

**ANA PAULA ALBANO ARAÚJO**

**POR QUE EXISTEM RECURSOS POTENCIAIS NÃO EXPLORADOS  
PELOS CUPINS (INSECTA: ISOPTERA)?**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Entomologia, para obtenção do título de "Magister Scientiae".

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
2005

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

T

A658p  
2005

Araújo, Ana Paula Albano, 1977 -  
Por que existem recursos potenciais não explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera)?/Ana Paula Albano Araújo. - Viçosa: UFV, 2005  
xii,76f.: il.

Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa

1. Cupim - Iscas. 2. Cupim - Forrageamento. 3. Cupim - Qualidade do recurso. 4. Cupim - Quantidade de recurso. 5. Cupim - Isolamento do recurso. I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título

CDD 19.ed. 595.736045

CDD 20.ed. 595.736045

**ANA PAULA ALBANO ARAÚJO**

**POR QUE EXISTEM RECURSOS POTENCIAIS NÃO EXPLORADOS  
PELOS CUPINS (INSECTA: ISOPTERA)?**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Entomologia, para obtenção do título de “Magister Scientiae”.

APROVADA: 02 de fevereiro de 2005

---

Prof. José Henrique Schoereder  
(Conselheiro)

---

Prof. Sérgio Pontes Ribeiro  
(Conselheiro)

---

Prof. Júlio Neil Cassa Louzada

---

Dr. Ronaldo Reis Júnior

---

Prof. Og Francisco Fonseca de Souza  
(Orientador)

## Dedicatória

Ao meu avô,  
Josefino Albano da Cruz  
(*in memoriam*, 1916-2004).

Aos meus amados pais e irmãos.

## Agradecimentos

Agradeço a oportunidade de ter um diploma de pós-graduação em um país onde poucos têm esta chance.

À Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade oferecida.

A realização deste curso somente foi possível com o apoio financeiro fornecido pela CAPES e pela FAPEMIG.

O incentivo dos professores e amigos da graduação foi de grande valor para minha decisão na realização deste curso. Agradeço ao Prof. Marco Antonio Alves Carneiro pela confiança, amizade e pelo apoio durante a graduação. Ao Prof. Sérgio Pontes Ribeiro pelo incentivo. À querida Joana D'Arc de Paula por dividir todos os momentos e pela amizade que nos une.

A todos os colegas da Termitologia, principalmente àqueles que contribuíram para a realização desta tese. À Carla Galbiati pela recepção amigável no laboratório e por tornar possível a realização de um trabalho em equipe. Ao Josan Gonçalves Rocha e Guilherme Silvestre Brunow pela colaboração no trabalho de campo. Ao Ronaldo Reis Júnior pela ajuda nas questões estatísticas e à Teresa Telles Gonçalves.

Ao colega Danival de Souza por ter colaborado na identificação das formigas, de forma tão prestativa!

Aos funcionários da UFV, especialmente à D. Paula pela paz que transmite, pela educação e pelas boas receitas culinárias... Ao Sr. Chico pela disponibilidade e simpatia.

À coordenação do Programa de Pós-graduação em Entomologia pela eficiência e seriedade. Ao Departamento de Biologia Animal da UFV pelo apoio logístico fornecido durante a realização das coletas em Ouro Preto.

Aos professores da Entomologia, em especial ao Prof. Carlos Sperber pelo exemplo de sabedoria, pela simplicidade e pela solidariedade. Ao Prof. José Henrique Schoereder pela disponibilidade.

Ao professor Og Francisco Fonseca de Souza pela orientação, pelas críticas, pelo bom humor e por conseguir transmitir tanto conhecimento em reuniões às vezes tão curtas... Muito obrigada!!!

A todos os amigos da Entomologia, especialmente à Cláudia Cysneiros Matos, que mais que uma amiga, se tornou uma nova irmã para mim! Agradeço de coração a amizade e o carinho que tenho recebido de você e do querido amigo Carlos Romero.

Ao meu irmão Vinícius Albano Araújo, pela convivência agradável e harmoniosa, e pela força que me transmite! E às minhas irmãs Patrícia e Luciane pelo amor e amizade. À vovó Zizinha e aos meus tios que me acompanharam deste a infância...

Agradeço ao Leandro Bacci, por estar presente em todos os momentos e por me fazer tão feliz!

Ao meu pai querido por sempre me amparar e pelo exemplo de humildade.

À minha mãe, luz da minha vida, pelo exemplo de fé, força, pela dedicação aos filhos e por me ensinar as coisas mais preciosas da vida...

Enfim, a todos que de alguma forma colaboraram com a realização deste trabalho, aos que torceram por mim e que me propiciaram uma convivência agradável. Muito obrigada a todos!!!

## **Biografia**

Ana Paula Albano Araújo, filha de José Antônio Lage Araújo e Maria José Araújo, nasceu em Itabira, Minas Gerais, em 13 de julho de 1977.

Em outubro de 2002, graduou-se em Bacharelado em Ciências Biológicas, pela Universidade Federal de Ouro Preto (UFOP), Ouro Preto-MG. Durante o período de graduação, de 1998 a 2002, foi estagiária do Laboratório de Padrões de Diversidade Animal do Departamento de Ciências Biológicas da UFOP.

Em março de 2003, iniciou o curso de Mestrado em Entomologia, na Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, defendendo a tese em fevereiro de 2005.

Em novembro de 2004, foi aprovada no processo de seleção do curso de Doutorado em Entomologia, da Universidade Federal de Viçosa.

## Conteúdo

Página

|                                                                                            |             |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| <b>Lista de Figuras</b> . . . . .                                                          | <b>viii</b> |
| <b>Lista de Tabelas</b> . . . . .                                                          | <b>x</b>    |
| <b>Resumo</b> . . . . .                                                                    | <b>xi</b>   |
| <b>Abstract</b> . . . . .                                                                  | <b>xii</b>  |
| <b>1 Introdução Geral</b> . . . . .                                                        | <b>1</b>    |
| 1.1 Por que existem recursos potenciais não explorados pelos cupins? . . . . .             | 2           |
| <b>2 Revisão de Literatura</b> . . . . .                                                   | <b>5</b>    |
| 2.1 O recurso alimentar dos cupins. . . . .                                                | 5           |
| 2.1.1 Digestão da celulose nos cupins. . . . .                                             | 6           |
| 2.2 Fatores que interferem no forrageamento dos cupins . . . . .                           | 7           |
| 2.2.1 Localização do recurso alimentar. . . . .                                            | 7           |
| 2.2.2 Benefícios da Eusocialidade no Forrageamento . . . . .                               | 8           |
| 2.2.3 Por que alguns cupins são territorialistas? . . . . .                                | 9           |
| 2.3 Dificuldades na Amostragem dos Cupins. . . . .                                         | 10          |
| <b>3 Referências Bibliográficas</b> . . . . .                                              | <b>12</b>   |
| <b>DETERMINANTES DA UTILIZAÇÃO DO RECURSO ALIMENTAR PE-</b><br><b>LOS CUPINS</b> . . . . . | <b>17</b>   |
| <b>Resumo</b> . . . . .                                                                    | <b>17</b>   |
| <b>Abstract</b> . . . . .                                                                  | <b>18</b>   |

|                                                                                             |           |
|---------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1 Introdução</b>                                                                         | <b>19</b> |
| 1.1 Mecanismos determinantes do encontro e da utilização do recurso alimentar pelos cupins. | 20        |
| <b>2 Material e Métodos</b>                                                                 | <b>23</b> |
| 2.1 Área de Estudo                                                                          | 23        |
| 2.2 Metodologia                                                                             | 23        |
| 2.3 Análises Estatísticas                                                                   | 27        |
| <b>3 Resultados</b>                                                                         | <b>28</b> |
| <b>4 Discussão</b>                                                                          | <b>34</b> |
| <b>5 Referências Bibliográficas</b>                                                         | <b>37</b> |
| <b>COMO AUMENTAR A EFICIÊNCIA DE ISCAS DE PAPEL PARA CAPTURA DE CUPINS</b>                  | <b>40</b> |
| <b>Resumo</b>                                                                               | <b>40</b> |
| <b>Abstract</b>                                                                             | <b>41</b> |
| <b>1 Introdução</b>                                                                         | <b>42</b> |
| <b>2 Material e Métodos</b>                                                                 | <b>44</b> |
| 2.1 Área de Estudo                                                                          | 44        |
| 2.2 Metodologia                                                                             | 44        |
| 2.3 Análise Estatística                                                                     | 48        |
| <b>3 Resultados</b>                                                                         | <b>49</b> |
| 3.1 Amostragem                                                                              | 49        |
| <b>4 Discussão</b>                                                                          | <b>55</b> |
| <b>5 Conclusão Geral</b>                                                                    | <b>58</b> |
| <b>6 Referências Bibliográficas</b>                                                         | <b>59</b> |

## Lista de Figuras

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | Página |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| 1 Principais fatores determinantes do encontro e da utilização do recurso alimentar pelos cupins. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 4      |
| 2 Esquema da degradação da celulose pelos cupins. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                   | 6      |
| 3 Esquema de marcação e seleção de trilhas mais curtas pelos cupins. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | 8      |
| 4 Mecanismos responsáveis pelo encontro e utilização do recurso alimentar pelos cupins. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 22     |
| 5 Esquema do desenho experimental do isolamento das iscas. A distância (D) de isolamento da isca central (seta) variou de: 0,5 a 20m. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 26     |
| 6 Esquema do grid de distribuição das iscas em pontos com diferentes quantidade e qualidade de iscas. A área amostrada corresponde a um grid de 10 × 10 iscas. A área sombreada em amarelo mostra como cada isca (veja isca destacada) foi influenciada por todas as outras combinações de iscas. . . . .                                                                                                                                                                   | 26     |
| 7 Ocupação de iscas pelos cupins (0 = iscas não ocupadas e 1 = iscas ocupadas) em função da distância até a próxima isca (= isolamento das iscas), em Coimbra-MG, 2004. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                                             | 29     |
| 8 Proporção de iscas ocupadas pelos cupins em cada dia de observação em relação ao tempo de exposição das iscas no campo (dias), durante os períodos de muita e pouca chuva, em Coimbra-MG. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                         | 31     |
| 9 Tempo gasto para ocupação das iscas pelos cupins em estação com muita chuva (A) e pouca chuva (B). As barras mostram o tempo gasto para ocupação em pontos com uma e com três iscas. As barras cinzas correspondem ao efeito da presença de formigas no tempo da ocupação das iscas e as barras brancas mostram esta relação na ausência de formigas. Durante o período de muita chuva (A) o tempo para ocupação foi maior do que no período com pouca chuva (B). . . . . | 32     |

|    |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           |    |
|----|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 10 | Porporção de iscas ocupadas pelos cupins em relação ao tempo de exposição das iscas no campo, durante a estação chuvosa (A-B) e a estação com pouca chuva (C-D). A velocidade de ocupação das iscas foi maior em pontos com três iscas (curva vermelha) do que em pontos com uma isca (curva azul). . .                                                                                                                                                                   | 33 |
| 11 | Esquema do desenho experimental do isolamento das iscas. A distância (D) de isolamento da isca central (seta) variou de: 0,5 a 20m. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 47 |
| 12 | Esquema do grid de distribuição das iscas em pontos com diferentes quantidade e qualidade de iscas. A área amostrada corresponde a um grid de 10 × 10 iscas. A área sombreada em amarelo mostra como cada isca (veja isca destacada) foi influenciada por todas as outras combinações de iscas. . . . .                                                                                                                                                                   | 47 |
| 13 | Ocupação de iscas pelos cupins (0 = iscas não ocupadas e 1 = iscas ocupadas) em função da distância até a próxima isca (= isolamento das isca), em Coimbra-MG, 2004. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                                              | 50 |
| 14 | Proporção de iscas ocupadas pelos cupins em cada dia de observação em relação ao tempo de exposição das iscas no campo (dias), durante as estações com muita e pouca chuva, em Coimbra-MG. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                        | 52 |
| 15 | Tempo gasto para ocupação das iscas pelos cupins em estação com muita chuva (A) e pouca chuva (B). As barras mostram o tempo gasto para ocupação em pontos com uma e com três iscas. As barras cinzas correspondem ao efeito da presença de formigas no tempo da ocupação das iscas e as barras brancas mostram esta relação na ausência de formigas. Durante o período de muita chuva (A) o tempo para ocupação foi maior do que no período com pouca chuva (B). . . . . | 53 |
| 16 | Porporção de iscas ocupadas pelos cupins em relação ao tempo de exposição das iscas no campo, durante a estação chuvosa (A-B) e a estação com pouca chuva (C-D). A velocidade de ocupação das iscas foi maior em pontos com três iscas (curva vermelha) do que em pontos com uma isca (curva azul) . .                                                                                                                                                                    | 54 |

## Lista de Tabelas

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                        | Página |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| 1 Insetos capazes de digerir a celulose. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | 7      |
| 2 Amostras de cupins coletados em iscas de papel higiênico, em Coimbra-MG, 2004. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                               | 28     |
| 3 Espécies de formigas coletadas em iscas de papel higiênico, em Coimbra-MG, 2004. . . . .                                                                                                                                                                                                                                                                             | 28     |
| 4 Efeitos do número de dias após a instalação das iscas ( $x_1$ ) e da incidência de chuvas ( $x_2$ ) sobre a proporção de iscas ocupadas pelos cupins em cada dia de observação ( $y$ ), em Coimbra-MG. . . . .                                                                                                                                                       | 30     |
| 5 Efeito da incidência de chuva, da quantidade de iscas e da presença de formigas sobre o número de dias gastos para os cupins ocuparem as iscas. Análise de Sobrevivência com distribuição de Weibull. Todas as variáveis são categóricas, exceto a proporção de iscas ocupadas, as quais correspondem à proporção acumulada das iscas ocupadas pelos cupins. . . . . | 33     |
| 6 Amostras de cupins coletados em iscas de papel higiênico. Coimbra-MG, 2004.                                                                                                                                                                                                                                                                                          | 49     |
| 7 Espécies de formigas coletadas em iscas de papel higiênico.Coimbra-MG, 2004.                                                                                                                                                                                                                                                                                         | 49     |
| 8 Efeitos do número de dias após a instalação das iscas ( $x_1$ ) e da incidência de chuvas ( $x_2$ ) sobre a proporção de iscas ocupadas pelos cupins em cada dia de observação ( $y$ ), em Coimbra-MG. . . . .                                                                                                                                                       | 51     |
| 9 Efeito da incidência de chuva, da quantidade de iscas e da presença de formigas sobre o número de dias gastos para os cupins ocuparem as iscas. Análise de Sobrevivência com distribuição de Weibull. Todas as variáveis são categóricas, exceto a proporção de iscas ocupadas, as quais correspondem à proporção acumulada das iscas ocupadas pelos cupins. . . . . | 54     |

## Resumo

ARAÚJO, Ana Paula Albano, M.S., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2005. **Por que existem recursos potenciais não explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera)?** Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Conselheiros: José Henrique Schoereder e Sérgio Pontes Ribeiro.

O entendimento dos padrões de utilização do recurso alimentar pode contribuir para o conhecimento dos mecanismos que regulam a estrutura das comunidades. Apesar de apresentarem grande importância econômica e ecológica, pouco se sabe sobre os padrões de forrageamento dos cupins. Por se alimentarem de celulose, um recurso abundante na natureza, os cupins podem não ser limitados pela disponibilidade de alimento. No entanto, é observada a existência de vários recursos potenciais que não são explorados pelos cupins. Isto sugere a existência de fatores que podem regular a utilização destes recursos. Nesta tese, investigamos fatores teóricos relacionados ao encontro e à utilização do recurso alimentar pelos cupins durante os períodos de muita e pouca chuva. Para isto, simulamos a quantidade, a qualidade e o isolamento do recurso alimentar (iscas de papel) e consideramos a presença de formigas (risco de predação). O experimento foi realizado em áreas de terrenos abandonados, em Coimbra-MG. As amostras de cupins e formigas foram identificadas aos níveis de espécies ou gêneros. Os resultados contribuíram para a discussão teórica sobre os determinantes da utilização do recurso alimentar pelos cupins. Além disso, também forneceram subsídios para discussão sobre o aprimoramento do uso de iscas de papel para amostragem de cupins. Os padrões encontrados são discutidos com base nos possíveis mecanismos considerando-se a biologia de cupins.

## Abstract

ARAÚJO, Ana Paula Albano, M.S., Universidade Federal de Viçosa, February of 2005.

**Why do termites not exploit all their resources? (Insecta: Isoptera)?**

Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza. Committee members: José Henrique Schoereder and Sérgio Pontes Ribeiro.

Understanding of food resource utilization patterns can contribute to knowledge of the mechanisms that control community structure. Despite shown economical and ecological importance, little is known about foraging patterns of termites. Termites consume cellulose, an abundant resource in nature, and can therefore not be limited by resource availability. However, it is observed that several potential resources are not exploited by termites. This suggests the existence of factors, other than availability, that control the utilization of these resources. In this thesis, I investigated factors related to the finding and utilization of food resources by termites. To this end, I simulated the quantity and quality of the resource (baits consisting of toilet paper baits), as well as resource isolation and the presence of ants (predators of termites). The experiment was carried out in Coimbra-MG. Termite and ant samples were identified to species or genus. The results contributed to the discussion on the determinants of resource utilization by termites. In addition, proven subsidy to improve baits use to termites sampling.

## 1 Introdução Geral

Os cupins apresentam ampla importância econômica e ecológica, principalmente nos ecossistemas tropicais (Back & Okwakol, 1997; Brussaard, 1998). Estimativas recentes calculam que existam cerca de 2.860 espécies de cupins descritas. No entanto, acredita-se que a maior parte das espécies da região neotropical ainda não são conhecidas (Constantino, 2002).

A importância dos cupins está relacionada ao hábito alimentar baseado na utilização de compostos celulósicos, o qual é responsável pelos grandes danos causados tanto ao ambiente urbano quanto ao agrícola, nos quais algumas espécies destroem madeira seca e causam prejuízos em diversas lavouras. Por outro lado, estas espécies têm uma função ecológica fundamental para a decomposição e ciclagem de nutrientes e para o fluxo de energia e matéria nos ecossistemas. Ainda assim, a participação absoluta e relativa dos cupins nestes processos é pouco conhecida. Os impactos desses insetos no ambiente é suficiente para justificar a busca por conhecimentos acerca da sua ecologia nutricional. Poucos estudos enfatizam as decisões de forrageamento dos cupins. Isto resulta em uma baixa compreensão dos padrões ecológicos encontrados para estes insetos, como por exemplo: a relação espécie  $\times$  área, a relação número de espécies  $\times$  heterogeneidade ambiental e a resposta aos efeitos da fragmentação de habitats. A partir da necessidade do conhecimento dos mecanismos que regulam estes padrões, surgiu a idéia central desta tese: entender os principais fatores que determinam a utilização do recurso alimentar pelos cupins (Fig. 1). Durante todo o texto, o termo "recurso" refere-se exclusivamente a "alimento".

