

MARCO PAULO MACEDO GUIMARÃES

**A MANUTENÇÃO DA MURALHA: O INVESTIMENTO
DIFERENCIAL NO REPARO DE DANOS EM PAREDES DE
CUPINZEIROS**

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
2018

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

G963m
2018
Guimarães, Marco Paulo Macedo, 1980-
A manutenção da muralha : o investimento diferencial no
reparo de danos em paredes de cupinzeiros / Marco Paulo
Macedo Guimarães. – Viçosa, MG, 2018.
ix, 32 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

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

1. *Cornitermes cumulans* - Ninhos. 2. Térmita - Habitat -
Conservação. 3. Térmita - Comportamento. 4. Alometria.
5. Sociedades de insetos. I. Universidade Federal de Viçosa.
Departamento de Entomologia. Program de Pós-Graduação em
Entomologia. II. Título.

CDD 22. ed. 595.736

MARCO PAULO MACEDO GUIMARÃES

**A MANUTENÇÃO DA MURALHA: O INVESTIMENTO
DIFERENCIAL NO REPARO DE DANOS EM PAREDES DE
CUPINZEIROS**

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: 31 de julho de 2018.

Vinícius Barros Rodrigues

Flávia Maria da Silva Carmo

Og Francisco Fonseca de Souza
(Orientador)

Para os meus pais, minhas irmãs e para Nívia.

"A mind is like a parachute. It doesn't work if it is not open." Frank Zappa

Agradecimentos

Aos meus pais, Marcelo e Marilda, por toda dedicação em me ensinar valores, pelo apoio nas minhas decisões e pelo amor incondicional.

Às minhas irmãs Anas, Ana Paula e Ana Cristina, que me suportaram e me apoiaram durante toda a minha vida.

Aos catarrentos Matheus, Mariana e Maria, que são uma fonte de inspiração.

À Dona Ângela e ao Du que me receberam e me ajudaram muito quando cheguei em Viçosa.

Aos termitóides e ex-termitóides Vinícius, Yuri, Lara, Diogo, Lívia, Julieth, Kleber e Renan, que de alguma forma me ajudaram nas coletas e nos experimentos. Em especial ao Zé Roxinol pela parceria, conselhos, sugestões e críticas em todo o trabalho, parceiro do início ao fim.

Ao professor Og, por me ensinar o que é fazer pesquisa, pelos conselhos e pela paciência.

Aos técnicos administrativos do departamento. Em especial à Eliane que me deu muito apoio nos trâmites administrativos.

Ao Vinícius e a Flávia pela participação na banca.

À Universidade Federal de Viçosa, ao Programa de Pós Graduação em Entomologia e ao Departamento de Entomologia por toda a estrutura oferecida.

À CAPES pela bolsa de mestrado.

À Nívia pela lealdade, pelos conselhos e por me ajudar nos momentos difíceis. Sem você eu não viria para Viçosa. Estamos juntos para o que der e vier.

Sumário

Lista de Figuras	vi
Lista de Tabelas	vii
Resumo	viii
Abstract	ix
1 Introdução geral	1
2 Decaimento alométrico da taxa de reparo das paredes do ninho em <i>Cornitermes cumulans</i> (Blattodea: Termitidae)	13
2.1 Introdução	13
2.2 Materiais e Método	14
2.2.1 Espécie foco	14
2.2.2 Área de estudo	15
2.2.3 Amostragens e coleta de dados	15
2.2.4 Análise dos dados	17
2.3 Resultados	19
2.3.1 Taxa de reparo	19
2.3.2 Crescimento dos ninhos	20
2.3.3 Espessura da parede dos ninhos	21
2.4 Discussão	23
3 Conclusões	31

Lista de Figuras

- 2.1 Esquema do cálculo do volume do ninho de *Cornitemes cumulans* e 5% do volume danificado, após 24 horas a reconstrução feita pelos operários de por *C. cumulans* da área danificada foi coletado e processado para medir este reconstruído. 17
- 2.2 Relação entre o volume do ninho e a proporção de reparo de danos artificiais. Cada ponto representa um único ninho. O eixo x representa o volume dos ninhos em litros. O eixo y representa a proporção do volume reparado em relação ao volume danificado. As curvas significam ajustes distintos e cada uma para um determinado expoente. A linha pontilhada refere-se ao modelo de decaimento alométrico e a linha contínua refere-se ao modelo da TME. Ambas as curvas diferem significativamente da hipótese nula ($p = 0,00011$; $F_{[1;29]} = 20,084$) e não diferem entre si ($p = 0,0569$; $F_{[2;29]} = 3,9313$). 20
- 2.3 Taxa de crescimento do ninho após seis meses. Cada ponto representa um único ninho. O eixo x representa o volume final do ninho em litros. O eixo y representa a razão entre o volume final e o volume inicial dos ninhos. A curva representa o declínio na taxa de crescimento dos ninhos após seis meses. Ninhos de menor volume crescem mais do que ninhos de maior volume ($p = 0,01889$; $F_{[1;20]} = 6,5264$). 21
- 2.4 Relação entre o volume do ninho e a espessura da parede. Cada ponto representa um único ninho. O eixo x representa a espessura da parede do ninho em centímetros (cm). O eixo y representa o volume dos ninhos. A curva representa o aumento da espessura da parede dos ninhos com o aumento do volume ($p = 0,0011$; $F_{[1;20]} = 14,493$). 22

Lista de Tabelas

- 2.1 Os efeitos do volume do ninho de *C. cumulans* na (i) Taxa de reparo, (ii) Espessura da parede e (iii) Crescimento do ninho . 22

Resumo

GUIMARÃES, Marco Paulo Macedo, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2018. **A manutenção da muralha: o investimento diferencial no reparo de danos em paredes de cupinzeiros.** Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza.

Os cupins têm sua estrutura e função afetadas pelo tamanho de seus ninhos. A parede do ninho de cupins é construída e reparada pelos operários, que também desempenham outras funções importantes, como o forrageamento. Ao atingir um determinado tamanho, as colônias entram na fase reprodutiva, o que aumenta a demanda por alimento. Além disso, ninhos maiores apresentariam paredes mais espessas e curadas, o que reduziria as demandas de segurança, já que essas paredes resistiriam a ataques de maneira mais confiável do que as de ninhos pequenos. Isso poderia levar os operários a mudar suas prioridades de construção para forrageamento e, como consequência, seria possível detectar uma relação inversa entre o tamanho do ninho e a atividade de construção. Em outras palavras, o reparo de danos na parede do cupinzeiro torna-se menos urgente e menos importante para colônias maiores, e essa é a hipótese testada aqui. Os nossos resultados mostram que (i) o reparo de danos na parede de ninhos de volumes menores é mais rápido do que em ninhos maiores, indicando que os ninhos menores são reparados com mais urgência do que ninhos de dimensões maiores e (ii) ninhos menores têm paredes mais finas do que ninhos maiores, tornando os reparos mais necessários nestes ninhos. Concluímos que ao longo da ontogenia da colônia a parede do ninho é consolidada e isso pode indicar que ninhos maiores podem priorizar a atividade dos operários em outras atividades, além da construção e reparo da parede do ninho.

Abstract

GUIMARÃES, Marco Paulo Macedo, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2018. **The maintenance of the wall: the differential investment in damage repair on termite walls.** Advisor: Og Francisco Fonseca de Souza.

Termites have their structure and function affected by the size of their nests. The wall of the termite nest is constructed and repaired by the workers, which also perform other important functions such as foraging. Upon reaching a given size, the colonies enter the reproductive phase, which raises the demand for food. Additionally, bigger nests would present thicker and cured walls which would reduce security demands, as these walls would resist attacks more reliably than those in small nests. These could lead the workers to switch their priorities from building to foraging and, as a consequence, one would detect an inverse relationship between nest size and building activity. In other words, damage repair on the termitarium wall becomes less urgent and less important for larger colonies, and that is the hypothesis tested here. Our results show that (i) the repair of damage on the wall of nests of smaller volumes is faster than in larger nests, indicating that nests in smaller nests are repaired more urgently than larger nests and (ii) smaller nests have thinner walls than larger nests making repairs more needed in such nests. We conclude that along the ontogeny of the colony the nest wall is consolidated and this may indicate that larger nests can prioritize the activity of the workers in other activities, besides the construction and repair of the nest wall.

