maior número de operários na defesa, os dados foram sujeitos a Análise de Variância (ANOVA), com distribuição de erros Normal. Para padronizar as comparações, o número de indivíduos que chegaram no local perturbado foi dividido pelo tempo de espera para cada espécie e em cada um dos ninhos amostrados. Desta forma, temos para cada ninho amostrado o número de indivíduos por segundo na defesa do ninho. O modelo estatístico analisado incluiu número de operários por segundo que chegaram no ponto perturbado da parede do ninho (y) e a respectiva espécie de cupim (*Cor. cumulans* e *Con. cyphergaster*) (x).

As análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Development Core Team, 2008), usando Modelagem Linear Generalizado (GLM), seguida de análise de resíduos a fim de verificar a aceitabilidade do modelo utilizado e a ocorrência de sobredispersão.

Falha adquirida na defesa

A possível falha adquirida na defesa foi testada com experimentos em campo, que objetivaram verificar se havia correlação entre as características adquiridas ao longo da história de vida da colônia e a eficiência de defesa dos soldados e operários. Para cupins, características adquiridas são fatores que ocorrem ao longo da vida da colônia e que podem ocasionar uma debilidade na colônia, tais como: baixa quantidade de recurso no local, exposição à doenças ou idade avançada. Em cupinzeiros, o tamanho do ninho é uma característica adquirida, uma vez que com o passar dos anos, há um aumento no número de indivíduos na colônia, o que resulta na necessidade de mais espaço (Noirot, 1970). Além disso o tamanho do ninho parece estar correlacionado com a idade da colônia, outra característica adquirida. Sendo assim, testamos a hipótese de que a eficiência de defesa dos soldados e operários diminui em ninhos maiores. Para tanto, foram realizadas perturbações físicas em ninhos de diferentes tamanhos e medida a eficiência de defesa dos soldados e operários ao longo de um tempo pré-determinado.

Os distúrbios experimentais foram realizados de acordo com os mesmos procedimentos descritos no item acima (falha inata na defesa). A eficiência de defesa foi avaliada pela contagem do número de soldados e operários por segundos que acorreram no ponto perturbado e o tempo de chegada do primeiro soldado neste local.

Como indicativo de tamanho do ninho estimamos o volume dos ninhos das espécies estudadas. Ninhos de *Cor. cumulans* são do tipo epígeo e apresentam uma parte hipógea de aproximadamente 40 cm abaixo do solo (Canello, 1989). Estes ninhos tem o seu volume comumente calculado de acordo com a fórmula de um hemi-elipsóide (ver Costa, 2005). No entanto, essa aproximação desconsidera a parte hipógea do ninho gerando erros no volume estimado. Uma maneira, encontrada

por nós, para minimizar esse erro foi estimarmos o volume do ninho considerando-o como sendo um esferóide prolato, pois assim calcularíamos o volume total e não somente o volume da parte epígea. Para isso, no campo medimos em cada ninho a altura da parte epígea (h) e a circunferência da base (cb) (Fig. 5a). Em seguida, para obtermos a altura da parte hipógea (h_2), calculamos o raio da circunferência da base (R) (Fig. 5b). O somatório da altura da parte epígea (h) e da altura da parte hipógea (h_2) resultou na altura total do ninho (H_{Total}) (Fig. 5c). O volume total do ninho foi calculado de acordo com a fórmula do volume do esferóide prolato (equação 1), onde a é o diâmetro maior (H_{Total}) e b é o diâmetro menor (cb) (Fig. 5c).

$$Volume_{esferoide} = 4/3 * \pi * a * b^2 \quad (1)$$

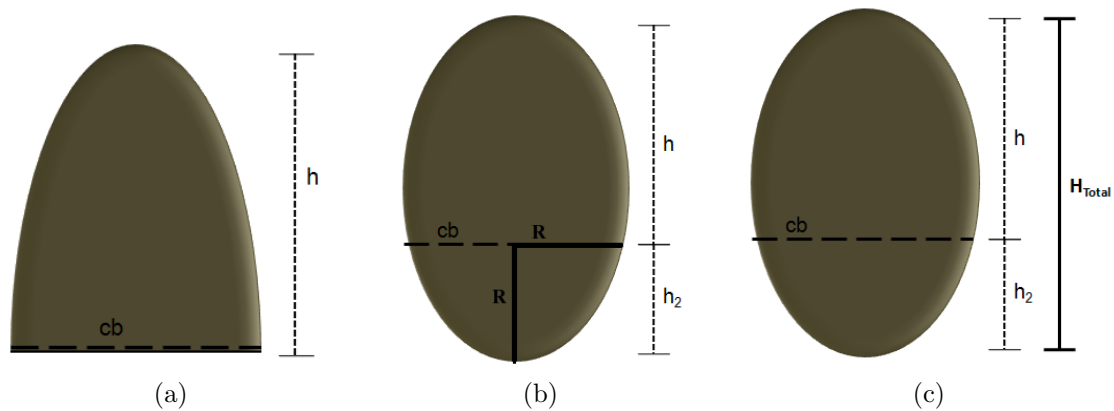


Figura 5: Desenho esquemático dos valores obtidos para o cálculo do volume do ninho para a espécie *Cornitermes cumulans*: 5(a) h é altura da epígea e cb a circunferência da base; 5(b) h_2 é altura da parte hipógea e R é raio da circunferência da base; 5(c) H_{Total} é altura total do ninho

Ninhos de *Con. cyphergaster* são geralmente construídos em árvores. Para estimarmos o volume dos ninhos de *Con. cyphergaster*, subdividimos o ninho em diversas partes, que somados resultou no volume total. Em campo, cada ninho foi dividido em cilindros, sendo a parte inicial e final calculado de acordo com a fórmula

do volume da calota (equação 2), onde C é circunferência. O volume dos demais cilindros foi calculado de acordo com a fórmula descrita na equação 3, onde P é o perímetro do cilindro e h é a sua altura. Nos casos onde os ninhos foram construídos em volta do tronco da árvore, o volume do tronco também foi estimado de acordo com a fórmula descrita na equação 3 e subtraído do volume do ninho.

$$Volume_{calota} = C^3/12 * \pi^2 \quad (2)$$

$$Volume_{cilindro} = P^2 * h/4 * \pi \quad (3)$$

Os experimentos foram realizados em 30 ninhos de *Cor. cumulans* entre Abril a Junho de 2008 e em 25 ninhos de *Con. cyphergaster* em Julho de 2008. Os indivíduos coletados foram preservados em álcool 80% e identificados a nível de espécie, de acordo com Mathews (1977), Constantino (1999) e através de comparação com amostras da seção de Termitologia do Museu Entomológico da UFV, onde os espécimes foram depositados.

