

ANDREA PATRICIA VARGAS NIÑO

**CONTATOS INTERINDIVIDUAIS MEDIANDO SOCIABILIDADE EM
CUPINS (INSECTA: ISOPTERA)**

Dissertação 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
2010

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

T

V297c
2010

Vargas Niño, Andrea Patricia, 1979-

Contatos interindividuais mediando sociabilidade em
cupins (Insecta: Isoptera) / Andrea Patrícia Vargas Niño.
– Viçosa, MG, 2010.

xii, 33f. : il. (algumas col.) ; 29cm.

Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referência bibliográficas: f. 30-33.

1. Térmica - Comportamento. 2. Térmica - Ecologia.
3. Sobrevivência. 4. Termitidae. 5. Rhinotermitidae.
6. Kalotermitidae. I. Universidade Federal de Viçosa.
II. Título.

CDD 22. ed. 595.736

ANDREA PATRICIA VARGAS NIÑO

**CONTATOS INTERINDIVIDUAIS MEDIANDO SOCIABILIDADE EM
CUPINS (INSECTA: ISOPTERA)**

Dissertação 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: 22 de fevereiro de 2010

**Prof^ª. Terezinha M. C. Della Lucia
(Co-orientadora)**

Prof. José Henrique Schoereder

**Prof. Lucio Antonio de Oliveira
Campos**

Dr. Danival José de Souza

**Prof. Og Francisco Fonseca de Souza
(Orientador)**

A mis papás, Pablo y Betty por su apoyo incondicional;

A mi hermano Giovanni por su colaboración;

A mi esposo Edison por su compañía constante;

A mis profesores;

A mis compañeros de laboratorio;

Dedico.

AGRADECIMENTOS

A la embajada del Brasil, que a través del convenio PEC-PG, me dio la oportunidad de realizar mis estudios de maestría en la Universidad Federal de Vicosa.

A la Universidad Federal de Vicosa, al programa de pos-graduación en entomología, que me permitió adelantar mi proyecto de realizar mi maestría en Brasil.

Al profesor Og Francisco De Souza, responsable por el laboratorio de Termitología y mi orientador, que me acogió entre sus estudiantes y me brindó la oportunidad de desarrollar este proyecto. A los profesores Lucio Antonio de Olivera Campos y Terezinha Castro Della Lucia por el apoyo y la asesoría en este proyecto, también por su paciencia y su tiempo durante todas esas conversaciones que me ayudaron tanto para guiarme no solo en la tesis sino en la vida en general. A los profesores José Henrique Schoereder y José Lino Neto por depositar su confianza en mí.

A mis padres por guiarme no solo en mi vida personal sino profesional, por sus enseñanzas, su apoyo y su compañía incondicional especialmente durante la defensa de la disertación.

A mi esposo por su ánimo y constante compañía, a pesar de la distancia y de los horarios de trabajo en el laboratorio, por permanecer conmigo por las madrugadas a lo largo de estos dos años.

A Daniela, Alessandra, Cassiano, Paulo, Ana, Fernanda, Elisangela y Moreno, que por medio de su ayuda, apoyo y preocupación tanto en asuntos académicos como personales, se convirtieron en mi familia en el extranjero.

A los auxiliares de laboratorio y de campo, Flávio, Alan y Robson, que por su constante compromiso, disposición y colaboración, hicieron posible el desarrollo de este trabajo.

A Gilcemir, Geoge, Miriam, auxiliares de laboratorio y demás funcionarios de la universidad, por su constante ayuda y disposición, facilitaron no solo el desarrollo de mi maestría, sino también la colecta de muestras para el experimento.

A Manu, Renata y Mary, que me acogieron durante los primeros días de estadía en Viçosa, por su dedicación y compañía.

A Juliana, Anayansi, Marjorie, Hany, Rafael, Alan, Yugo, Bife y Robson, por compartir tantos momentos juntos que me permitieron seguir adelante, a pesar de todo.

A todos los compañeros de la coral Nossa Voz y del Centro de Arte y Música, por su amistad y su apoyo constantes.

A todos los compañeros, colegas y amigos tanto en Brasil como en Colombia, que de una u otra forma estuvieron presentes durante este proceso.

Mil gracias.

BIOGRAFIA

Andrea Patricia Vargas Niño é filha de Pablo Antonio Vargas Mora e Betulia Niño de Vargas e irmã de Paulo Giovanni Vargas Niño. Nascida no dia 27 de setembro de 1979, na cidade de Bogotá, em Cundinamarca, Colômbia.

No ano de 1995 ingressou na Pontificia Universidad Javeriana em Bogotá, no curso de Nutrição, posteriormente em 1998 fez transferência para o curso de Biología formando-se no ano de 2004. Em fevereiro do 2004 ingressou a coleção de Entomologia do Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt, no qual tinha a responsabilidade da identificação e curaduria dos cupins (Isoptera).

Em agosto de 2004 participou na Fundación Inguedé, do projeto chamado: “Monitoreo local de diversidad”, no qual tinha a responsabilidade de realizar a colecta e identificação dos cupins em 3 sitios do Golfo de Tribugá, Chocó, Colombia.

Em setembro de 2004 ingressou na Fundación Estación Biológica Bachaqueros e participou do projeto chamado: “Restauración Ecológica y Producción Sostenible en el Bosque Altoandino de La Cuenca Media y Alta del Río Teusaca”. Neste projeto tinha a responsabilidade de realizar a colecta e identificação dos insetos associados à cultura de Quinoa, assim como apoio do componente social para o estabelecimento de parcelas agroflorestais e restauração ecológica de três córregos

Em junho do 2006 ingressou na Fundación Humedal La Conejera e participou dos projetos: “Recuperación de la conectividad ecológica entre el Cerro La Conejera y el Humedal La Conejera, dos áreas protegidas de la localidad de Suba” e “Fortalecimiento al proceso participativo y de saneamiento ambiental y recuperación ecológica de la quebrada La Salitrosa, localidad de Suba, Fase II”. Nos dois projetos tinha a responsabilidade de realizar o inventario de flora e fauna, assim como o monitoramento da restauração ecológica num corredor biológico, no norte de Bogotá.

No ano de 2008 ingressou como bolsista do convênio PEC-PG no curso de mestrado do Programa de Pós-Graduação em entomologia da Universidade Federal

de Viçosa, sob a orientação do Dr. Og Francisco de Souza, sendo aprovada aos 22 dias de fevereiro de 2010.

CONTEÚDO

	Página
LISTA DE FIGURAS	viii
RESUMO.....	ix
RESUMEN.....	x
ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. METODOLOGIA.....	8
2.1 Colecta de colônias e identificación de las especies.....	8
2.2 Experimento	10
2.3 Interacciones y comportamientos sociales	11
2.4 Supervivencia.....	13
2.5 Análisis estadísticos	13
3. RESULTADOS.....	15
3.1 Interacciones per cápita/segundo.....	15
3.2 Número de comportamientos.....	17
3.3 Clases de comportamientos per cápita/segundo.....	18
3.4 Supervivencia	20
3.5 Relaciones entre las interacciones per cápita/segundo con la supervivencia.....	24
4. DISCUSIÓN.....	25
5. CONCLUSIONES.....	29
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30

LISTA DE FIGURAS

	Página
1. Arbol Filogenético para Isoptera. Fuente: Eggleton, 2000.....	4
2. Arbol filogenético, comparando la presencia de a) obreros estériles y b) Tipos de nidos. Fuente: Inward <i>et al</i> 2007.....	6
3. Ubicación filogenética de las especies empleadas en el experimento en recuadro rojo. Fuente: Kambhampati y Eggleton, 2000.....	9
4. Número total de interacciones per cápita/segundo en relación al tamaño de grupo ($p < 0.0001$).....	15
5. Figura 5. Número total de comportamientos presentados en Kalotermitidae, Rhinotermitidae y Termitidae (grupo, $p < 0.0001$; familia, $p < 0.0001$).....	17
6. Figura 6. Frecuencia de comportamientos per cápita. a) Antenaciones (Grupo $p = 0.01301$); b) Contactos (Grupo $p < 0.001$); c) Grooming (Grupo < 0.001 , Familia $p = 0.01096$); d) Vibraciones inducidas (Grupo $p = 0.0001938$); e) Vibraciones espontáneas (Grupo $p = 0.05157$)	19
7. Figura 7. Proporción de obreros vivos de Kalotermitidae, Rhinotermitidae y Termitidae, en función del tiempo después de ser sometidos al experimento de interacciones presentado en la Figura 1, ($p < 0.0001$).....	20
8. Figura 8. Proporción de obreros vivos de Kalotermitidae, en función del tiempo después de ser sometidos al experimento de interacciones presentado en la Figura 1, ($p = 0.0286$).....	21
9. Figura 9. Proporción de obreros vivos de Rhinotermitidae, en función del tiempo después de ser sometidos al experimento de interacciones presentado en la Figura 1, ($p = 0.0003$).....	22
10. Figura 10. Proporción de obreros vivos de Termitidae en función del tiempo después de ser sometidos al experimento de interacciones presentado en la Figura 1, ($p = 0.0003$).....	23

RESUMO

Niño, Andrea Patricia Vargas, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, febrero de 2010. **Contatos interindividuais mediando sociabilidade em cupins (Insecta: Isoptera)**. Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-orientadores: Terezinha Maria Castro Della Lucia e Eraldo Rodriguez de Lima

Os cupins apresentam uma alta complexidade social, onde os indivíduos que compõem uma colônia apresentam uma divisão reprodutiva do trabalho, na qual muitos indivíduos trabalham a favor de uns poucos que se reproduzem. A evolução dessa alta complexidade social tem sido um tema de pesquisa muito interessante, assim como os comportamentos sociais desses organismos. Entretanto um aspecto chave das mesmas interações sociais tem sido subestimado. Os efeitos do grupo vão mais além das simples vantagens na reprodução, proteção contra predadores ou melhoramento no forrageamento. O objetivo do trabalho foi testar se existe um efeito do tamanho do grupo e da complexidade social, sobre o número de interações per capita e da sobrevivência dos indivíduos. Foram realizados experimentos no laboratório, empregando operários de 17 colônias de cupins, correspondentes a 6 espécies as quais representam uma sequência filogenética em Isoptera. Foram separados operários de cada colônia em diferentes tamanhos de grupo, e observadas as interações sociais e comportamentos desenvolvidos entre os indivíduos. Posteriormente foi calculada a sobrevivência promedio dos indivíduos em cada tamanho de grupo e correlacionada com los respectivos dados de interações. Finalmente foram comparados os resultados entre as três famílias de térmitas empregadas no presente estudo. Os resultados obtidos no trabalho corroboram os resultados obtidos em estudos anteriores, onde o efeito do grupo aumenta a sobrevivência de operários de térmitas. Respeito ao incremento no tamanho de grupo, existe uma diminuição no número de interações per capita/segundo. A sobrevivência dos indivíduos é afetada pelo tamanho de grupo, mas não pelas interações per capita/segundo para nenhuma das espécies estudadas. Entretanto existe uma clara tendência no incremento do número de comportamentos com o incremento do tamanho do grupo e com a complexidade social.