A tese foi dividida em quatro partes. A parte 1 consiste nesta introdução geral. A parte 2 faz uma abordagem aos principais temas teóricos relacionados ao encontro e utilização do recurso alimentar pelos cupins, a fim de proporcionar ao leitor um maior entendimento do estudo desenvolvido. As partes subsequentes são dois artigos que foram baseados em dados de um mesmo experimento, mas que enfatizam temas distintos. O primeiro artigo apresenta uma discussão teórica sobre os principais determinantes da utilização do recurso alimentar pelos cupins. Já o segundo, enfatiza melhorias na

eficiência de iscas de papel para coleta de cupins. Com o objetivo de facilitar a leitura, o item "Metodologia" foi explicitado nos dois artigos. Pretendeu-se discutir os possíveis mecanismos responsáveis pelos padrões encontrados. O tópico abaixo explicita o tema central abordado nesta tese.

## **1.1 Por que existem recursos potenciais não explorados pelos cupins?**

A definição dos mecanismos envolvidos na utilização do recurso alimentar é de fundamental importância porque permite a compreensão dos processos que regulam as comunidades. A utilização de um recurso depende inicialmente de seu encontro pelo organismo. Uma vez encontrado o recurso, sua utilização dependerá das características intrínsecas ao recurso como a quantidade e a qualidade, bem como das pressões do meio, como os riscos biológico e ambiental.

A ocorrência de um recurso em baixa quantidade pode promover seu isolamento e conseqüentemente reduzir sua utilização. O mesmo acontece quando um alimento não é homogeneamente ou aleatoriamente distribuído (ocorre de forma agregada ou isolada). Assim, um item alimentar pode não ser utilizado porque a frequência de encontro organismos  $\times$  recurso é reduzida no tempo e no espaço (veja Fig. 1). Por outro lado, se o alimento encontrado está escasso em relação aos demais, o organismo pode optar por não utilizá-lo porque sua quantidade pode ser insuficiente para manter uma população ou colônia. Ou seja, para que as necessidades energéticas sejam supridas, o cupim deverá alimentar-se de várias pequenas fontes alimentares. Isto pode resultar em um custo de dispersão durante a busca, superior ao benefício obtido durante o consumo do alimento.

Por outro lado, até mesmo um alimento facilmente encontrado e disponível, pode não ser explorado. Isto ocorre quando a oferta do recurso é maior que o seu consumo. Se a oferta de alimento é alta (grande produção) pode haver redução na exploração de novos recursos porque as populações já possuem o suficiente para atender suas necessidades energéticas.

Um recurso também pode não ser explorado quando sua qualidade não é satisfatória, seja por exemplo, por não atender aos requisitos de utilização num determinado momento (ex.: grau de decomposição, teor de nitrogênio). Neste caso, apesar de ser um recurso potencial, as suas condições podem não ser satisfatórias temporalmente (Fig. 1).

Além disso, a não utilização dos recursos também pode ser decorrente de suas características intrínsecas. Existem recursos que são naturalmente deficientes em nutrientes e isto reduz as chances de serem selecionados pelos organismos.

Por outro lado, mesmo os recursos que apresentam características satisfatórias ao consumo, podem não ser utilizados. Isso ocorre quando o recurso encontrado está indisponível para uso devido às pressões do meio, seja por i) conferir risco biológico ou ii) por conferir risco ambiental.

Interações biológicas como o risco de predação e o territorialismo podem impedir que uma nova espécie ocupe um recurso disponível. Por exemplo, espécies territorialistas podem impedir a exploração de determinado recurso por indivíduos de outra colônia, mesmo que este recurso não seja utilizado por elas. Já o risco de predação pode reduzir o forrageamento e até mesmo alterar os padrões de preferência alimentar. Além disso, fatores ambientais como risco de inundação ou dessecação também podem impedir ou reduzir o consumo de um recurso.

Desta forma, a adoção de estratégias que maximizam o ganho energético durante a busca e o consumo de alimentos pode gerar uma série de recursos potenciais não explorados no ambiente.

Além dos fatores ressaltados, um recurso pode ainda permanecer não utilizado no ambiente ("nicho vago") devido às questões históricas e biogeográficas, as quais podem resultar em recursos utilizados em determinados locais e não em outros.

Nesta tese, foram testadas as hipóteses de que a ocupação do recurso alimentar pelos cupins é aumentada nos seguintes casos: i) quando o recurso se encontra em alta quantidade; ii) quando o recurso possui melhor qualidade; iii) na ausência de predadores; iv) sob baixa incidência de chuvas e v) quando o recurso não está isolado. Ao longo da discussão são levantados os prováveis mecanismos responsáveis pelos resultados encontrados.

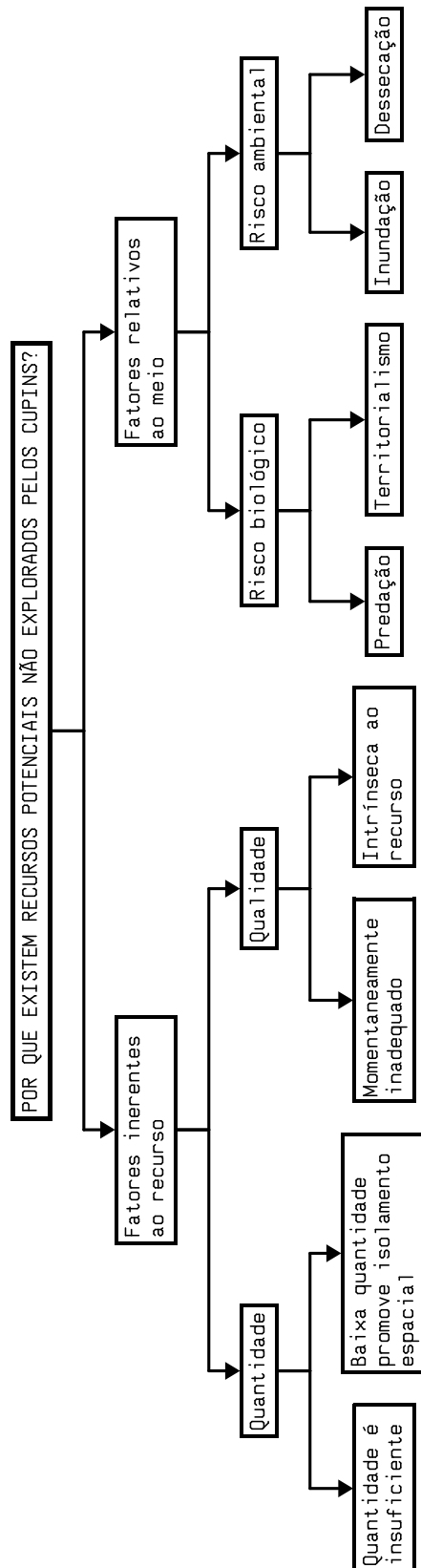


Figura 1: Principais fatores determinantes do encontro e da utilização do recurso alimentar pelos cupins.

## 2 Revisão de Literatura

### 2.1 O recurso alimentar dos cupins.

Os cupins têm sido considerados como os invertebrados de maior importância ecológica como agentes decompositores nas regiões tropicais (Back & Okwakol, 1997), devido ao fato de participarem ativamente da ciclagem de nutrientes (Wood & Sands, 1978). Sua alimentação é baseada principalmente na utilização de celulose (Krishna & Weesner, 1969), que é o principal constituinte das paredes das células vegetais, e considerada a maior fonte alimentar existente. As moléculas de glicose unidas entre si pelas extremidades, de forma linearizada, conferem ao polímero de celulose uma alta força de adesão. Desta forma, a celulose apresenta um caráter muito mais estrutural do que nutricional, o que faz com que poucos organismos na natureza sejam capazes de utilizá-la (Prins & Kreulen, 1991). Os fatores citados acima, conferem aos cupins duas vantagens: i) uma baixa competição interespecífica, ou seja, são poucos os organismos capazes de digerir a celulose, por outro lado, todos os cupins conseguem! (Tabela 1); e ii) baixa competição intra-específica, já que a celulose é extremamente abundante na natureza.

Os cupins são capazes de alimentar-se de matéria orgânica ao longo de um gradiente de humificação (Donovan et al., 2001). O recurso utilizado por estes organismos pode variar desde um alimento pobre em matéria orgânica (como folhas frescas e madeira viva) até um material altamente deteriorado (humus puro) (Tayassu et al., 1997; Donovan et al., 2001), havendo também alguns grupos que alimentam-se de partículas de solo (Donovan et al., 2001). Algumas espécies são classificadas como herbívoras por alimentarem-se de matéria orgânica viva (Wood & Sands, 1978). Embora apresentem importância econômica e sejam muito estudados, os cupins ainda não possuem uma classificação do hábito alimentar totalmente esclarecida (Domingos, 1983). Esse fator é agravado nas regiões neotrópicas, onde acredita-se que ainda existam muitas espécies de cupim para as quais o tipo de recurso explorado não é conhecido (Constantino, 2002).

### 2.1.1 Digestão da celulose nos cupins.

A digestão da celulose nos cupins ocorre principalmente através da associação com bactérias e protozoários simbióticos, com exceção das espécies de Termitidae que possuem apenas bactérias no trato intestinal. Além disso, nesta família, já foi verificada a capacidade de sobrevivência sem a associação com qualquer simbiote, o que está relacionado ao fato de algumas espécies conseguirem sintetizar sua própria enzima celulase. Entre os poucos organismos capazes de utilizar a celulose, os cupins apresentam a vantagem de serem os mais eficientes: nas famílias mais primitivas (Mastotermitidae, Kalotermitidae, Hodotermitidae, Rhinotermitidae e Serritermitidae) a proporção digerida varia entre 71 e 99%, enquanto na família mais derivada (Termitidae) esta proporção está entre 97 e 99% (Tabela 1).

De fato, após a degradação da celulose grande parte de acetato é produzido (Fig.2,(1)). Adicionalmente, bactérias acetanogênicas presentes no intestino dos cupins são capazes de converter  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2$  em acetato adicional (Fig.2,(2)) (Prins & Kreulen, 1991). Este produto é o principal metabólito que participa da rota do Ciclo de Krebs na geração de energia para os cupins (Nation, 2002), e ainda auxilia na síntese de proteínas e de hidrocarbonetos cuticulares (Costa-Leonardo, 2002).



Figura 2: Esquema da degradação da celulose pelos cupins.

Desta forma, os cupins apresentam três importantes vantagens quanto ao alimento que utilizam: a abundância de recurso, serem um dos poucos organismos que conseguem consumi-lo e a eficiência nesta utilização. Além disso, DeSouza & Brown (1994) sugerem que por serem detritívoros, os cupins não regulam a taxa de regeneração de seu alimento, ou seja, o consumo de celulose não influencia na sua taxa de reposição. Se todas estas vantagens realmente existem, por que alguns recursos não são ocupados pelos cupins? Em outras palavras, se a oferta de recurso não é fator regulador do crescimento das populações de cupins quais os fatores limitam a exploração do recurso alimentar? Grande parte desta resposta pode estar relacionada aos fatores que interferem no forrageamento desses organismos.

## 2.2 Fatores que interferem no forrageamento dos cupins

### 2.2.1 Localização do recurso alimentar.

Os cupins são insetos de corpo mole e pouco esclerotizado, o que os torna sensíveis à dessecação. Provavelmente por isso, possuem comportamento críptico, forrageando a maior parte do tempo sobre a proteção de túneis e galerias (Krishna & Weesner, 1969). A construção de túneis pelos cupins confere não apenas proteção microclimática, como também contribui para aumentar o tempo de exposição dos ferômonios emitidos durante o forrageamento, os quais são extremamente voláteis (Costa-Leonardo, 2002).

A localização do recurso alimentar é feita principalmente através da percepção de temperatura e de teores de umidade adequados. Recursos dispostos no solo produzem um "sombreamento térmico" (Ettershank & Ettershank, 1980) na camada de solo adjacente. Quando esta sombra é detectada pelos cupins, inicia-se a construção de galerias secundárias que se dirigem até o recurso alimentar. Os estímulos olfativos também são importantes, porém apenas a uma pequena distância em relação ao alimento (Krishna & Weesner, 1969).

Durante a busca por alimentos, os cupins são capazes de escolher a rota mais curta entre o ninho e a fonte alimentar (Fig.3). Esta seleção de rotas mais curtas ocorre através da liberação de feromônio de trilha, o qual é produzido e sintetizado pela glândula esternal (Andara et al., 2004). Alguns feromônios de trilha já foram identificados nos cupins, como por exemplo: ácido hexanóico, neocembreno e dodecatrienol (Andara et al., 2004). À medida que forrageiam, os cupins comprimem seu abdômen contra o substrato, o que permite a liberação dos feromônios de trilha (Costa-Leonardo, 2002) e de recrutamento (Reinhard & Kaib, 2001). A princípio, a busca por novas fontes

Tabela 1: Insetos capazes de digerir a celulose.

| Espécies                    | % Celulose Digerida |
|-----------------------------|---------------------|
| Thysanura                   | 72 - 87             |
| Cupins primitivos           | 74 - 99             |
| Cupins derivados            | 91 - 97             |
| Coleoptera                  |                     |
| (Anobiidae)                 | 31 - 49             |
| (Scarabeidae)               | 68                  |
| (Cerambycidae)              | 12 - 57             |
| Hymenoptera                 |                     |
| (Siriciidae e Xyphydriidae) | 22 - 31             |

alimentares ocorre ao acaso, porém, aqueles indivíduos que optaram pela rota mais curta, irão retornar mais rapidamente ao ninho. Isso faz com que haja maior concentração de feromônio de trilha nas rotas mais curtas. A partir daí, os próximos indivíduos que saírem para forragear serão atraídos pela rota mais curta, que apresenta maior quantidade de feromônio de trilha (Reinhard & Kaib, 2001) e não ocorre mais forrageamento aleatório.

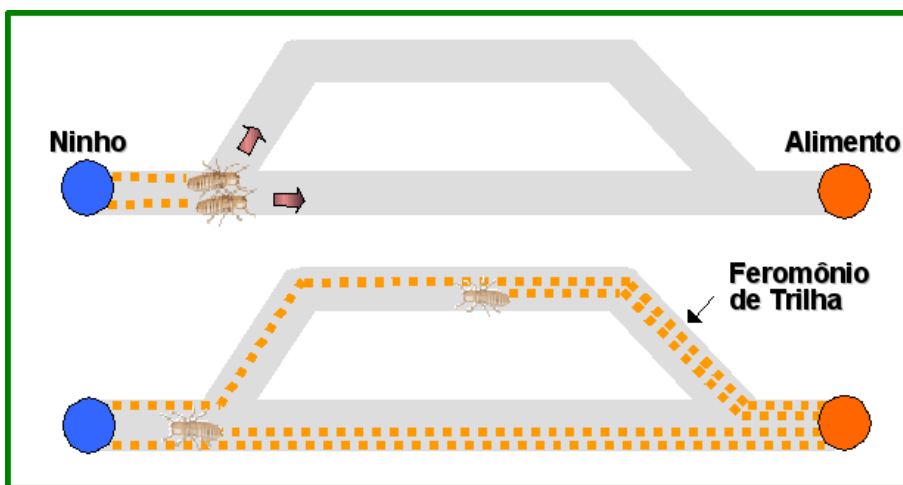


Figura 3: Esquema de marcação e seleção de trilhas mais curtas pelos cupins. Adaptado de Bonabeau & Théraulaz (2000).

### 2.2.2 Benefícios da Eusocialidade no Forrageamento

A eusocialidade consiste em um tipo de organização social que necessita de alguns requisitos básicos, como: i) cuidado parental; ii) sobreposição de gerações; iii) divisão de trabalho, e iv) ausência de reprodução entre os descendentes, os quais auxiliam os pais no cuidado com a prole (Hamilton, 1964). Esta capacidade de auto-organização permite aos insetos exibirem comportamentos coletivos altamente estruturados, o que resulta em complexos padrões espaço-temporais. Estes padrões independem da complexidade individual e resultam de interações simples entre os indivíduos da colônia (Botee, H & Bonabeau, 1998).

As colônias de cupins são constituídas por indivíduos que apresentam morfologia e comportamento diferenciados, formando grupos funcionais denominados "castas". A diferenciação de castas é considerada por Miura (2001) como um tipo de plasticidade fenotípica. Sendo assim, os cupins podem regular a proporção de castas a partir de estímulos internos da colônia e das pressões externas do ambiente (Noirot, 1961). Os estímulos internos consistem basicamente na determinação genética, enquanto os

externos podem ser representados pela fase de desenvolvimento da colônia, pressão de predação, entre outras (Costa-Leonardo, 2002). Ao contrário de outros insetos sociais, os cupins possuem alta flexibilidade, já que são capazes de realizar mudas regressivas, permitindo assim que um indivíduo que já tenha completado seu desenvolvimento possa se diferenciar em qualquer outra casta (Wilson, 1971).

Em cupins observa-se apenas a realização de forrageamento verdadeiramente coletivo, ao contrário do que ocorre com outras sociedades de insetos em que pode haver forrageamento individual (Korb & Lenz, 2004). A busca por alimentos é realizada pela casta de operários, a qual também desempenha cuidados com os indivíduos imaturos e reprodutores da colônia, além de colaborar na construção e reparo dos ninhos. Já a casta de soldados é responsável por conferir defesa à colônia, seja durante a busca por recursos ou defesa do próprio ninho (Krishna & Weesner, 1969). Na maioria das espécies é baixo o número de soldados que iniciam o forrageamento junto aos operários. No entanto, em algumas espécies de *Nasutitermitinae* os soldados são muito numerosos durante o início do forrageamento e, somente após a escolta destes, os operários iniciam a sua busca (Costa-Leonardo, 2002).

Com isso, nota-se que a eusocialidade confere aos cupins vantagens durante seu forrageamento, como: i) Auto-organização: não existe um controle central das tarefas; ii) Flexibilidade: são capazes de se adaptar rapidamente às pressões ambientais e iii) Robustez: como as tarefas são realizadas coletivamente, a falha individual não compromete a execução do trabalho.

### **2.2.3 Por que alguns cupins são territorialistas?**

O comportamento territorialista é observado em uma variedade de espécies incluindo mamíferos, aves e insetos. A determinação de territórios normalmente é acompanhada por comportamento agressivo na defesa de recursos ou espaço. Este comportamento consiste em um tipo de competição intraespecífica que contribui para a regulação populacional, já que apenas os vencedores da competição podem se estabelecer em um dado local. Diferentes estratégias de territorialismo são observadas entre os animais, como por exemplo a emissão de feromônios em insetos.