Para avaliar a hipótese de que a eficiência de defesa dos soldados e operários diminui em ninhos maiores, os dados foram submetidos a regressão linear, com distribuição de erros Normal. Os modelos estatísticos empregados tiveram como variável explicativa (x) o tamanho do ninho e como variável resposta (y): (i) número de soldados por segundo que chegaram no ponto perturbado, (ii) número de operários por segundo que chegaram no ponto perturbado e (iii) tempo de chegada do primeiro soldado no ponto perturbado.

Os modelos foram testados através do programa R (R Development Core Team, 2008), usando Modelo Linear Generalizado (GLM), seguido pela análise

de resíduos a fim de verificar a aceitabilidade do modelo utilizado e ocorrência de sobredispersão.

2.3 Resultados

2.3.1 Falha inata na defesa

A proporção de soldados por espécie não se correlacionou com a presença ou ausência de coabitantes em ninhos de cupins ($\chi^2= 120.2$, $P=0.09$, Fig. 6). Ou seja, apesar da casta do soldado ser especializada na defesa da colônia, ninhos de espécies com menor proporção de soldados apresentam a mesma chance de serem invadidos e possuírem coabitantes do que espécies com maior proporção de soldados.

No experimento em campo, o número de operários que chegaram por segundo no ponto perturbado da parede do ninho foi significativamente maior em ninhos de *Cor. cumulans* do que em ninhos *Con. cyphergaster* ($F_{1,53}= 11.011$; $P= 0.0016$; Fig. 7). O que indica que espécies com baixa proporção de soldados, compensam um menor número da casta especializada em defesa com uma maior atividade dos operários na defesa de um ponto perturbado. Adicionalmente, em ninhos de *Cor. cumulans* foi possível observar que os operários iniciaram a reconstrução da parede do ninho assim que chegaram no ponto perturbado mas este comportamento não foi observado em ninhos de *Con. cyphergaster*.

Tais resultados indicam que o sistema de defesa do construtor não apresenta falha inata, testado neste trabalho.

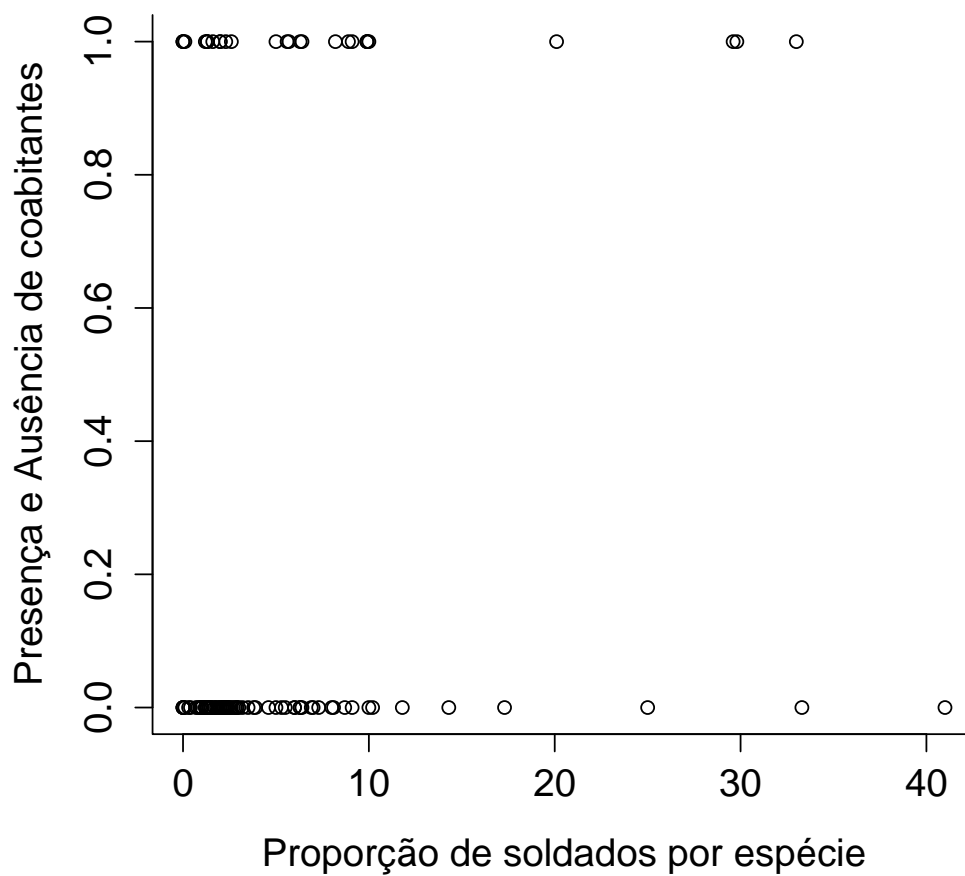


Figura 6: Efeito da proporção de soldados na coabitação em ninhos de cupins ($\chi^2=120.264$, $P=0.094$). Modelagem Linear Generalizada com distribuição de erros Binomial, corrigindo a sobredispersão. No eixo y , 0 é ausência de coabitação e 1 é presença. Cada ponto corresponde a uma única espécie de cupim, como relatado por Haverty (1977).