RESUMEN

Niño, Andrea Patricia Vargas, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, febrero de 2010. **Contactos Interindividuales mediando sociabilidad en termitas (Insecta: Isoptera)**. Director: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-directores: Terezinha Maria Castro Della Lucia y Eraldo Rodriguez de Lima

Las termitas presentan una gran complejidad social, donde los individuos que componen una colonia presentan una división reproductiva del trabajo, en la cual gran cantidad de individuos trabajan a favor de algunos pocos que se reproducen. La evolución de esta alta complejidad social ha sido un tema de investigación muy interesante, así como los comportamientos sociales de estos organismos. Sin embargo un aspecto clave de las mismas interacciones sociales ha sido subestimado. Los efectos de grupo van más allá de las simples ventajas en la reproducción, protección contra depredadores o mejoramiento en el forrajeamiento. El objetivo del trabajo fue ensayar si existe un efecto del tamaño de grupo y de la complejidad social, sobre el número de interacciones per capita y sobrevivencia de los individuos. Fueron realizados experimentos en laboratorio, utilizando obreros de 17 colonias de termitas, correspondientes a 6 especies las cuales representan una secuencia filogenética en Isoptera. Fueron separados obreros de cada colonia en diferentes tamaños de grupo, y observadas las interacciones sociales y comportamientos desarrollados entre los individuos. Posteriormente fue calculada la sobrevivencia promedio de los individuos en cada tamaño de grupo y correlacionada con los respectivos datos de interacciones. Finalmente fueron comparados los resultados entre las tres familias de termitas empleadas para este estudio. Los resultados obtenidos en este trabajo corroboran los resultados obtenidos por estudios anteriores, según los cuales el efecto de grupo aumenta la sobrevivencia de obreros de termitas. Se encontró que con el incremento en el tamaño de grupo, existe una disminución en el número de interacciones per capita/segundo. La sobrevivencia de los individuos es afectada por el tamaño de grupo, sin embargo no es afectada por las interacciones per capita/segundo para ninguna de las especies estudiadas. No obstante existe una clara tendencia en el aumento del número de

comportamientos con el incremento del tamaño del grupo y con la complejidad social.

ABSTRACT

NIÑO, Andrea Patricia Vargas, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa. February, 2010. **Contacts between individuals mediating sociability in termites (Insecta: Isoptera)**. Advisor: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-advisors: Terezinha Maria Castro Della Lucia and Eraldo Lima Rodriguez.

Termites have a high social complexity, where the individuals composing a colony have a reproductive division of labor, in which large numbers of individuals working for a few reproduce. The evolution of this high social complexity has been a very interesting research topic, as well as social behavior of these organisms. However, a key aspect of these social interactions has been underestimated. The group effects go beyond the simple advantages in reproduction, protection from predators or improvement in the foraging. The objective was to test if the group size and social complexity affect the number of interactions per capita and survival of individuals. Laboratory experiments were conducted, using workers from 17 colonies of termites, for 6 species which represent a phylogenetic sequence in Isoptera. Workers were separated from each colony in different group sizes, and observed social interactions and behaviors developed among individuals. Then calculated the average survival of individuals in each size group and correlated with the respective interaction data. Finally the results were compared among the three families of termites used for this study. The results from this study corroborate the results obtained by previous studies, indicating that the effect of group increases the survival of termite workers. We found that with increasing group size, decrease the per capita number of interactions per second. The survival of individuals is affected by group size, however it is not affected by interactions per capita per second for any of the studied families. However there is a clear trend in increasing the number of behaviors with increasing group size and social complexity.

1. INTRODUCCIÓN

Para los animales, vivir en grupo es un fenómeno ampliamente generalizado que puede observarse desde invertebrados hasta los mismos seres humanos (Krause y Ruxton, 2002). Para un individuo, el beneficio más evidente de vivir en grupo, es la disminución del riesgo de predación per cápita debido a un aumento en la vigilancia, dilución del riesgo de predación o confusión del predador, donde el predador tiene más dificultades para enfocarse en un individuo específico cuando éste se encuentra en un grupo grande. Otros beneficios son el aumento en la eficiencia de forrajeo e incremento de encuentros con potenciales parejas (Krause y Ruxton, 2002).

Sin embargo, vivir en grupo puede acarrear costos también. El individuo puede estar obligado a compartir recursos limitados, lo que puede conllevar a competencia por agregación o simplemente por dominancia jerárquica. Ciertas estrategias de predación actúan independientemente de la función antipredatoria del grupo y algunos predadores atacan preferencialmente grupos a individuos aislados. Con todo eso, la selección podría favorecer comportamientos que minimicen los costos, preservando los beneficios de vivir en grupo (Herczeg et al, 2009).

Un beneficio importante de la socialidad es el incremento en la sobrevivencia. En muchas especies gregarias, las interacciones sociales entre miembros del grupo tienen influencia en la fisiología o en el comportamiento de los individuos, al punto de que el aislamiento trae consecuencias para su desarrollo y sobrevivencia (Lihoreau y Rivault, 2008). Macacos infectados con el virus SIV (Virus de la Inmunodeficiencia de Simios) aumentaron en un 40% su tiempo de sobrevivencia (Capitano et al, 1998) y presentaron una mayor tolerancia a patógenos gastrointestinales (Schapiro et al, 2000) cuando estuvieron en grupo.

Estudios anteriores en termitas, sugieren que las interacciones sociales son muy importantes en el incremento de la sobrevivencia de los individuos hasta el punto en que la ausencia de interacciones contribuye a reducir la longevidad en

individuos solitarios (Santos et al, 2004; Santos et al, 2007; Miramontes y DeSouza, 2008; DeSouza et al, 2001; Miramontes y DeSouza, 1996).

Otro beneficio importante de la socialidad, es que provee la oportunidad para el intercambio de información entre los individuos, por ejemplo, los forrajeadores pueden comunicar a sus compañeros de nido, la localización de un recurso alimenticio o de una zona de forrajeo favorable (Deneubourg y Goss, 1989). Los insectos sociales, tales como termitas, hormigas, abejas y algunas avispa, son los más estudiados debido a que sus sociedades son compuestas por una gran cantidad de individuos, caracterizados por la simplicidad de su repertorio comportamental, su capacidad de aprendizaje, y el gran desarrollo de la comunicación (Wilson, 1971).

La mayoría de actividades en los insectos sociales no son reguladas por un controlador central (un líder o grupo de líderes), sino de una manera descentralizada, vía interacciones entre los individuos y de los individuos con su ambiente (Bonabeau, 1998; Green y Gordon, 2003, Green y Gordon, 2007; Gordon y Mehdiabadi, 1999). Dentro de la colonia, la asignación de tareas es el proceso que ajusta el número de obreros que realizan cada tarea de una manera adecuada a las necesidades de la colonia. Cada obrero usa la información local, incluyendo sus interacciones con otros obreros, para decidir cuál tarea desarrollar (Green y Gordon, 2003; Green y Gordon, 2007). Por lo tanto, los comportamientos colectivos complejos pueden emerger a partir de interacciones entre individuos que exhiben comportamientos simples, lo cuál puede ser explicado por las teorías de autoorganización y sistemas complejos adaptativos (Bonabeau et al, 1997).

La autoorganización puede definirse como un conjunto de mecanismos dinámicos mediante los cuales las estructuras de un sistema aparecen en un nivel global a partir de interacciones entre sus componentes de bajo nivel. En la teoría de autoorganización, las interacciones entre las unidades que componen el sistema son ejecutadas sobre la base de información puramente local, y el patrón global es una propiedad emergente del sistema. Una colonia de insectos sociales funciona como una unidad integrada que posee la habilidad para procesar una gran cantidad de

información de manera distribuida, tomar decisiones sobre cómo asignar individuos para varias tareas, coordinar las actividades de decenas o miles de obreros, emprender un enorme proyecto de construcción, con la capacidad también de ser flexible y resistente en respuesta a cambios externos y perturbaciones internas (Bonabeau, 1998).

Los insectos sociales cumplen varias propiedades que caracterizan los sistemas complejos adaptativos: (i) ausencia de un controlador global, (ii) adaptaciones continuas a condiciones ambientales cambiantes, (iii) individualidad de los componentes, cada insecto en la colonia es una entidad altamente autónoma, (iv) interacciones localizadas entre los componentes, las interacciones entre los individuos así como sus acciones, son locales, (v) No linealidad, las interacciones entre los individuos dan como resultado respuestas no lineales y algunas veces con efecto de "bola de nieve", (vi) flujo, una colonia se caracteriza por presentar flujo de nutrientes, energía, materiales e información (Bonabeau, 1998).

El análisis de las redes sociales es el estudio de los grupos sociales como redes de nodos (individuos) conectados por vínculos sociales. La aplicación de este análisis al comportamiento social, es una herramienta que ayuda a identificar y cuantificar atributos específicos de las relaciones sociales (Wey et al, 2008). Los Insectos sociales proporcionan un sistema de gran alcance para examinar cómo la dinámica de la red contribuye a la evolución de los sistemas biológicos complejos (Fewell, 2003).

Aunque las termitas son insectos sociales, la complejidad social varía en este orden de insectos. En un extremo del espectro social, algunas termitas viven en colonias pequeñas en las cuales el macho y la hembra reproductivos son ayudados por operarios y soldados temporales que en un futuro se convertirán en reproductores también. En el otro extremo, grandes colonias despliegan sociedades altamente complejas en las cuales los reproductores son asistidos por altruistas permanentes (obrerros y soldados estériles) (Shellman-Reeve, 1997).

