

VINÍCIUS BARROS RODRIGUES

**CORRELAÇÃO ENTRE A REPRODUÇÃO DO HOSPEDEIRO E A
PRESENÇA DE INQUILINOS EM CUPINS**

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
Julho - 2013

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

T

R696c Rodrigues, Vinícius Barros, 1988-
2013 Correlação entre a reprodução do hospedeiro e a presença
de inquilinos em cupins / Vinícius Barros Rodrigues. – Viçosa,
MG, 2013.
ix, 53f : il. ; 29 cm.

Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Referências bibliográficas: f.23-27.

1. Térmita. 2. Térmita - Populações. 3. Defesas animais.
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de
Entomologia. Programa de Pós-Graduação em Entomologia.
II. Título.

CDD 22. ed. 595.736

VINÍCIUS BARROS RODRIGUES

**CORRELAÇÃO ENTRE A REPRODUÇÃO DO HOSPEDEIRO E A
PRESENÇA DE INQUILINOS EM CUPINS**

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: 26 de julho de 2013.

Ana Paula Albano
Araújo

Simon Luke Elliot

Og Francisco Fonseca de Souza
(Orientador)

27. "A witless man,
who comes among men,
it is best that be he silent.

For no one shall find
that nothing he knows,
If his mouth is not open too much.

But a man knows not,
if nothing he knows,
When his mouth has been open too much."

Hávamál - Poetic Edda

AGRADECIMENTOS

À minha família, em especial aos meus pais. Obrigado por todo apoio e amor!

À Verônica, por sempre acreditar em mim e me acompanhar durante toda a jornada.

Aos amigos da República “Atecubanos”: Felipe Beck, Marcel Steve, Igor Criket e Tácio Mandrake; ao Cleverson Quequé e ao Valdir Pacote pela nova casa. Aos amigos de Cataguases, que apesar da distância, sempre estiveram por perto.

Aos amigos de Laboratório de Temitologia Ale, Diogo e Paulo pelo companheirismo, críticas e sugestões. Em especial ao Diogo pela força nos trabalhos de campo, e ao Paulo, que mesmo distante, estava sempre a disposição para ajudar. Aos “estagnários” Atílio, Bruno, Livia e Renan, por toda ajuda, conversas e distrações.

A todos do prédio da Entomologia, em especial ao Daniel Albeny, que me deu todo o apoio inicial durante minha chegada em Viçosa e a motivação para que eu entrasse no programa.

Ao professor Og, pela orientação e mostrar que pesquisa não é só ir pro campo e voltar com um monte de dados!

Ao CNPq, que ajudou a tornar possível a realização desse trabalho. À Embrapa Sete Lagoas - MG pelo apoio e logística em campo. À UFV e ao Departamento de Entomologia.

SUMÁRIO

Lista de Figuras	vi
Lista de Tabelas	viii
Resumo	ix
Abstract	x
 1 Inquilinismo em ninhos de <i>Constrictotermes cyphergaster</i>: efeito da reprodução do hospedeiro na colonização por <i>Inquilinitermes microcerus</i>	 1
1.1 Introdução	2
1.2 Material e Métodos	4
1.2.1 Sistema	4
1.2.2 Local de estudo	5
1.2.3 Amostragem	5
1.3 Resultados	9
1.4 Discussão	18
1.5 Referências Bibliográficas	23
1.6 Análises estatísticas	28

LISTA DE FIGURAS

	Página
1.1 Fluxograma das hipóteses e mecanismos testados.	9
1.2 Presença/ausência de <i>I. microcerus</i> em ninhos de diferentes volumes de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> na presença/ausência ninfas ($F_{26,30}=7,6126$, $p=0,01047$). Foi utilizado regressão logística com Modelos Lineares Generalizados sob erros binomiais. Pontos fechados e linha contínua representam colônias com ninfas; pontos abertos com linha tracejada são colônias sem ninfas.	13
1.3 Pré-teste para definição do tempo de espera no distúrbio: efeito do número de soldados de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> chegando por segundo no distúrbio em ninhos de diferentes tamanhos ($F_{8,10}=13,268$, $p=0,006565$). Foi utilizado regressão linear com Modelos Lineares Generalizados sob erros Poisson. Cada ponto se refere a um ninho amostrado.	14
1.4 A quantidade de soldados de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> por segundo chegando ao distúrbio, em diferentes volumes de ninhos, não foi influenciado pela presença de seus ninfas ($F_{27,30}=0,0989$, $p=0,7558$). Foi utilizado regressão linear com Modelos Lineares Generalizados. Cada ponto significa um ninho amostrado. Os pontos fechados são ninhos de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> com ninfas, e os pontos abertos são ninhos sem produtores.	15
1.5 A proporção de soldados em colônias de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> não variou na presença de ninfas ($F_{5,8}=2,1904$, $p=0,2074$). Foi utilizado uma ANOVA, seguido do teste χ^2	16
1.6 Densidade dos indivíduos em colônias de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> por volume do ninho não foi afetado pela presença de ninfas ($F_{6,8}=0,023$, $p=0,8845$). Foi utilizado uma ANOVA, seguido do teste χ^2	17
1.7 Gráfico hipotético sobre a “janela de oportunidades” criada após a revoadas: o eixo Y é o tamanho da população da colônia construtora, o eixo X é o tempo de vida da colônia. A linha contínua representa o crescimento da colônia hospedeira e a linha tracejada o crescimento da estrutura física do ninho.	21