Nos cupins, a defesa da colônia, seja química ou mecânica, é realizada pela casta de soldados (Weesner, 1969). Muitas espécies de cupins apresentam comportamento territorialista, mostrando agressividade e exclusão de indivíduos de outras colônias que entram em contato com seus territórios (Levings & Adams, 1984; Jones & Trosset, 1991; Thorne & Haverty, 1991). Normalmente, o território defendido pode

abranger uma quantidade de recursos acima da necessária para a manutenção das populações. Por exemplo, acredita-se que cupins defendam uma região vizinha em torno de suas áreas de forrageamento, criando zonas de conflito com outras colônias (Levings & Adams, 1984). Neste caso, é esperado que estas regiões apresentem recursos que não são utilizados devido ao comportamento agressivo destas espécies territorialistas. No entanto, este comportamento parece não ser amplamente adotado pelos cupins, visto que algumas espécies são capazes de dividir um mesmo item alimentar ou até mesmo um habitat de nidificação.

Como discutido anteriormente, os cupins parecem experimentar baixos níveis de competição devido à abundância de recursos e à eficiência em sua utilização. Por que então, apresentariam comportamento territorialista? Poucos trabalhos abordam qual o item realmente defendido pelos cupins. A defesa ocorre em função apenas do seu item alimentar ou é defendida uma área em torno deste recurso? Uma espécie com potencial territorialista apresenta este comportamento em qualquer situação, ou isto é determinado pela adequabilidade de seu recurso e sua previsibilidade no tempo? A definição destas questões é essencial porque pode definir os padrões de colonização dos cupins.

Grande parte do desconhecimento do uso do espaço pelos cupins e de seu comportamento de forrageamento é decorrente da dificuldade de separação das colônias e delimitação dos territórios. Isto se torna ainda mais complicado quando se trata de colônias subterrâneas (Reinhard et al., 1997; Bulmer & Traniello, 2002). Outro fator que limita a compreensão do comportamento territorialista dos cupins é que a maioria dos estudos sobre territorialismo são desenvolvidos sob condições laboratoriais, o que permite apenas especulações sobre o comportamento dos cupins no campo (Thorne & Haverty, 1991). Desta forma, é necessária a elaboração de uma metodologia eficaz que permita a determinação de territórios para a comunidade de cupins e que ao mesmo tempo seja desenvolvida no campo.

## **2.3 Dificuldades na Amostragem dos Cupins.**

Como apresentado anteriormente, o hábito críptico dos cupins resulta em uma grande dificuldade na distinção das colônias no campo. Esta dificuldade resultou num enorme número de trabalhos publicados sobre cupins construtores de ninhos sobre a superfície do solo (epígeos), os quais são facilmente visíveis, em detrimento dos cupins que vivem em ninhos subterrâneos (hipógeos); embora estes últimos representem a maior

proporção de espécies dos cupins e sejam economicamente mais importantes (Haverty & Nutting, 1975).

Diversas técnicas são utilizadas para compreensão da estrutura das colônias dos cupins, como por exemplo: DNA fingerprinting (Husseneder et al., 1998; Husseneder & Grace, 2001), DNA microsatélite (Vargo, 2000) e aloenzimas (Bulmer et al. 2001). Já a distribuição espacial dos territórios normalmente é feita usando-se marcadores coloridos (Evans, 2002; Su & Scherer, 2003), técnicas de captura e recaptura (Evans, 2004) e bioensaios de agressividade (Thorne & Haverty, 1991; Fisher & Gold, 2003).

Para estudos de campo, várias metodologias de coleta têm sido utilizadas, seja através de coleta manual ou com a utilização de iscas (French & Robinson, 1981). Um dos problemas relacionados à amostragem manual (usando pinças) (DeSouza & Brown, 1994) é que esta normalmente requer um grande esforço e também demanda tempo, já que consiste em uma busca de tentativa-e-erro. Além disso, para estudos ecológicos, esta amostragem pode se tornar tendenciosa, já que o coletor influencia diretamente na escolha dos pontos amostrais.

O uso de iscas atrativas consiste em uma técnica que além de ser rápida e barata, ainda tem a vantagem de amostrar eficientemente a fauna subterrânea de cupins (La Fage et al., 1973). Sendo assim, constitui uma opção adequada para estudos sobre as comunidades de cupins. Dentre os tipos de iscas utilizadas podemos citar: iscas de madeira (Buxton, 1981; Su & Scheffrahn, 1986; Polizzi & Forschler, 1999), de papel filtro (King, 2000), papel corrugado (Camargo-Dietrich & Costa-Leonardo, 2003), papel higiênico (French & Robinson, 1981; DeSouza, 1995) e de esterco (Ettershank & Ettershank, 1980). Adicionalmente, o uso de iscas também tem sido usado em associação com inseticidas para fins de controle populacional (Su & Scheffrahn, 1998; Su, 2003).

No entanto, uma vez que metodologias utilizando-se iscas são feitas indiscriminadamente, podem decorrer os mesmos problemas daqueles conhecidos com a amostragem manual. Com isso, existe uma necessidade de desenvolvimento de metodologias padronizadas que maximizem a eficiência desta técnica de coleta e que gere subsídios teóricos para o entendimento da biologia dos cupins.

### 3 Referências Bibliográficas

ANDARA, C.; ISSA, S.; JAFFÉ, K. Decision-making systems in recruitment to food for two Nasutitermitinae (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v.44, n.1, p.1–13, 2004.

BACK, H. I. J.; OKWAKOL, M. N. J. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem functions in the tropics: the role of termites. **Applied Soil Ecology**, v.6, p.37–53, 1997.

BONABEAU, E.; THÉRAULAZ, G. Swarm Smarts. **Scientific American**, , n.73-79, 2000.

BOTEE, H, M.; BONABEAU, E. Evolving ant colony optimization. **Advances in Complex Systems**, v.1, p.149–159, 1998.

BRUSSAARD, L. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. **Applied Soil Ecology**, v.9, p.123–135, 1998.

BULMER, M. S.; TRANIELLO, J. F. A. Foraging range expansion and colony genetic organization in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Population Ecology**, v.31, n.2, p.293–298, 2002.

BUXTON, R. D. Changes in the composition and activities of termite communities in relation to changing rainfall. **Oecologia**, v.51, p.371–378, 1981.

CAMARGO-DIETRICH, C.; COSTA-LEONARDO, A. População e território de forrageamento de uma colônia de *Heterotermes tenuis* (Hagen) (Isoptera, Rhinotermitidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v.20, n.3, p.397–399, 2003.

CONSTANTINO, R. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. **Journal Applied Entomology**, v.126, p.355–365, 2002.

COSTA-LEONARDO, A. **Cupins-praga - Morfologia, Biologia e Controle**. Rio Claro, São Paulo: , 2002.

DESOUZA, O. Efeitos da fragmentação de ecossistemas em comunidades de cupins. In: **Biologia e Controle de Cupins**, E. Berti Filho, 1995.

DESOUZA, O.; BROWN, V. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology**, v.10, p.197–206, 1994.

DOMINGOS, D. Preferência alimentar de *Armitermes euamignathus* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) em cinco formações vegetais do cerrado. **Revista Brasileira de Biologia**, v.43, n.4, p.339–344, 1983.

DONOVAN, S.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. **Entomological Entomology**, v.26, p.356–366, 2001.

ETTERSHANK, G.; ETTERSHANK, J. A. Location of food sources by subterranean termites. **Environmental Entomology**, v.9, p.645–648, 1980.

EVANS, T. Tunnel specificity and forager movement in subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae and Termitidae). **Bulletin of Entomological Research**, v.92, p.193–201, 2002.

EVANS, T. Comparing mark-recapture and constant removal protocols for estimating forager population size of the subterranean termite *Coptotermes lacteus* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Bulletin of Entomological Research**, v.94, p.1–9, 2004.

FISHER, M.; GOLD, R. Intercolony aggression in *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Sociobiology**, v.42, n.3, p.651–662, 2003.

FRENCH, J.; ROBINSON, P. Baits for aggregating large numbers of subterranean termites. **Journal of the Australian Entomologica Society**, v.20, p.75–76, 1981.

HAMILTON, W. The genetical evolution of social behaviour, I. **Journal of Theoretical Biology**, v.7, n.1-16, 1964.

HAVERTY, M. I.; NUTTING, W. L. Density, dispersion, and composition of desert termite foraging populations and their relationship to superficial dead wood. **Environmental Entomology**, v.4, n.3, p.480–486, 1975.

HUSSENER, C.; BRANDL, R.; EPPLER. Variation between and within colonies in the termite: morphology, genomic DNA, and behaviour. **Molecular Ecology**, v.7, p.983–990, 1998.

HUSSENER, C.; GRACE, J. Evaluation of DNA fingerprinting, aggression tests, and morphometry as tools for colony delineation for the Formosan Subterranean termite. **Journal of Insect Behavior**, v.14, n.2, p.173–186, 2001.

JONES, S.; TROSSET, M. Interference competition in desert subterranean termites. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.61, p.83–90, 1991.

KING, J. Laboratory feeding response of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae) to dyed filter paper in no-choice feeding tests. **Sociobiology**, v.36, n.169-179, 2000.

KORB, J.; LENZ, M. Reproductive decision-making in the termite, *Cryptotermes secundus* (Kalotermitidae), under variable food conditions. **Behavioral Ecology**, v.15, n.3, p.309–395, 2004.

KRISHNA, K.; WEESNER, F. **Biology of Termites**. New York and London: Academic Press, 1969. 1v.

LA FAGE, J.; NUTTING, W.; HAVERTY. Desert subterranean termites: A method for studying foraging behavior. **Environmental Entomology**, v.2, p.954–956, 1973.

LEVINGS, S.; ADAMS, E. Intra- and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in Panamanian mangrove forest. **Journal of Animal Ecology**, v.53, p.705–714, 1984.

MIURA, T. Morphogenesis and gene expression in the soldier-caste differentiation of termites. **Insectes Sociaux**, 2001.

NATION, J. **Insect physiology and biochemistry**. Florida: CRC Press, 2002.

NOIROT, C. L'évolution de la faune de termites des savanes côtières de Côte d'Ivoire. **XI. Internationaler Kongress für Entomologie Wien 1960**, 1961.

POLIZZI, J. M.; FORSCHLER, B. T. Lack of preference by *Reticulitermes* spp. Isoptera: Rhinotermitidae for termite feeding stations with previous termite exposure. **Journal of Agricultural and Urban Entomology**, v.16, p.197–205, 1999.

PRINS, R.; KREULEN, D. Comparative aspects of plant cell wall digestion in insects. **Animal Feed Science and Technology**, v.32, p.101–118, 1991.

REINHARD, J.; HERTEL, H.; KAIB, M. Systematic search for food in the subterranean termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). **Insectes Sociaux**, v.44, p.147–158, 1997.

REINHARD, J.; KAIB, M. Trail Communication During Foraging and Recruitment in the Subterranean Termite *Reticulitermes santonensis* De Feytaud (Isoptera, Rhinotermitidae). **Journal of Insect Behavior**, v.14, n.2, p.157–171, 2001.

SU, N. Baits as a tool for population control of the Formosan subterranean termite. **Sociobiology**, v.41, n.1, p.177–192, 2003.

SU, N.; SCHEFFRAHN, R. A method to access, trap, and monitor field populations of the formosan subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in the urban environment. **Sociobiology**, v.13, n.1466-1470, 1986.

SU, N.; SCHEFFRAHN, R. A review of subterranean termite control practices and prospects for integrated pest management programmes. **Integrated Pest Management Reviews**, v.3, n.1-13, 1998.

SU, N.; SCHERER, P. Feeding site selection by workers of the Formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) - a re-analysis of field data from a mark-recapture study. **Bulletin of Entomological Research**, v.93, p.467–473, 2003.

TAYASSU, T.; ABE, T.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: an indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding. **Ecological Entomology**, v.22, n.343-351, 1997.

THORNE, B.; HAVERTY, M. A review of intracolony, intraspecific, and interspecific agonism in termites. **Sociobiology**, p.19–11, 1991.

VARGO, E. Polymorphism at trinucleotide microsatellite loci in the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. **Molecular Ecology**, v.9, n.817-829, 2000.

WEESNER, F. External Anatomy. In: PRESS, A., (Ed.), **Biology of Termite** New York: , Krishna, K., Weesner, F.M., 1969.

WILSON, E. **The Insects Societies**. Havard University Press, 1971.

WOOD, T. G.; SANDS, W. A. The role of termites in ecosystems. In: BRIAN, M., (Ed.), **Production ecology of ants and termites**., Cambridge University Press, 9, 1978.

## **DETERMINANTES DA UTILIZAÇÃO DO RECURSO ALIMENTAR PELOS CUPINS**

### **RESUMO**

Vários fatores podem interferir na utilização do recurso alimentar pelos cupins. Neste trabalho, simulamos no campo pontos com diferentes quantidade e qualidade de recurso e também o isolamento do recurso alimentar dos cupins, utilizando-se iscas de papel. A presença dos cupins alimentando-se nas iscas e também a presença de formigas (possíveis predadores) foram monitoradas semanalmente. Essas observações foram feitas durante 2 meses em cada uma das estações analisadas: estação com pouca chuva e estação com muita chuva. A incidência de chuvas reduziu a utilização das iscas em cada observação e ainda aumentou o tempo gasto para atingir o pico máximo de utilização. Foi feita uma análise de sobrevivência para testar a velocidade de utilização das iscas em diferentes combinações, durante as duas estações. A utilização das iscas foi maior sob baixa incidência de chuva do que durante a estação chuvosa. Os cupins ocuparam mais rapidamente pontos que possuíam maior quantidade de iscas. Durante ambas estações foi observado o mesmo padrão de utilização das iscas. Nossos resultados mostram que os cupins podem preferir alta quantidade de recursos e que a presença de formigas pode reduzir a utilização do recurso alimentar pelos cupins.

## **DETERMINANTS OF THE FEEDING SOURCE UTILIZATION BY TERMITES**

### **ABSTRACT**

Several factors interfere in the utilization of food resources by termites. In this work we simulated different quantity and quality of food resource for termites, using cellulosic baits. The presence of termites feeding in the baits and of ants (potential predators) were observed every week. These observations were made during two months in two seasons, "high-rain period" and "low-rain period". The rain incidence reduced the baits occupation and extended the time of their maximum occupation by the termites. Survival analysis was used to test the speed of bait occupation in different arrangements, during the two seasons. There was higher occupation of the baits in the low-rain period than in the high-rain season. Points with higher quantity of baits were occupied by the termites more rapidly. We observed the same pattern of bait occupation during both seasons. We showed that termites prefer baits with higher quantity and that predation risk can reduce termite feeding.

## 1 Introdução

O estabelecimento das espécies em diferentes habitats pode ser determinado pela qualidade do recurso alimentar (Pelletier & McNeil, 2003). Ao longo da história evolutiva, a pressão seletiva entre recursos e consumidores gerou uma variedade de defesas químicas, físicas e comportamentais que permitem aos organismos utilizar um recurso. No entanto, alguns fatores locais como predação, competição e fatores abióticos podem reduzir a utilização dos recursos e conseqüentemente limitar o crescimento das populações (Tilman & Pacala, 1993; Chesson, 2000). Desta forma, estes fatores podem interferir diretamente nas dinâmicas populacionais e na distribuição dos organismos (Lawton, 1984; Cornell, 1993).

O habitat de algumas espécies de cupim pode ser representado pelo próprio recurso alimentar. Neste caso, além de ser o local de nidificação, serve também como alimento. Já para outras espécies, existe uma independência entre o ninho e o alimento, e conseqüentemente há uma constante realização de forrageamento (Eggleton & Tayasu, 2001). Lawton (1984) observou a existência de habitats potenciais não utilizados na natureza, definindo-os como "nichos vagos". Entende-se por nicho um hipervolume n-dimensional capaz de manter uma população viável (Hutchinson, 1957). Em outras palavras, o nicho ecológico consiste em um conjunto de condições e recursos que permitem o estabelecimento, o crescimento e a reprodução dos organismos. A ocorrência de nichos ou habitats não ocupados pode ser decorrente de fatores históricos ou de fatores locais que atuam sobre o organismo limitando sua capacidade de forrageamento.

A eficiência de forrageamento pode definir os padrões de utilização dos recursos alimentares no ambiente. Insetos sociais apresentam elaboradas estratégias que contribuem para o aumento do sucesso adaptativo de suas colônias. Isso se deve ao fato de forragearem em grupo através de um organizado e preciso sistema de recrutamento e de informações sobre a localização do alimento (Slaa et al., 2003). Todos os cupins realizam forrageamento verdadeiramente coletivo (Korb & Lenz, 2004). Para tanto, utilizam a técnica de recrutamento ou orientam-se através da emissão de feromônios (Oster & Wilson, 1978), principalmente ácido hexanóico, dodecatrienol e neocembreno

(Andara et al., 2004). Este comportamento facilita o encontro do recurso alimentar, o que consiste no primeiro requisito para sua utilização.

Uma vez que o recurso tenha sido encontrado, sua utilização pode depender de decisões individuais entre os organismos da colônia. A maioria dos modelos mostra que insetos sociais apresentam opções conservadoras durante a busca de alimentos. No entanto, sob condições de alta demanda alimentar, estes insetos podem adotar estratégias de risco (Ydenberg & Schmid-Hempel, 1994), as quais muitas vezes, podem depender de quão proveitoso é o recurso em relação à oferta de alimento no espaço e no tempo.

O objetivo deste trabalho foi testar a influência de fatores que possivelmente interferem na utilização do recurso alimentar pelos cupins. Primeiramente, apresentamos os prováveis mecanismos relacionados a estes fatores.

### **1.1 Mecanismos determinantes do encontro e da utilização do recurso alimentar pelos cupins.**

A utilização de qualquer recurso alimentar depende inicialmente de seu encontro. A entrada de novos recursos no ambiente pode causar um impacto significativo ou não, o que depende principalmente: i) da disponibilidade prévia de recursos no local e ii) da distribuição do novo recurso. Quando existe baixa oferta prévia de recursos, as colônias podem competir e apresentar baixo crescimento populacional. Neste caso, a entrada de um recurso no ambiente pode ser significativa. O mesmo pode ocorrer se o novo recurso se encontra em alta quantidade ou está distribuído homogeneamente (Fig. 4), já que isto favorece a "aparência" do recurso no espaço, facilitando desta forma seu encontro.

Por outro lado, a chegada de um novo recurso no ambiente pode ser não-significativa em duas situações: i) quando o novo recurso apresenta-se em baixa quantidade ou está distribuído de forma isolada; ou ainda ii) quando existe uma alta oferta prévia de recursos no ambiente. Na primeira situação, o aumento não é significativo porque existe baixa chance de encontro organismo  $\times$  alimento. Na segunda opção, as colônias experimentam um consumo superior ao gasto energético, por isso a busca por novos recursos é reduzida. Esta alta oferta de recursos propicia o crescimento das populações, o que poderá causar escassez de alimento e possivelmente sobreposição de territórios. Neste caso, a existência de competição por exploração ou interferência pode resultar em aumento da busca por novos recursos no tempo posterior (Fig. 4).