La biología alimenticia fue indudablemente el factor más significativo que afectó la historia de vida y la evolución social en Isoptera (Traniello y Leuthold, 2000). Mastotermitidae, Hodotermitidae y Termopsidae son los linajes vivos más antiguos. Las termitas de estas tres familias junto con Kalotermitidae, Rhinotermitidae y Serritermitidae, se alimentan básicamente de madera seca o húmeda y poseen protozoarios simbiotes en su intestino anterior (Krishna, 1969; Abe y Higashi, 2001). La familia restante, Termitidae, con sus subfamilias más representativas Apicotermittinae, Termitinae y Nasutitermittinae, conforma un linaje más reciente. Termitidae exhibe una amplia diversidad (cerca del 80% de todas las especies del orden), una amplia variedad de especializaciones sociales y no posee simbiotes protozoarios (Krishna, 1969; Abe y Higashi, 2001). A continuación se presenta un árbol filogenético del Orden.

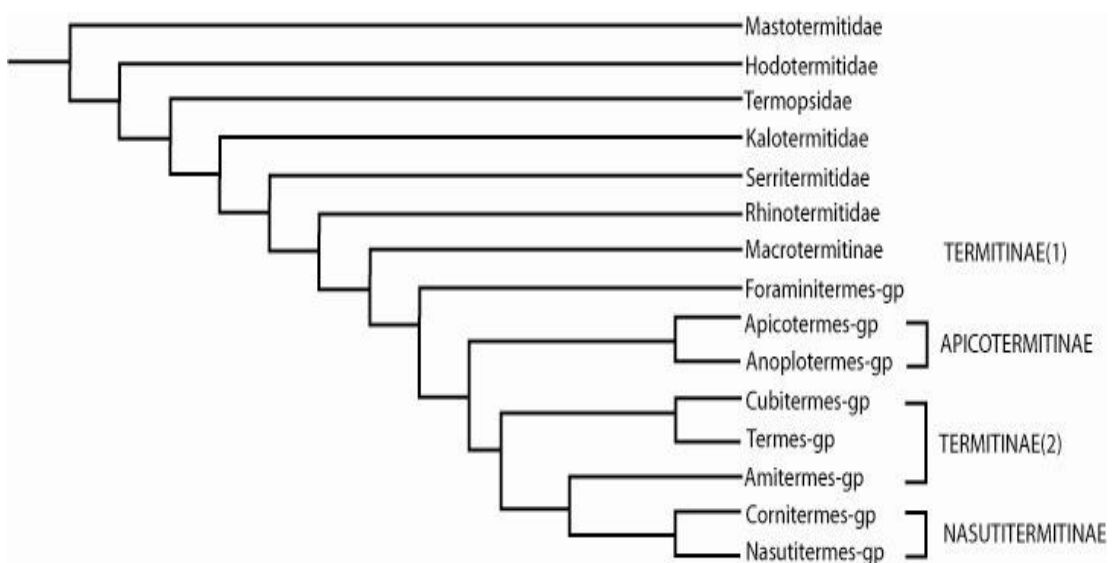


Fig. 1. Árbol Filogenético para Isoptera. Fuente: Eggleton 2000.

Las termitas presentan complejos comportamientos grupales de construcción de nido y forrajeamiento, sin embargo muchas modalidades de su comportamiento varían dentro de un continuum (Shellman-Reeve, 1997). La diversidad de comportamientos desarrollados por termitas van desde una simple excavación dentro de su recurso alimenticio, hasta la construcción sofisticada de nidos en forma de catedrales, con diferentes usos de recursos alimenticios desde la madera al humus y con diferentes simbiosis desde los protistas intestinales a los hongos cultivados (Bignell, 2000).

Las especies de Termopsidae y Kalotermitidae presentan nidos de "una pieza", es decir nidos establecidos en la misma fuente de alimento, donde el tamaño, crecimiento y longevidad de la colonia es severamente limitado por el tamaño de la pieza de madera. En esta área confinada, las familias viven juntas por mas de una generación, lo que favorece el altruismo reproductivo seleccionado por parentesco y que los reproductores primarios puedan favorecerse de las actividades de forrajeamiento de su progenie. Algunos individuos están cerca de un estado fértil, y la mayoría de los miembros de la colonia (excepto los soldados) tienen la capacidad de convertirse en reproductores funcionales en determinadas circunstancias (Thorne, 1997).

Hodotermitidae y la mayoría de especies de Rhinotermitidae construyen nidos "intermediarios", donde no siempre el nido se establece en la misma fuente de alimento y pueden albergar a una población mayor. Finalmente algunos Hodotermitidae, Rhinotermitidae y la mayoría de Termitidae, construyen nidos "separados", donde el nido es completamente separado del alimento. La mayoría de las 2000 especies existentes de Termitidae, presentan una estructura de la colonia altamente derivada, una clara división del trabajo, un rey longevo y una reina fisiogástrica, soldados y obreros estériles (excepto algunos obreros en circunstancias muy inusuales), un gran tamaño poblacional y comportamientos de forrajeo altamente organizados (Thorne, 1997). Esta evolución en los nidos se encuentra correlacionada con la evolución de la socialidad en termitas debido a la aparición de

la casta de obreros verdaderos, la cual no existe en las especies que presentan nidos de una pieza (Noirot y Darlington, 2000). (Figura 2).

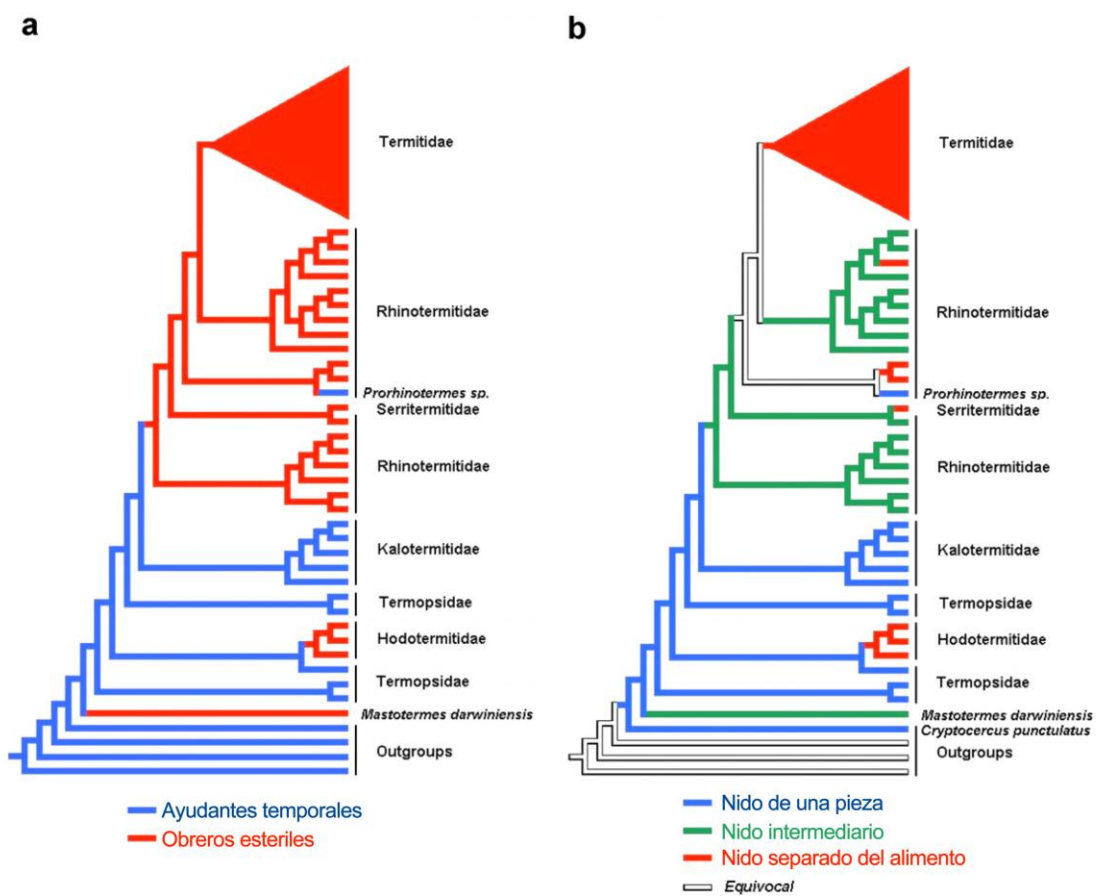


Figura 2. Arbol filogenético, comparando la presencia de (a) obreros estériles y (b) Tipos de nidos. Fuente: Inward *et al* 2007.

Los individuos de una colonia pertenecientes a cualquier especie de termitas intercambian información. No obstante, no todas las especies presentan el mismo grado de complejidad social. Debido a esto, el objetivo principal de este trabajo fue estudiar las interacciones entre obreros de termitas, ensayando las siguientes hipótesis:

1. Las interacciones per cápita incrementan proporcionalmente al tamaño de grupo y al grado de complejidad social (familias).

2. El aumento en la tasa de sobrevivencia de un individuo como beneficio por vivir dentro de un grupo, está relacionado con el incremento en las interacciones per cápita.

2. METODOLOGIA

Para ensayar las hipótesis de que el incremento de la sobrevivencia de los individuos se encuentra correlacionada con las interacciones per cápita, el tamaño de grupo y la complejidad social, se realizaron experimentos en laboratorio, utilizando obreros de 6 especies, los cuales representan una secuencia filogenética en Isoptera. Se empleó una especie de Kalotermitidae, una de Rhinotermitidae y 4 especies de Termitidae, todas ellas pertenecientes a subfamilias diferentes. Fueron empleados obreros porque son los principales responsables para las interacciones termita-termita tales como reconocimiento, alarma y comportamiento agonístico (Thorne, 1982).

Primero fueron separados los obreros de cada colonia, en diferentes tamaños de grupo y observada las interacciones sociales entre los individuos. Posteriormente fue calculada la sobrevivencia promedio de los individuos en cada tamaño de grupo y correlacionada con los respectivos datos de interacciones. Finalmente fueron comparados los resultados entre las tres familias de termitas empleadas en este estudio.

2.1 Colecta de colonias e identificación de las especies

El experimento fue realizado empleando obreros (de los primeros tres instares), provenientes de 17 colonias colectadas en Viçosa, estado de Minas Gerais, sureste de Brasil. Las colonias fueron colectadas en varios tipos de ecosistemas naturales y antrópicos, tales como bosques, potreros, huertos y casas (muebles).

Fueron colectadas 6 especies presentes en Brasil, que representan una secuencia filogenética de Isoptera (Figura 3). De la familia Kalotermitidae, fue colectada la especie *Cryptotermes brevis* Walker, 1853. De la familia Rhinotermitidae, fue colectada la especie *Coptotermes gestroi* Wasmann, 1896. De la familia Termitidae, fueron colectadas las especies *Grigiotermes* sp., *Dentispicotermes* sp. Emerson, 1949; *Cornitermes cumulans* Kollar, 1832 y *Nasutitermes* sp. Dudley, 1890. Estas 6 especies fueron escogidas de acuerdo a la

disponibilidad de colonias en la localidad, y de tamaños poblacionales suficientes de operarios en cada colonia para llevar a cabo el experimento.