Capítulo 1

Introdução geral

Nos animais, o tamanho de cada órgão tem uma relação específica com o tamanho total do corpo (Stern & Emlen, 1999). A relação entre o tamanho de um organismo e o tamanho de alguma de suas partes (por exemplo, a relação entre o tamanho do cérebro e o tamanho do corpo) mostra que os animais com corpos maiores têm cérebros maiores (Moore *et al.*, 2011). Tais relações podem ser estudadas durante o crescimento de um indivíduo, entre diferentes indivíduos de uma espécie ou entre organismos de espécies diferentes (Ridley, 2009). A relação entre as taxas de crescimento das partes do corpo de um organismo vivo que diferem do crescimento dos seus corpos é chamada de alometria. Esses padrões de tamanho de órgão em relação ao tamanho total do corpo têm intrigado pesquisadores de diversas áreas de estudo.

O termo alometria foi proposto por Julian Huxley e Georges Tessier (Huxley & Teissier, 1936), quando aplicaram o conceito ao fenômeno do crescimento relativo. Anteriormente, Huxley estudou o crescimento exagerado da garra (quela) do caranguejo violinista macho *Unca pugnax* (Huxley, 1924; Huxley & Teissier, 1936). Neste estudo, foram comparadas as medidas do tamanho do corpo e do tamanho da quela dos caranguejos em diferentes estágios de desenvolvimento. Assim, foi possível traçar a rela-

ção entre do tamanho do corpo e o tamanho da quela dos caranguejos. O resultado foi uma relação curvilínea que foi linearizada quando os dados foram plotados em uma escala logarítmica e o declive dessa linha era mais íngreme do que 1. Huxley então demonstrou que para qualquer aumento no tamanho do corpo ao longo do tempo havia um aumento proporcionalmente maior no tamanho da quela do caranguejo. Desta forma, foi demonstrado que a quela do caranguejo cresce exageradamente porque ela cresce mais rápido do que o restante do corpo. Posteriormente, o mesmo experimento foi repetido e comprovado por [Miller \(1973\)](#). Sendo assim, a alometria, em seu sentido mais amplo, *descreve como as características das criaturas vivas mudam desproporcionalmente com o seu tamanho* ([Huxley & Teissier, 1936](#)).

Apesar de ser citado como criador do conceito de alometria, Huxley não foi o primeiro a examinar as relações de escala entre o tamanho do órgão e o crescimento do corpo de animais. Vários pesquisadores observaram fenômenos semelhantes em outros órgãos e em outras espécies e assim, cada pesquisador produziu sua própria nomenclatura ([Thompson, 1917](#); [Gayon, 2000](#)). Observando isso, Huxley e Tessier unificaram tais estudos de escala biológica e criaram um conceito, cujo objetivo era propor uma terminologia que descrevesse as relações de escala. A partir disso, os autores identificaram que muitas relações de escala, quando plotadas em escala log-log eram lineares e que essas relações poderiam ser descritas usando a equação:

$$y = ax^b \tag{1.1}$$

ou na forma linearizada:

$$\log y = b \log(x) + \log(a) \tag{1.2}$$

onde x é a variável independente, ou seja o tamanho do corpo, y é a variável dependente. Por exemplo o tamanho do órgão, a é o intercepto da curva no eixo y e b é a inclinação da curva, também conhecido como coeficiente alométrico.

Quando x e y são tamanhos de corpo e órgão em diferentes estágios de desenvolvimento, o coeficiente alométrico captura a taxa de crescimento diferencial entre o órgão e o corpo como um todo. Quando o órgão tem uma taxa de crescimento maior do que o corpo inteiro (por exemplo, a quela do caranguejo violinista masculino) ($b > 1$), é chamado de alometria positiva ou hiperalometria. Quando o órgão tem uma taxa de crescimento menor que o corpo como um todo ($b < 1$), é chamado de alometria negativa ou hipoalometria (Huxley & Teissier, 1936).

As equações alométricas, além de serem predominantes na biologia, têm diversas aplicações. Na medicina, as equações alométricas possibilitam calcular a dosagem de drogas para testes em cobaias para posteriormente serem usadas em humanos (Schmidt-Nielsen, 1984). Na paleontologia, à partir de um osso de um dinossauro é possível prever a sua massa, tempo de vida, quantidade de alimento ingerida por dia e densidade populacional (Schmidt-Nielsen, 1984; Peters & Peters, 1986). Portanto, as equações alométricas podem fornecer informações importantes a respeito da biologia e dos processos que atuam nos seres vivos. Os cientistas fazem uso da alometria como ferramenta para descrever e prever fenômenos naturais nos organismos vivos.

As relações alométricas são encontradas diversos os organismos vivos (Bonner, 2011). As plantas, por exemplo, estão constantemente submetidas a forças externas como a gravidade e vento e elas precisam investir no incremento das suas estruturas de sustentação (Waller, 1986). Ao mesmo tempo, elas também precisam investir no aumento da área fotossintética ativa além de otimizar a dispersão de sementes (Niklas, 1994; Li *et al.* ,

2008). As plantas também são capazes de aumentar ou diminuir a espessura da casca para se protegerem, de acordo com o tipo de ambiente em que ocorrem (Jackson *et al.* , 1999). Sendo assim, no desenvolvimento das plantas pode ocorrer crescimento desproporcional de algumas estruturas.

Em insetos e mamíferos, as relações alométricas foram descritas por meio de uma série de variáveis diferentes. Estas variáveis incluem a variância populacional em função da média populacional (Taylor, 1961); tempo médio de geração em função da massa corporal (Bonner, 2011); eficiência de procura de recursos em função da densidade de consumidores (Hassell & Varley, 1969); taxa intrínseca de crescimento em função da massa corporal (Fenchel, 1974); número de espécies de invertebrados em função do comprimento corporal (May, 1978); número de acasalamentos em função do número de fêmeas ou de machos (Parker, 1978); períodos de oscilação nas populações de mamíferos herbívoros em função da massa corporal (Calder III, 1983); número de consumidores em função do número de itens de recursos (Sutherland, 1983); tamanho corporal máximo de vertebrados de um continente em função da área do continente (Burness *et al.* , 2001); tamanho do território em função da massa corporal (Kelt & Van Vuren, 2001); tamanho corporal do hospedeiro em função do tamanho corporal do parasitóide (Burness *et al.* , 2001); e o tamanho corporal em função da hemoglobina ou hematócrito (Kjeld & Ólafsson, 2008). Portanto, o conceito de alometria é aplicado em vários campos da biologia.

Ao longo dos anos o conceito de alometria passou por adaptações e é utilizado para medir e analisar as mudanças proporcionais em características dos seres vivos (Huxley & Teissier, 1936; Gould, 1966). O termo alometria relaciona a mudança na forma e o tamanho geral, descrevendo alterações desproporcionais nas características das criaturas vivas em relação ao seu tamanho (Huxley & Teissier, 1936; Levinton, 2001).

Existem pelo menos quatro conceitos diferentes de alometria (Gould,

1966): (i) alometria ontogenética, que se refere ao crescimento relativo em indivíduos ao longo do seu desenvolvimento; (ii) alometria filogenética, que se refere a taxas de crescimento diferencial em linhagens distintas; (iii) alometria intraespecífica, que se refere a indivíduos adultos dentro de uma espécie ou uma população local; (iv) alometria interespecífica, que se refere ao mesmo tipo de fenômeno de crescimento entre espécies relacionadas. As alometrias ontogenética e filogenética são comumente caracterizadas como "dinâmicas" ou "verdadeiramente temporais". Já as alometrias intraespecífica e interespecífica são caracterizadas como "estáticas" (Gayon, 2000). Segundo Stern & Emlen (1999), dentro de todas as espécies de animais, o tamanho de cada órgão tem relação específica com o tamanho total do corpo. Esses padrões de tamanho de órgão em relação ao tamanho total do corpo são chamados de alometria estática, mas os mecanismos que geram esses padrões têm atraído pouco estudo experimental (Stern & Emlen, 1999).