No entanto, em situações onde a trilha que leva ao recurso oferece risco biológico (ex. predação ou territorialismo) ou ambiental (alta incidência de chuvas ou risco de dessecação), este pode não ser encontrado. Quando isso ocorre, pode haver uma alteração no padrão de busca, a fim de se evitar o risco de vida.

Uma vez que os cupins encontraram o novo recurso, sua utilização dependerá das características intrínsecas deste alimento como quantidade e qualidade, da disponibilidade de outros recursos no local e do risco de utilização do novo recurso.

Quando não existe risco e o recurso é adequado, os cupins podem optar pelo consumo. Por outro lado, se o recurso não é adequado, será utilizado apenas se consistir na única opção alimentar ou se conferir algum benefício, como por exemplo escapar de predadores das regiões vizinhas. Caso contrário, se não houver nenhum benefício, os cupins reiniciam a busca por um outro recurso (Fig.4).

Quando existe risco de predação, recursos de baixa adequabilidade não são utilizados e os cupins buscam novas fontes alimentares ausentes de risco ou fontes nutricionalmente mais atrativas. No entanto, se a adequabilidade é satisfatória e os cupins não têm como escapar do risco, este alimento pode ser preferido. Nesta situação, a colônia pode: i) recrutar novos soldados para lutar pelo recurso, podendo obter sucesso no consumo; ou ii) perder indivíduos, o que leva a colônia a investir no recrutamento de operários para iniciar uma nova busca, evitando maiores danos (Fig.4).

Neste trabalho foram verificados fatores que podem interferir na utilização do recurso alimentar (= iscas de papel) pelos cupins. Para isso, foram testadas as hipóteses de que a velocidade de ocupação das iscas pelos cupins é maior quando: i) o recurso se encontra em alta quantidade; ii) o recurso apresenta melhor qualidade; iii) na ausência de predadores; iv) sob baixa incidência de chuvas e v) quando o recurso não encontra-se isolado.

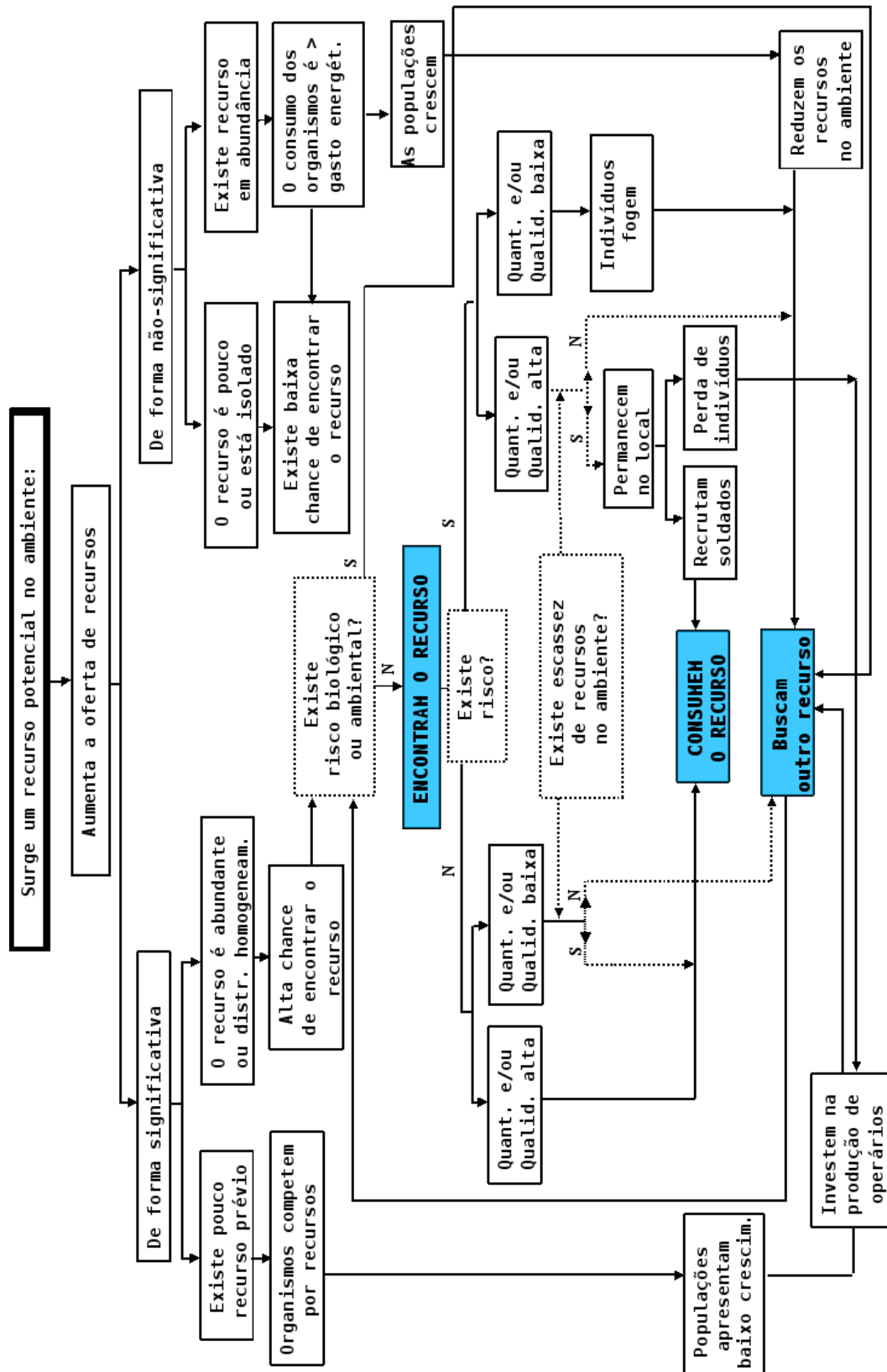


Figura 4: Mecanismos responsáveis pelo encontro e utilização do recurso alimentar pelos cupins.

## 2 Material e Métodos

### 2.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado em uma área com vegetação de gramíneas previamente aparada, no município de Coimbra-MG, Brasil, localizado entre as coordenadas  $S20^{\circ}50.049'$  e  $W42^{\circ}47.452'S$ . O local estudado pertence à região da Zona da Mata, que possui uma altitude média de 650m.

A região no entorno do experimento apresenta um histórico de desmatamento a partir das décadas de 40 e 50 em função de atividades agrícolas, principalmente de plantações de café (Valverde, 1958).

O clima da região é subtropical úmido, com um período de estiagem de maio a setembro. A temperatura média anual é de  $19^{\circ}\text{C}$  e a pluviosidade é de 1400mm anuais (Valverde, 1958).

Durante o período de amostragem o total de chuvas acumulada foi de 553,4mm de janeiro a abril/2004, período que foi denominado período chuvoso e de 94,4mm de abril a junho/2004, ao qual chamamos de período com pouca chuva. Esta precipitação correspondeu à uma média de 10,2mm por dia durante a estação chuvosa e de 1,9mm por dia durante a estação de baixa incidência de chuva. A temperatura média durante os períodos amostrados foi de  $22^{\circ}\text{C}$  e  $18^{\circ}\text{C}$  nas estações com muita e pouca chuva, respectivamente.

### 2.2 Metodologia

O trabalho foi realizado utilizando-se iscas de papel higiênico sem cor e sem perfume. Durante a instalação, toda a vegetação abaixo das iscas foi retirada com o intuito de promover o máximo de contato com o solo. Foram feitas observações da ocupação e coletas dos cupins nas iscas com a utilização de pinças, semanalmente, entre 8:00 e 12:00h, durante a estação com muita chuva (janeiro a abril/2004) e com pouca chuva (abril a junho/2004).

Foi feito um experimento para testar a hipótese de que a proporção de iscas ocupadas por cupins é maior quando estas se apresentam isoladas. Para isso, foram montados 12 grids, onde cada grid possuía um número fixo de cinco iscas, com a isca central em igual distância das outras quatro. Esta distância foi aumentada em cada grid para simular o isolamento da isca central, que variou de 0,5 m a 20 m. A distância entre grids foi sempre 0,5 m superior à maior distância em relação à isca central, entre grids subsequentes (Fig. 5). Este experimento foi realizado durante 125 dias (fevereiro a junho/2004), sendo feita a substituição das iscas após 60 dias da instalação inicial.

Para testar se os cupins optam por iscas em maior quantidade e de melhor qualidade ( $>$  teor de nitrogênio) foi feito um outro experimento, montando-se um fatorial completo com todas as combinações de quantidade  $\times$  qualidade (veja abaixo) em um único grid de  $12 \times 12$  pontos com iscas. As iscas foram dispostas a cada 1m, totalizando 144 pontos no grid. As iscas da borda do grid não foram verificadas quanto à ocupação por cupins, a fim de garantir que cada ponto de combinação das iscas recebesse influência de todos os outros. Desta forma, a área amostrada foi de  $10 \times 10$  iscas, compreendendo um total de 100 pontos amostrais (Fig. 6). Após cada coleta, as iscas foram imediatamente retornadas ao seu local original no grid.

Foram simuladas duas categorias de qualidade (com e sem nitrogênio) e duas categorias de quantidade de iscas (1 e 3 iscas). Para os pontos que possuíam apenas uma isca foram utilizados isopor e sacos de areia para simular a mesma área e peso das iscas de papel (Fig. 6). Desta forma, alteramos a quantidade de iscas por ponto sem alterar a área de "sombreamento térmico" (Ettershank & Ettershank, 1980) em cada ponto do grid. Assim, permitiu-se verificar o real efeito da quantidade de iscas sobre a aceitação do recurso, já que todos os pontos possuíam a mesma chance de serem encontrados, considerando-se o efeito da "sombra térmica".

Para simular diferentes qualidade de recurso no grid, 144 iscas foram enriquecidas com uma solução de nitrato de amônio 3% peso/volume. Cada isca (100g de papel) recebeu 3g de  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , ou seja, 100 mL da solução. Outras 144 iscas do grupo controle (sem N) foram molhadas com 100 mL de água destilada (Curtis & Waller, 1997) (Fig. 6).

A fim de verificar uma possível interação entre cupins e formigas, foi feito o registro da presença e a coleta das formigas encontradas abaixo das iscas. O experimento feito durante a estação chuvosa foi repetido na estação com pouca chuva, a aproximadamente 50 m de distância da primeira área.

Em todos os casos, foram consideradas ocupadas as iscas que apresentaram cupins alimentando ou forrageando em galerias no papel. Já aquelas que possuíam apenas vestígios de utilização como fezes, marcas de alimentação ou pequenas galerias superficiais, mas não possuíam cupins, foram consideradas desocupadas. Assim, embora uma isca tenha sido alvo de forrageio em algum momento, mas não foi encontrada com a presença de cupins, a classificamos como desocupada porque consideramos que os cupins não optaram por utilizá-la.

Os cupins coletados foram depositados em frascos com álcool 80%. Posteriormente, foi feita a identificação das amostras até o nível de espécie ou morfoespécie, através do uso de chave taxonômica e por comparação com o material depositado na coleção do Laboratório de Termitologia, da Universidade Federal de Viçosa (UFV), onde os exemplares coletados foram acondicionados. As espécies de formigas foram identificadas no Laboratório de Ecologia de Comunidades (UFV).

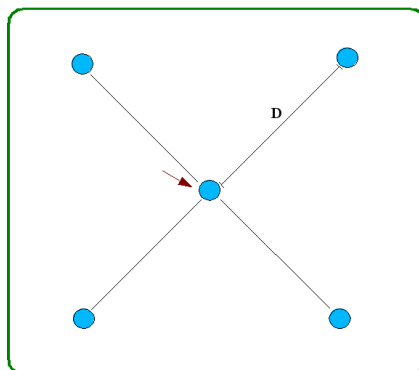


Figura 5: Esquema do desenho experimental do isolamento das iscas. A distância (D) de isolamento da isca central (seta) variou de: 0,5 a 20m.

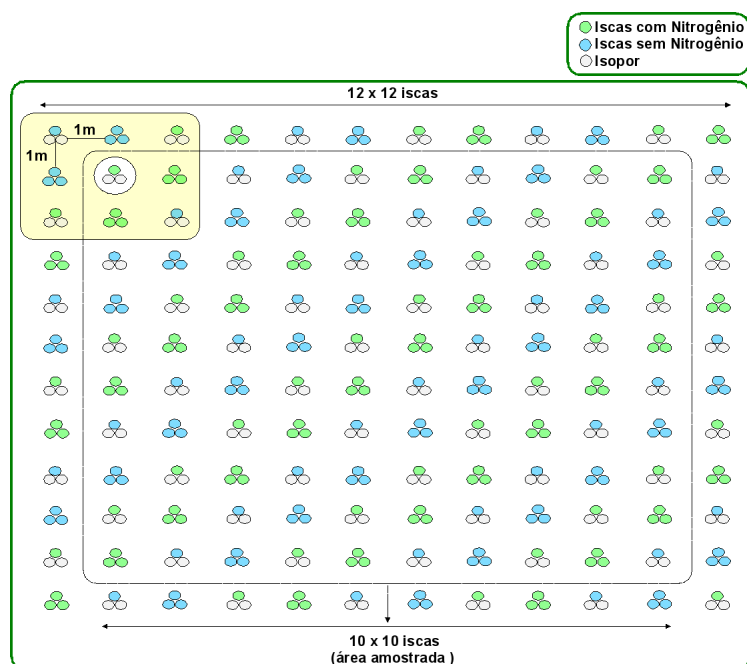


Figura 6: Esquema do grid de distribuição das iscas em pontos com diferentes quantidade e qualidade de iscas. A área amostrada corresponde a um grid de  $10 \times 10$  iscas. A área sombreada em amarelo mostra como cada isca (veja isca destacada) foi influenciada por todas as outras combinações de iscas.

## 2.3 Análises Estatísticas

Todas as análises foram feitas utilizando-se modelos lineares generalizados (Crawley, 2002), que foram processados pelo software R (R Development Core Team, 2005) e seguidos pelas análises de resíduos para verificar a distribuição de erros e a aceitabilidade dos modelos utilizados. Todos os modelos feitos foram simplificados para a retirada das variáveis não-significativas.

Para testar a hipótese de que a utilização do recurso alimentar pelos cupins diminui quando se aumenta o isolamento do recurso, foi feita uma análise de regressão linear simples, em que foi testada a relação entre a ocupação das iscas ocupadas pelos cupins ( $y$ ) e o isolamento da isca central ( $x$ ). Foi utilizada distribuição de erros Binomial. Para testar se a ocupação destas iscas ( $y$ ) é diretamente relacionada com o tempo de permanência no campo ( $x$ ), foi utilizada uma análise de regressão linear simples, com distribuição de erros Binomial.

Para verificar a ocupação das iscas no tempo e entre as estações, foi feita um modelo misto linear generalizado (glmm). A variável dependente foi o número de iscas ocupadas em cada dia de observação ( $y$ ) e as variáveis independentes foram as interações entre tempo de exposição das iscas e o período amostrado (pouca e muita chuva).

Para testar a hipótese de que o cupins preferem utilizar recursos de melhor qualidade e em maior quantidade, foi feita uma análise de sobrevivência com distribuição de Weibull (Crawley 2002). Esta análise testou se existe diferença na velocidade com que as iscas em diferentes combinações de quantidade e qualidade são ocupadas pelos cupins. A análise revela o tempo médio para ocupação das iscas, que corresponde à previsão do tempo gasto para ocupação de 50% das iscas. Criou-se um modelo completo composto pela proporção de iscas ocupadas (variável resposta) e pelas seguintes variáveis explicativas: número de dias de permanência das iscas no campo ( $x_1$ ), qualidade das iscas (com e sem N) ( $x_2$ ), quantidade de iscas (pontos com 1 e com 3 iscas) ( $x_3$ ), fator sazonal (período com muita e com pouca chuva) ( $x_4$ ), formigas (presença ou ausência) ( $x_5$ ) e a interação entre estes fatores. Foram feitas curvas de sobrevivência para as categorias do modelo que foram significativas ( $P < 0,05$ ). A proporção de iscas ocupadas indicou o total de iscas ocupadas acumuladas no tempo, e correspondeu à proporção de vivos na análise de sobrevivência.

### 3 Resultados

Foram amostradas 11 espécies de cupins pertencentes a 8 gêneros da família Termitidae (Tabela 2). Foram coletadas 10 espécies de formigas pertencentes a 9 gêneros e a 4 subfamílias (Tabela 3).

Tabela 2: Amostras de cupins coletados em iscas de papel higiênico, em Coimbra-MG, 2004.

| Subfamília       | Espécie                     | Número de amostras |             | Total |
|------------------|-----------------------------|--------------------|-------------|-------|
|                  |                             | Muita chuva        | Pouca chuva |       |
| Apicotermitinae  | <i>Anoplotermes</i> sp.1    | 8                  | 44          | 52    |
|                  | <i>Anoplotermes</i> sp.2    | 4                  | 6           | 10    |
|                  | <i>Anoplotermes</i> sp.3    | 5                  | 0           | 5     |
|                  | <i>Grigiotermes</i> sp.1    | 0                  | 15          | 15    |
|                  | <i>Ruptitermes</i> sp.1     | 5                  | 2           | 7     |
|                  | <i>Aparatermes</i> sp.1     | 23                 | 26          | 49    |
|                  | <i>Cornitermes cumulans</i> | 33                 | 2           | 35    |
| Nasutitermitinae | <i>Embiratermes</i> sp.1    | 3                  | 0           | 3     |
|                  | <i>Nasutitermes</i> sp.1    | 0                  | 3           | 3     |
|                  | <i>Nasutitermes</i> sp.2    | 0                  | 10          | 10    |
|                  | <i>Neocapritermes</i> sp.1  | 1                  | 0           | 1     |
| Termitinae       |                             |                    |             |       |
| TOTAL            |                             | 82                 | 108         | 190   |

Tabela 3: Espécies de formigas coletadas em iscas de papel higiênico, em Coimbra-MG, 2004.

| Subfamília     | Espécie                                     |
|----------------|---------------------------------------------|
| Ecitoninae     | <i>Labidus coecus</i>                       |
| Dolichoderinae | <i>Linepithema</i> sp.1                     |
| Myrmicinae     | <i>Cyphomyrmex</i> prox. <i>transversus</i> |
|                | <i>Mycocepurus goeldii</i>                  |
|                | <i>Pheidole</i> sp.1                        |
|                | <i>Pheidole</i> sp.2                        |
|                | <i>Solenopsis</i> sp.1                      |
|                | <i>Hypoponera</i> sp.1                      |
| Ponerinae      | <i>Odontomachus haematodus</i>              |
|                | <i>Pachycondyla obscuricornis</i>           |

Algumas formigas encontradas no grid utilizaram as iscas não apenas para realizar predação dos cupins, mas também como local de nidificação e abrigo. Além disso, observou-se as formigas *Cyphomyrmex prox. transversus* e *Mycocepurus goeldii*, cultivadoras de fungo, realizando coleta de papel de algumas iscas para seus ninhos.