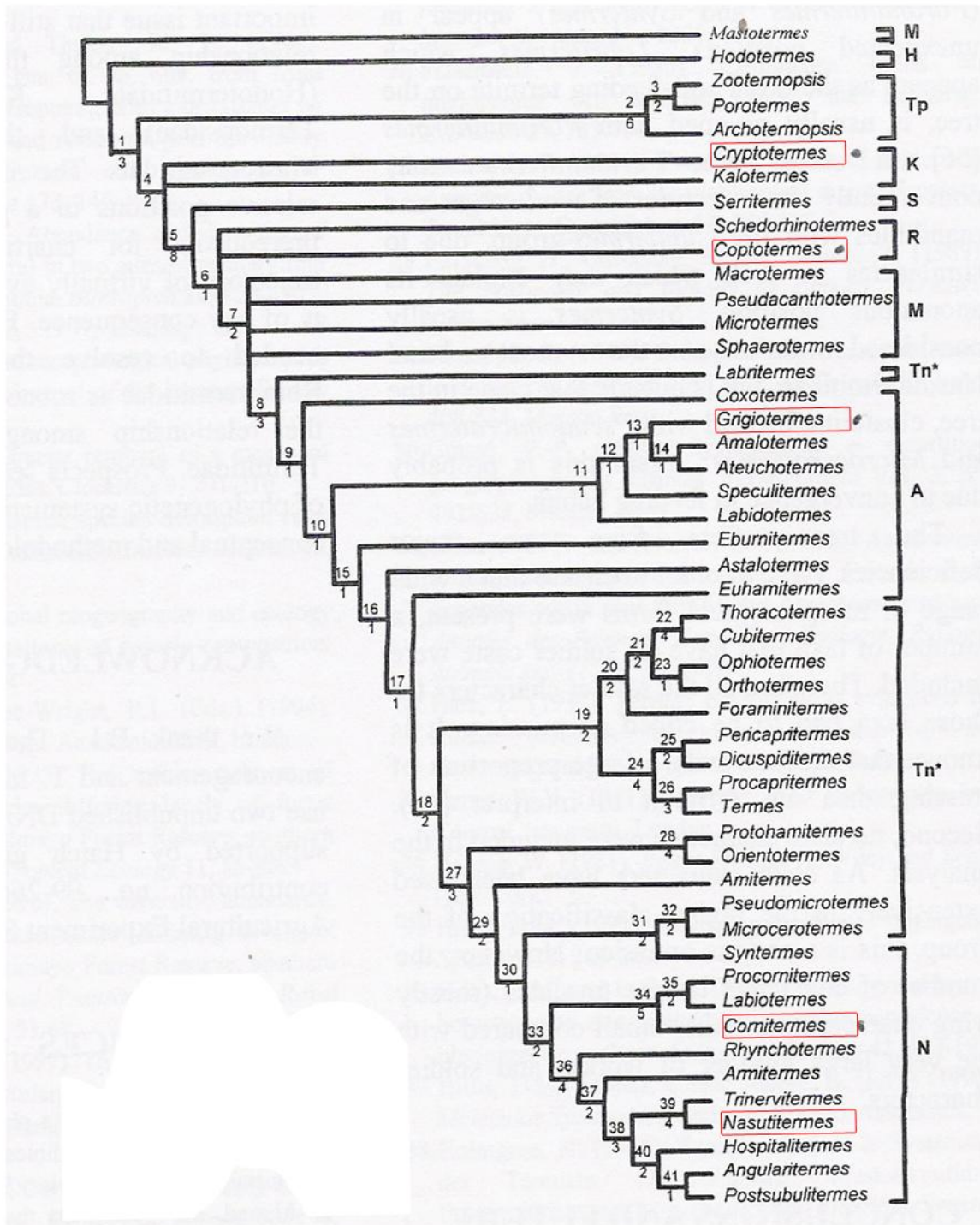


Figura3. Ubicación filogenética de las especies empleadas en el experimento en recuadro rojo. *Dentispicotermes* sp., perteneciente al grupo Tn, no se encuentra en este árbol filogenético. Árbol filogenético para Isoptera, basado en caracteres morfológicos y análisis de parsimonia. H, Hodotermitidae; Tp, Termopsidae; K, Kalotermitidae; S, Serritermitidae; R, Rhinotermitidae; M, Macrotermitinae; Tn, Termitinae; A, Apicotermitinae; N, Nasutitermitinae. Fuente: Kambhampati y Eggleton, 2000.

Se colectaron fragmentos de 3 termiteros diferentes para cada una de las especies, excepto para *Grigiotermes* sp. (para la cual se colectaron fragmentos de solo 2 termiteros), durante junio y julio del 2009.

Los fragmentos fueron extraídos del termitero original, guardados en bolsas plásticas, llevados al laboratorio y mantenidos en B.O.D. bajo oscuridad y temperatura constante (25° C) durante un intervalo de 5 horas para *Grigiotermes* sp., y *Dentispicotermes* sp., y 14 horas para las demás especies. Después de este tiempo de aclimatación se realizaron las observaciones de interacciones sociales entre los individuos. En el caso de *Grigiotermes* sp., y *Dentispicotermes* sp., el tiempo de aclimatación fue menor porque estas dos especies mostraron ser mas sensibles a las condiciones de laboratorio observándose una rápida desecación del exoesqueleto de los obreros en comparación con las otras especies.

Fueron colectados especímenes de obreros y soldados de cada colonia y depositados en la sección de Termitología del Museo Entomológico de la Universidad Federal de Viçosa. Los especímenes fueron identificados a nivel de género empleando la clave taxonómica para el neotrópico de Constantino (2002) , y a nivel de especie con la ayuda de especialistas del Museo de Zoología de São Paulo, y por comparación con los ejemplares de la colección de Termitología.

2.2 Experimento

Los obreros de cada colonia fueron separados en grupos de 1, 2, 4, 8, 16 y 20 individuos. Fueron escogidos números exponenciales para la cantidad de individuos em cada tamaño de grupo, excepto para el ultimo grupo, el cual fue de 20 individuos para facilitar la observación de interacciones entre todos los individuos. Cada grupo fue confinado dentro de una Caja de Petri de 15 cm de diámetro (previamente esterilizada a 280°C) que contenía como substrato vidrio jateado para permitir la movilidad de los individuos. A su vez, cada grupo fue confinado dentro de una circunferencia de acetato de tamaño proporcional a la cantidad de individuos para

mantener una densidad constante en todos los grupos (densidad = área de los individuos/área de la circunferencia de acetato).

$$D = a*N/A, \text{ donde:}$$

D = Densidad

a = Area media ocupada por un individuo

N = Cantidad de individuos

A = Área delimitada por la circunferencia

En el experimento no se suministró agua ni alimento a los individuos para evitar que estas variables afectaran la sobrevivencia de los individuos (Miramontes y DeSouza, 1996; DeSouza y Miramontes, 2004), sin embargo se mantuvo humedad constante dentro de la caja de Petri empleando un algodón humedecido con agua destilada, fuera de la circunferencia. Cada caja de Petri o grupo, es una unidad de muestreo.

2.3 Interacciones y comportamientos sociales

Fueron considerados como interacciones, los contactos entre individuos y vibración del cuerpo (comunicación entre los individuos), y clasificadas en diferentes tipos de comportamientos (Tabla 2). Para escoger los comportamientos sociales durante el experimento, primero se realizó una observación del repertorio comportamental de una colonia de *Cornitermes cumulans* (Termitidae) observando las interacciones de todos los obreros de cada grupo durante 1 minuto, empleando grupos de 2, 4, 8, 16 y 32 individuos. A partir de esas primeras observaciones, se decidió reducir el tamaño del grupo de 32 a 20 individuos para facilitar la observación y el registro de las interacciones o comportamientos. También se estandarizó el tiempo de observación a una relación media de 4 segundos por individuo para evitar sobreestimar los grupos pequeños y subestimar los grupos mayores. Entonces el grupo de 2 individuos fue observado durante 8 segundos, el de 4 durante 16 segundos, el de 8 durante 32 segundos, el de 16 durante 64 segundos y el de 20 durante 80 segundos.

|Las observaciones fueron realizadas con la ayuda de una lupa y de una grabadora de sonido para que el observador pudiera registrar vocalmente todas las observaciones y posteriormente realizar la transcripción de los datos registrados en las grabaciones. Fueron realizados 3 eventos de observación con intervalos de 6 horas y cada evento fue subdividido en 3, con intervalos de 10 minutos.

Tabla 1. Tipos de interacciones o actos comportamentales observados.

Tipo de acto	Descripción	Abreviación
1. Contacto	Contacto intencionado de un individuo con cualquier parte del cuerpo de otro.	CN
2. Antenaciones	Contacto de las antenas de un individuo con las antenas de otro.	AN
3. Vibraciones Espontaneas	Movimiento de atrás para adelante del cuerpo de un individuo sin recibir un estímulo táctil de otro individuo.	VE
4. Vibraciones Inducidas	Movimiento de atrás para adelante del cuerpo de un individuo después de recibir un estímulo táctil de otro individuo.	VI
5. Trofalaxis estomodeal	Contacto entre las mandíbulas encostadas de dos individuos que intercambian sustancias estomodeales.	TE
6. Trofalaxis proctodeal	Contacto entre las partes bucales de un individuo con la parte posterior del abdomen de otro, recibiendo sustancias proctodeales.	TP
7. Grooming	Contacto de las partes bucales de un individuo con cualquier parte del cuerpo de otro, haciendo movimientos horizontales.	GR
8. Transferencia	Contacto de las partes bucales de un individuo con las partes bucales de otro individuo transfiriendo o compartiendo material proctodeal obtenido de un tercer individuo.	TR

Después de cada evento de observación, cada caja de petri fue preservada en una bolsa de papel para prevenir que las señales químicas y sonoras de comunicación pudieran propagarse entre las cajas. Posteriormente las cajas fueron mantenidas en B.O.D. (bajo oscuridad y a 25°C).

2.4 Sobrevivencia

Con el fin de observar si las interacciones per cápita y el tamaño de grupo afectan la sobrevivência, fue calculada la sobrevivencia promedio de los individuos en cada uno de los tamaños de grupo y correlacionada con los respectivos datos de interacciones entre los obreros.