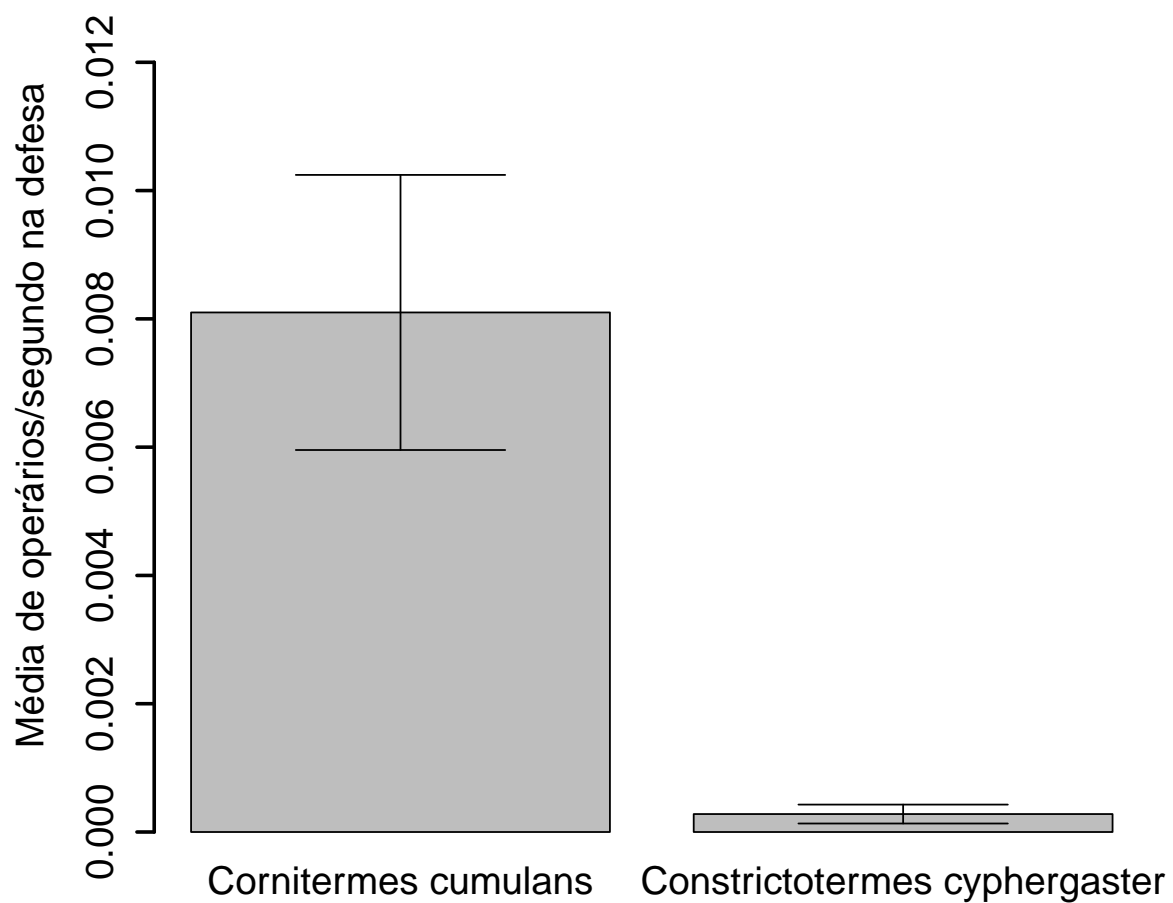


Figura 7: Número de operários por segundo emergindo em um ponto perturbado na parede dos ninhos de *Cornitermes cumulans* e *Constrictotermes cyphergaster* ($F_{1,53} = 11.011$; $P = 0.0016$). Modelagem Linear Generalizada com distribuição de erros Normal.

2.3.2 Falha adquirida na defesa

A eficiência na defesa foi afetada significativamente pelo tamanho do ninho em ambas as espécies estudadas (*Cor. cumulans* e *Con. cyphergaster*), porém de forma diferenciada. De uma forma geral, houve uma diminuição na eficiência de defesa à medida em que aumentou o tamanho dos ninhos .

Em *Cor. cumulans*, o número de soldados por segundo que chegaram no ponto perturbado não foi afetado significativamente pelo tamanho do ninho ($F_{1,28} = 0.358$, $P = 0.553$, Fig. 8). De forma semelhante, o número de operários por segundo no ponto perturbado não foi afetado pelo tamanho do ninho ($F_{1,28} = 2.323$, $P = 0.138$, Fig. 9) Entretanto, houve uma relação positiva entre o tempo de chegada do primeiro soldado no ponto perturbado e o tamanho do ninho ($F_{1,28} = 4.466$, $P = 0.043$, Fig. 10). Ou seja, apesar do número de soldados e operários que chegaram no ponto perturbado ser constante com o aumento do tamanho, em ninhos maiores os soldados demoraram mais tempo para chegar no local perturbado.

Em *Con. cyphergaster*, o número de soldados por segundo que chegaram no ponto perturbado diminuiu significativamente com o aumento do tamanho do ninho ($F_{1,23} = 4.381$, $P = 0.048$, Fig. 11). Não houve relação significativa entre o número de operários por segundo e o tamanho do ninho ($F_{1,23} = 0.013$, $P = 0.909$, Fig. 12). Da mesma forma, não houve relação significativa entre o tempo de chegada do primeiro soldado e o tamanho do ninho ($F_{1,4} = 0.917$, $P = 0.392$, Fig. 13). Ou seja, apesar do tempo de chegada do primeiro soldado e o número de operários por segundo ser constante com o aumento do tamanho do ninho, a quantidade de soldados por segundo chegando neste local diminuiu.

Os resultados encontrados nos experimentos com *Cor. cumulans* e *Con. cyphergaster*, indicam que mesmo de forma diferenciada as espécies estudadas apresentam um decréscimo na eficiência de defesa à medida que se aumenta o ta-

manho do ninho: em *Con. cumulans* há uma demora na chegada dos soldados com o aumento do tamanho do ninho, e em *Con. cyphergaster* há uma diminuição no número de soldados por segundo chegando no ponto perturbado com o aumento do tamanho do ninho.

Tais resultados indicam que o sistema de defesa do construtor pode apresentar falha adquirida, o que pode estar propiciando a invasão em ninhos de cupins.

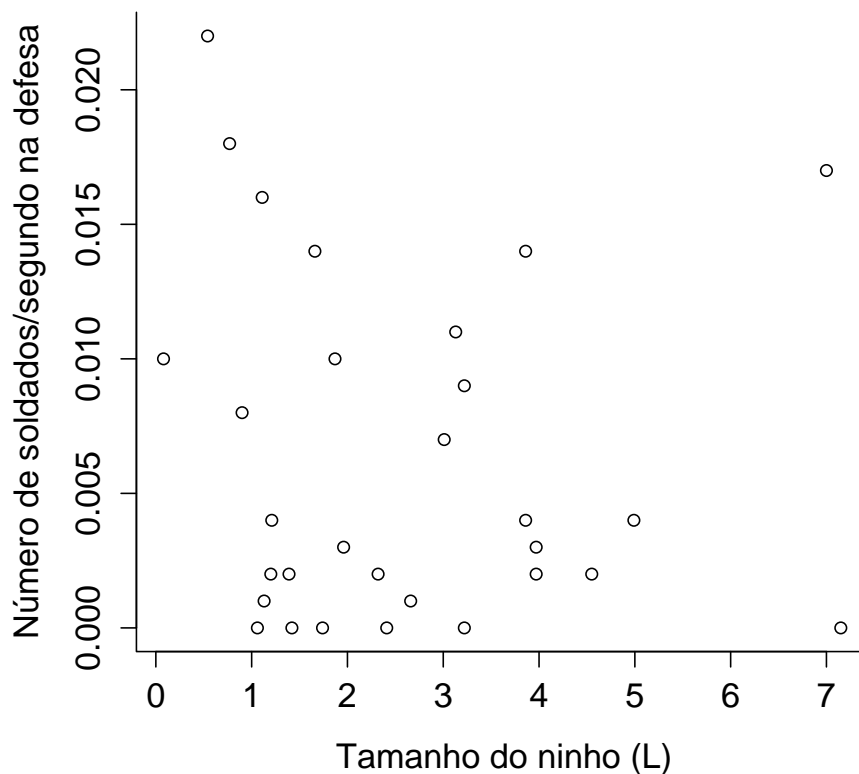


Figura 8: Efeito do tamanho do ninho no número de soldados por segundo na defesa de um ponto perturbado em ninhos *Cornitermes cumulans*. O número de soldados por segundo na defesa é constante com o aumento do ninho ($F_{1,28} = 0.358$, $P = 0.553$). Cada ponto corresponde a um ninho. Viçosa-MG, Brasil.