Cupins localizam mais facilmente iscas mais próximas: a ocupação de uma isca foi negativamente afetada pela distância entre iscas (= isolamento da isca) ( $F_{10,12} = 7,392$  e  $P = 0,006$ ; Fig. 7). Iscas situadas a mais de 6 metros uma da outra não foram localizadas, acima deste isolamento apenas uma isca foi ocupada (a 14m).

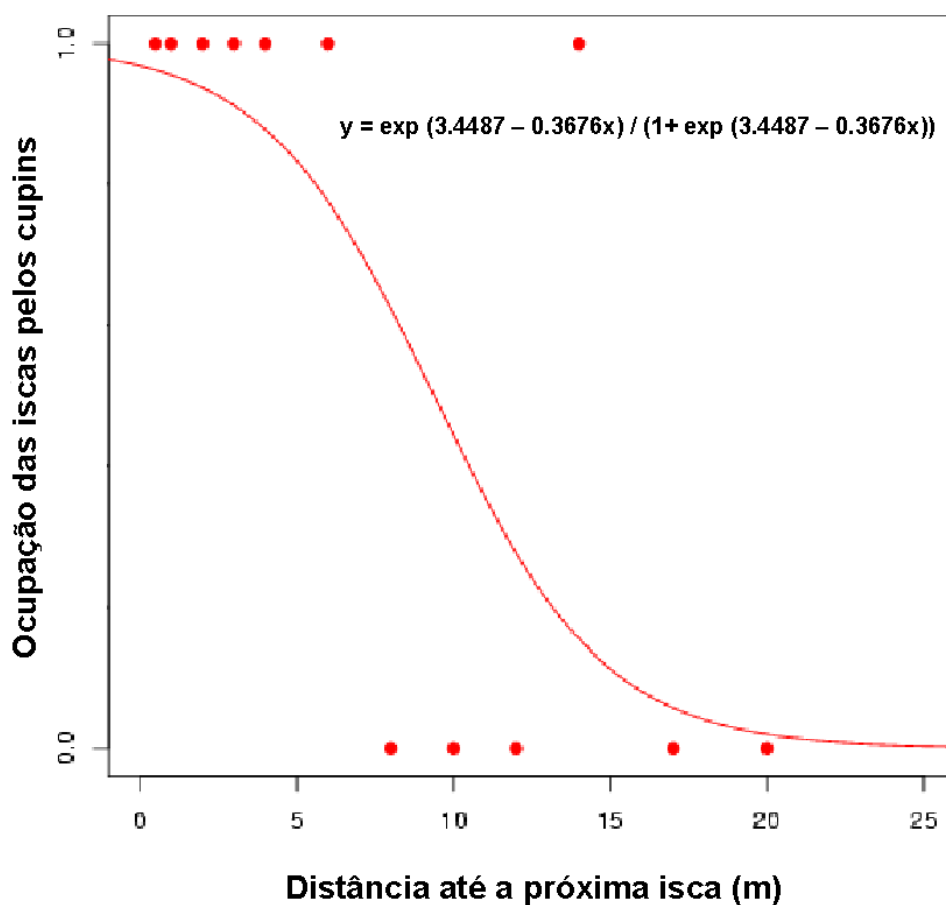


Figura 7: Ocupação de iscas pelos cupins (0 = iscas não ocupadas e 1 = iscas ocupadas) em função da distância até a próxima isca (= isolamento das iscas), em Coimbra-MG, 2004.

O processo de aceitação das iscas pelos cupins apresentou uma ocupação máxima no período intermediário de exposição das iscas no campo (Fig. 8, Tabela 4), no qual o percentual de iscas ocupadas em cada dia de observação aumentou com o tempo, até atingir um ponto máximo à partir do qual algumas iscas foram abandonadas. Este padrão foi negativamente afetado pela incidência de chuvas, seja quanto ao momento de ocorrência do pico ou quanto aos valores máximos alcançados. Na estação com menor índice de chuvas o pico ocorreu cerca de 24 dias após a instalação das iscas no campo, enquanto na estação chuvosa o pico atrasou, ocorrendo 38 dias após a instalação das iscas.

Tabela 4: Efeitos do número de dias após a instalação das iscas ( $x_1$ ) e da incidência de chuvas ( $x_2$ ) sobre a proporção de iscas ocupadas pelos cupins em cada dia de observação ( $y$ ), em Coimbra-MG.

| Efeitos fixados    | Estimado | e.p.    | valor z | P       |
|--------------------|----------|---------|---------|---------|
| Intercepto         | -4,529   | 0,426   | -10,61  | < 0,001 |
| Número de dias (A) | 0,086    | 0,265   | 3,26    | < 0,001 |
| Período (B)        | 1,595    | 0,256   | 6,21    | < 0,001 |
| (A) <sup>2</sup>   | -0,001   | < 0,001 | -3,12   | < 0,001 |

Da mesma forma, os valores máximos que correspondem a este pico foram negativamente afetados pela chuva: no período com pouca chuva registrou-se um máximo de 16% de iscas ocupadas numa única observação, enquanto no período chuvoso este valor não ultrapassou os 4% (Fig. 8). A ocupação média por dia de observação foi de apenas 3 iscas/semana na estação chuvosa e de 13 iscas/semana na estação com pouca chuva, já a ocupação total acumulada no final de cada experimento foi de 20% e de 52%, respectivamente.

A velocidade com que iscas foram ocupadas por cupins foi afetada pela incidência de chuvas, pela quantidade de iscas presentes por ponto amostral e pela presença de formigas ( $\chi^2=768,747$ ;  $P<0.001$ ; 6 gl; Tabela 5; Fig. 10). Iscas foram mais rapidamente ocupadas na estação com pouca chuva do que na estação chuvosa. Da mesma forma, pontos com maior quantidade de iscas foram mais prontamente ocupados do que pontos com poucas iscas, apesar da área sombreada por pontos com diferentes quantidades de iscas ter sido a mesma. No entanto, não houve efeito da qualidade das iscas sobre a ocupação pelos cupins. Na presença de formigas, iscas foram menos atacadas do que na ausência destas (Fig.9).

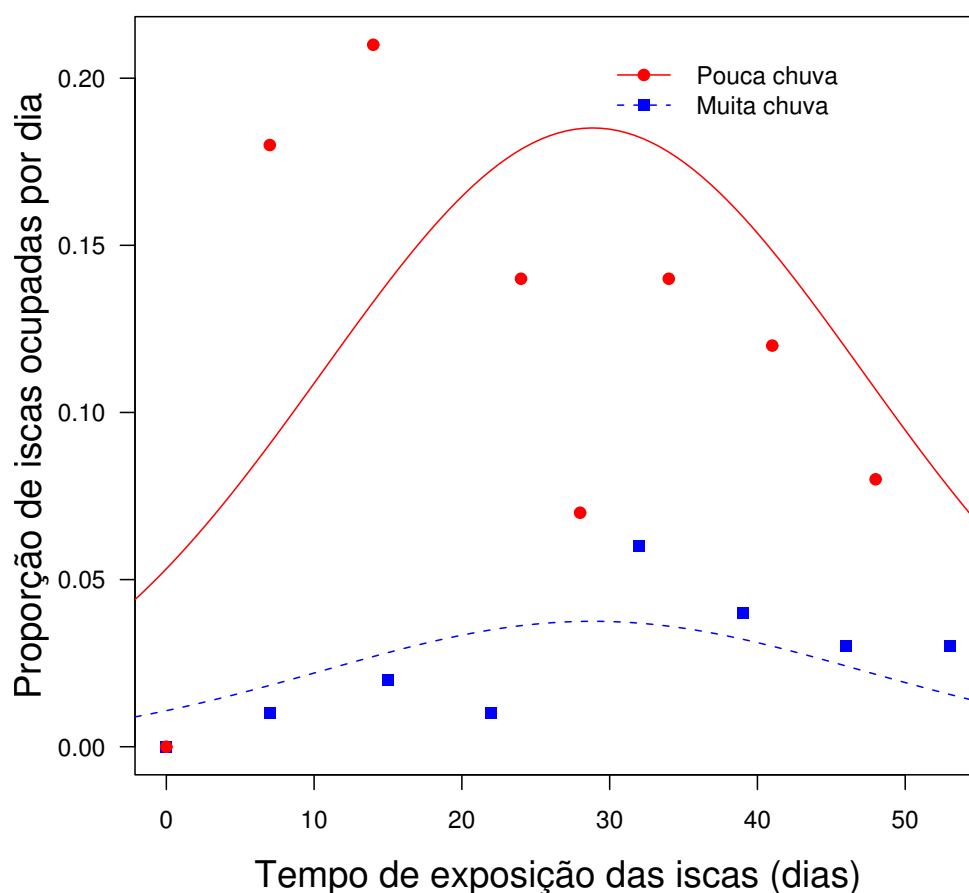


Figura 8: Proporção de iscas ocupadas pelos cupins em cada dia de observação em relação ao tempo de exposição das iscas no campo (dias), durante os períodos de muita e pouca chuva, em Coimbra-MG.

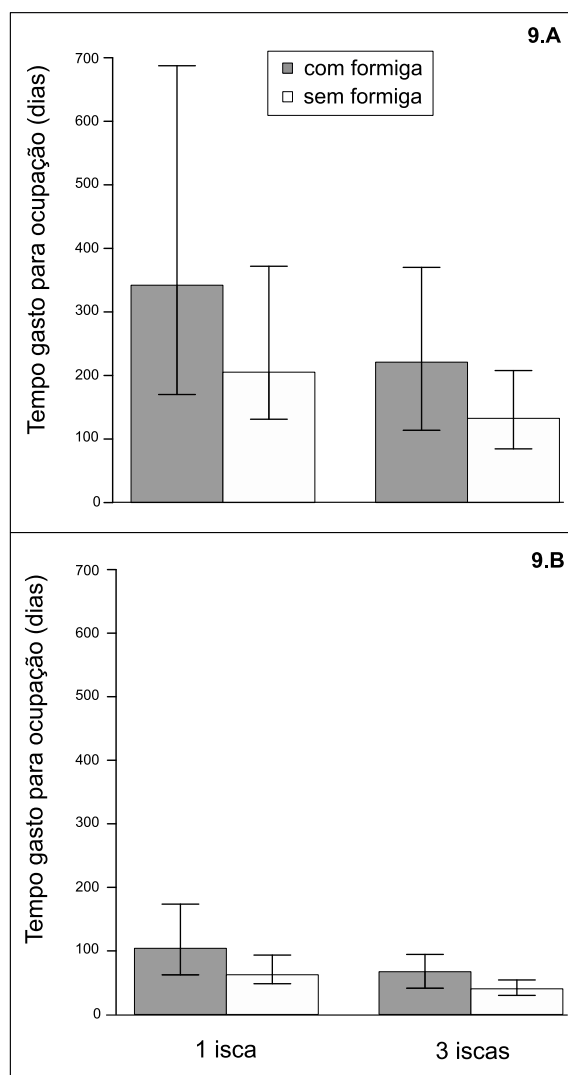


Figura 9: Tempo gasto para ocupação das iscas pelos cupins em estação com muita chuva (A) e pouca chuva (B). As barras mostram o tempo gasto para ocupação em pontos com uma e com três iscas. As barras cinzas correspondem ao efeito da presença de formigas no tempo da ocupação das iscas e as barras brancas mostram esta relação na ausência de formigas. Durante o período de muita chuva (A) o tempo para ocupação foi maior do que no período com pouca chuva (B).

Tabela 5: Efeito da incidência de chuva, da quantidade de iscas e da presença de formigas sobre o número de dias gastos para os cupins ocuparem as iscas. Análise de Sobrevivência com distribuição de Weibull. Todas as variáveis são categóricas, exceto a proporção de iscas ocupadas, as quais correspondem à proporção acumulada das iscas ocupadas pelos cupins.

| FV              | df  | $\chi^2$ | P       |
|-----------------|-----|----------|---------|
| Minimal Model   | 6   | 768,7    | < 0,001 |
| Rain incidence  | 1   | 811,9    | 0,003   |
| Number of baits | 1   | 770,0    | < 0,001 |
| Ant             | 4   | 768,7    | 0,004   |
| Error           | 192 |          |         |
| Total           | 198 |          |         |

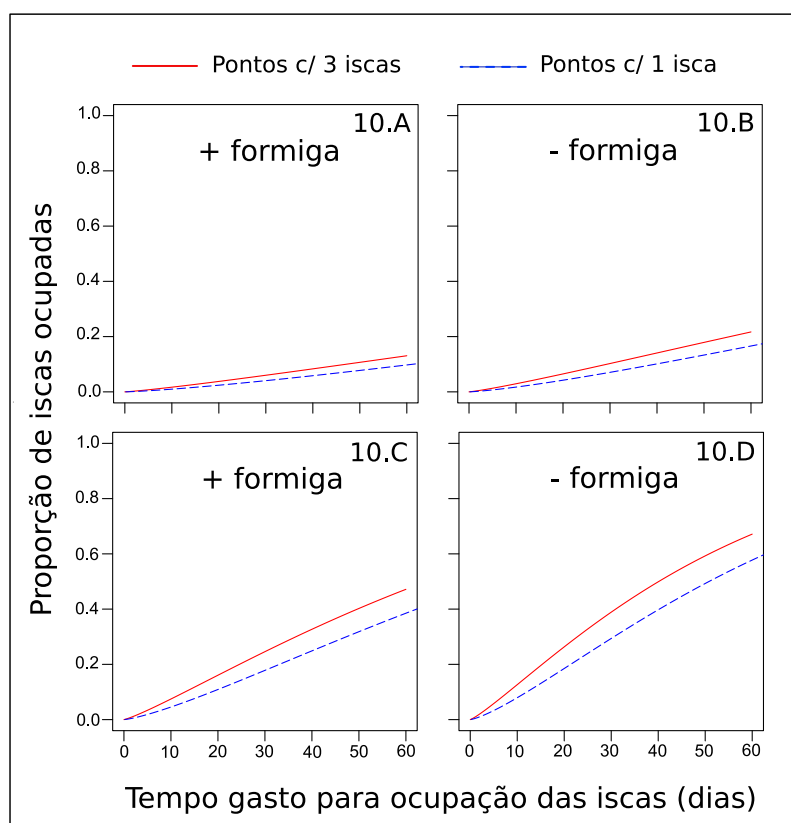


Figura 10: Porporção de iscas ocupadas pelos cupins em relação ao tempo de exposição das iscas no campo, durante a estação chuvosa (A-B) e a estação com pouca chuva (C-D). A velocidade de ocupação das iscas foi maior em pontos com três iscas (curva vermelha) do que em pontos com uma isca (curva azul).

## 4 Discussão

Insetos sociais exibem um sistema de forrageamento capaz de maximizar o ganho energético com um menor esforço de busca (Ydenberg & Schmid-Hempel, 1994), o que pode interferir diretamente na ocupação dos recursos no ambiente.

Durante a busca e reconhecimento dos recursos, os cupins fazem marcação de trilhas pela liberação de feromônios (Andara et al., 2004) e parecem lançar trilhas aleatoriamente. As rotas mais utilizadas serão selecionadas por apresentarem maior quantidade de marcadores químicos e serão aquelas capazes de atrair um maior número de indivíduos. Sendo assim, em um segundo momento, a busca por recursos poderia ser determinística (Jones et al., 1987; Souto et al., 1999) e vários recursos inicialmente encontrados podem ser abandonados simplesmente porque as trilhas a eles direcionadas foram pouco utilizadas e apresentaram menor quantidade de feromônio do que as trilhas chegando a outros recursos.

Este comportamento parece explicar os padrões de ocupação das iscas obtidos neste trabalho. O padrão obtido na Fig. 7 contribui para reforçar a idéia de que a busca inicial pode ser aleatória, isto é, se a busca fosse direcional nos seus primeiros momentos, então não se observaria uma relação significativa entre a presença de cupins e a distância que separa duas iscas. Da mesma forma, o aumento da ocupação das iscas no tempo (Fig. 8) pode corresponder à fase em que os cupins ainda estão reconhecendo os recursos no local, ou seja, quando realizam um forrageamento aleatório e existem várias trilhas possíveis. A partir daí, as trilhas mais utilizadas teriam atraído outros forrageadores, provocando assim o abandono de algumas iscas, com conseqüente redução no número de iscas ocupadas.

Os fatores que levam ao abandono de iscas, via fixação de algumas trilhas em detrimento de outras, parecem estar associados à pressões do meio e à quantidade e qualidade do recurso. A incidência de chuvas tem sido considerada responsável por provocar redução na abundância (Dibog & Eggleton, 1998) e na atividade de forrageamento de cupins (Jones & Gathrone-Hardy, 1995; Cabrera & Rust, 1996; Dibog & Eggleton, 1998). Isto é, uma vez que o número de forrageadores é reduzido, as taxas de retorno ao

ninho são menores e, portanto, o tempo gasto para fixar as trilhas tende a aumentar na ocorrência de chuvas. Isto condiz com o deslocamento horizontal e vertical de ocupação das iscas observado na Fig. 8.

Uma vez localizado o recurso, os cupins apresentaram estratégias para maximizar o ganho energético durante o consumo, selecionando itens em maior quantidade. Isso sugere que estes insetos são capazes de otimizar seu forrageamento. De fato, os cupins consomem uma maior proporção de recursos quando se alimentam em fontes abundantes (Waller & La Fage, 1987; Waller, 1988; Hedlund & Henderson, 1999), o que indica uma preferência por recursos em alta quantidade. Isto pode ocorrer tanto para os cupins que forrageiam na busca de recursos como para as espécies que vivem no próprio recurso (ex. espécies que se alimentam de madeira). Um exemplo deste último caso é *Cryptotermes secundus* que tem sua permanência no sítio natal dependente de uma alta disponibilidade de alimento (Korb & Lenz, 2004).

A seleção de recursos em alta quantidade pode ser extremamente vantajosa, principalmente para espécies que forrageiam constantemente e que apresentam baixa capacidade de dispersão. Este comportamento representa um mecanismo capaz de otimizar o ganho energético e minimizar o tempo gasto na busca de novos recursos. Outra possível vantagem da seleção de recursos em alta quantidade é que a redução do tempo de busca pode ter contribuído, por exemplo, para minimizar o risco de predação.

A predação por formigas tem sido considerada o fator-chave de mortalidade de cupins (Abe & Darlington, 2002), e neste trabalho mostrou-se determinante na utilização do recurso alimentar. De fato, uma grande porcentagem de espécies de formigas, incluindo os gêneros mais especiosos como *Pheidole* (amostrado neste trabalho) e *Camponotus* predam cupins quando têm oportunidade (Hölldobler & Wilson, 1990), assim como as espécies do gênero *Pachycondyla*. Além disso, as formigas podem eventualmente competir com cupins por sítios de nidificação, principalmente em madeira e folhas (Hölldobler & Wilson, 1990).