El test de sobrevivencia consistió en registrar el número de individuos muertos en intervalos de 2 horas (excepto de 10 PM a 8 AM) para *Grigiotermes* sp., y *Dentispicotermes* sp., y en intervalos de 6 horas para las demás especies, durante 5 semanas, o hasta la muerte de todos los individuos en cada grupo.

La muerte fue considerada cuando un individuo no presentaba ningún movimiento observado bajo el estéreo microscopio. Los individuos muertos no fueron retirados de la Caja de petri con el fin de comprobar si sufrían algún tipo de agresión o canibalismo. Cuando se presentó canibalismo, se registró el número de individuos atacados o mordidos.

2.5 Análisis estadísticos

Para realizar el cálculo de las interacciones per cápita, se realizo el conteo del número total de interacciones observadas en cada grupo, y se dividió entre el número de individuos en cada grupo. Adicionalmente, para evitar que la variable tiempo de observación en cada grupo afectaran los resultados, se procedió a dividir el número de interacciones per cápita previamente calculado, entre la cantidad de segundos observados para cada uno de los grupos. Similarmente se realizo este mismo cálculo para la frecuencia de comportamientos. Estos datos fueron posteriormente

analizados empleando modelos lineales generalizados. Las variables explicatorias fueron: (i) Tamaño de grupo: número de individuos en cada uno de los 5 grupos por cada colonia, (ii) Familia. En el análisis de sobrevivencia fueron calculados los tiempos promedio de sobrevivencia para cada uno de los tamaños de grupo, empleando la distribución de Weibull (Crawley 2007).

En todos los casos, la significancia ($P < 0.05$) se logró mediante la extracción de términos explicativos del modelo. Para las variables categóricas fue realizado el siguiente procedimiento: el modelo con todas las categorías fue comparado a través de una anova con el modelo simplificado donde las categorías más próximas eran unidas. Cuando el modelo completo era estadísticamente igual al modelo simplificado, fue adoptado el modelo simplificado. Se realizó el análisis de residuo para verificar la distribución del error y la idoneidad de los modelos empleados. Todos los análisis estadísticos se realizaron empleando el programa R (R Development Core Team, 2006).

3. RESULTADOS

3.1 Interacciones per cápita

El número de interacciones per cápita presentó un decremento proporcional al incremento del tamaño de grupo ($p < 0.001$, Figura 4), en cuanto que no presentó diferencia significativa entre las familias ($p > 0.05$, Tabla 2).

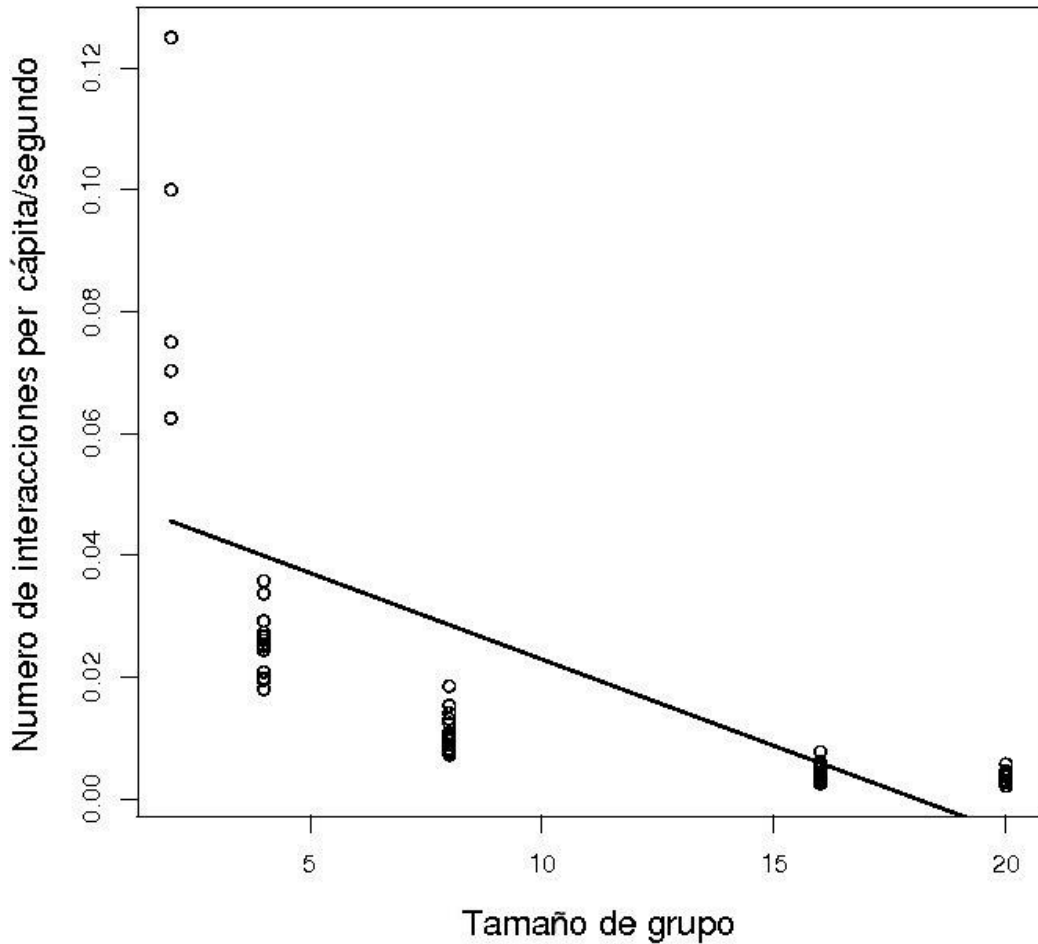


Figura 4. Número total de interacciones per cápita/segundo en relación al tamaño de grupo ($p < 0.0001$).

Tabla 2. Tabla del Análisis de desvío para el modelo lineal generalizado empleado para ensayar el efecto del tamaño de grupo y de la complejidad social sobre las interacciones per cápita/segundo.

	Df	Desvio	Pr(>F)
Modelo completo	5	0.033328	7.119 e-13
grupo	1	0.026699	1.386 e-13
familia	2	0.026419	0.6574
grupo:familia	2	0.026213	0.7341

3.2 Número de comportamientos

El número de comportamientos observados en cada grupo, incrementó de manera directamente proporcional con el tamaño de grupo ($p < 0.001$, Figura 5), presentando diferencia significativa entre las familias estudiadas (Tabla 3).

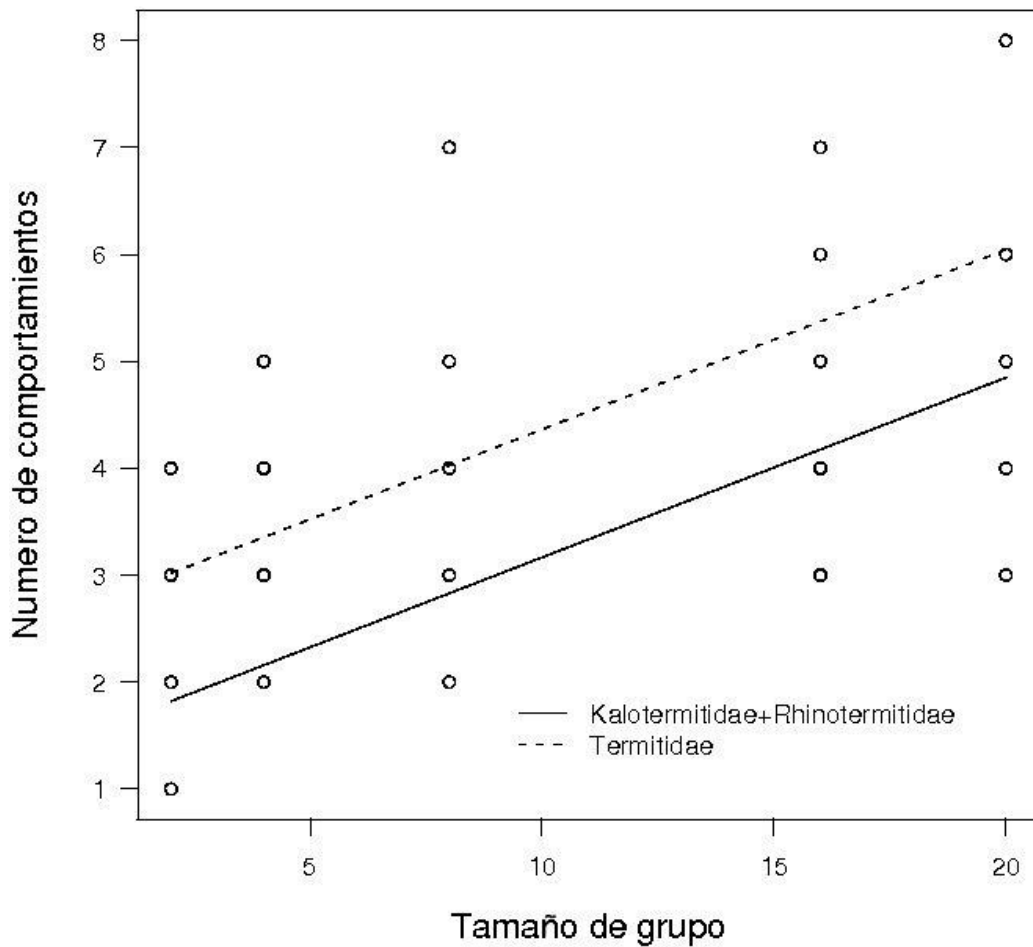


Figura 5. Número total de comportamientos presentados en Kalotermitidae, Rhinotermitidae y Termitidae (grupo, $p < 0.0001$; familia, $p < 0.0001$).

Tabla 3. Tabla del Análisis de desvío para el modelo lineal generalizado empleado para ensayar el efecto del tamaño de grupo y de la complejidad social sobre el número de comportamientos.

	Df	Desvio	Pr(>F)
Modelo completo	3	146.779	2.674 e-13
grupo	1	115.342	1.536 e-15
familia	1	27.812	5.971e-05
grupo:familia	1	3.625	0.08398
Residuo	81		

3.3 Clases de comportamientos

Cada uno de los 8 comportamientos observados fueron analizados para ver si su frecuencia era afectada por el tamaño de grupo y por la complejidad social (familias).