Com a consolidação dos conceitos de alometria, a função de potência passou a ser usada para descrever três classes de fenômenos ecológicos (Brown *et al.*, 2002). A primeira classe compreende uma grande amplitude de valores. Nesta classe, por exemplo, podem ser relacionadas a variação e a média de séries temporais de densidades populacionais de uma única espécie de ser vivo em vários locais e espacialmente separados (Taylor, 1961). Como essa analogia revela valores diversos, a diversidade de valores oferece poucas pistas para mecanismos físicos e biológicos específicos. A segunda classe também pode apresentar uma grande amplitude de valores. Esta classe pode incluir a relação espécie/área, espécie/tempo e distribuição de abundância ou massas corporais entre espécies de uma comunidade biológica (Samuel *et al.*, 2000). Segundo Brown *et al.* (2002), a terceira classe compreende as leis de potência que apresentam uma amplitude limitada de valores de escala, onde os expoentes são múltiplos de

$1/4$, como a taxa metabólica ($M^{3/4}$), no tempo de desenvolvimento ou sobrevivência dos organismos ($M^{1/4}$), ou na taxa cardíaca ($M^{-1/4}$) (Schmidt-Nielsen, 1984; Peters & Peters, 1986), quando a variável independente é a massa (M) ou o volume (V).

O metabolismo fornece uma base para o uso dos primeiros princípios da física, química e biologia para vincular a biologia de organismos individuais à ecologia de populações, comunidades e ecossistemas (Begon *et al.*, 2009). Por essa razão, foi desenvolvida a "Teoria Metabólica da Ecologia" (TME), que surgiu para tentar explicar padrões macroecológicos, como os gradientes de diversidade ligados a processos ecológicos e evolutivos às taxas metabólicas de plantas e animais (Allen *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004). A principal equação da TME tem dois componentes, um alométrico que relaciona o metabolismo com a massa corporal (West *et al.*, 1999) e um termodinâmico, que estabelece a relação entre o metabolismo e a temperatura (Gillooly *et al.*, 2001). Sendo assim, a TME é uma teoria quantitativa que tenta explicar como a taxa metabólica varia com o tamanho do corpo e a temperatura. A TME prevê como a taxa metabólica, controla os processos ecológicos em todos os níveis de organização, desde os indivíduos até a biosfera, ao estabelecer as taxas de absorção de recursos do ambiente e alocação de recursos para sobrevivência, crescimento e reprodução (Brown *et al.*, 2004). A TME pode ser aplicada às peculiaridades do histórico de vida, incluindo taxa de desenvolvimento, taxa de mortalidade, idade na maturidade, tempo de vida e taxa de crescimento populacional; às interações populacionais, incluindo capacidade de suporte, taxas de competição e predação e padrões de diversidade de espécies; e a processos ecossistêmicos, incluindo taxas de produção e respiração de biomassa e padrões de dinâmica trófica (Brown *et al.*, 2004).

Apesar de o estudo das relações alométricas e de escala de tamanho serem bem desenvolvido na maioria dos campos biológicos, na área de compor-

tamento animal estas relações são pouco exploradas (Dial *et al.* , 2008). No entanto, o tamanho do corpo tem uma grande influência sobre o desempenho dos animais em seus ambientes (Schmidt-Nielsen, 1984). A correlação entre relações de potência e massa sobre o desempenho locomotor, significa que indivíduos de espécies menores desfrutam de desempenho locomotor superior do que e indivíduos de espécies maiores (Irschick *et al.* , 2005). Sendo assim, o tamanho do corpo influencia profundamente em muitos aspectos do comportamento animal, por exemplo, na maneira como os animais se alimentam, interagem com outros indivíduos e se defendem (Dial *et al.* , 2008; Palaoro & Briffa, 2017).

A estrutura e função dos organismos é afetada pelas dimensões dos seus corpos (Hou *et al.* , 2010). Isso também ocorre em insetos sociais para o tamanho das colônias (Muradian *et al.* , 1999). Em cupins, o número de indivíduos em atividade de patrulhamento e também a proporção de soldados em relação ao número de operários correlaciona-se negativamente com o tamanho do ninho (DeSouza *et al.* , 2016; Muradian *et al.* , 1999). Além disso, a taxa respiratória é maior em colônias menores do que em colônias maiores, o que sugere uma atividade mais intensa nas primeiras (Muradian *et al.* , 1999). Sendo assim é plausível supor que esta atividade elevada em ninhos menores seja resultado de uma alocação maior de energia nas demandas típicas desta fase do ninho. Isto é, espera-se maior investimento em construção e na consolidação da estrutura física do ninho em ninhos menores do que em ninhos maiores.

Este trabalho é realizado majoritariamente pelos operários, os quais também trabalham na construção e manutenção da parede do ninho, além de desempenhar outras funções como a busca por alimento e o cuidado da prole (Deligne *et al.* , 1981; Thome, 1982).

Portanto, a atividade de construção e reparo da parede feita pelos operários também pode ser alterada de acordo com o crescimento do ninho.

Isto é, ninhos grandes teriam paredes mais espessas e resistentes do que ninhos pequenos. Isto demandaria reparos menos frequentes a eventuais danos, já que somente danos muito intensos representariam um risco significativo para estas colônias. Então, tais demandas implicariam em um igual decaimento na atividade de reconstrução feita pelos operários.

Este trabalho, objetiva testar a hipótese de que o reparo de danos na parede de cupinzeiros torna-se menos urgente e menos importante para colônias maiores. Se isso de fato ocorrer, esperamos encontrar uma correlação entre o tamanho dos ninhos e (i) um decaimento na atividade de reconstrução feita pelos dos operários e (ii) um aumento na espessura das paredes destes ninhos.

A dissertação foi dividida em três capítulos, sendo que o capítulo 1 consiste em uma introdução geral do tema, proporcionando ao leitor o entendimento do assunto desenvolvido. O capítulo 2 apresenta o artigo “Decaimento alométrico da taxa de reparo das paredes do ninho em *Cornitermes cumulans* (Blattodea: Termitidae)”, onde é mostrado um decaimento alométrico da reconstrução da parede em ninhos mais velhos e um correspondente crescimento na espessura da parede dos ninhos. Por último, o capítulo 3 consiste em uma conclusão geral, onde foram sintetizados os resultados.

Referências Bibliográficas

- Allen, Andrew P, Brown, James H, & Gillooly, James F. 2002. Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, **297**(5586), 1545–1548.
- Begon, Michael, Townsend, Colin R, & Harper, John L. 2009. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Artmed Editora.
- Bonner, John Tyler. 2011. *Why size matters: from bacteria to blue whales*. Princeton University Press.
- Brown, James H, Gupta, Vijay K, Li, Bai-Lian, Milne, Bruce T, Restrepo, Carla, & West, Geoffrey B. 2002. The fractal nature of nature: power laws, ecological complexity and biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **357**(1421), 619–626.
- Brown, James H, Gillooly, James F, Allen, Andrew P, Savage, Van M, & West, Geoffrey B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**(7), 1771–1789.
- Burness, Gary P, Diamond, Jared, & Flannery, Timothy. 2001. Dinosaurs, dragons, and dwarfs: the evolution of maximal body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**(25), 14518–14523.
- Calder III, William A. 1983. An allometric approach to population cycles of mammals. *Journal of Theoretical Biology*, **100**(2), 275–282.
- Deligne, Jean, Quennedey, Andre, & Blum, Murray. 1981. The enemies and defense mechanisms of termites. *Pages 1–76 of: Social Insects*, vol. 2. Academic Press New York.
- DeSouza, Og, Araújo, Ana Paula Albano, Florencio, Daniela Faria, Rosa, Cassiano Sousa, Marins, Alessandra, Costa, Diogo Andrade, Rodrigues, Vinicius Barros, & Cristaldo, Paulo Fellipe. 2016. Allometric scaling of patrolling rate and nest volume in *Constrictotermes cyphergaster* termites: Hints on the settlement of inquilines. *PloS One*, **11**(1), e0147594.
- Dial, Kenneth P, Greene, Erick, & Irschick, Duncan J. 2008. Allometry of behavior. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**(7), 394–401.
- Fenchel, Tom. 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size. *Oecologia*, **14**(4), 317–326.