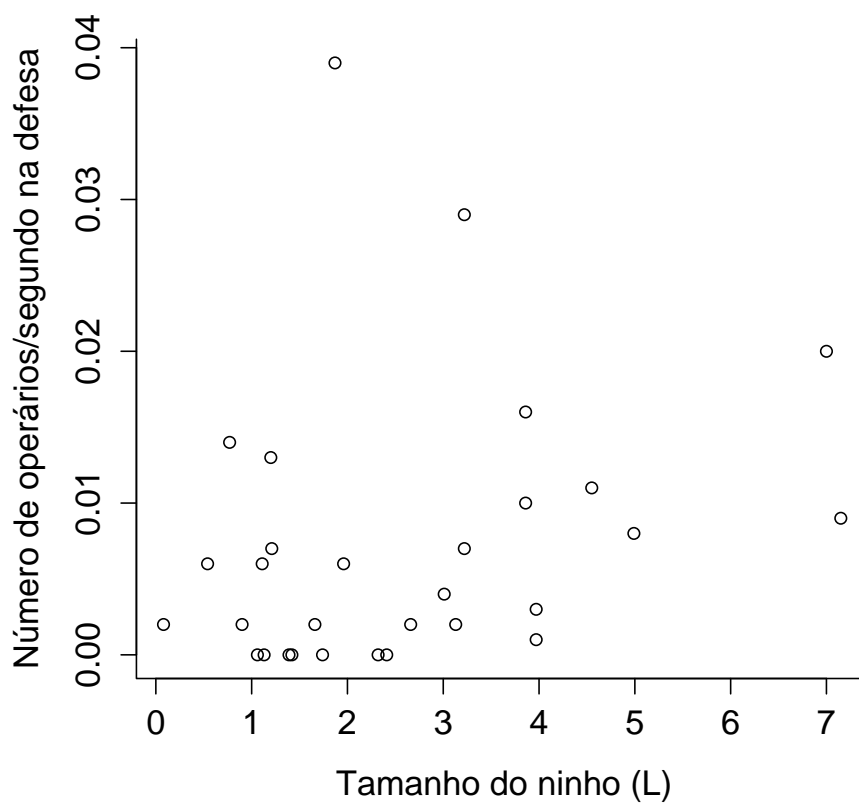


Figura 9: Efeito do tamanho do ninho no número de operários por segundo na defesa de um ponto perturbado em ninhos *Cornitermes cumulans*. O número de operários por segundo na defesa é constante com o aumento do ninho ($F_{1,28} = 2.323$, $P = 0.138$). Cada ponto corresponde a um ninho. Viçosa-MG, Brasil.

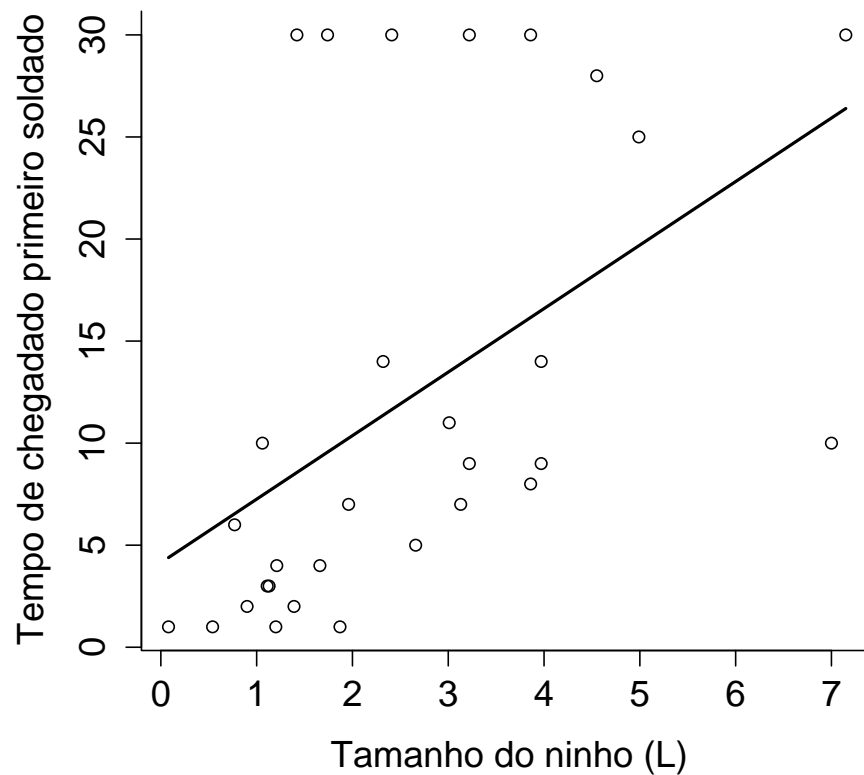


Figura 10: Efeito do tamanho do ninho no tempo de chegada do primeiro soldado no ponto perturbado em ninhos *Cornitermes cumulans*. O tempo de chegada do primeiro soldado aumenta com o tamanho do ninho ($F_{1,28} = 4.466$, $P = 0.043$). Cada ponto corresponde a um ninho. Viçosa-MG, Brasil.