La frecuencia de antenaciones per cápita/segundo fueron afectadas por el tamaño de grupo ($p = 0.01301$) pero no por la complejidad social ($p = 0.2197$, Figura 6a). La frecuencia de contactos fueron afectados por el tamaño de grupo ($p < 0.0001$) pero no por la complejidad social ($p = 0.2016$, Figura 6b). La frecuencia de grooming per cápita/segundo fue afectado tanto por el tamaño de grupo ($p = 0.0001$) como por la complejidad social ($p = 0.01096$, Figura 6c). Tanto la frecuencia de vibraciones inducidas per cápita/segundo como de vibraciones espontáneas, fueron afectadas por el tamaño de grupo ($p = 0.0001938$ y $p = 0.05157$ respectivamente), pero no por la complejidad social. La frecuencia de transferencia per cápita/segundo de sustancias proctodeales fue observada solo en las termitas superiores y no fue afectada por el tamaño de grupo ($p = 0.09439$).

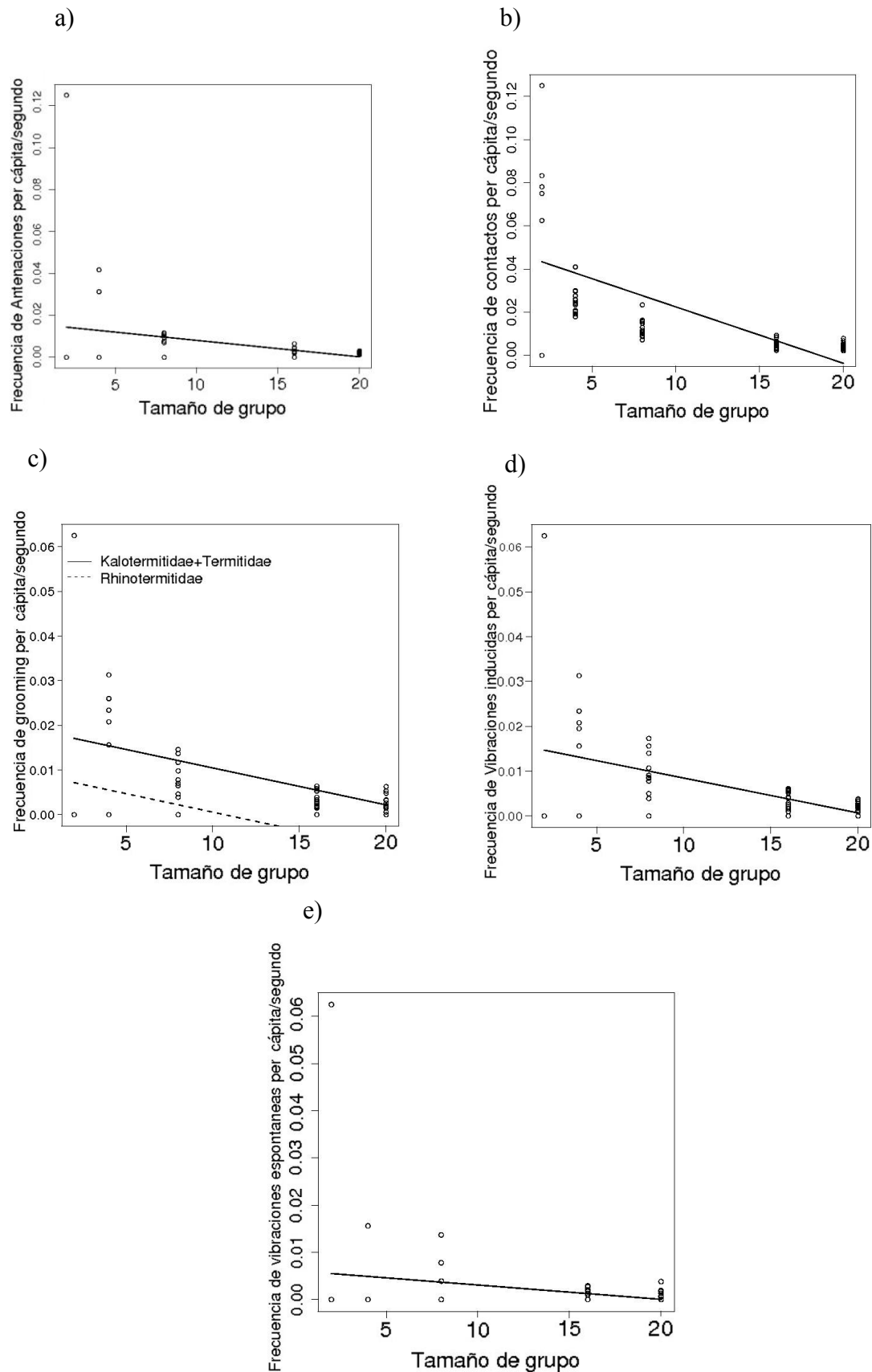


Figura 6. Frecuencia de comportamientos per cápita. a) Antenaciones (Grupo $p = 0.01301$); b) Contactos (Grupo $p < 0.001$); c) Grooming (Grupo < 0.001 , Familia $p = 0.01096$); d) Vibraciones inducidas (Grupo $p = 0.0001938$); e) Vibraciones espontáneas (Grupo $p = 0.05157$).

3.4 Sobrevivencia

El tiempo de sobrevivencia entre Kalotermitidae, Rhinotermitidae y Termitidae fue diferente ($p < 0.0001$), presentando Kalotermitidae una sobrevivencia significativamente mayor respecto a las demás especies (Figura 7).

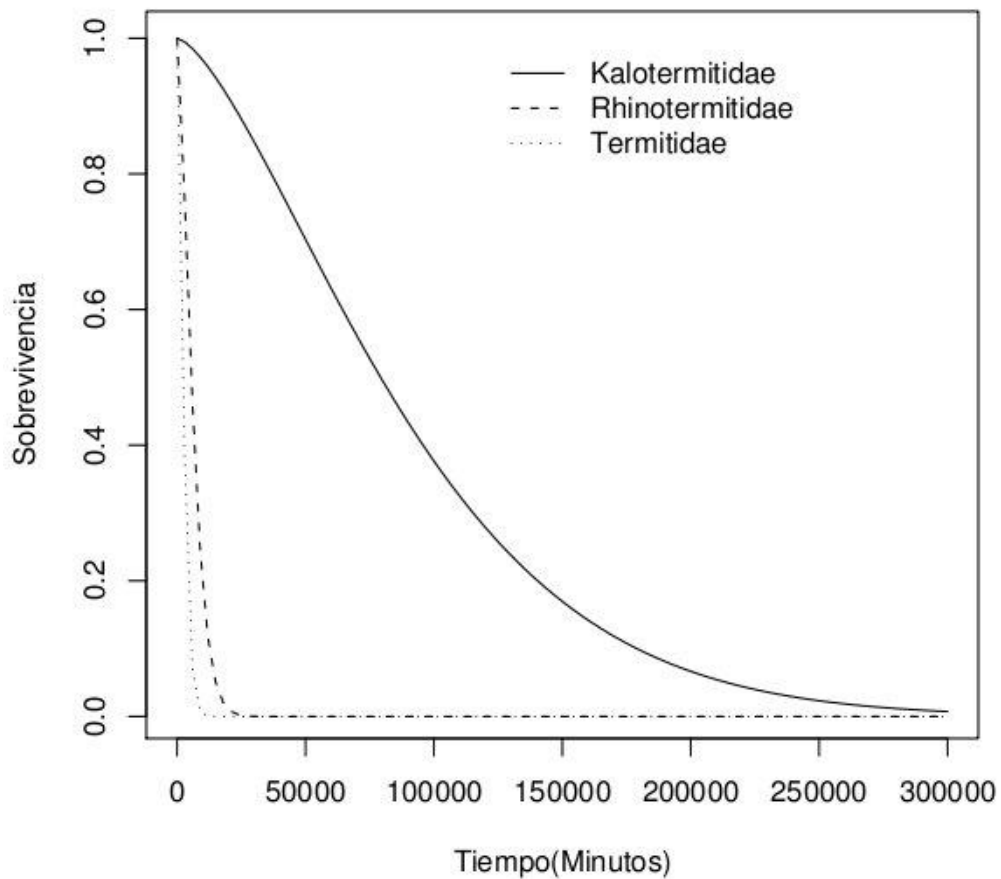


Figura 7. Proporción de obreros vivos de Kalotermitidae, Rhinotermitidae y Termitidae, en función del tiempo después de ser sometidos al experimento de interacciones presentado en la Figura 1, ($p < 0.0001$).

El tiempo de supervivencia fue significativamente diferente entre los tamaños de grupo para: Kalotermitidae ($p = 0.0286$, Figura 8), Rhinotermitidae ($p < 0.0003$, Figura 9) y Termitidae ($p < 0.0003$, Figura 10).

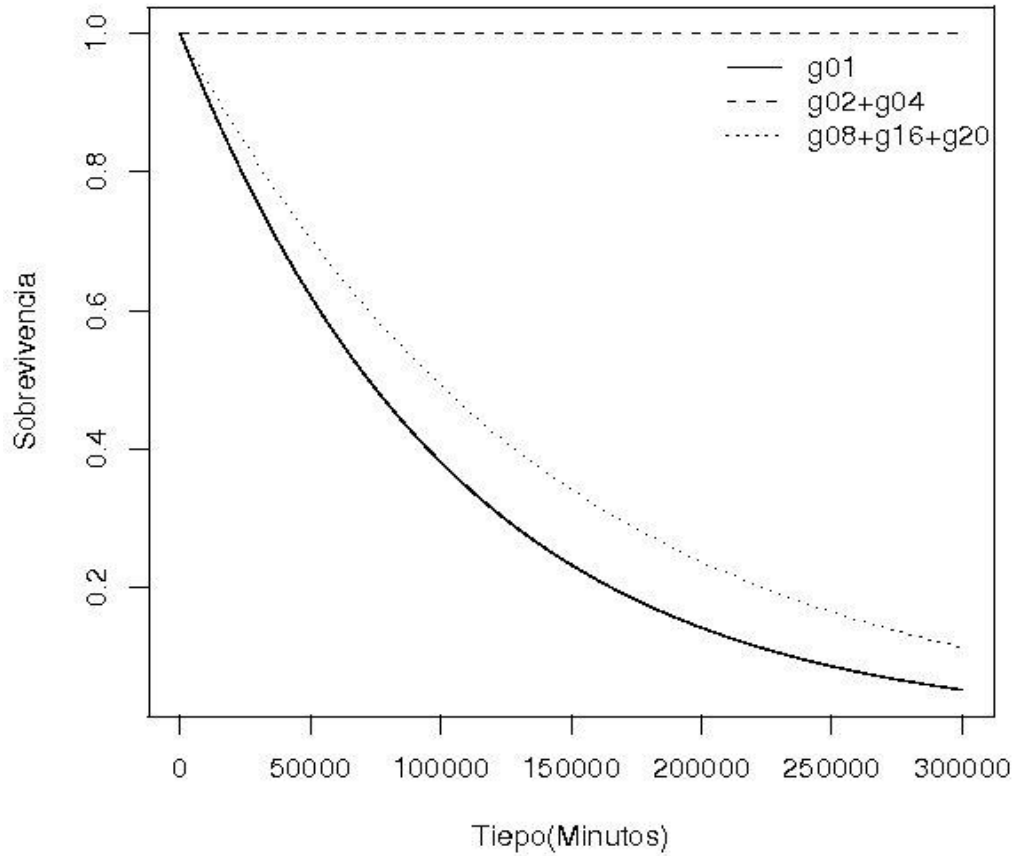


Figura 8. Proporción de obreros vivos de Kalotermitidae, en función del tiempo después de ser sometidos al experimento de interacciones presentado en la Figura 1, ($p = 0.0286$).