- Gayon, Jean. 2000. History of the Concept of Allometry. *American Zoologist*, **40**(5), 748–758.
- Gillooly, James F, Brown, James H, West, Geoffrey B, Savage, Van M, & Charnov, Eric L. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**(5538), 2248–2251.
- Gould, Stephen Jay. 1966. Allometry and Size in Ontogeny and Phylogeny. *Biological Reviews*, **41**(4), 587–638.
- Hassell, MP, & Varley, GC. 1969. New inductive population model for insect parasites and its bearing on biological control. *Nature*, **223**(5211), 1133.
- Hou, Chen, Kaspari, Michael, Vander Zanden, Hannah B, & Gillooly, James F. 2010. Energetic basis of colonial living in social insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**(8), 3634–3638.
- Huxley, Julian S. 1924. Constant differential growth-ratios and their significance. *Nature*, **114**(2877), 895.
- Huxley, Julian S, & Teissier, Georges. 1936. Terminology of relative growth. *Nature*, **137**(3471), 780.
- Irschick, Duncan J., Herrel, Anthony, Vanhooydonck, Bieke, Huyghe, Kathleen, & van Damme, Raoul. 2005. Locomotor compensation creates a mismatch between laboratory and field estimates of escape speed in lizards: a cautionary tale for performance-to-fitness studies. *Evolution*, **59**(7), 1579–1587.
- Jackson, Adams, & Jackson. 1999. Allometry of Constitutive Defense: A Model and a Comparative Test with Tree Bark and Fire Regime. *The American Naturalist*, **153**(6), 614–632.
- Kelt, Douglas A, & Van Vuren, Dirk H. 2001. The ecology and macroecology of mammalian home range area. *The American Naturalist*, **157**(6), 637–645.
- Kjeld, M, & Ólafsson, Ö. 2008. Allometry (scaling) of blood components in mammals: connection with economy of energy? *Canadian Journal of Zoology*, **86**(8), 890–899.
- Levinton, Jeffrey S. 2001. *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*. Cambridge University Press.

- Li, Guoyong, Yang, Dongmei, & Sun, Shucun. 2008. Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude. *Functional Ecology*, **22**(4), 557–564.
- May, Robert McCredie. 1978. The Dynamic and Diversity of Insect Faunas. Pages 188–204 of: *Diversity of Insect Faunas*. Royal Society of Sondon Symposium 9. Blackwell Scientific, Oxford.
- Miller, Don Curtis. 1973. Growth in *Uca*. Ontogeny of asymmetry in *Uca pugilator* (Bosc) (Decapoda, Ocypodidae). *Crustaceana*, **24**(1), 119–131.
- Moore, Keith L, Persaud, Trivedi Vidhya Nandan, & Torchia, Mark G. 2011. *The Developing Human E-Book*. Elsevier Health Sciences.
- Muradian, Roldan, Issa, Solange, & Jaffe, Klaus. 1999. Energy consumption of termite colonies of *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Termitidae). *Physiology and Behavior*, **66**(5), 731–735.
- Niklas, Karl J. 1994. *Plant allometry: the scaling of form and process*. University of Chicago Press.
- Palaoro, Alexandre V., & Briffa, Mark. 2017. Weaponry and defenses in fighting animals: how allometry can alter predictions from contest theory. *Behavioral Ecology*, **28**(1), 328–336.
- Parker, Geoffrey A. 1978. Searching for mates. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, **1**, 214–244.
- Peters, Robert H, & Peters, Robert Henry. 1986. *The ecological implications of body size*. Vol. 2. Cambridge University Press.
- Ridley, Mark. 2009. *Evolução*. Artmed Editora.
- Samuel, M, Cox, Stephen B, Mittelbach, Gary G, Osenberg, Craig, Kaspari, Michael, *et al.* . 2000. Species richness, species–area curves and Simpson’s paradox. *Evolutionary Ecology Research*, **2**(6), 791–802.
- Schmidt-Nielsen, Knut. 1984. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press.
- Stern, David L, & Emlen, Douglas J. 1999. The developmental basis for allometry in insects. *Development*, **126**(6), 1091–1101.

- Sutherland, William J. 1983. Aggregation and the ideal free distribution. *The Journal of Animal Ecology*, **52**(3), 821–828.
- Taylor, LR. 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature*, **189**(4766), 732–735.
- Thome, Barbara L. 1982. Termite-termite interactions: workers as an agonistic caste. *Psyche*, **89**(1-2), 133–150.
- Thompson, D'Arcy Wentworth. 1917. *On growth and form*. Cambridge University Press.
- Waller, Do M. 1986. The dynamics of growth and form. *Pages 291–320 of: Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications.
- West, Geoffrey B, Brown, James H, & Enquist, Brian J. 1999. The fourth dimension of life: fractal geometry and allometric scaling of organisms. *Science*, **284**(5420), 1677–1679.

Decaimento alométrico da taxa de reparo das paredes do ninho em *Cornitermes cumulans* (Blattodea: Termitidae)

2.1 Introdução

O tamanho do corpo afeta aspectos biológicos dos seres vivos (Bonner, 2011). Em insetos sociais, a estrutura e função dos indivíduos é afetada pelo tamanho da colônia (Hou *et al.*, 2010; Muradian *et al.*, 1999). Especificamente em cupins, o metabolismo, a defesa e a coabitação são influenciadas pelo tamanho do ninho (Muradian *et al.*, 1999; Marins *et al.*, 2016; Cristaldo *et al.*, 2012; DeSouza *et al.*, 2016). Nos cupinzeiros, a atividade e a proporção de soldados em relação ao número de operários correlacionam-se negativamente com o tamanho do ninho (Muradian *et al.*, 1999; DeSouza *et al.*, 2016). A taxa respiratória também se relaciona com o tamanho das colônias, onde a atividade é mais intensa em colônias menores do que em colônias maiores (Muradian *et al.*, 1999). Desta forma, a maior atividade em ninhos menores pode ser resultado da maior alocação de energia nas demandas típicas desta fase do ninho, como produção de indivíduos. Assim, é esperado que o investimento em construção e na

consolidação da estrutura física dos ninhos seja menor em ninhos maiores do que em ninhos menores. Isso ocorre porque ninhos maiores teriam paredes mais espessas pois tais paredes são necessárias para sustentação de uma estrutura maior e mais pesada. Ao mesmo tempo, sendo mais velhos, estes ninhos teriam paredes mais resistentes por já terem passado pelo processo de cura da liga de argila-fezes-saliva de que são constituídas (Noirot & Darlington, 2000).

Sendo assim, a atividade de construção e reparo da parede feita pelos operários também pode ser alterada de acordo com o crescimento do ninho. Por fim, paredes mais espessas demandariam reparos menos frequentes a eventuais danos, já que somente danos muito intensos representariam um risco significativo para estas colônias. Então, tais demandas implicariam em um igual decaimento na atividade de reconstrução realizada pelos operários à medida em que os ninhos crescem e adquirem paredes mais espessas.

Neste trabalho, portanto, testamos a hipótese de que o reparo de danos na parede de ninhos de *Cornitermes cumulans* (Blattodea: Termitidae) torna-se é mais lenta e menos importante em colônias maiores. Para isso, os ninhos foram danificados experimentalmente e deixados para serem reconstruídos pelos cupins. Depois, toda a parcela reconstruída foi coletada para estimar o volume final. Além disso, verificamos se os ninhos maiores crescem mais do que os ninhos menores e verificamos se a espessura da parede varia de acordo com o aumento do volume de cupinzeiros.

2.2 Materiais e Método

2.2.1 Espécie foco

C. cumulans (Blattodea: Termitidae) é uma espécie de cupim abundante que ocorre em vários tipos de habitats abertos (como nas savanas) incluindo

habitats antropizados, como pastagens, culturas florestais e jardins (Araujo, 1970). Alimenta-se de ervas e gramíneas (em pastagens ou mesmo jardins) onde constrói seu ninho no solo (Constantino, 2002; Rouland-Lefèvre *et al.*, 2010). O ninho de *C. cumulans* é uma estrutura bipartida que é caracterizada por uma camada exterior dura de solo, denominada "parede", envolvendo um núcleo interno frágil (Coles & Redford, 1982; Redford, 1984).