LISTA DE TABELAS

	Página
1.1 Os dados experimentais de 30 ninhos de <i>C. cyphergaster</i> , com presença ou ausência de ninfas e inquilinos. Sete Lagos/MG.	11
1.2 Número de operários, soldados, alados e presença/ausência de inquilinos em ninhos de <i>C. cyphergaster</i> . Sete Lagoas/MG.	12

RESUMO

RODRIGUES, Vinícius Barros, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2013. **Correlação entre a reprodução do hospedeiro e a presença de inquilinos em cupins.** Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza.

Dada sua estrutura e condições microclimáticas, os cupinzeiros são invadidos por um diversificado grupo de organismos, incluindo outras espécies de cupins. Os cupins inquilinos são encontrados em colônias hospedeiras com volume do ninho $\geq 13,6$ litros e essa relação pode estar relacionada ao desenvolvimento da colônia e à maturidade, e não simplesmente ao tamanho estrutura física. Assim, o período reprodutivo (maturidade da colônia) pode ser um dos determinantes na coabitação de inquilinos obrigatórios em cupinzeiros, devido ao investimento em reprodução. O baixo investimento da colônia hospedeira em defesa no período reprodutivo estaria vinculado ao *trade-off* entre reprodução e defesa. Nesse trabalho analisamos a hipótese de que o estado reprodutivo é um dos determinantes na coabitação de inquilinos obrigatórios em cupinzeiros, bem como alguns possíveis mecanismos envolvidos, como (i) baixa na resposta defensiva, (ii) proporção de soldados no ninho e (iii) densidade dos indivíduos. Verificamos que o período reprodutivo da colônia hospedeira está correlacionado com a presença de inquilinos. Entretanto, nesse período, não foram verificadas mudanças na resposta ao patrulhamento e ocorreu um aumento de soldados na colônia hospedeira. Além disso, mesmo com a chegada das ninfas e do aumento de soldados, a densidade na colônia não alterou. Isso sugere que o ninho possa ter aumentando o volume previamente. Além disso, entrada dos inquilinos pode acontecer após o período de revoada, pois a saída dos alados pode acarretar em um decréscimo da densidade no ninho abrindo um “janela de oportunidades” para os invasores.

ABSTRACT

RODRIGUES, Vinícius Barros, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, july, 2013.

Inquiline in nests of *Constrictotermes cyphergaster*: effect of host's reproduction in colonization by *Inquilinitermes microcerus*. Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza.

Nest built by termites feature a controlled environment, which can hold a range of organisms, including other termite species (= inquilines). According to previous studies, obligatory inquilines are only found in host nests > 13.6 liters, perhaps due the development of host colony and not due an increase in available space. Among a range of possibility, the begging of host reproductive stage can be one determinant factor in the cohabitation by obligatory inquilines, once during the reproductive stage, the host colony can decrease the investment in defense (*trade-off* theory). In this work, we analyzed whether the host reproductive period is related with presence of obligatory inquilines, and we also investigate some possible mechanisms for this, such as (i) the defensive capacity of host colony, (ii) the proportion of host soldiers in the nest and/or (iii) the density of host population. Our results showed that the presence of obligatory inquiline was correlated with the host reproductive period. However, during the reproductive period, there were no changes in response of soldiers to a disturbance in the nest wall but there was an increase in the host soldiers. Moreover, even in reproductive stage and with increase of soldiers, the populational density of host colony did not change. These findings suggest that the nest structure may increase in volume before start the reproductive stage. Furthermore, the entrance of inquilines could happen after the alates release period, once the alates released can result in a decrease of population density in the nest host, resulting in a opportunity for the inquilines entrance.

Capítulo 1

Inquilinismo em ninhos de
Constrictotermes cyphergaster: efeito
da reprodução do hospedeiro na
colonização por *Inquilinitermes*
microcerus

Vinícius Barros Rodrigues, Paulo Fellipe Cristaldo, Diogo Andrade Costa & Og
DeSouza

1.1 Introdução

Os ninhos de cupins são estruturas conspícuas, que protegem a colônia contra predadores e intempéries, além de servirem para estocar alimentos (Noirot & Darlington, 2000). Esses ninhos são invadidos por um diversificado grupo de organismos, como: pássaros (Brightsmith, 2000), morcegos (Dechmann et al., 2004) e um grande número de artrópodes (Cunha & Brandão, 2000; de Visser et al., 2008; Costa et al., 2009; Haddad & Dippenaar-Schoeman, 2002; Diehl et al., 2005; Carrijo et al., 2012), incluindo outras espécies de cupins denominados inquilinos (Redford, 1984; Cunha et al., 2003; Cunha & Morais, 2010; Darlington, 2012; Cristaldo et al., 2012; Florencio et al., 2013).