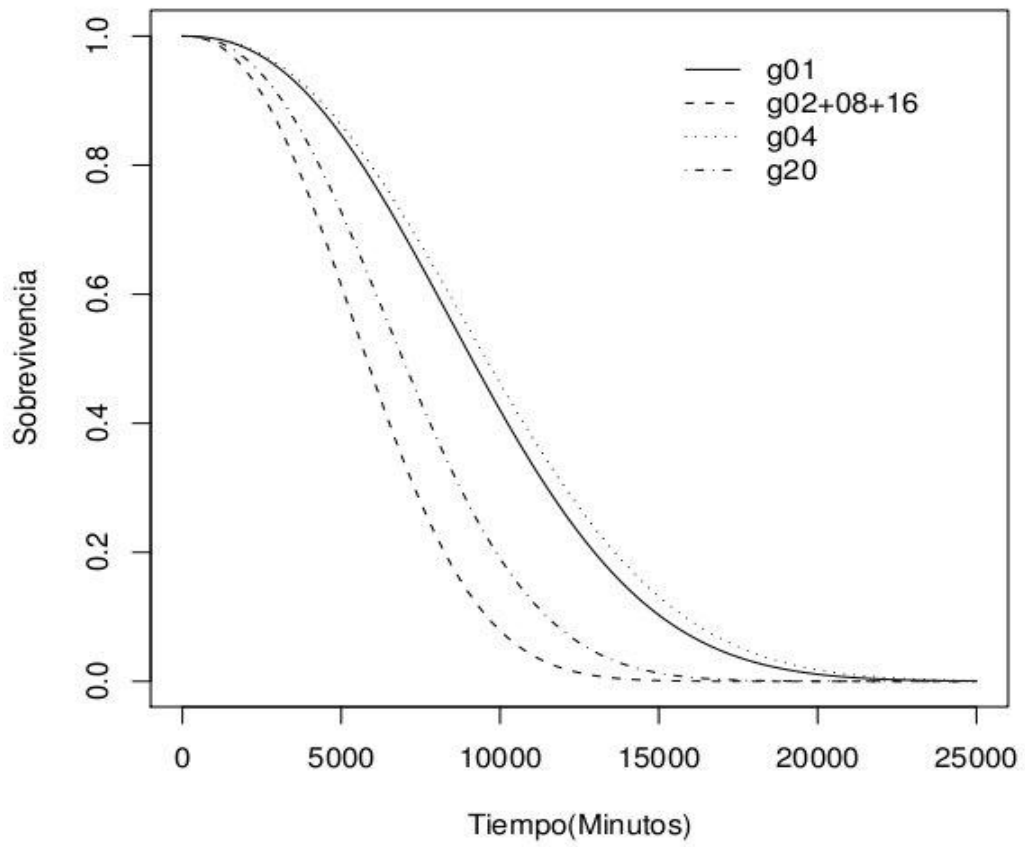


Figura 9. Proporción de obreros vivos de Rhinotermitidae, en función del tiempo después de ser sometidos al experimento de interacciones presentado en la Figura 1, ($p = 0.0003$).

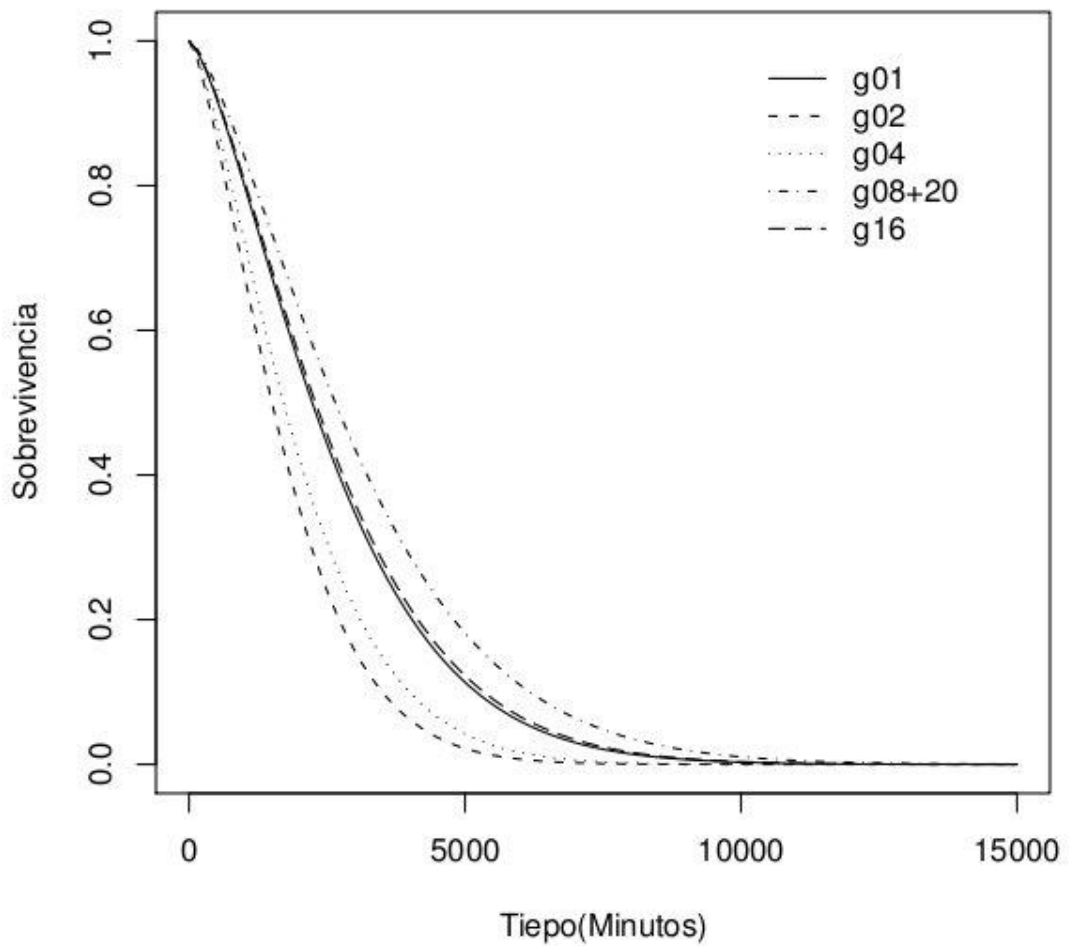


Figura 10. Proporción de obreros vivos de Termitidae en función del tiempo después de ser sometidos al experimento de interacciones presentado en la Figura 1, ($p = 0.0003$).

Dentro de termitidae, las especies que presentaron mayor longevidad fueron: *Nasutitermes* sp., seguida de *Cornitermes cumulans* y *Dentispicotermes* sp.

3.5 Relación entre las Interacciones per cápita/segundo con la sobrevivencia

Para Kalotermitidae, no se encontró relación significativa entre las interacciones per cápita con el tiempo medio de sobrevivencia de los individuos ($p = 0.1086$), así como para Rhinotermitidae ($p = 0.6895$) ni para Termitidae ($p = 0.1878$).

4. DISCUSIÓN

El decremento de interacciones per cápita proporcional al tamaño de grupo observado en nuestros resultados, puede deberse a dos propiedades que caracterizan los sistemas complejos adaptativos: (i) Agregación, una colonia de insectos es organizada en diferentes grupos de individuos que desarrollan diferentes tareas, por tanto a medida que se aumenta la cantidad de individuos se aumenta también la cantidad de estas agregaciones y por ende la especialización en la comunicación, es decir, no todos los individuos interactúan porque ya están predestinados a realizar determinada actividad y (ii) No linealidad, las interacciones entre individuos resultan en respuestas no lineales y muchas veces con efecto de "bola de nieve" (Bonabeau, 1998).

Por ejemplo, en abejas, las interacciones entre forrajeros que regresan al nido con forrajeros inactivos, estimulan el comportamiento de forrajeo (Fernandez et al, 2003). En otro caso, las abejas obreras se vuelven más activas después de recibir señales vibratorias (Lewis et al, 2002), y mordidas entre obreras de la avispa de papel, y también estimulan el forrajeo (O'Donnell, 2001). No obstante, no todas las obreras forrajeras, desarrollan la misma actividad en un determinado momento. Por ejemplo, dentro de un grupo de hormigas forrajeadoras, siempre existen individuos encargados de informar la ubicación y viabilidad del recurso, así como de mantener la cohesión entre los exploradores (Fewell, 2003). Las grandes especializaciones sociales, principalmente especializaciones dentro de las mismas castas en las termitas, permite que una colonia pueda responder eficientemente a situaciones cambiantes, sin la necesidad de que todos los individuos estén interactuando entre sí en un determinado momento o desarrollando el mismo comportamiento.

Hubo un incremento del número de comportamientos proporcional al tamaño de grupo para las tres familias (Fig. 5), lo cual puede ser explicado de acuerdo a la teoría de auto organización, donde la emergencia de nuevos comportamientos puede ser una propiedad emergente del sistema, en este caso,

cada tamaño de grupo. Por ejemplo, si un individuo se encuentra solo, puede presentar el comportamiento de vibración, para llamar a otros individuos. En un grupo de 2 individuos, cada uno podría presentar el comportamiento de vibración y el de trofalaxis estomodeal, contabilizando por tanto 2 comportamientos per cápita. Mientras que en un grupo donde existan 3 individuos, además del comportamiento de vibración y el de trofalaxis estomodeal, el tercer individuo podría desarrollar el de transferencia de material proctodeal. Para tamaños de grupo mayores podrían existir comportamientos que emerjan a partir de una cantidad mínima de individuos.