2.2.2 Área de estudo

As coletas de campo foram realizadas entre junho de 2017 e janeiro de 2018 no campus da Universidade Federal de Viçosa (20° 46'S, 042°52' W, a 680 m de altitude média), no município de Viçosa, estado de Minas Gerais, Brasil. Esta área de estudo é uma área antropizada sob o domínio da Mata Atlântica, com clima equatorial caracterizado como clima "AW"(clima tropical com estação seca de Inverno) pela classificação de Köppen (Kottek *et al.*, 2006).

2.2.3 Amostragens e coleta de dados

Os dados foram coletados para avaliar se os danos em ninhos menores são considerados mais urgentes e mais importantes do que em ninhos maiores. A coleta de dados incluiu (i) um experimento principal para verificar a relação entre o volume do ninho e a taxa de reparo da parede, (ii) mensurações temporalmente espaçadas para verificar a taxa de crescimento da parede dos ninhos em relação ao volume do ninho e (iii) medidas da espessura da parede dos ninhos em relação ao volume dos ninhos. Ninhos com a presença de formigas ou que foram destruídos durante os meses de coleta de dados foram excluídos da análise. A expectativa era que ninhos menores fossem reparados mais rápido.

Trinta e quatro cupinzeiros de *C. cumulans* com diferentes volumes fo-

ram selecionados na área de coleta e em todos eles haviam a espécie construtora (*C. cumulans*) e não apresentavam nenhum sinal de danos de estrutura física. Os dados foram coletados durante o dia e não ocorreu chuva no período de coleta. O volume dos cupinzeiros foi medido de acordo com [Cristaldo *et al.* \(2012\)](#), somando os volumes de seções transversais cilíndricas visualmente decompostas na porção epígea e os volumes da calota hemisférica da extremidade superior do cupinzeiro. Danos físicos experimentais foram feitos com um cilindro metálico causando uma perfuração na parte superior de cada cupinzeiro. A altura de penetração do cilindro metálico foi ajustada para garantir dano equivalente a 5% do volume total do cupinzeiro respectivo. O substrato da área reconstruída em cada cupinzeiro danificado foi recolhida 24 horas após a geração do dano (Figura 2.1).

O volume do substrato utilizado para a reconstrução da área danificada foi medido em laboratório. Para isso, cada substrato de reconstrução foi seco em estufa por 48 horas a uma temperatura de 40°C. Em seguida, o material foi triturado e peneirado com uso de peneiras graduadas de 5mm de malha. O material peneirado foi colocado em uma proveta graduada que foi solta 300 vezes a uma altura de 10 cm contra uma placa de espuma de alta densidade para que houvesse compactação ([Cleassen, 1997](#)). A taxa de reparo do dano foi calculada dividindo o volume do substrato de reparação por 5% do volume de cada cupinzeiro.

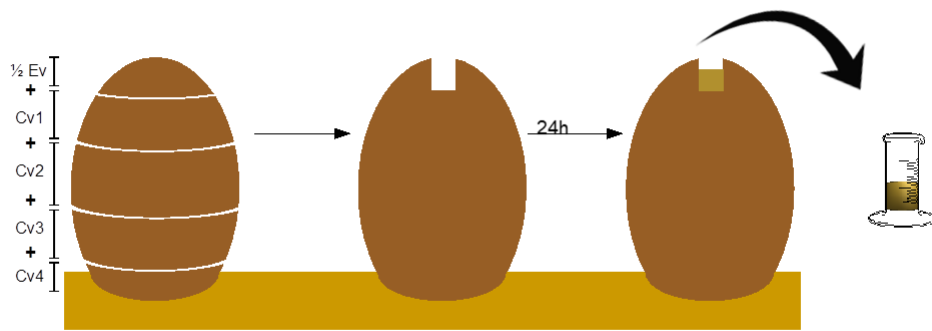


Figura 2.1: Esquema do cálculo do volume do ninho de *C. cumulans* e 5% do volume danificado, após 24 horas a reconstrução feita pelos operários de por *C. cumulans* da área danificada foi coletado e processado para medir este reconstruído.

Seis meses após a primeira coleta de dados, a taxa de crescimento e a espessura média da parede dos mesmos cupinzeiros foram avaliados. Os cupinzeiros que foram danificados, ou que apresentaram colônias de formigas predadoras foram desconsiderados para esta avaliação. O volume dos cupinzeiros foi calculado novamente e dividido pelo valor do volume da segunda amostragem para obter a taxa de crescimento dos cupinzeiros. Três furos foram feitos na parede do cupinzeiro até a parte cartonada para medir sua espessura média. Um furo feito na parte superior e outros dois nas laterais em lados opostos e ao nível do solo.

A expectativa era que os cupinzeiros menores apresentassem maior taxa de reparo. Isso deveria ocorrer em cupinzeiros menores, que geralmente tem paredes mais finas e portanto, mais vulneráveis.

2.2.4 Análise dos dados

Todas as análises foram feitas no programa de análise estatística R. Uma regressão linear foi calculada com modelo linear generalizado (GLM) adotando distribuição de erros quasipoisson. O nosso objetivo foi determinar se havia algum efeito da variável “proporção de dano reparado” na variável

“volume do ninho” (L’).

A relação entre a taxa de reparo e a proporção do volume reparado após 24 de danos foi explorada no primeiro experimento. Uma inspeção inicial dos dados indicou um decaimento não-linear da taxa de reparo com o incremento do volume. Como muitas características dos organismos podem se correlacionar com o tamanho do corpo, seguindo uma forma alométrica (Huxley *et al.* , 1932), obedecendo uma função:

$$y = ax^b \quad (2.1)$$

Esta função foi fixada aos dados. Esta função pode ser facilmente transformada em linear com o modelo a seguir:

$$\log(y) = \log(ax^b) = \log(a) + b \log(x) \quad (2.2)$$

Agora, fazendo $\log(y) = \eta$, $\log(a) = i$ e $\log(x) = z$ a equação é linearizada para:

$$\eta = i + bz \quad (2.3)$$

Contanto que a função de link $\eta = \log(y)$ seja utilizada no modelo, o expoente b pode ser estimado pelo GLM. Isso é dado pelo coeficiente de x *var.* É importante observar que, independentemente do modelo, o expoente b permanece inalterado, exatamente como está na equação não transformada.

A modelagem de decaimento de reparo foi realizada com a função linearizada acima, sob GLM e Quasipoisson (com a função link $\eta = \log(y)$), garantindo-se assim a correção para sobredispersão

Para verificar se os parâmetros da Teoria Metabólica da Ecologia (TME) (Sibly *et al.* , 2012) se aplicariam a este sistema, foi ajustada uma equação de decaimento com o expoente $b = 0.25$ aos dados brutos. Então, comparamos

função de potência ajustada à taxa de reparo e a função de decaimento da TME.

Foram comparados o decaimento de reparo de modelagem com a TME usando ANOVA e teste F .

Para avaliar o crescimento do cupinzeiro e a espessura da parede em função do volume aplicou-se regressão linear simples com erros normais.

2.3 Resultados

2.3.1 Taxa de reparo

Dos 34 cupinzeiros avaliados, em três não foram detectadas reconstrução 24 horas após o distúrbio. Os volumes dos ninhos variaram de 2,32 a 304,85 L com a média de 111,1 L. O volume reconstruído pelos operários 24h após o distúrbio experimental variou de 0 a 0,65 L com média de 0,17 L. Adicionalmente, encontramos formas larvais em todos os ninhos durante as amostragens e em alguns casos formas reprodutivas (alados). Isso indica que os ninhos estavam saudáveis durante todas as etapas de coleta de dados.