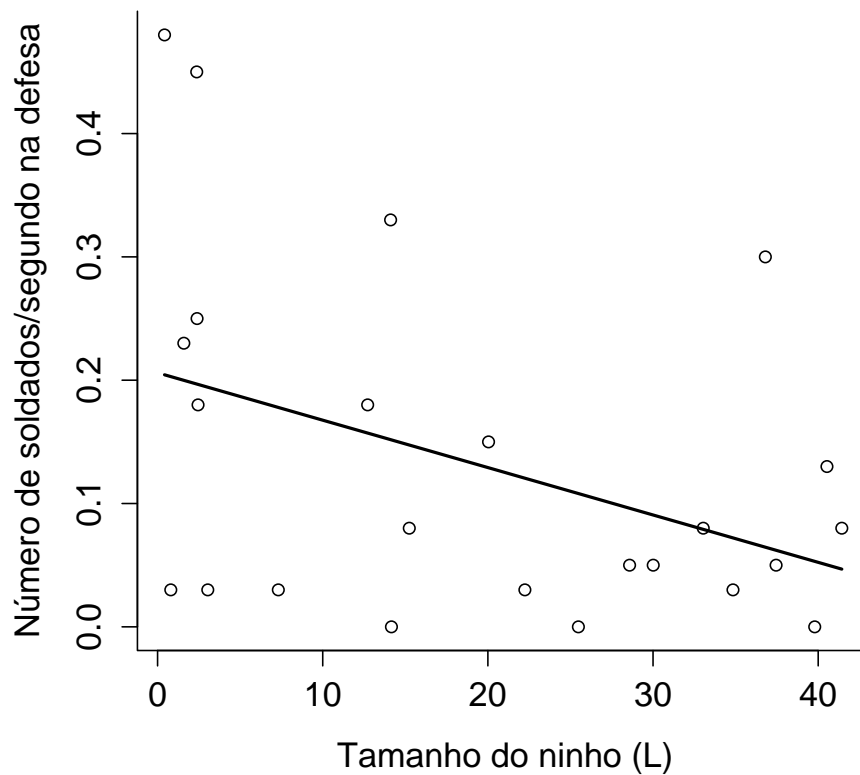


Figura 11: Efeito do tamanho do ninho no número de soldados por segundo na defesa de um ponto perturbado em ninhos *Constrictotermes cyphergaster*. O número de soldados por segundo na defesa diminui com o aumento do ninho ($F_{1,23} = 4.381$, $P = 0.048$). Cada ponto corresponde a um ninho. Sete Lagoas-MG, Brasil.

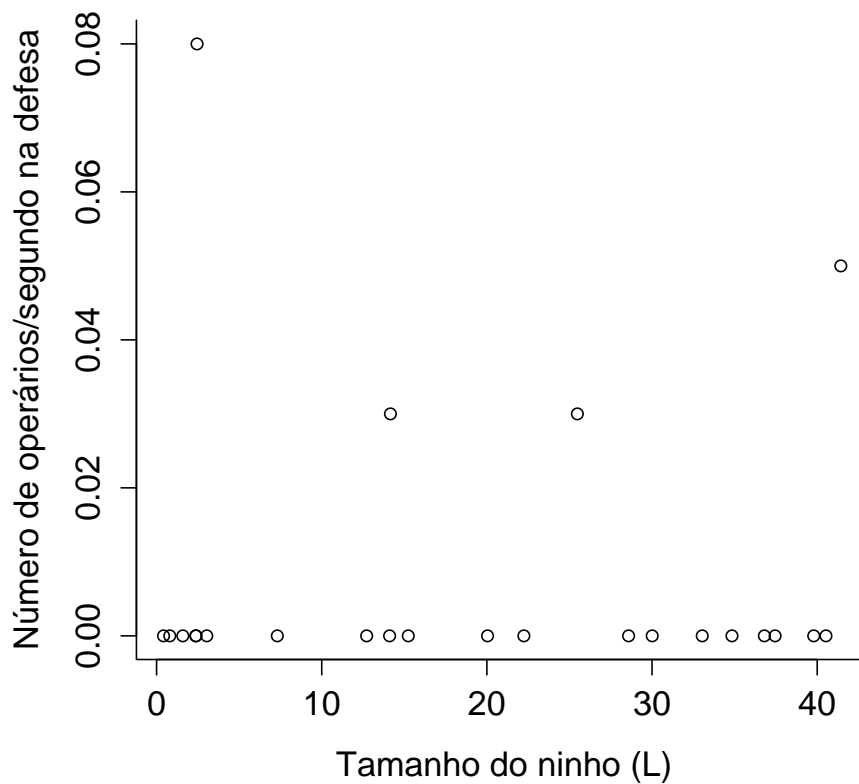


Figura 12: Efeito do tamanho do ninho no número de operários por segundo na defesa de um ponto perturbado em ninhos *Constrictotermes cyphergaster*. O número de operários por segundo na defesa é constante com o aumento do ninho ($F_{1,23} = 0.013$, $P = 0.909$). Cada ponto corresponde a um ninho. Sete Lagoas-MG, Brasil.

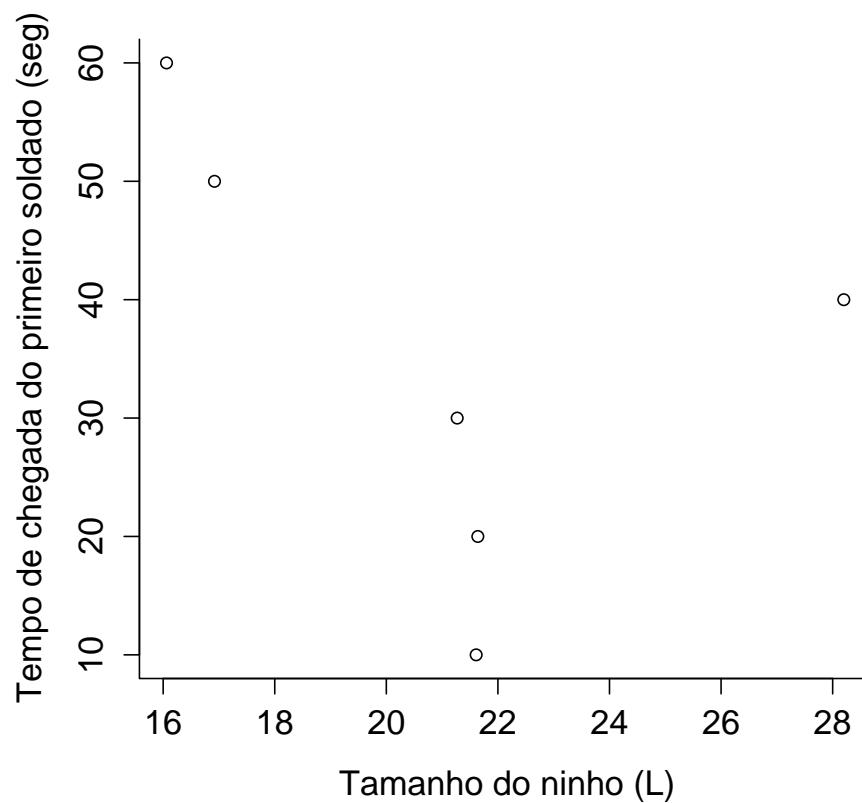


Figura 13: Efeito do tamanho do ninho no tempo de chegada do primeiro soldado no ponto perturbado em ninhos *Constrictotermes cyphergaster*. O tempo de chegada do primeiro soldado se mantém constante com o tamanho do ninho ($F_{1,4} = 0.917$, $P = 0.392$). Cada ponto corresponde a um ninho. Sete Lagoas-MG, Brasil.