O risco de predação alterou as decisões de forrageamento, impedindo que alguns locais fossem ocupados. Korb & Linsenmair (2002) observaram que sob risco de predação, *Macrotermes bellicosus* regulou sua taxa de consumo de iscas de papel de acordo com a disponibilidade prévia de nutrientes naturais e sua previsibilidade no tempo. Desta forma, a opção por utilização de um recurso não depende apenas de suas características intrínsecas, mas das pressões locais que atuam no ambiente. O efeito da presença de formigas sobre a ocupação de recursos alimentares pelos cupins pode ser devido não somente à predação em si, como também à redução na marcação das trilhas.

Nesses locais, os forrageadores provavelmente não retornaram ao ninho, resultando numa menor concentração de feromônio de marcação e conseqüentemente no abandono dos recursos.

Vários trabalhos mostram que cupins exibem preferência por alimentos com maior teor de N (Shellman-Reeve, 1994; Miura & Matsumoto, 1998). A ausência da preferência por qualidade do recurso pode ter duas explicações: i) houve uma alteração da seleção de trilhas devido ao risco de predação; e ii) a adição de N resultou em uma baixa atratividade do recurso. O risco de predação pode ter indisponibilizado o uso de certas trilhas, e assim mascarado o efeito da preferência alimentar dos cupins por recursos de melhor qualidade. Além disso, iscas com adição de nitrogênio podem ter apresentado uma redução em sua atratividade devido à alta atividade de fungos. As iscas enriquecidas com N degradaram mais rapidamente e talvez se tornaram inadequadas ao hábito alimentar de algumas espécies ou tóxicas para outras.

A localização dos recursos pelos cupins ocorre através do forrageamento em galerias subterrâneas. Esse hábito críptico faz com que o início do forrageamento ocorra de forma aleatória. Por isso, nesta fase, várias trilhas são feitas tornando possível o encontro de muitos itens alimentares. Após o encontro, a permanência no alimento dependerá de decisões individuais que são baseadas na viabilidade de sua utilização, como por exemplo: i) a proximidade entre o item alimentar e o ninho, ii) a quantidade do alimento, iii) a qualidade nutricional e iv) a existência do risco de predação ou de inundação. Quando estas condições não favorecem o forrageamento, os recursos podem ser rejeitados imediatamente após o encontro ou após a fixação de novas trilhas. Desta forma, concluímos que recursos potenciais podem não ser utilizados pelos cupins devido ao abandono destes itens como forma de otimização do forrageamento.

## 5 Referências Bibliográficas

ABE, T.; DARLINGTON, J. Distribution and abundance of mound-building termite, *Macrotermes michaelseni*, with special reference to its subterranean colonies and ant predators. **Physiological Ecology, Japan**, v.22, p.59–74, 2002.

ANDARA, C.; ISSA, S.; JAFFÉ, K. Decision-making systems in recruitment to food for two Nasutitermitinae (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v.44, n.1, p.1–13, 2004.

CABRERA, B.; RUST, M. Behavioral responses to light and thermal gradients by the western drywood termite (Isoptera: Kalotermitidae). **Physiological and Chemical Ecology**, v.25, n.2, p.436–445, 1996.

CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review Ecological Systems**, v.144, n.954-977, 2000.

CORNELL, H. V. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In: OF CHICAGO PRESS, T. U., (Ed.), **Species diversity in ecological communities**, Ricklefs, R. E & D. Schluter, 1993.

CRAWLEY, M. **Statistical Computing. An introduction to data analysis using S-plus**. London: Blackwell Scientific Publications, 2002.

CURTIS, A. D.; WALLER, D. A. Variation in rates of nitrogen fixation in termites: response to dietary nitrogen in the field and laboratory. **Physiological Entomology**, v.22, p.303–309, 1997.

DIBOG, L.; EGGLETON, P. Seasonality of soil termites in a humid tropical forest, Mbalmayo, southern Cameroon. **Journal of Tropical Ecology**, v.14, p.841–850, 1998.

EGGLETON, P.; TAYASU, I. Feeding groups, lifetypes and the global ecology of termites. **Ecological Research**, v.16, p.941–960, 2001.

ETTERSHANK, G.; ETTERSHANK, J. A. Location of food sources by subterranean termites. **Environmental Entomology**, v.9, p.645–648, 1980.

HEDLUND, J.; HENDERSON, G. Effect of available food size on search tunnel formation by the formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). **Household and Structural Insects**, v.92, n.3, p.610–616, 1999.

HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. **The Ants**. Harvard University Press, 1990.

HUTCHINSON, G. Concluding remarks. **Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology**, v.22, p.415–427, 1957.

JONES, D.; GATHRONE-HARDY, F. Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis*. **Insectes Sociaux**, v.42, n.4, p.359–369, 1995.

JONES, S.; TROSSET, M.; NUTTING, W. Biotic and abiotic influences on foraging of *Heterotermes aureus* (Snyder) (Isoptera: Rhinotermitidae). **Environmental Entomology**, v.16, n.791–795, 1987.

KORB, J.; LENZ, M. Reproductive decision-making in the termite, *Cryptotermes secundus* (Kalotermitidae), under variable food conditions. **Behavioral Ecology**, v.15, n.3, p.309–395, 2004.

KORB, J.; LINSÉNMAIR, K. Evaluation of predation risk in the collectively foraging termite. **Insectes Sociaux**, v.49, n.264–269, 2002.

LAWTON, J. Non-competitive populations, non-convergent communities, and vacant niches: the herbivores of bracken. In: STRONG, D.R.; SIMBERLOFF, D. A., (Ed.), **Ecological communities: conceptual issues and the evidence**, Princeton University Press, 1984.

MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). **Journal of Insect Behavior**, v.11, n.2, p.179–189, 1998.

OSTER, G.; WILSON, E. **Caste and ecology in the social insects**. New Jersey: , 1978. 248–311.p.

PELLETIER, L.; MCNEIL, J. The effect of food supplementation on reproductive success in bumblebee field colonies. **Oikos**, v.103, n.688-694, 2003.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, v.Vienna, Austria, 2005.

SHELLMAN-REEVE, J. S. Limited nutrients in a dampwood termite: nest preference, competition and cooperative nest defence. **Journal of Animal Ecology**, v.63, p.921–932, 1994.

SLAA, J.; WASSENBERG, J.; BIESMEIJER, C. The use of field-based social information in eusocial foragers: local enhancement among nestmates and heterospecifics in stingless bees. **Ecological Entomology**, v.28, p.369–379, 2003.

SOUTO, L.; KITAYAMA, K.; HAY, J.; ICUMA, I. Observations on initial foraging strategies of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae) on a two dimensional surface. **Sociobiology**, v.34, n.3, p.619–624, 1999.

TILMAN, D.; PACALA, S. The maintenance of species richness in plant communities. In: RICKLEFS, R.; SCHLUTER, D. (Ed.). **Species diversity in ecological communities..** University of Chicago Press, 1993. p.

VALVERDE, O. O estudo regional da Zona da Mata de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Geografia**, v.20, p.3–79, 1958.

WALLER, D.; LA FAGE, J. Nutritional Ecology of Termites. In: DR. FRANK SLANSKY JR AND FR, H, G., (Ed.), **Offsprings from nutrititonal ecology of insects, mites and spiders**, John Wiley & Sons, 1987.

WALLER, D. A. Host selection in subterranean termites: factor affecting choice (Isoptera: Rhinotermitidae). **Sociobiology**, v.14, p.5–13, 1988.

YDENBERG, R.; SCHMID-HEMPEL, P. Modelling social insect foraging. **Trends in Ecology and Evolution**, v.9, n.12, p.491–493, 1994.

## COMO AUMENTAR A EFICIÊNCIA DE ISCAS DE PAPEL PARA CAPTURA DE CUPINS

### RESUMO

Neste trabalho, consideramos alguns fatores a fim de maximizar a eficiência do uso de iscas de papel para captura de cupins. Para isso, foram simuladas a quantidade e a qualidade de iscas ( $>$  teor de N); e também o isolamento destas. Os cupins foram coletados semanalmente nas iscas com o uso de pinças. Também foi registrada a presença de formigas nas iscas. Os experimentos foram realizados durante duas estações: com muita chuva e com pouca chuva. O aumento do isolamento das iscas reduziu a ocupação pelos cupins, sendo 6m o isolamento máximo capaz de permitir a ocupação. Nossos resultados mostram que houve uma maior ocupação na ausência de chuvas. A chuva reduziu a proporção de iscas ocupadas pelos cupins em cada dia de observação e também aumentou o tempo gasto para atingir o pico máximo de ocupação das iscas. Não houve efeito da qualidade do recurso sobre a ocupação das iscas. A velocidade de ocupação das iscas pelos cupins foi maior em pontos com maior quantidade de iscas e na ausência de predadores. Isto sugere que cupins podem responder rapidamente às pressões do meio e alterar seu comportamento de forrageamento. Nossos resultados consistem em importantes considerações para o aprimoramento da amostragem de cupins com iscas. No entanto, mostramos que não existe um padrão único para amostragem de cupins utilizando-se iscas.

## HOW TO INCREASE THE CAPTURE OF TERMITES WITH PAPER BAITS

### ABSTRACT

In this work, we considered some factors in order to maximize the capture of termites with paper baits. We used simulations of quantity and quality ( $> N$  grades) of the baits and also their isolation. The termites were collected from the baits every week using tweezers. We also registered the presence of ants in these baits. The experiments were conducted during the high-rain and low-rain seasons. The increase in the isolation of the baits reduced the occupation by termites, and 6m between baits was the maximum distance that allowed their occupation. The results showed that there was more occupation of the baits in the low-rain season. The rain reduced the proportion of occupied baits for every day of the experiment and extended the time of their maximum occupation. The occupation speed of the baits by the termites was higher where there was higher quantity of baits and where there was no predators. This suggests that termites might respond quickly to the environment pressures changing its foraging behaviour. Our results are important to improve the sampling methods of termites using baits. However we showed that there isn't only one pattern of sampling termites using baits.

# 1 Introdução

Isclas atrativas têm sido comumente utilizadas para captura de cupins (La Fage et al., 1973; French & Robinson, 1981; Polizzi & Forschler, 1999), seja para estimativas da riqueza de espécies (DeSouza, 1995; Dawes-Gromadzki & Spain, 2003) ou até mesmo para fins de controle populacional (Su, 2003). Apesar do fato de serem comumente utilizadas para captura de cupins, as técnicas empregadas no uso de isclas são baseadas em esforços desagregados, os quais resultaram em uma base fragmentada do conhecimento acerca da biologia destes organismos.

A despeito de algumas iniciativas no sentido de desvendar os mecanismos biológicos envolvidos na localização das isclas pelos cupins (Ettershank & Ettershank, 1980), a literatura registra freqüentemente trabalhos referindo-se a testes de atratividade de materiais (Abensperg-Traun, 1993; Dawes-Gromadzki, 2003) ou a relatos de novas técnicas que se mostraram eficientes na atração de algum grupo (Kirton et al., 1998). Questões básicas permanecem sem resposta, dificultando não só a aplicação de tais técnicas no campo, como também tornando inconsistente a base de conhecimentos disponíveis para a formulação de hipóteses mais aprofundadas. Sabe-se, por exemplo, que nem sempre os cupins colonizam todas as isclas disponíveis: de modo geral, a taxa de ocupação gira em torno de 50 % das isclas oferecidas (French & Robinson, 1981; Dawes-Gromadzki, 2003). Há também uma reconhecida preferência por alguns materiais em detrimento de outros (Abensperg-Traun, 1993; Dawes-Gromadzki & Spain, 2003). Embora os mecanismos biológicos promotores destes padrões não estejam elucidados, este conhecimento é vital para o aprimoramento da técnica de uso de isclas.

Considerando-se as isclas como itens de forrageamento, é plausível inferir que o sucesso da sua utilização dependerá da localização e aceitação por parte dos cupins. A localização das isclas no campo depende de vários fatores, dentre os quais pode-se citar: i) a incidência de chuvas; ii) o risco de predação e iii) o isolamento da iscla. A alta incidência de chuvas pode representar um distúrbio capaz de reduzir a atividade dos cupins (Cabrera & Rust, 1996; Dibog & Eggleton, 1998) e conseqüentemente o número de isclas ocupadas. Já a presença de predadores potenciais (p. ex. formigas) pode diminuir as

populações de cupins (Korb & Linsenmair, 2002), assim como a ocupação ou mesmo a permanência destes insetos nas iscas. Por último, um recurso isolado pode apresentar-se pouco aparente no espaço (Strong et al., 1984), ou ainda consistir em um item de forrageamento inviável para espécies que possuem baixa capacidade de dispersão. Desta forma, iscas isoladas apresentam menor probabilidade de serem encontradas pelos cupins, podendo portanto limitar a captura destes organismos. Além dos fatores citados, a forma como os cupins localizam seu recurso também pode interferir diretamente na sua captura. A localização do alimento ocorre através da percepção de uma "sombra térmica", ou seja, os cupins são capazes de detectar diferenças de temperatura e de teores de umidade no solo (Ettershank & Ettershank, 1980). Assim, se uma maior abundância de recursos produz um aumento na sua área de contato com o solo, a quantidade pode se tornar um importante fator na facilitação do encontro do item alimentar por esses insetos.

Uma vez localizada a isca, sua aceitação irá depender da qualidade nutricional e da quantidade de recursos que esta disponibiliza. Isto é, os cupins podem exibir preferência por recursos em maior quantidade (Hedlund & Henderson, 1999) a fim de reduzirem o esforço de forrageamento. Além disso, a concentração de nitrogênio na isca também pode ser um importante atrativo, já que as fontes alimentares dos cupins tendem a apresentar uma alta relação C/N. De fato, sabe-se que os cupins são capazes de selecionar rapidamente os recursos que consomem (Abensperg-Traun, 1993) e que preferem alimentos ricos em nitrogênio (Shellman-Reeve, 1994; Dawes-Gromadzki, 2003).

Neste trabalho, foram testadas as hipóteses de que a ocupação das iscas pelos cupins é maior nas seguintes situações: i) quando existe baixa intensidade de chuvas; ii) quando as iscas apresentam-se em alta quantidade; iii) quando as iscas possuem alta qualidade nutricional ( $>$  teor de nitrogênio); iv) na ausência de risco de predação por formigas; e v) quando as iscas não se encontram isoladas no espaço.

## 2 Material e Métodos

### 2.1 Área de Estudo

O estudo foi realizado em uma área com vegetação de gramíneas previamente aparada, no município de Coimbra-MG, Brasil, localizado entre as coordenadas  $S20^{\circ}50.049'$  e  $W42^{\circ}47.452'S$ . O local estudado pertence à região da Zona da Mata, que possui uma altitude média de 650m.

A região no entorno do experimento apresenta um histórico de desmatamento a partir das décadas de 40 e 50 em função de atividades agrícolas, principalmente de plantações de café (Valverde, 1958).

O clima da região é subtropical úmido, com um período de estiagem de maio a setembro. A temperatura média anual é de  $19,0^{\circ}\text{C}$  e a pluviosidade é de 1400mm anuais (Valverde, 1958).

Durante o período de amostragem o total de chuvas acumulada foi de 553,4mm de janeiro a abril/2004, período que foi denominado "estação chuvosa" e de 94,4mm de abril a junho/2004, ao qual chamamos de "estação com pouca chuva". Esta precipitação correspondeu à uma média de 10,2mm por dia durante a estação chuvosa e de 1,9mm por dia durante o período de baixa incidência de chuva. Os índices de temperatura média durante os períodos amostrados foram de  $22,0^{\circ}\text{C}$  e  $18,0^{\circ}\text{C}$  nas estações com muita e pouca chuva, respectivamente.

### 2.2 Metodologia

O trabalho foi realizado utilizando-se iscas de papel higiênico sem cor e sem perfume. Durante a instalação, toda a vegetação abaixo das iscas foi retirada com o intuito de promover o máximo de contato com o solo. Foram feitas observações da ocupação e coletas de cupins nas iscas com a utilização de pinças, semanalmente, entre 8:00 e 12:00h, durante a estação com muita chuva (janeiro a abril/2004) e com pouca chuva (abril a junho/2004).

Para testar a hipótese de que a proporção de iscas ocupadas por cupins é maior quando estas se apresentam isoladas, foram montados 12 grids. Todos os grids possuíam um número fixo de 5 iscas, com a isca central em igual distância das outras 4. Esta distância foi aumentada em cada grid para simular o isolamento da isca central, que variou de 0,5 m a 20 m. A distância entre grids foi sempre 0,5 m superior à maior distância em relação à isca central, entre grids subsequentes (Fig. 11). Este experimento foi realizado durante 125 dias (fevereiro a junho/2004), sendo feita a substituição das iscas após 60 dias da instalação inicial.

Um outro experimento foi feito para testar se os cupins optam por iscas em maior quantidade e de melhor qualidade ( $>$  teor de nitrogênio) foi montado um fatorial completo com todas as combinações de quantidade  $\times$  qualidade (veja abaixo) em um grid de  $12 \times 12$  iscas. As iscas foram dispostas a cada 1m, totalizando 144 pontos no grid. As iscas da borda do grid não foram verificadas quanto à ocupação por cupins, a fim de garantir que cada ponto de combinação das iscas recebesse influência de todos os outros. Desta forma, a área amostrada foi de  $10 \times 10$  iscas, compreendendo um total de 100 pontos amostrais (Fig. 12). Após cada coleta, as iscas foram imediatamente retornadas ao seu local original no grid.

Foram simuladas 2 categorias de qualidade (com e sem nitrogênio) e 2 categorias de quantidade de iscas (1 e 3 iscas). Para os pontos que possuíam apenas 1 isca foram utilizados isopor e sacos de areia para simular a mesma área e peso das iscas de papel (Fig. 12). Desta forma, alteramos a quantidade de iscas por ponto sem alterar a área de "sombreamento térmico" (Ettershank & Ettershank, 1980) em cada ponto do grid. Assim, permitiu-se verificar o real efeito da quantidade de iscas sobre a aceitação do recurso, já que todos os pontos possuíam a mesma chance de serem encontrados, considerando-se o efeito da "sombra térmica".

Para simular a qualidade do recurso, 144 iscas foram enriquecidas com uma solução de nitrato de amônio 3% peso/volume. Cada isca (100g de papel) recebeu 3g de  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , ou seja, 100 mL da solução. Cada uma das outras 144 iscas do grupo controle (sem N) foram molhadas com 100 mL de água destilada (Curtis & Waller, 1997) (Fig. 12).

A fim de verificar uma possível interação entre cupins e formigas, foi feito o registro da presença e a coleta das formigas encontradas abaixo das iscas. O experimento feito durante a estação chuvosa foi repetido na estação com pouca chuva, a aproximadamente 50 m de distância da primeira área.