O efeito do volume na taxa de reparo da parede do ninho foi significativo ($p = 0,00011$; $F_{[1,29]} = 20,084$) (Tabela 2.1, Figura 2.2). Foi identificado um declínio alométrico na taxa de reconstrução da parede do ninho à medida que o ninho se tornava maior. Os resultados mostram que o reparo de danos à parede dos ninhos de menor volume é mais rápido do que em ninhos maiores. Isso pode ser demonstrado através da função:

$$y \sim 0.26 x^{-0.44} \quad (2.4)$$

A equação para o decaimento da Teoria Metabólica da Ecologia, para estes mesmos dados é:

$$y \sim 0.14 x^{-0.25} \quad (2.5)$$

A função de potência ajustada à taxa de reparo (Equação 2.4) não difere da função de decaimento da TME (Equação 2.5) ($p = 0,0569$; $F_{[2;29]} = 3,9313$) (Figura 2.2).

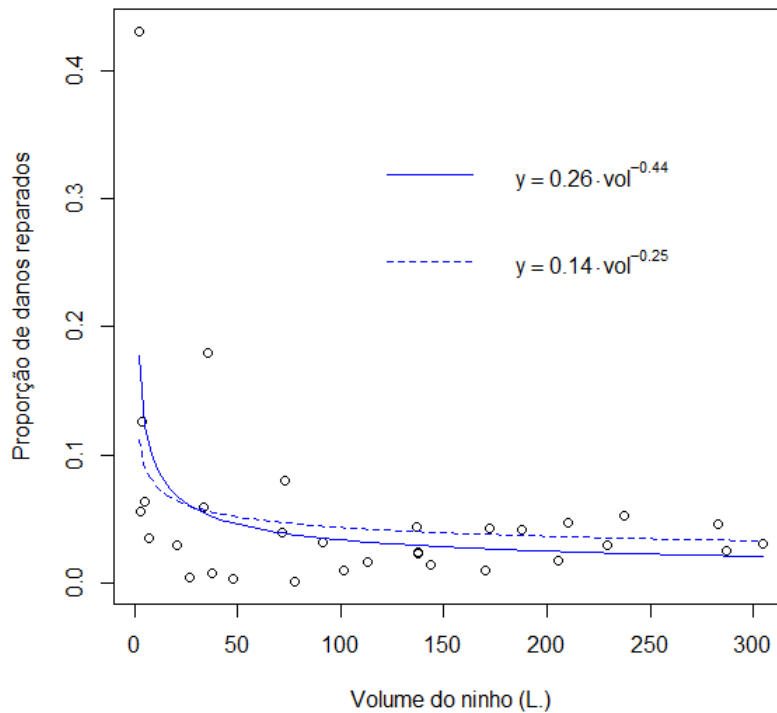


Figura 2.2: Relação entre o volume do ninho e a proporção de reparo de danos artificiais. Cada ponto representa um único ninho. O eixo x representa o volume dos ninhos em litros. O eixo y representa a proporção do volume reparado em relação ao volume danificado. As curvas significam ajustes distintos e cada uma para um determinado expoente. A linha pontilhada refere-se ao modelo de decaimento alométrico e a linha contínua refere-se ao modelo da TME. Ambas as curvas diferem significativamente da hipótese nula ($p = 0,00011$; $F_{[1;29]} = 20,084$) e não diferem entre si ($p = 0,0569$; $F_{[2;29]} = 3,9313$).

2.3.2 Crescimento dos ninhos

Comparando a taxa de crescimento de ninhos em seis meses, nossos resultados mostraram que ninhos maiores crescem menos do que ninhos menores ($p = 0,01889$; $F_{[1;20]} = 6,5264$) (Tabela 2.1 e Figura 2.3). Isso indica

que ninhos menores crescem mais por unidade de tempo do que ninhos maiores. Este resultado mostra que a reconstrução instantânea após danos (Figura 2.2) foi muito semelhante à construção em longo prazo (Figura 2.3).

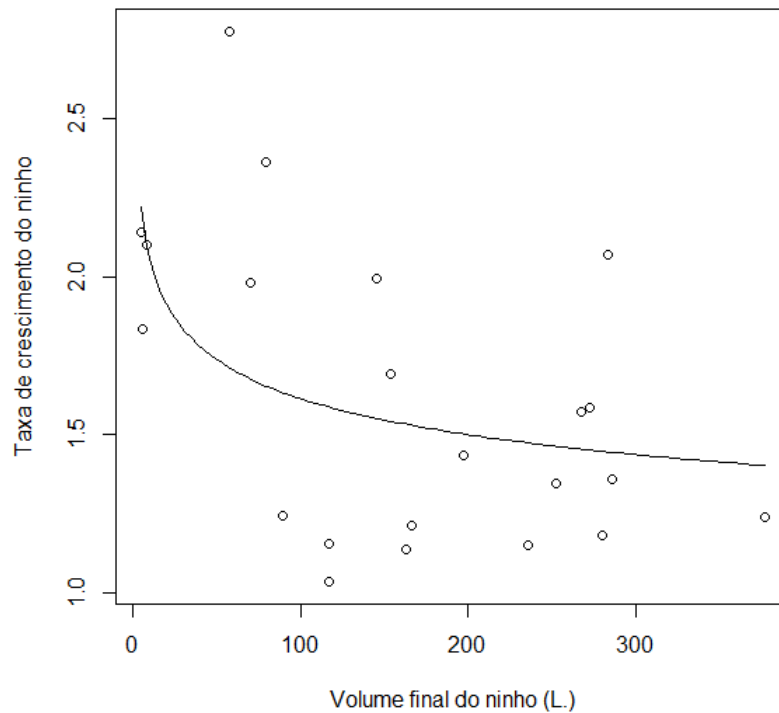


Figura 2.3: Taxa de crescimento do ninho após seis meses. Cada ponto representa um único ninho. O eixo x representa o volume final do ninho em litros. O eixo y representa a razão entre o volume final e o volume inicial dos ninhos. A curva representa o declínio na taxa de crescimento dos ninhos após seis meses. Ninhos de menor volume crescem mais do que ninhos de maior volume ($p = 0,01889$; $F_{[1,20]} = 6,5264$).

2.3.3 Espessura da parede dos ninhos

A espessura da parede dos ninhos foi proporcional ao volume do ninho, isto é, ninhos menores tem parede menos espessa do que ninhos maiores ($p = 0,0011$; $F_{[1,20]} = 14,493$) (Tabela 2.1 e Figura 2.4). Portanto, quanto maior o ninho, maior a espessura da parede externa.

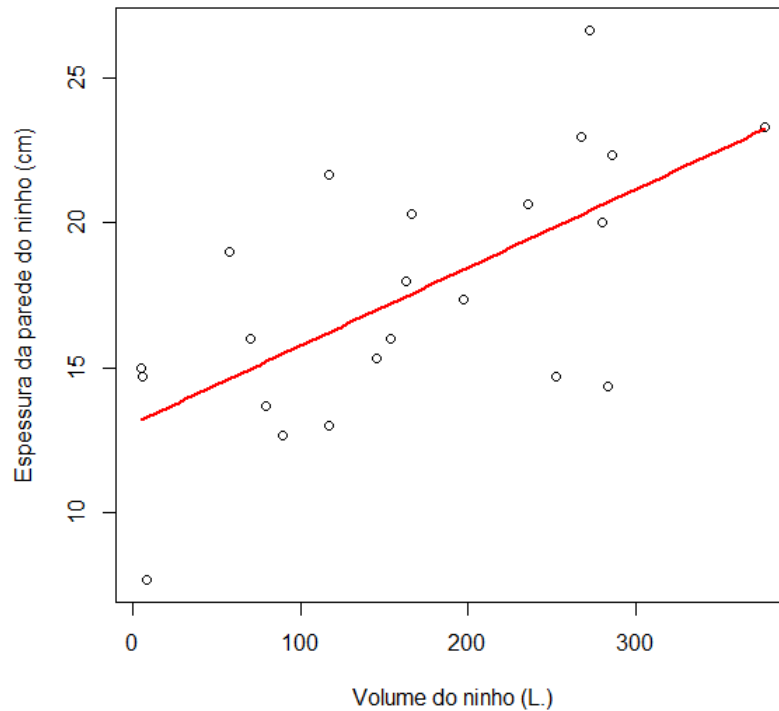


Figura 2.4: Relação entre o volume do ninho e a espessura da parede. Cada ponto representa um único ninho. O eixo x representa a espessura da parede do ninho em centímetros (cm). O eixo y representa o volume dos ninhos. A curva representa o aumento da espessura da parede dos ninhos com o aumento do volume ($p = 0,0011$; $F_{[1,20]} = 14,493$).