2.4 Discussão

Em cupins, a casta de soldado é especializada na defesa da colônia e sua proporção apresenta variações entre as espécies (Haverty, 1977). Este fato, nos levou a testar a hipótese de que espécies com baixa proporção de soldados teriam um maior número de invasores em seus ninhos do que espécies com alta proporção de soldados. A confirmação desta hipótese indicaria que a invasão em cupinzeiros ocorre por falha inata na defesa, uma vez que as variações nas proporções desta casta é uma característica intrínseca de cada espécie. Entretanto, nosso resultado mostra que espécies com baixa ou alta proporção de soldados apresentaram as mesmas chances de possuir coabitantes em seus ninhos (Fig. 6). O que indica que a característica inata avaliada neste trabalho não ocasiona falha no sistema de defesa dos cupins, uma vez que espécies com uma baixa proporção de soldados, apesar de estarem com menor número da casta de defesa estão sujeitos a mesma chance de apresentarem coabitantes em seus ninhos.

Como a defesa em cupins ocorre também por meio do ninho e dos operários, uma possível hipótese para explicar o resultado acima encontrado é que as espécies com baixa proporção de soldados apresentam um maior investimento em ninhos e operários na tentativa de maximizar a proteção da colônia. De fato, Coles (1980), relata que espécies com baixa proporção de soldados na colônia possuem ninhos mais duros e resistentes do que espécies com alta proporção de soldados. Diante disso, testamos se a quantidade de operários envolvidos na defesa de um lugar perturbado é maior em espécies com baixa proporção de soldados do que espécies com alta proporção de soldados, comprovando que de fato isto ocorre (Fig. 7). Resultados semelhantes foram encontrados por Lommen et al. (2004), onde os operários de *Bulbitermes sarawakensis*, dificilmente apareciam após distúrbios realizado nos ninhos. Esta espécie apresenta uma proporção de soldados na colônia de 17.3% (Haverty,

1977), ou seja uma alta proporção de soldados, reforçando o resultado obtido por nós. De maneira semelhante, Hu et al. (2003) estudando a resposta comportamental de duas espécies de cupins a estímulos vibratórios, observaram que em *Reticulitermes flavipes*, onde a proporção de soldados é baixa (1.7%), os operários desempenham um papel maior de liderança na comunicação de alarme. Estes resultados somado ao relatado por Coles (1980), indicam que espécies com baixo número de soldados irão maximizar a proteção da colônia por meio de ninhos com paredes mais resistentes e operários mais ativos na defesa.

A maior atividade dos operários em espécies com menor número de soldados deve estar relacionada a reconstrução do ninho. Uma vez que em *Cor. cumulans* os operários participaram ativamente na reparação dos ninhos, o mesmo não foi observado em *Con. cyphergaster*. Espécies que apresentam uma menor proporção de soldados (p. ex. *Cor. cumulans*), precisam investir mais na produção de operários e na construção de ninhos resistentes e duros, que demanda energia e tempo. Porém, para estas espécies a defesa apenas será eficiente se os operários forem capazes de reconhecer uma perturbação e agir rapidamente na reparação do ninho. Por outro lado, espécies que possuem ninhos com paredes frágeis necessitam de uma maior quantidade de soldados (p. ex. *Con. cyphergaster*), uma vez que os operários não realizam a tarefa de reparo e defesa do ninho de forma rápida. Entretanto, independente do fator que regula a proporção de soldados, este resultado mostra que espécies que apresentam um menor investimento em soldados tentam compensar investindo em ninhos e operários, resultando numa otimização de defesa em todos os casos.

Por outro lado, mesmo com tal compensação na defesa (Coles, 1980; Hu et al., 2003; Lommen et al., 2004, Fig. 7), alguns ninhos de cupins são invadidos o que nos indica que a possível falha na defesa pode estar sendo desencadeada por fatores

adquiridos, ou seja, fatores que ocorrem ao longo da história de vida da colônia e levam a uma debilidade da colônia como por exemplo a disponibilidade de recurso no ambiente ou o tamanho do ninho. Este resultado não descarta a possibilidade de um dos outros fatores, como por exemplo tipo de defesa explicar a falha ianta na defesa propiciando assim a invasão em cupinzeiros.

Se o aumento da proporção de soldados não resulta em uma maior eficiência de defesa da colônia contra invasores, por que então as colônias investem na produção destes indivíduos? A resposta pode estar relacionada ao efeito dos fatores adquiridos sobre a susceptibilidade das colônias aos invasores. Nossos resultados indicam que a eficiência de defesa em *Cor. cumulans* e *Con. cyphergaster* é maior em ninhos menores do que ninhos maiores (Fig. 8-13). Isto pode estar relacionado com o custo/benefício da defesa ao longo da ontogenia da colônia, já que a produção de soldados representa um investimento alto para a colônia (Noirot & Darlington, 2000). Sendo assim, a colônia em um primeiro momento deve investir em defesa para assegurar sua vantagem competitiva. Entretanto, com o avanço da idade, o investimento deve ser alocado principalmente para a reprodução, uma vez que as colônias já estão bem estabelecidas e estruturadas e os custos na defesa tornam-se menos importantes. Esta alternância de investimentos na defesa ao longo da ontogenia poderia gerar o resultado encontrado. Cremer & Sixt (2009), relatam que colônias de formigas e cupins devem investir fortemente na defesa para sobreviver a fase de crescimento e então entrar na fase reprodutiva. Investir em defesa na fase inicial é mais vantajoso para a colônia, porque mesmo que haja invasão em ninhos maiores, esta pode não ser suficiente para reduzir a população da espécie construtora. Desta forma estas colônias investiriam menos em defesa já que estes custos podem ser maiores do que os custos em dividir o espaço com espécies invasoras.

Sendo assim, fatores que ocorrem ao longo da história de vida da colônia podem gerar um decréscimo na eficiência da mesma, possibilitando assim a entrada dos invasores. Tais resultados, podem explicar o padrão de haver um maior número de coabitantes em ninhos maiores relatado por Redford (1984b), Costa (2005) e Carvalho (2005). Ou seja, alguns fatores podem estar propiciando o decréscimo na eficiência de defesa do construtor permitindo que os invasores entrem no ninhos ao longo do tempo. Além disso, nossos resultados suportam a hipótese levantada por Coles (1980), de que a presença de muitos inquilinos em um ninho reflete a incapacidade da espécie hospedeira em restringir a entrada, estabelecimento e crescimento dos inquilinos.