Em todos os casos, foram consideradas ocupadas as iscas que apresentaram cupins alimentando ou forrageando em galerias no papel. Já aquelas que possuíam apenas vestígios de utilização como fezes, marcas de alimentação ou pequenas galerias superficiais, mas não possuíam cupins, foram consideradas desocupadas. Assim, embora uma isca tenha sido alvo de forrageio em algum momento, mas não foi encontrada com a presença de cupins, a classificamos como desocupada porque consideramos que os cupins não optaram por utilizá-la.

Os cupins coletados foram depositados em frascos com álcool 80%. Posteriormente, foi feita a identificação das amostras até o nível de espécie ou morfoespécie, através do uso de chave taxonômica e por comparação com o material depositado na coleção do Laboratório de Termitologia, da Universidade Federal de Viçosa (UFV), onde os exemplares coletados foram acondicionados. As espécies de formigas foram identificadas no Laboratório de Ecologia de Comunidades (UFV).

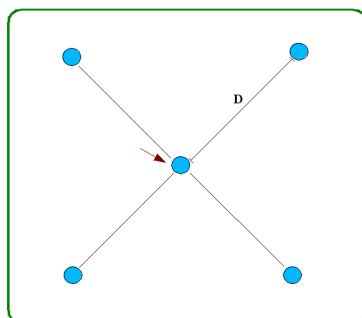


Figura 11: Esquema do desenho experimental do isolamento das iscas. A distância (D) de isolamento da isca central (seta) variou de: 0,5 a 20m.

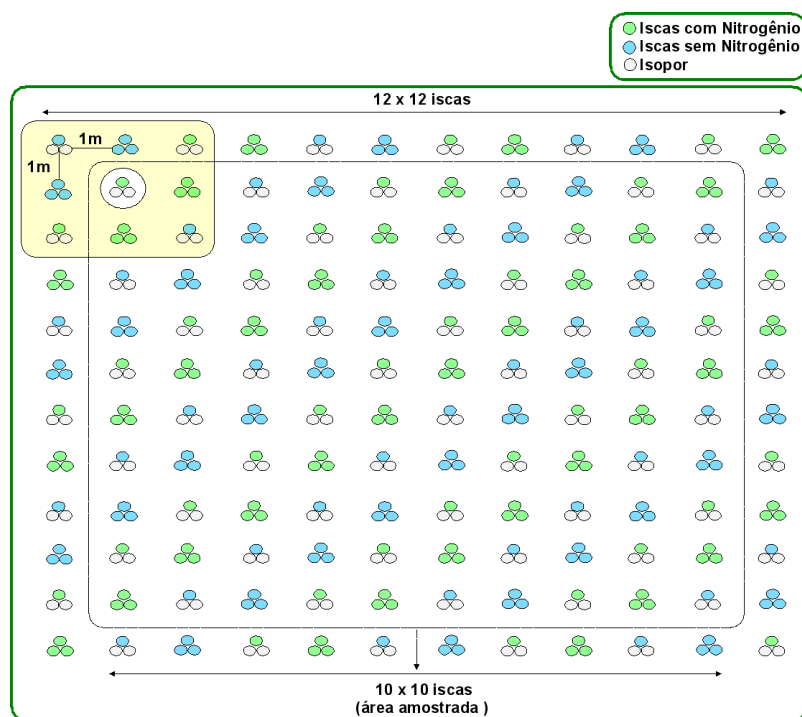


Figura 12: Esquema do grid de distribuição das iscas em pontos com diferentes quantidade e qualidade de iscas. A área amostrada corresponde a um grid de  $10 \times 10$  iscas. A área sombreada em amarelo mostra como cada isca (veja isca destacada) foi influenciada por todas as outras combinações de iscas.

## 2.3 Análise Estatística

Todas as análises foram feitas utilizando-se modelos lineares generalizados (Crawley, 2002), que foram processados pelo software R (R Development Core Team, 2005) e seguidos pelas análises de resíduos para verificar a distribuição de erros e a aceitabilidade dos modelos utilizados. Todos os modelos feitos foram simplificados para a retirada das variáveis não-significativas.

Para testar a hipótese de que a utilização do recurso alimentar pelos cupins diminui quando se aumenta o isolamento do recurso, foi feita uma análise de regressão linear múltipla, em que foi testada a relação entre o número de iscas ocupadas pelos cupins ( $y$ ) e o isolamento da isca central ( $x$ ). Foi utilizada distribuição de erros Binomial. Para testar se a ocupação destas iscas ( $y$ ) é diretamente relacionada com o tempo de permanência no campo ( $x$ ), foi utilizada uma análise de regressão linear simples, com distribuição de erros de Poisson.

Para verificar a ocupação das iscas no tempo e entre as estações, foi feita um modelo misto linear generalizado (glmm). A variável dependente foi o número de iscas ocupadas em cada dia de observação ( $y$ ) e as variáveis independentes foram as interações entre tempo de exposição das iscas e o período amostrado (pouca e muita chuva).

Para testar a hipótese de que os cupins preferem utilizar recursos de melhor qualidade e em maior quantidade, foi feita uma análise de sobrevivência com distribuição de Weibull (Crawley 2002). Esta análise testou se existe diferença na velocidade com que as iscas em diferentes combinações de quantidade e qualidade são ocupadas por cupins. A análise revela o tempo médio para ocupação das iscas, que corresponde à previsão do tempo gasto para ocupação de 50% das iscas. Criou-se um modelo completo composto pela proporção de iscas desocupadas (variável resposta) e pelas seguintes variáveis explicativas: tempo (dias) de permanência das iscas no campo ( $x_1$ ), qualidade das iscas (com e sem N) ( $x_2$ ), quantidade de iscas (pontos com 1 e com 3 iscas) ( $x_3$ ), fator sazonal (período com muita ou pouca chuva) ( $x_4$ ), formigas (presença ou ausência) ( $x_5$ ) e a interação entre estes fatores. Foram feitas curvas de sobrevivência para as categorias do modelo que foram significativas ( $P < 0,005$ ). A proporção de iscas ocupadas indicou o total de iscas ocupadas acumuladas no tempo, e correspondeu à proporção de vivos na análise de sobrevivência.

### 3 Resultados

#### 3.1 Amostragem

Foram amostradas espécies de cupins pertencentes a 8 gêneros da família Termitidae (Apicotermitinae, Nasutitermitinae e Termitinae) (Tabela 6). Foram coletadas 10 espécies de formigas pertencentes a 9 gêneros e a 4 subfamílias (Tabela 3).

Tabela 6: Amostras de cupins coletados em iscas de papel higiênico. Coimbra-MG, 2004.

| Subfamília       | Espécie                     | Número de amostras |             | Total |
|------------------|-----------------------------|--------------------|-------------|-------|
|                  |                             | Muita chuva        | Pouca chuva |       |
| Apicotermitinae  | <i>Anoplotermes</i> sp.1    | 8                  | 44          | 52    |
|                  | <i>Anoplotermes</i> sp.2    | 4                  | 6           | 10    |
|                  | <i>Anoplotermes</i> sp.3    | 5                  | 0           | 5     |
|                  | <i>Grigiotermes</i> sp.1    | 0                  | 15          | 15    |
|                  | <i>Ruptitermes</i> sp.1     | 5                  | 2           | 7     |
|                  | <i>Aparatermes</i> sp.1     | 23                 | 26          | 49    |
| Nasutitermitinae | <i>Cornitermes cumulans</i> | 33                 | 2           | 35    |
|                  | <i>Embiratermes</i> sp.1    | 3                  | 0           | 3     |
|                  | <i>Nasutitermes</i> sp.1    | 0                  | 3           | 3     |
|                  | <i>Nasutitermes</i> sp.2    | 0                  | 10          | 10    |
| Termitinae       | <i>Neocapritermes</i> sp.1  | 1                  | 0           | 1     |
| TOTAL            |                             | 82                 | 108         | 190   |

Tabela 7: Espécies de formigas coletadas em iscas de papel higiênico.Coimbra-MG, 2004.

| Subfamília     | Espécie                                      |
|----------------|----------------------------------------------|
| Ecitoninae     | <i>Labidus coecus</i>                        |
| Dolichoderinae | <i>Linepithema</i> sp.1                      |
| Myrmicinae     | <i>Cyphomimymex</i> prox. <i>transversus</i> |
|                | <i>Mycocepurus goeldii</i>                   |
|                | <i>Pheidole</i> sp.1                         |
|                | <i>Pheidole</i> sp.2                         |
|                | <i>Solenopsis</i> sp.1                       |
| Ponerinae      | <i>Hypoponera</i> sp.1                       |
|                | <i>Odontomachus haemaodus</i>                |
|                | <i>Pachycondyla obsuricornis</i>             |

Algumas formigas foram encontradas no grid utilizando as iscas não apenas para realizar predação dos cupins, como também para nidificação e abrigo. Além disso, observou-se a formiga *Mycocepurus goeldii* realizando coleta de papel de algumas iscas para seus ninhos.

Cupins localizam mais facilmente iscas mais próximas: a ocupação de uma isca foi negativamente afetada pela distância entre iscas (= isolamento da isca) ( $F_{10,12} = 7,392$  e  $P = 0,006$ ; Fig. 13). Iscas situadas a mais de 6 metros uma da outra não foram localizadas, acima deste isolamento apenas uma isca foi ocupada (a 14m).

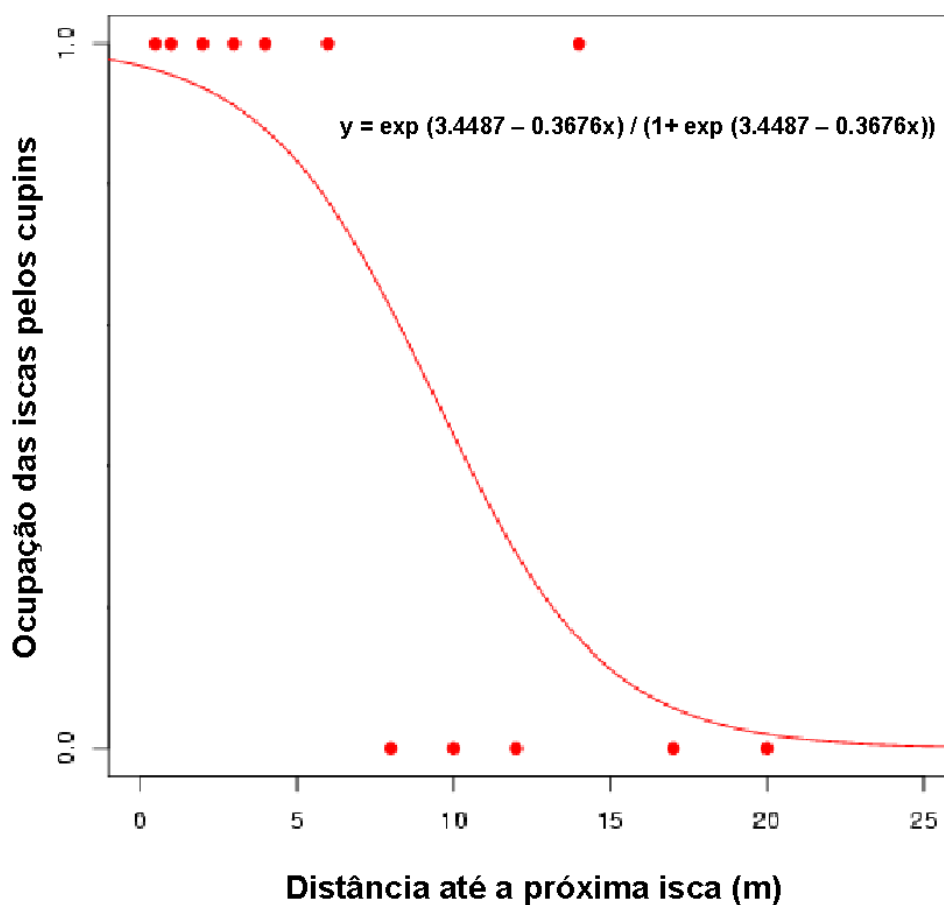


Figura 13: Ocupação de iscas pelos cupins (0 = iscas não ocupadas e 1 = iscas ocupadas) em função da distância até a próxima isca (= isolamento das iscas), em Coimbra-MG, 2004.

O processo de aceitação das iscas pelos cupins obedeceu a um padrão quadrático ( $\chi^2 = 20,19$ ; 4 gl;  $P = 0,001$ ; Fig. 14, Tabela 8), no qual o percentual de iscas ocupadas em cada dia de observação aumentou com o tempo, até atingir um ponto máximo a partir do qual algumas iscas foram abandonadas.

Este padrão foi negativamente afetado pela incidência de chuvas, seja quanto ao momento de ocorrência do pico ou quanto aos valores máximos alcançados. Na estação com menor índice de chuva o pico ocorreu cerca de 24 dias após a instalação das iscas no campo, enquanto na estação chuvosa o pico atrasou, ocorrendo 38 dias após a instalação das iscas.

Da mesma forma, os valores máximos que correspondem a este pico foram negativamente afetados pela chuva: na estação com pouca chuva registrou-se um máximo de 16% de iscas ocupadas numa única observação, enquanto no período chuvoso este valor não ultrapassou os 4% (Fig. 14). A ocupação média por dia de observação foi de apenas 3 iscas/semana na estação chuvosa e de 13 iscas/semana na estação com pouca chuva, já a ocupação total acumulada no final de cada experimento foi de 20% e de 52%, respectivamente.

Tabela 8: Efeitos do número de dias após a instalação das iscas ( $x_1$ ) e da incidência de chuvas ( $x_2$ ) sobre a proporção de iscas ocupadas pelos cupins em cada dia de observação ( $y$ ), em Coimbra-MG.

| Efeitos fixados    | Estimado | e.p.    | valor z | P       |
|--------------------|----------|---------|---------|---------|
| Intercepto         | -4,529   | 0,426   | -10,61  | <0,001  |
| Número de dias (A) | 0,086    | 0,265   | 3,26    | < 0,001 |
| Período (B)        | 1,595    | 0,256   | 6,21    | < 0,001 |
| (A) <sup>2</sup>   | -0,001   | < 0,001 | -3,12   | < 0,001 |

A velocidade com que iscas foram ocupadas por cupins foi afetada pela incidência de chuvas, pela quantidade de iscas presentes por ponto amostral e pela presença de formigas ( $\chi^2=768,747$ ;  $P<0.001$ ; 6 gl; Tabela 9; Fig. 16). Iscas foram mais rapidamente ocupadas na estação com pouca chuva do que na estação chuvosa. Da mesma forma, pontos com maior quantidade de iscas foram mais prontamente ocupados do que pontos com poucas iscas, apesar da área sombreada por pontos com diferentes quantidades de iscas ter sido a mesma. No entanto não houve efeito da qualidade das iscas sobre a ocupação dos cupins. Na presença de formigas as iscas foram mais lentamente ocupadas (Fig. 15) e esta ocupação foi baixa.

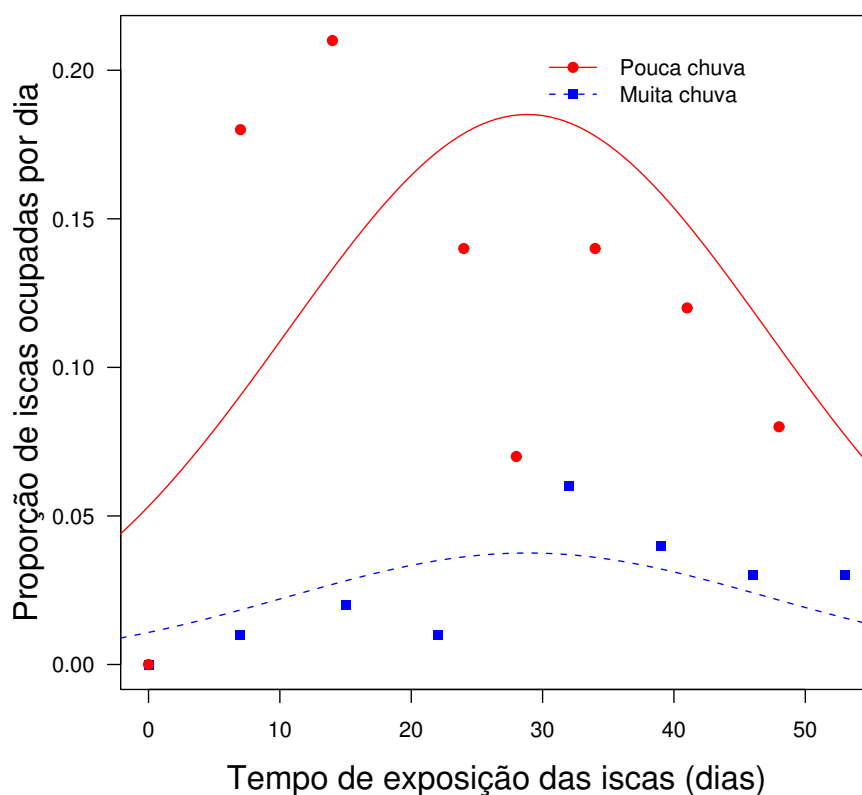


Figura 14: Proporção de iscas ocupadas pelos cupins em cada dia de observação em relação ao tempo de exposição das iscas no campo (dias), durante as estações com muita e pouca chuva, em Coimbra-MG.

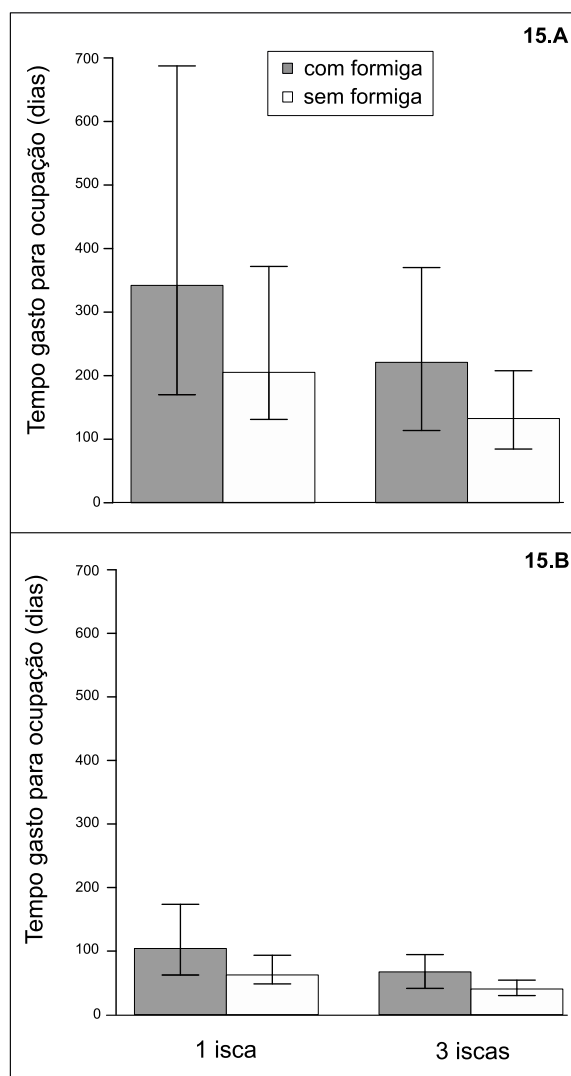


Figura 15: Tempo gasto para ocupação das iscas pelos cupins em estação com muita chuva (A) e pouca chuva (B). As barras mostram o tempo gasto para ocupação em pontos com uma e com três iscas. As barras cinzas correspondem ao efeito da presença de formigas no tempo da ocupação das iscas e as barras brancas mostram esta relação na ausência de formigas. Durante o período de muita chuva (A) o tempo para ocupação foi maior do que no período com pouca chuva (B).