Tabela 2.1: Os efeitos do volume do ninho de *C. cumulans* na (i) Taxa de reparo, (ii) Espessura da parede e (iii) Crescimento do ninho

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid Dev.	Test	Pr(<F)
(i) Taxa de reparo						
Modelo nulo			30	1,9707		
Volume do ninho	1	0,83601	29	1,1347	F = 20,084	0,0001068
(ii) Crescimento do ninho						
Modelo nulo			21	4,7439		
Volume do ninho	1	1,1672	20	3,5768	F = 6,5264	0,01889
(iii) Espessura da parede do ninho						
Modelo nulo			21	412,38		
Volume do ninho	1	173,27	20	239,11	F = 14,493	0,001104

2.4 Discussão

Os cupins, assim como outros insetos sociais, desenvolveram um elaborado sistema de defesa de suas colônias, que inclui soldados, operários e a estrutura física da parede do ninho (Scholtz *et al.*, 2008). É bem conhecido que os operários são a principal casta responsável pela construção e reparação da parede do ninho (Eggleton, 2010). Os operários também desempenham outras funções importantes como forrageamento, e alimentação dos demais indivíduos, incluindo os soldados e o casal real (Oster & Wilson, 1979). Sendo assim, os operários desempenham funções variadas e as colônias de cupins precisam da atividade dos operários para se manter. No entanto, ao atingir um dado tamanho, as colônias começam a reproduzir (Nutting, 1969), aumentando a demanda por alimento. Se de fato os operários são responsáveis por encontrar e administrar estes alimentos aos membros da colônia, esta atividade deve ser priorizada em ninhos maiores que estejam prestes a entrar em reprodução. Consequentemente a atividade de construção e manutenção do ninho desempenhada pelos operários deve diminuir. Entretanto, isso ainda é uma hipótese.

A redução na atividade de construção e manutenção do ninho à medida que o ninho cresce é teoricamente plausível, já que a estrutura e função dos organismos sociais pode ser afetada pelo tamanho das colônias (Dial *et al.*, 2008; Shingleton, 2010; DeSouza *et al.*, 2016). Um mecanismo possível por trás disso é o conhecido “trade off” entre crescimento e reprodução que ocorre em plantas e animais (Oster & Wilson, 1979; de Jong & van Noordwijk, 1992). No caso dos cupins, isso pode ser representado pela demanda conflitante entre a construção/manutenção da parede do ninho e a reprodução. A reprodução é um processo que demanda a energia que anteriormente era investida em outras funções (Levins, 1968; Oster & Wilson, 1979). Desta forma, colônias jovens investiriam no crescimento e manuten-

ção da parede do ninho, e em ninhos maiores e mais velhos a reprodução passaria a ser uma função prioritária.

Os resultados mostram que o reparo de danos à parede dos ninhos de menor volume é mais rápido do que em ninhos maiores (Figura 2.2). Isso indica que o dano em ninhos menores tem mais urgência em serem reparados do que ninhos maiores. A urgência no reparo de danos em ninhos menores pode estar relacionada à composição da parede do ninho. Em ninhos menores a parede seria menos resistente do que em ninhos maiores e, portanto, mais vulnerável. De acordo com Cosarinsky (2011), o material usado pelos operários para construir a estrutura física do ninho muda com o crescimento e o desenvolvimento da colônia. Assim, a mudança na composição do material usado na construção da parede do ninho pode representar um aumento na sua resistência ao longo do seu crescimento. Da mesma forma, a liga de argila-fezes-saliva que constitui o ninho demanda tempo para curar e este intervalo de tempo pode ser provido com o crescimento do ninho. De tal maneira, ninhos maiores teriam paredes mais resistentes do que ninhos menores.

Os resultados mostram uma escala alométrica de declínio entre o volume do ninho e o reparo de danos na sua parede, ou seja, a atividade de reparo dos operários diminuiu com o crescimento do ninho (Figura 2.2). A função de potência ajustada à taxa de reparo não diferiu da função de decaimento da TME (Equações 2.4 e 2.5) ($p = 0,0569$; $F_{[2;29]} = 3,9313$), que é uma função que descreve o uso ideal de energia com o crescimento do tamanho do corpo dos organismos. Esse uso de energia possibilita otimizar o uso dos recursos disponíveis e o investimento dos recursos ao longo do tempo e à medida que a colônia aumenta de volume, ou seja, quando os ninhos se tornam mais velhos. Da mesma forma, DeSouza *et al.* (2016) demonstrou que o número de soldados de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae) patrulhando um distúrbio na parede do ninho decai

alometricamente de acordo com o aumento do volume do ninho.

Além disso, mostramos que ninhos menores crescem mais por unidade de tempo do que ninhos maiores (Figura 2.3). Isso indica que ninhos menores investem mais em crescimento do que ninhos maiores. Também encontramos que ninhos menores tem parede menos espessa que ninhos maiores (Figura 2.4), o que indica que um mesmo dano feito numa parede de ninho pequeno representaria maior risco do que se fosse feito numa parede de um ninho grande. Uma vez que colônias de menor tamanho são mais vulneráveis a predadores (Lepage & Darlington, 2000), pode haver um investimento inicial no crescimento da estrutura física do ninho para garantir a proteção da colônia. Assim, com o crescimento do ninho, ocorre o aumento da espessura da parede e assim o ninho torna-se mais resistente a danos

Em formigas ocorrem mudanças semelhantes no comportamento da colônia com o crescimento do ninho e da colônia. O aumento do tamanho da colônia e do ninho de formigas pode melhorar a capacidade de descobrir e defender recursos (Holway & Case, 2001; Palmer, 2004), melhorar a proteção contra condições ambientais adversas (Kaspari & Vargo, 1995; Anderson & McShea, 2001) e investir adequadamente na produção de formas reprodutivas (alados) de acordo com a disponibilidade de recursos (Shik, 2008). As espécies de formigas que entram em fase reprodutiva possuem ninhos de maior volume e tendem a alocar os recursos para a produção de formas reprodutoras (alados) (Shik, 2008; Stearns, 1992). Ninhos maiores estrategicamente aumentam a área de forrageio dos operários para obtenção de mais alimento (van Wilgenburg & Elgar, 2007). Esta análise suporta a ideia de que esses fatores são limitados, de maneira geral, pelo tamanho da colônia (Tschinkel, 1993).

Uma hipótese complementar sugere que o crescimento do ninho em *C. cumulans* pode ocorrer sob influência de feromônios emitidos pela rai-

nha fisogástrica (Bruinsma, 1977). Em ninhos de *Macrotermes subhyalinus* (Termitidae), o corpo da rainha fisogástrica emite um feromônio que se difunde e cria um gradiente decrescente na parede do ninho (Theraulaz *et al.*, 1999; Bruinsma, 1977). Deste modo, há uma região de concentração de feromônios que controla a atividade de construção do ninho pelos operários ao redor do núcleo do ninho que diminui à medida que a parede do ninho aumenta de espessura. Isso faz com que a construção do ninho e a atividade de reconstrução diminui à medida que a espessura da parede do ninho aumenta. Desta forma, o mesmo poderia ocorrer em *C. cumulans*, onde a rainha pode emitir um feromônio que regula o crescimento do ninho cuja concentração diminui à medida que as paredes do ninho se tornam mais espessas. Assim, o estímulo para construção e reparo da parede do ninho diminui com o crescimento do ninho.

Mostramos que o reparo de danos na parede do cupinzeiro torna-se mais lento nas colônias maiores. Isto pode implicar que, de fato, os operários de ninhos maiores estejam priorizando outras atividades ao invés da construção e reparo dos ninhos. Portanto, seria possível aumentar o investimento da colônia na aquisição e acúmulo de recursos destinados a produção de mais indivíduos operários e formas reprodutivas.