Como podemos observar, el grupo funciona como un sistema autoorganizado, donde las propiedades emergentes aparecen a un nivel global a partir de las interacciones de sus componentes, sin que cada componente necesariamente demuestre todas las propiedades del sistema. De la misma manera podemos ver que un grupo a medida que aumenta en tamaño, puede presentar un gran flujo de información y de interactividad, sin que todos los individuos se encuentren interactuando, es decir, sin necesidad de que exista un incremento en las interacciones per cápita.

La sobrevivencia de Kalotermitidae fue significativamente mayor que la sobrevivencia de las otras dos familias (Figura 7), probablemente debido a las grandes diferencias en la biología de estos organismos. *Cryptotermes brevis*, la especie de Kalotermitidae empleada en este estudio, presentó mayor sobrevivencia, posiblemente debido a que: (i) esta especie presenta una gran tolerancia a condiciones de baja humedad ambiental por estar adaptada a vivir dentro de madera seca, (ii) fisiológicamente los individuos presentan tasas de actividad bajas, debido a que ambientalmente las colonias se desarrollan en condiciones de confinamiento dentro de piezas de madera, movilizándose poco para forrajear y para huir de depredadores, (iii) los individuos al presentar una dieta de madera seca, probablemente desarrollan tasas de digestión más lenta, lo que permitiría una mayor tolerancia a las condiciones de inanición del experimento.

Según nuestros resultados, en las tres familias los tamaños de grupo presentaron tiempos de sobrevivencia significativamente diferentes entre sí, lo cual significa que la sobrevivencia de los individuos es influenciada por el efecto de grupo (Santos et al, 2004; Santos et al, 2007; Miramontes y DeSouza, 2008; DeSouza et al, 2001; Miramontes y DeSouza, 1996). No obstante, el tiempo medio de sobrevivencia de los individuos en cada uno de los tamaños de grupo, fue diferente para cada una de las familias.

En Kalotermitidae, los individuos presentaron un tiempo de sobrevivencia mayor en los tamaños de grupo pequeños en comparación con los grupos grandes (Figura 8). Esto puede deberse a que las colonias de esta familia presentan tamaños poblacionales pequeños y por tanto es ventajoso para ellas vivir en grupos pequeños. Adicionalmente, Kalotermitidae presenta una complejidad social menor debido a que la casta de obrero es temporal y todos los individuos retienen la capacidad de reproducirse (Thorne, 1997). Esto pudo ser corroborado durante el experimento, ya que en algunos grupos las obreras colocaron huevos. Por otra parte, en los grupos mayores se observó canibalismo.

En Rhinotermitidae, los individuos presentaron un tiempo de sobrevivencia mayor en el grupo de 4 individuos seguido del grupo de 20 individuos, mientras que el grupo de 2, 8 y 16 individuos presentaron una sobrevivencia similar (Figura 9). Esto quiere decir que no existe un patrón claro respecto al tamaño de grupo y la sobrevivencia de los individuos, lo cual nos corrobora que Rhinotermitidae es una familia que se encuentra en transición entre los linajes con menor complejidad social (Kalotermitidae), y los linajes con mayor complejidad social (Termitidae).

En Termitidae, los individuos presentaron un tiempo de sobrevivencia mayor en el grupo de 8 y 20 individuos, seguido del grupo de 16 individuos (Figura 10). La sobrevivencia de los individuos no fue afectada por las

interacciones per cápita para ninguna de las especies estudiadas, lo que significa que probablemente es algún comportamiento específico o un conjunto de factores relacionados con la socialidad, el responsable del incremento en la sobrevivencia como beneficio de la socialidad.

5. CONCLUSIONES

1. Con el incremento en el tamaño de grupo, existe una disminución en el número de interacciones per cápita, debido a que el grupo funciona como un sistema auto organizado donde la información y las actividades se desarrollan de manera mas especializada. Esta especialización permite que el grupo responda de una manera efectiva ante las condiciones cambiantes sin necesitar que todos los individuos se encuentren activos.
2. La sobrevivencia de los individuos es afectada por el tamaño de grupo, sin embargo no es afectada por las interacciones per cápita para ninguna de las especies estudiadas, lo que significa que probablemente es algún comportamiento específico o un conjunto de factores relacionados con la socialidad, los responsables del incremento en la sobrevivencia.
3. Existe una clara tendencia en el aumento del número de comportamientos con el incremento del tamaño del grupo y con la complejidad social.

Los resultados obtenidos en este trabajo corroboran los resultados obtenidos por estudios anteriores, según los cuales el efecto de grupo aumenta la sobrevivencia de obreros de termitas, tanto para las termitas superiores como para las termitas inferiores.

La frecuencia per cápita de interacciones sociales decreció con el aumento del tamaño de grupo, lo cual evidencia una mayor especialización donde no todos los individuos interactúan. Sin embargo, el grupo como un todo responde de una manera mas efectiva al ambiente. El incremento en la cantidad de comportamientos en Termitidae evidencia una mayor complejidad social debido en gran parte a los hábitos de forrajeo mas especializados en esta familia y a la presencia de castas estériles.

6. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Abe T. y Higashi M. 2001. Isoptera. In: Encyclopedia of biodiversity, volume 3. Academic Press.
- Bignell E. 2000. Introduction to symbiosis. In: Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. T. Abe *et al* (eds.). 189-208 pp.
- Bonabeau E. *et al*. Self-organization in social insects. 1997. *TREE*. 12: 188-193.
- Bonabeau E. 1998. Social insect colonies as complex adaptive systems. *Ecosystems*. 1: 437-433.
- Capitano *et al*. 1998. Social stress results in altered glucocorticoid regulation and shorter survival in simian acquired immune deficiency syndrome. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 95: 4714-4719.
- Crawley M. 2007. The R book. Jhon Wiley & Sons Ltd. England. 951 pp.
- Deneuborg J. y Goss S. 1989. Collective patterns and decision-making. *Ethology, Ecology and Evolution*. 1: 295-311.
- DeSouza O. *et al*. 2001. Social facilitation affecting tolerance to poisoning in termites (Insecta: Isoptera). *Insectes soc*. 48: 21-24.
- DeSouza O. y Miramontes O. 2004. Non-asymptotic trends in the social facilitated survival of termites (Isoptera). *Sociobiology*. 44: 1-11.
- Eggleton P. 2000. Global patterns of termite diversity. In: Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. T. Abe *et al* (eds.). 25-51 pp.

- Fernandez P. *et al.* 2003. Reward rate and forager activation in honeybees: recruiting mechanisms and temporal distribution of arrivals. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54:80-87.
- Fewell J. 2003. Social insect networks. *Science.* 301: 1867-1870.
- Gordon D. y Mehdiabadi N. 1999. Encounter rate and task allocation in harvester ants. *Behav Ecol sociobiol.* 45: 370-377.
- Greene M. y Gordon D. 2003. Cuticular hydrocarbons inform task decision. *Nature.* 423:32.
- Greene M. y Gordon D. 2007. Interaction rate informs harvester ant task decision. *Behavioral ecology.* 18: 451-455.
- Herczeg G. *et al.* 2009. The social cost of shoaling covaries with predation risk in nine-spined stickleback, *Pungitius pungitius*, populations. *Animal behavior.* 77: 575-580.
- Inward *et al.* 2007. A comprehensive phylogenetic analysis of térmites (Isoptera), illuminates key aspects of their evolutionary biology. *Mol. Phylogenet. Evol.* [Doii10.1016/j.ympev.2007.05.014](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.05.014).
- Kambhampati S. y Eggleton P. 2000. Taxonomy and phylogeny of térmites. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology.* T. Abe *et al* (eds.). 1-23 pp.
- Krause J. y Ruxton G. 2002. *Living in Groups.* Oxford University Press, Oxford.
- Krishna K. 1969. What are termites? Their social organization. In: *Biology of termites.* Volume 1. Academic Press. Pp 1-17.

Lewis *et al.* 2002. Factors influencing the selection of recipients by workers performing vibration signals in colonies of the honeybee, *Apis mellifera*. *Anim. Behav.* 63: 361-367.

Lihoreau M. y Rivault C. 2008. Tactile stimuli trigger group effects in cockroach aggregations. *Animal behaviour.* 75: 1965-1972.

Miramontes O. y DeSouza O. 1996. The nonlinear dynamics of survival and social facilitation in termites. *J. Theor. Biol.* 181: 373-380.

Miramontes O. y DeSouza O. 2008. Individual basis for collective behaviour in the termite, *Cornitermes cumulans*. *Journal of insect science.* 8: 1-11.

Noirot C. y Darlington J. 2000. Termite nests: architecture, regulation and defence. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. T. Abe *et al* (eds.). 121-139 pp.

O'Donnell S. 2001. Worker biting interactions and task performance in a swarm-founding eusocial wasp (*Polybia occidentalis*, Hymenoptera: Vespidae). *Behavioral Ecology.* 12: 353-359.

R Development Core Team (2005). *R: A language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
URL [http:// www. R-project.org](http://www.R-project.org).

Santos C. *et al.* 2004. Social facilitation attenuating insecticide-driven stress in termites (Isoptera: Nasutitermitinae). *Sociobiology* 44: 1-7.

Santos C. *et al.* 2007. Social facilitation attenuating insecticide-driven stress in termites (Isoptera: Nasutitermitinae). *Sociobiology.* 44: 539-545.

Shapirto *et al* 2000. A comparison of cell-mediated immune response in rhesus macaques housed singly, in pairs, or in groups. *Applied Animal Behaviour Science*. 68: 67-84.

Shelman-Reeve J. 1997. The spectrum of sociality in termites. In: The Evolution of social behavior in Insects and Arachnids. J.C. Choe and B.J. Crespi Editors. 52-93 pp.

Thorne B. 1982. Termite-termite interactions: workers as an agonistic caste. *Psyche*. 89: 133-150.

Thorne B. 1997. Evolution of eusociality in termites. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 27-54.

Traniello J. y Leuthold R. 2000. Behaviour and ecology of foraging in termites. In: Termites: Evolution, sociality, symbioses, ecology. T Abe *et al* (eds).

Wey T. *et al*. 2008. Social network analysis of animal behavior: a promising tool for the study of sociality. *Animal behaviour*. 75: 333-344.

Wilson, E. 1971. The insect societies. Harvard University Cambridge. 548 pp.