O decréscimo na eficiência de defesa ocorre de maneira diferenciada entre as espécies estudadas. Tais resultados, podem estar relacionados ao outro fator inato não analisados aqui, o tipo de defesa utilizado pelos soldados destas espécies. Soldados de *Cor. cumulans* possuem uma defesa mista, combinação de química com mecânica (Prestwich, 1984), tal tipo de defesa é considerada menos eficiente (Redford, 1984a). O que justificaria o padrão encontrado de manter a quantidade de soldados com o aumento do ninho, porém demorarem um maior tempo em responder a uma invasão. Por outro lado, soldados de *Con. cyphergaster* que possuem defesa química (Prestwich, 1984), considerada como o mais eficiente tipo de defesa (Redford, 1984a), respondem rapidamente a uma invasão, entretanto há uma diminuição no número de soldados na defesa a medida que aumenta o tamanho do ninho. Esta diminuição em ninhos de *Con. cyphergaster* pode estar ligado ao fato de que nesta espécie os soldados não realizam apenas a função de defesa do ninho mas também a de defesa no forrageamento, uma vez que esta espécie pode forragear ao ar livre sem construção de galerias (Moura et al., 2006). Desta forma, à medida que aumenta o tamanho do ninho deve haver uma distribuição entre os soldados que atuam na defesa do ninho e

os soldados responsáveis pela defesa durante o forrageamento. Esta diferença inata na eficiência de defesa das espécies estudadas pode também explicar o maior número de coabitantes presentes nos ninhos de *Cor. cumulans* quando comparados com *Con. cyphergaster* (ver Redford, 1984b; Cunha et al., 2003; Costa et al., 2009).

De uma maneira geral, os resultados encontrados neste trabalho indicam que as espécies de cupins estão sujeitas a coabitação, independente da quantidade de soldados (Fig. 6). Entretanto, espécies com um menor número de soldados tentam balancear a defesa via ninhos mais resistentes (Coles, 1980) e operários mais ativos na defesa (Fig. 7). O que indica que a característica inata analisada neste estudo não ocasiona falha na defesa. Por outro lado, alguns fatores que ocorrem ao longo da vida da colônia, como aumento do ninho, pode diminuir a eficiência de defesa (Fig. 8-13), favorecendo a entrada de coabitantes. Uma possível mecanismo para o resultado encontrado é que a invasão em ninhos menores pode trazer mais danos a colônia do que a invasão em ninhos maiores, uma vez que ninhos maiores estariam mais estabelecidos e com mais espaços livres. Na tentativa de evitar este dano, as colônias parecem investir mais em defesa no início da vida.

Concluindo, este é um dos primeiros estudos que tentam compreender os mecanismos que propiciam a invasão em ninhos de cupins. Os resultados indicam que a falha no sistema de defesa de espécies de cupins ocorre por fator adquirido, entretanto não descarta a possibilidade de outros fatores inatos da espécie também gerarem uma falha no sistema de defesa. Esta falha na defesa, estaria permitindo a invasão em colônias de cupins e conseqüentemente a coexistência de espécies em cupinzeiros, um fenômeno ainda não compreendido na termitologia.

3 CONCLUSÕES

1. Espécies de cupins com baixa proporção de soldados apresentam as mesmas chances de possuírem cobitantes em seus ninhos do que espécies com alta proporção de soldados. Indicando que não ocorre falha inata na defesa.
2. Espécies de cupins com baixa proporção de soldados apresentam um maior número de operários ativos na defesa da colônia. Este resultado indica haver um balanço entre mecanismos especializados (soldados) e complementares (ninho e operários), que pode otimizar a defesa da colônia. Reforçando assim a ausência de falha inata na defesa.
3. Mesmo com o balanço referido acima, o sistema de defesa pode apresentar falha. Esta falha é gerada por fatores que ocorrem ao longo da história de vida da colônia e propiciam uma diminuição da eficiência de defesa dos operários e soldados.
4. Esta falha pode estar favorecendo a entrada dos coabitantes em cupinzeiros.
5. A invasão devida à falha no sistema de defesa pode conduzir a coexistência de espécies em ninhos de cupins.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRITEMPO. **Sistema de Monitoramento Agrometeorológico**. Embrapa Informática Agropecuária, <http://www.agritempo.gov.br/agroclima/sumario>, 2009. Accessed in 13/07/2009.
- ARAUJO, R. Termites of the neotropical region. In: KRISHNA, K.; WEESSNER, F., (Ed.), **Biology of Termites - Vol. II**, Academic Press, 1970.
- CANCELLO, E. Revisão de *Cornitermes* Wasmann (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae), 1989. Tese de doutorado, - Universidade de São Paulo.
- CARVALHO, R. A. Estudo sobre a fauna de invertebrados associados a ninhos de *Cornitermes cumulans* (Kollar) no Parque Estadual da Emas, Mineiros, Goiás, 2005. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás.
- COLES, H. Defensive strategies in the ecology of neotropical termites, 1980. 1-2p. Tese (Doutorado) - Southampton University, U.K. 243pp.
- CONSTANTINO, R. Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v.40, n.25, p.387-448, 1999.
- COSTA, D. A. Inquilinos associados a ninhos de *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae) em uma área de campo no Parque Nacional das Emas, G.O., 2005. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás.

- COSTA, D. A.; CARVALHO, R.; LIMA-FILHO, G.; BRANDÃO, D. Inquilines and invertebrate fauna associated with termite nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. **Sociobiology**, v.53(2B), p.443–453, 2009.
- CREMER, S.; SIXT, M. Analogies in the evolution of individual and social immunity. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v.364, p.129–142, 2009.
- CUNHA, H.; COSTA, D. A.; SANTO-FILHO, K.; BRANDÃO, D. Relationship between *Constrictotermes cyphergaster* and inquiline termites in the Cerrado (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v.42(3), p.1–10, 2003.
- CUNHA, H. F.; BRANDÃO, D. Invertebrates associated with the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v.37, p.593–599, 2000.
- DAWKINS, R. **The selfish gene**. Oxford University Press, 2006.
- DELIGNE, J.; QUENNEDEY, A.; BLUM, M. The enemies and defence mechanisms of termites. In: HERMANN, H. (Ed.). **Social Insects**. Academic Press, 1981. p.1-76.
- DEVISSER, S.; FREYMANN, B.; SCHNYDER, H. Trophic interactions among invertebrates in termitaria in the African savanna: a stable isotope approach. **Ecological Entomology**, v.33, p.758–764, 2008.
- DOMINGOS, D. J. O ninho de *Armitermes euamignathus* (Isoptera, Termitidae) características gerais, crescimento e associações. **Ciência e Cultura**, v.35, p.783–789, 1983.