Referências Bibliográficas

- Anderson, Carl, & McShea, Daniel W. 2001. Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies. *Biological Reviews*, **76**(2), 211–237.
- Araujo, Renato L. 1970. Termites of the Neotropical region. *Pages 527–576 of: Biology of termites*, vol. 2. Academic Press New York.
- Bonner, John Tyler. 2011. *Why size matters: from bacteria to blue whales*. Princeton University Press.
- Bruinsma, O.H. 1977. *An Analysis of Building Behaviour of the Termite Macrotermes Subhyalinus (Rambur)*. Ph.D. thesis, Landbouw Hogeschool, Netherlands.
- Cleassen, Marie EC. 1997. Manual de métodos de análise de solo. *Embrapa Solos-Documentos*.
- Coles, Helen R, & Redford, Kent H. 1982. The biology of nine termite species (Isoptera: Termitidae) from the Cerrado of Central Brazil. *Psyche*, **89**(1-2), 81–106.
- Constantino, R. 2002. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. *Journal of Applied Entomology*, **126**(7-8), 355–365.
- Cosarinsky, Marcela I. 2011. The nest growth of the Neotropical mound-building termite, *Cornitermes cumulans*: A micromorphological analysis. *Journal of Insect Science*, **11**(1).
- Cristaldo, PF, Rosa, CS, Florencio, DF, Marins, A, & DeSouza, O. 2012. Termitarium volume as a determinant of invasion by obligatory termitophiles and inquilines in the nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae). *Insectes Sociaux*, **59**(4), 541–548.
- de Jong, G., & van Noordwijk, A. J. 1992. Acquisition and Allocation of Resources: Genetic (CO) Variances, Selection, and Life Histories. *American Naturalist*, **139**, 749–770.
- DeSouza, Og, Araújo, Ana Paula Albano, Florencio, Daniela Faria, Rosa, Cassiano Sousa, Marins, Alessandra, Costa, Diogo Andrade, Rodrigues, Vinicius Barros, & Cristaldo, Paulo Felliipe. 2016. Allometric scaling of patrolling rate and nest volume in *Constrictotermes cyphergaster* termites: Hints on the settlement of inquilines. *Plos One*, **11**(1), e0147594.

- Dial, Kenneth P, Greene, Erick, & Irschick, Duncan J. 2008. Allometry of behavior. *Trends in Ecology and Evolution*, **23**(7), 394–401.
- Eggleton, Paul. 2010. An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. *Pages 1–26 of: Biology of termites: a modern synthesis*. Springer, Dordrecht.
- Holway, David A, & Case, Ted J. 2001. Effects of colony-level variation on competitive ability in the invasive Argentine ant. *Animal Behaviour*, **61**(6), 1181–1192.
- Hou, Chen, Kaspari, Michael, Vander Zanden, Hannah B, & Gillooly, James F. 2010. Energetic basis of colonial living in social insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**(8), 3634–3638.
- Huxley, Julian, Strauss, Richard E, & Churchill, Frederick B. 1932. *Problems of relative growth*. Methuen London.
- Kaspari, Michael, & Vargo, Edward L. 1995. Colony Size as a Buffer Against Seasonality: Bergmann's Rule in Social Insects. *The American Naturalist*, **145**(4), 610–632.
- Kottek, Markus, Grieser, Jürgen, Beck, Christoph, Rudolf, Bruno, & Rubel, Franz. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, **15**(3), 259–263.
- Lepage, Michel, & Darlington, Johanna P. E. C. 2000. Population Dynamics of Termites. *Pages 333–361 of: Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer, Dordrecht.
- Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Vol. 2 of Monographs in population biology. Princeton University Press.
- Marins, Alessandra, Costa, Diogo, Russo, Laura, Campbell, Colin, Desouza, Og, Bjørnstad, Ottar N, & Shea, Katriona. 2016. Termite cohabitation: the relative effect of biotic and abiotic factors on mound biodiversity. *Ecological Entomology*, **41**(5), 532–541.
- Muradian, Roldan, Issa, Solange, & Jaffe, Klaus. 1999. Energy consumption of termite colonies of *Nasutitermes ephratae* (Isoptera: Termitidae). *Physiology and Behavior*, **66**(5), 731–735.

- Noirot, Charles, & Darlington, Johanna PEC. 2000. Termite nests: architecture, regulation and defence. *Pages 121–139 of: Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer.
- Nutting, W. L. 1969. Flight and colony foundation. *Pages 233–282 of: Biology of Termites*. Academic Press, New York Press, New York, 1st edition.
- Oster, George F, & Wilson, Edward O. 1979. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press.
- Palmer, Todd M. 2004. Wars of attrition: colony size determines competitive outcomes in a guild of African acacia ants. *Animal Behaviour*, **68**(5), 993–1004.
- Redford, Kent H. 1984. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica*, **16**(2), 112–119.
- Rouland-Lefèvre, C, Bignell, DE, Roisin, Y, & Lo, N. 2010. Biology of Termites: A Modern Synthesis. *Pages 499–517 of: Termites as Pests of Agriculture*. Springer, Dordrecht.
- Scholtz, Olivia I, Macleod, Norman, & Eggleton, Paul. 2008. Termite soldier defence strategies: a reassessment of Prestwich's classification and an examination of the evolution of defence morphology using extended eigenshape analyses of head morphology. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **153**(4), 631–650.
- Shik, J. Z. 2008. Ant colony size and the scaling of reproductive effort. *Functional Ecology*, **22**(4), 674–681.
- Shingleton, A. 2010. Allometry: the study of biological scaling. *Nature Education Knowledge*, **3**(10), 2.
- Sibly, Richard M, Brown, James H, & Kodric-Brown, Astrid. 2012. *Metabolic ecology: a scaling approach*. John Wiley and Sons.
- Stearns, Stephen C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford. Oxford University.
- Theraulaz, Guy, Bonabeau, Eric, & Deneubourg, Jean-Louis. 1999. The mechanisms and rules of coordinated building in social insects. *Pages 309–330 of: Information processing in social insects*. Birkhäuser, Basel.

- Tschinkel, Walter R. 1993. Sociometry and Sociogenesis of Colonies of the Fire Ant *Solenopsis Invicta* During One Annual Cycle. *Ecological Monographs*, **63**(4), 425–457.
- van Wilgenburg, E., & Elgar, M. A. 2007. Colony structure and spatial distribution of food resources in the polydomous meat ant *Iridomyrmex purpureus*. *Insectes Sociaux*, **54**(1), 5–10.

Capítulo 3

Conclusões

O reparo de danos à parede dos ninhos de *C. cumulans* de menor volume é mais rápido do que em ninhos maiores. A diminuição do reparo de danos representa que o dano em ninhos menores é reparado com mais urgência do que em ninhos maiores.

Ninhos menores crescem mais rápido por unidade de tempo do que ninhos maiores. O crescimento mais rápido de ninhos menores indica que neles há maiores investimentos em crescimento do que ninhos maiores.

A parede de ninhos menores é menos espessa do que a parede de ninhos maiores, indicando que o mesmo dano feito em ninhos de tamanhos diferentes, representa riscos diferentes para a colônia.

A escala alométrica de reconstrução da parede do ninho parece ser benéfica para *C. cumulans*. Nos estágios iniciais de desenvolvimento, os ninhos que são menores e mais jovens, são mais vulneráveis a ataques de predadores. Por isso, as colônias investem na manutenção da parede e conseqüentemente, no crescimento da estrutura física do ninho.

Ao longo da ontogenia da colônia, ocorre a consolidação da parede do ninho, que se torna resistente o suficiente para garantir a proteção da colônia. Desta forma, os operários podem investir em outras funções, como o forrageamento. Isso possibilita que a colônia invista na produção de indivíduos e na reprodução. Assim, em ninhos maiores e mais velhos, que

tem parede mais espessa, a colônia é capaz de otimizar o uso de energia em outras funções.

Portanto, confirmamos a hipótese de que o reparo de danos na parede de cupinzeiros torna-se menos urgente e menos importante para colônias maiores.