Tabela 9: Efeito da incidência de chuva, da quantidade de iscas e da presença de formigas sobre o número de dias gastos para os cupins ocuparem as iscas. Análise de Sobrevivência com distribuição de Weibull. Todas as variáveis são categóricas, exceto a proporção de iscas ocupadas, as quais correspondem à proporção acumulada das iscas ocupadas pelos cupins.

| FV              | df  | $\chi^2$ | P       |
|-----------------|-----|----------|---------|
| Minimal Model   | 6   | 768,7    | < 0,001 |
| Rain incidence  | 1   | 811,9    | 0,003   |
| Number of baits | 1   | 770,0    | < 0,001 |
| Ant             | 4   | 768,7    | 0,004   |
| Error           | 192 |          |         |
| Total           | 198 |          |         |

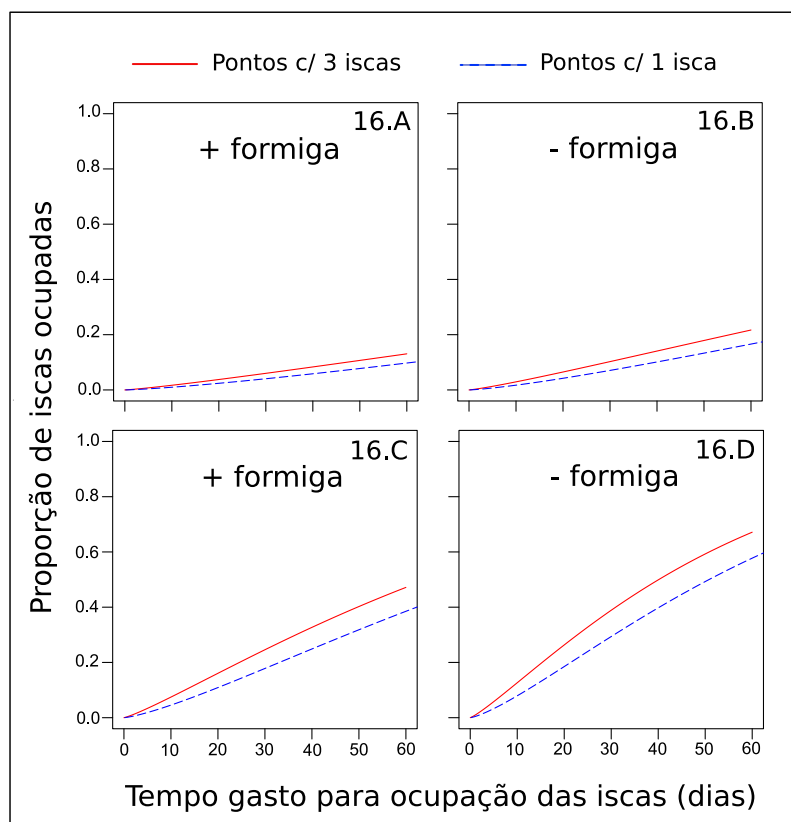


Figura 16: Porporção de iscas ocupadas pelos cupins em relação ao tempo de exposição das iscas no campo, durante a estação chuvosa (A-B) e a estação com pouca chuva (C-D). A velocidade de ocupação das iscas foi maior em pontos com três iscas (curva vermelha) do que em pontos com uma isca (curva azul)

## 4 Discussão

O uso de iscas para estudo de cupins não constitui uma novidade, e tem sido feito há anos, como por exemplo por Kemp (1955). A técnica baseia-se no princípio de que cupins se agregariam em itens de forrageamento. De forma geral, vários tipos e formas de iscas podem ser utilizadas, como por exemplo: iscas de madeira (Buxton, 1981; Su & Scheffrahn, 1998; Polizzi & Forschler, 1999), de papel filtro (King, 2000), de papel higiênico (King, 2000), papelão corrugado ou esterco bovino (Ettershank & Ettershank, 1980; DeSouza, 1995). Vários autores concentraram esforços no sentido de identificar os materiais celulósicos que fossem mais atrativos a estes organismos (Haverty & Nutting, 1975; Haverty et al., 1975; French & Robinson, 1981; Abensperg-Traun, 1993; Dawes-Gromadzki & Spain, 2003). Esses trabalhos basearam-se na tentativa de selecionar itens alimentares preferidos pelos cupins, definindo na maioria das vezes, recursos atrativos para determinado grupo (Kirton et al., 1998) ou espécie de cupim (Haverty & Nutting, 1975; French & Robinson, 1981).

Outros autores exploraram uma outra faceta do forrageamento de cupins, procurando promover aumento da eficiência das iscas na facilitação de seu encontro. Para tanto, testaram diferentes maneiras de dispor as iscas no campo, como por exemplo, enterrando-as (Ettershank & Ettershank, 1980; French & Robinson, 1981; Dawes-Gromadzki, 2003), colocando-as sobre o solo (Dawes-Gromadzki & Spain, 2003; Dawes-Gromadzki, 2003), ou ainda protegendo-as com recipientes plásticos semi-enterrados (French & Robinson, 1981).

Neste trabalho, mostramos que ambas estratégias devem ser consideradas para maximizar a eficiência de iscas na captura de cupins: é necessário relevar tanto a preferência alimentar desses insetos como também promover a facilitação do encontro destas iscas pelos cupins. Além disso, mostramos também que esta abordagem deve-se atentar às pressões do meio, como a estação sazonal e o risco de predação. Desta forma, nossos resultados consistem em considerações que podem ser importantes ao se utilizar iscas para captura de cupins.

Isclas são recomendáveis em situações de baixa pluviosidade: locais ou momentos chuvosos comprometerão sua eficiência (Tabela 8, Fig. 14). Por habitarem o solo, os cupins são diretamente afetados por condições ambientais como umidade e temperatura (Collins, 1969). Assim, a incidência de chuvas é capaz de reduzir a amostragem de cupins (Forschler & Henderson, 1995; Cabrera & Rust, 1996; Dibog & Eggleton, 1998) e pode até mesmo alterar a composição de espécies entre as estações sazonais (Buxton, 1981; Dawes-Gromadzki & Spain, 2003). Alguns estudos já observaram que espécies do gênero *Hospitalitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) paralisam seu forrageamento sob incidência de chuvas e somente reiniciam suas atividades quando a chuva cessa (Jones & Gathrone-Hardy, 1995).

Além disso, deve-se considerar também que uma iscla será mais eficiente quanto menor for sua distância até a iscla vizinha, ou seja, quanto menos isolada ela estiver. Distâncias superiores a 6 metros não são recomendáveis (Fig. 13). Outro fator importante é aumentar a quantidade de isclas por pontos amostrais. De fato, o isolamento de um item alimentar e sua quantidade podem interferir tanto no seu encontro como também na sua utilização. O fato dos cupins possuírem baixa capacidade de dispersão (Nutting, 1969; Grasse, 1982) pode dificultar o encontro de isclas isoladas, aumentando não só tempo para localização como também o gasto energético na busca destas. Além disso, sabe-se que os cupins retomam a busca por novos recursos quando encontram alimentos em baixa densidade (Delaplane & LaFage, 1989) e que para grandes colônias, o alimento pode ser um fator limitante (Korb & Linsenmair, 2001b).

O risco de predação pode reduzir o sucesso de captura de cupins. É conhecido que as formigas são eficientes no controle biológico de térmitas (Dejean et al., 2002; Sekamatte & Ogenga-Latigo, 2003) e podem reduzir o tamanho das populações de cupins (Korb & Linsenmair, 2001a). Desta forma, a ocorrência de formigas pode alterar o comportamento alimentar dos cupins, como também foi mostrado por Korb & Linsenmair (2002), que verificaram que a permanência do cupim *Macrotermes bellicosus* na utilização de um recurso sob risco de predação depende da disponibilidade de recursos naturais no ambiente.

Os cupins apresentam preferência pela utilização de recursos de melhor qualidade nutricional (Shellman-Reeve, 1994), o que se deve à alta relação C/N em sua dieta. No entanto, esta preferência não foi verificada seja porque a suplementação de nitrogênio utilizada não foi adequada ou porque isclas nitrogenadas apresentaram maior atividade de fungos, o que poderia tê-las tornado menos atrativas para os cupins.

Para experimentos que visem uma única ou poucas coletas nas iscas, deve-se esperar que a infestação atinja seu valor máximo, o que deve ocorrer cerca de 20 dias após a instalação das iscas no campo. Observa-se também que após este período, a eficiência das iscas deve começar a cair (Fig. 14). No entanto, o pico de ocupação pode ser decorrente da incidência de chuvas (como mostrado neste trabalho) e de outros fatores como disponibilidade prévia de recursos no ambiente. A escassez de vegetação e a ausência da cobertura de *litter* provavelmente tornam as iscas ainda mais atrativas para a fauna de cupins, conseqüentemente reduzindo o tempo de ocupação (Nash et al., 1999). Desta forma, a não utilização das iscas em alguns casos, pode ser resultante da abundância de recursos prévios no ambiente, da qualidade das iscas frente aos outros recursos disponíveis ou mesmo da existência do risco de predação.

Conclui-se, portanto, que a técnica do uso de iscas celulósicas para amostragem de cupins não deve seguir um padrão único. Por isso, há controvérsias na literatura sobre preferência alimentar e a ocupação das iscas. Por exemplo, o pico de ocupação das iscas varia entre diferentes experimentos (Dawes-Gromadzki & Spain, 2003). Na savana africana, a estação chuvosa apresenta uma baixa disponibilidade de recursos, por isso a ocupação de iscas é maior nesta estação (Korb & Linsenmair, 2001a), ao contrário do que mostramos neste trabalho. Desta forma, a eficiência do sistema deve ser ajustada caso-a-caso, conforme o objetivo do trabalho e as condições locais do meio.

## 5 Conclusão Geral

Concluímos que a existência de recursos não utilizados no ambiente foi decorrente das seguintes estratégias adotadas pelos cupins:

1. Os cupins forrageiam aleatoriamente no início da busca por alimentos e são capazes de fixar trilhas mais curtas entre o ninho e a fonte alimentar. Isto pode explicar tanto a baixa ocupação de iscas isoladas como também o pico de ocupação das iscas observado neste trabalho.

2. Uma vez que os cupins localizaram seu recurso, a decisão na utilização destes dependeu dos fatores intrínsecos do alimento, como quantidade e também do risco ambiental ou biológico existente no local. Assim, houve uma menor ocupação em pontos com baixa quantidade de iscas. Também foi observado o mesmo em situações de alta incidência de chuvas e em casos de risco de predação.

3. A ocorrência de formigas representa um distúrbio capaz não só de reduzir a proporção de recursos utilizados, como também de aumentar o tempo gasto na utilização destes.

4. Os cupins não mostraram preferência por iscas com suplementação de nitrogênio. A ausência de preferência por nitrogênio provavelmente devido à alta atividade de fungos nas iscas.

Assim, observa-se que as pressões do meio podem afetar rapidamente o comportamento de forrageamento dos cupins. Isto sugere que a utilização de iscas para amostragem destes insetos não deve obedecer a um padrão único. Todos estes fatores podem determinar a estrutura da comunidade de cupins e são importantes considerações durante a amostragem com a utilização de iscas de papel.

## 6 Referências Bibliográficas

ABENSPERG-TRAUN, M. A comparasion of two methods for sampling assemblages of subterranean, wood-eating termites (Isoptera). **Australian Journal of Ecology**, v.18, p.317–324, 1993.

BUXTON, R. D. Changes in the composition and activities of termite communities in relation to changing rainfall. **Oecologia**, v.51, p.371–378, 1981.

CABRERA, B.; RUST, M. Behavioral responses to light and thermal gradients by the western drywood termite (Isoptera: Kalotermitidae). **Physiological and Chemical Ecology**, v.25, n.2, p.436–445, 1996.

COLLINS, M. S. Water relation in termites. In: PRESS, A., (Ed.), **Biology of Termites**, Krishna, K. and F. M. Weesner, 1v., 14, 1969.

CRAWLEY, M. **Statistical Computing. An introduction to data analysis using S-plus**. London: Blackwell Scientific Publications, 2002.

CURTIS, A. D.; WALLER, D. A. Variation in rates of nitrogen fixation in termites: response to dietary nitrogen in the field and laboratory. **Physiological Entomology**, v.22, p.303–309, 1997.

DAWES-GROMADZKI, T.; SPAIN, A. Seasonal patterns in the activity and species richness of surface-foraging termites (Isoptera) at paper baits in a tropical Australian savanna. **Journal of Tropical Ecology**, v.19, p.449–456, 2003.

DAWES-GROMADZKI, T. Z. Sampling subterranean termite species diversity and activity in tropical savannas: an assessment of different bait choices. **Ecological Entomology**, v.28, p.397–404, 2003.

DEJEAN, A.; SUZZONI, J.; SCHATZ, B.; ORIVEL, J. Territorial aggressiveness and predation: two possible origins of snapping in the ant *Plectroctena minor*. **Comptes Rendus Biologies**, v.325, p.819–825, 2002.

- DELAPLANE, K.; LAFAGE, J. Foraging tenacity of *Reticulitermes flavipes* and *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Sociobiology**, v.16, p.183–189, 1989.
- DESOUZA, O. Efeitos da fragmentação de ecossistemas em comunidades de cupins. In: **Biologia e Controle de Cupins**, E. Berti Filho, 1995.
- DIBOG, L.; EGGLETON, P. Seasonality of soil termites in a humid tropical forest, Mbalmayo, southern Cameroon. **Journal of Tropical Ecology**, v.14, p.841–850, 1998.
- ETTERSHANK, G.; ETTERSHANK, J. A. Location of food sources by subterranean termites. **Environmental Entomology**, v.9, p.645–648, 1980.
- FORSCHLER, B. T.; HENDERSON, G. Subterranean termite behavioral reaction to water and survival of inundation: implications for field populations. **Environmental Entomology**, v.24, p.1592–1597, 1995.
- FRENCH, J.; ROBINSON, P. Baits for aggregating large numbers of subterranean termites. **Journal of the Australian Entomological Society**, v.20, p.75–76, 1981.
- GRASSE, P. **Termitologia**. Masson ed. , 1982. 1v.
- HAVERTY, M.; LA FAGE, J.; NUTTING, W. Seasonal activity and environmental control of foraging of the subterranean termite, *Heterotermes aureus* (Snyder). **Environmental Entomology**, v.4, n.105-109, 1975.
- HAVERTY, M. I.; NUTTING, W. L. Density, dispersion, and composition of desert termite foraging populations and their relationship to superficial dead wood. **Environmental Entomology**, v.4, n.3, p.480–486, 1975.
- HEDLUND, J.; HENDERSON, G. Effect of available food size on search tunnel formation by the formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). **Household and Structural Insects**, v.92, n.3, p.610–616, 1999.
- JONES, D.; GATHRONE-HARDY, F. Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis*. **Insectes Sociaux**, v.42, n.4, p.359–369, 1995.
- KEMP, P. The termites of north-eastern Tanganyika: their distribution and biology. **Bulletin of Entomological Research**, v.46, n.113-135, 1955.

KING, J. Laboratory feeding response of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae) to dyed filter paper in no-choice feeding tests. **Sociobiology**, v.36, n.169-179, 2000.

KIRTON, L.; BROWN, V.; AZMI, M. A new method of trapping subterranean termites of the genus *Coptotermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) for field and laboratory experimental studies. **Sociobiology**, v.32, n.3, p.451–459, 1998.

KORB, J.; LINSENMAIR, K. Resource availability and distribution patterns, indicators of competition between *Macrotermes bellicosus* and other macro-detritivores in the Comoe National Park, Cote d'Ivoire. **African Journal Ecology**, v.39, p.257–265, 2001a.

KORB, J.; LINSENMAIR, K. Evaluation of predation risk in the collectively foraging termite. **Insectes Sociaux**, v.49, n.264-269, 2002.

KORB, J.; LINSENMAIR, K. E. The causes of spatial patterning of mounds of a fungus-cultivating termite: results from nearest-neighbour analysis and ecological studies. **Oecologia**, v.127, p.324–333, 2001b.

LA FAGE, J.; NUTTING, W.; HAVERTY. Desert subterranean termites: A method for studying foraging behavior. **Environmental Entomology**, v.2, p.954–956, 1973.

NASH, M.; ANDERSON, J. P.; WHITFORD, W. Spatial and temporal variability in relative abundance and foraging behavior of subterranean termites in desertified and relatively intact Chihuahuan Desert ecosystems. **Applied Soil Ecology**, v.12, p.149–157, 1999.

NUTTING, W. Flighty and colony foundation. In: KRISHNA, K. & WESSNER, F., (Ed.), **Biology of Termites**, Academic Press, 1v., 1969.

POLIZZI, J. M.; FORSCHLER, B. T. Lack of preference by *Reticulitermes* spp. Isoptera: Rhinotermitidae for termite feeding stations with previous termite exposure. **Journal of Agricultural and Urban Entomology**, v.16, p.197–205, 1999.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, v.Vienna, Austria, 2005.

SEKAMATTE, B.; OGENGA-LATIGO, M. Effects of maize-legume intercrops on termite damage to maize, activity of predatory ants and maize yields in Uganda. **Crop Protection**, v.22, p.87–93, 2003.

SHELLMAN-REEVE, J. S. Limited nutrients in a dampwood termite: nest preference, competition and cooperative nest defence. **Journal of Animal Ecology**, v.63, p.921–932, 1994.

STRONG, D.; LAWTON, J.; SOUTHWOOD. **Insect on plants: community patterns and mechanisms..** London: Blackwell Science, 1984.

SU, N. Baits as a tool for population control of the Formosan subterranean termite. **Sociobiology**, v.41, n.1, p.177–192, 2003.

SU, N.; SCHEFFRAHN, R. A review of subterranean termite control practices and prospects for integrated pest management programmes. **Integrated Pest Management Reviews**, v.3, n.1-13, 1998.

VALVERDE, O. O estudo regional da Zona da Mata de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Geografia**, v.20, p.3–79, 1958.