- DOMINGOS, D. J.; GONTIJO, T. Multi-occupation of termites mounds in cerrado vegetation in South-Eastern Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, v.56, p.717–723, 1996.
- EGGLETON, P.; BIGNELL, D. Secondary occupation of epigeal termite (Isoptera) mounds by other termites in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon, and its biological significance. **Journal of African Zoology**, v.111(6), p.489–498, 1997.
- FOLDS, J. Overview of Immunity. In: D’GORMAN, M.; DONNENBERG, A. (Ed.). **Handbook of Human Immunology**. CRC Press, 2008. p.1-28.
- GODINHO, A.; LINS, L. Aspectos da ecologia de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) em Cerrado, Sete Lagoas, MG. **Revista Brasileira de Biologia**, v.49, n.3, p.703–708, 1989.
- GORDON, D. The organization of work in social insect colonies. **Nature**, v.380, p.121–124, 1996.
- GRASSÉ, P. **Termitologia, vol.III**. Paris: Masson, 1986. 1v.
- GUYTON, A. C. Imunidade e Alergia. In: GUYTON, A. C. (Ed.). **Fisiologia Humano**. Interamericana. México, D. F., 1987. p.328-337.
- HADDAD, C. R.; DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. The influence of mound structure on the diversity of spiders (Araneae) inhabiting the abandoned mounds of the Snouted harvester termite *Trinervitermes trinervoides*. **The Journal of Arachnology**, v.30, p.403–408, 2002.
- HAVERTY, M. The proportion of soldiers in termite colonies: a list and a bibliography (Isoptera). **Sociobiology**, v.2, p.199–216, 1977.

- HOLT, J.; GREENSLADE, P. Ants (Hymenoptera: Formicidae) in mounds of *Ami-
termes laurensis* (Isoptera: Termitidae). **Journal Australian Entomological
Society**, v.18, p.349–361, 1979.
- HU, X.; APPEL, A.; TRANIELLO, J. Behavioral response of two subterranean
termites (Isoptera: Rhinotermitidae) to vibrational stimuli. **Journal of Insect
Behavior**, v.16 (5), p.703–715, 2003.
- KAIB, M.; JMHASLY, P.; WILFERT, L.; DURKA, W.; FRANKE, S.; FRANCKE,
W.; LEUTHOLD, R.; BRANDL, R. Cuticular hydrocarbons and aggression in
the termite *Macrotermes subhyalinus*. **Journal of Chemical Ecology**, v.30,
n.2, p.365–385, 2004.
- KISTNER, D. H. Social and evolutionary significance of Social Insects symbionts.
In: HERMANN, H. (Ed.). **Social Insects**. Academic Press, 1979. p.339-413.
- KOTTEK, M.; GRIESER, J.; BECK, C.; RUDOLF, B.; RUBEL, F. World Map of
the Koppen-Geiser climate classification updated. **Meteorologische Zeitsch-
rift**, v.15(3), p.259–263, 2006.
- KRISHNA, K. Introduction. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. (Ed.). **Biology
of Termites**. Academic Press, 1969. p.01-04.
- LACHER JR., T.; EGLER, I.; ALHO, C.; MARES, M. Termite community compo-
sition and mound characteristics in two grassland formations in Central Brazil.
Biotropica, v.18, n.4, p.356–359, 1986.
- LEIBOLD, M.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE,
J.; HOOPES, M. The matacommunity concept: a framework for multi-scale
community ecology. **Ecology Letters**, v.7, p.601–613, 2004.

- LOMMEN, S.; VAN HUIS, A.; SAJAP, A. S. Caste biology and behavior of *Bulbitermes sarawakensis* (Isoptera, Nasutitermitinae) in Malaysia. **Proceedings Entomological Society**, v.15, p.21–28, 2004.
- MATHEWS, A. **Studies on termites from the Mato Grosso state, Brazil**. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, 1977.
- MCDADE, T. The ecologies of Human Immune function. **Annual Review of Anthropology**, v.34, p.495–521, 2005.
- MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Diet and nest material of the processional termite *Hospitalitermes*, and cohabitation of *Termes* (Isoptera: Termitidae) on Borneo Island. **Insectes Sociaux**, v.44, p.267–275, 1997.
- MOURA, E.; VASCONCELLOS, A.; ARAÃO, V.; BANDEIRA, A. Seasonality on foraging behaviour of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. **Insectes Sociaux**, v.53, p.472–479, 2006.
- NOIROT, C. The nests of termites. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F. (Ed.). **Biology of Termites**. Academic Press, 1970. p.73-125.
- NOIROT, C.; DARLINGTON, J. P. E. C. Termite Nest: Architecture, Regulation and Defence. In: ABE, T., B. D. E. . H. M. (Ed.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Kluwer Academic, 2000. p.121-139.
- PETROV, R. **Immunology**. Moscow: Meditsina, 1982.
- PONYAKINA, I.; LEBEDEV, K. Classification of the types and causes of immune deficiency. **Human Physiology**, v.29 (3), p.360–365, 2003.

- PRESTWICH, G. Defense mechanisms of termites. **Annual Review Entomology**, v.29, p.201–232, 1984.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2008. ISBN 3-900051-07-0.
- REDFORD, K. Mammalian predation on termites: test with the burrowing mouse (*Oxymycterus roberti*) and its prey. **Oecologia**, v.65, p.145–152, 1984a.
- REDFORD, K. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. **Biotropica**, v.16, p.112–119, 1984b.
- ROSA, C. S. Interações entre cupins (Insecta: Isoptera) e termitófilos, 2008. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
- SAKATA, H.; KATAYAMA, N. Ant defence system: a mechanisms organizing individual responses into efficient collective behavior. **Ecological Research**, v.16, p.395–403, 2001.
- SOBOTNÍK, J.; HANUS, R.; ROISIN, Y. Agonistic behavior of the termite *Prorhinotermes canalifrons* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Journal Insect Behaviour**, v.21, p.521–534, 2008.
- SOUZA, D.; MARTINS, M.; CARMO, F. A multiscale model for plant invasion through allelopathic suppression. **Biological Invasions**, v.11, p.1573–1464, 2009.
- STUART, A. Social behavior and communication. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F. (Ed.). **Biology of Termites**. Academic Press, 1969. p.193-232.

THORNE, B. Termite-termite interactions: workers as an agonistic caste. **Psyche**, v.89, p.133–150, 1982.

WODARZ, D. Ecological and evolutionary principles in immunology. **Ecology Letters**, v.9, p.694–705, 2006.