Estudos mostram que existe uma relação positiva entre o tamanho do ninho hospedeiro e o número de espécies inquilinas (Domingos, 1983; Redford, 1984; Costa, 2005; Cunha & Morais, 2010). Inquilinos obrigatórios, ou seja, espécies que perderam a capacidade de construir seus próprios ninhos e necessitam de um ninho hospedeiro (Mathews, 1977), possuem maior chance de serem encontrados em ninhos hospedeiros com volume $\geq 13,6$ litros. Segundo Cristaldo et al. (2012), essa relação parece estar ligada ao desenvolvimento da colônia e não simplesmente à sua estrutura física. Esses autores sugerem que os mecanismos envolvidos no processo de inquilinismo devem estar relacionados à densidade e maturidade da colônia hospedeira. Com o aumento do ninho, algumas partes podem se tornar desocupadas pelos construtores, criando espaços não patrulhados que facilitariam a entrada e permanência de inquilinos. O inquilinismo pode ainda estar ligado à idade e, consequentemente, à maturidade da colônia hospedeira.

A maturidade da colônia é relacionada com o período reprodutivo. A relação da presença dos inquilinos com colônias que atingiram a maturidade da colônia poderia estar relacionada ao baixo investimento em defesa no período reprodutivo, uma vez que organismos que estão em fase reprodutiva podem diminuir seu investimento em defesa. A alocação diferenciada de recursos para reprodução é amplamente

registrada na literatura, como por exemplo: em zooplânctons (Sarma et al., 2002), esponjas (Leong & Pawlik, 2010), insetos (Gasser et al., 2000), rãs (Waelti & Reyer, 2007), lagartos (Cox et al., 2010), peixes (van Rooij et al., 1995; Lee et al., 2010; Auer et al., 2010) e, principalmente, em plantas (Herms & Mattson, 1992; Bazzaz & Grace, 1997; Salter et al., 2010; Dombroskie & Aarssen, 2012; Gundel et al., 2012). A reprodução eleva os custos energéticos dos organismos (Waelti & Reyer, 2007; Cox et al., 2010), e é sabido que o esforço reprodutivo pode favorecer o parasitismo, uma vez que recursos alocados para a defesa contra o invasor podem diminuir (Sheldon & Verhulst, 1996).

Diante de situações onde o recurso é escasso, a energia armazenada pode não ser o suficiente para ser distribuída entre todas as funções necessárias para o organismo. Assim, é necessário alocar energia em uma determinada função, momentaneamente prioritária, às expensas de outras menos prioritárias (Levins, 1968; Stearns, 1992). Em outras palavras, com a alocação diferenciada de recursos ocorre um decréscimo de energia destinada a uma ou mais funções, podendo refletir no desempenho do organismo, como forrageamento, crescimento e principalmente defesa e reprodução.

Nesse trabalho analisamos a hipótese de que o estado reprodutivo da colônia hospedeira é um dos determinantes na coabitação de inquilinos obrigatórios em cupinzeiros. Nesse período, a colônia investe mais em ninfas e alados do que em defesa (soldados), propiciando a entrada dos inquilinos. Nessa situação poderia ocorrer um *trade-off* entre a produção de soldados e reprodutores (ninfas e alados), que é admissível, uma vez que a produção de ninfas requer uma grande gasto energético, pois são uma casta dependente que exige atenção da colônia. Da mesma forma, os soldados necessitam de atenção similar, pois representam um alto investimento para colônia (Oster & Wilson, 1978; Noirot & Darlington, 2000), pois são uma casta energeticamente cara e também necessitam de grande atenção da colônia, pois não se alimentam sozinhos. Logo, ambos ninfas e soldados compõem castas caras e isso poderia implicar na necessidade de alocação diferencial de energia.

Para avaliar os mecanismos envolvidos nesse processo, testamos a hipótese de que durante o estado reprodutivo há menor alocação de energia para a defesa, facilitando assim, o estabelecimento dos invasores. Para avaliar a existência do *trade-off* verificamos, em campo, se a maturação das colônias (representada pela presença de

ninfas) tem correlação com a presença dos inquilinos. Para verificar se esta relação é decorrente do baixo investimento em defesa, averiguamos a resposta das colônias hospedeiras à um distúrbio experimental realizado na parede dos ninhos. E, adicionalmente em laboratório, analisamos a proporção de soldados e a densidade dos indivíduos nas colônias para mensurar a existência de espaços não patrulhados e vazios no ninho.

1.2 Material e Métodos

1.2.1 Sistema

Constrictotermes cyphergaster (Silvestri, 1901) (Termitidae: Nasutitermitinae), é uma espécie comum no Brasil, Paraguai, Bolívia e Argentina (Mathews, 1977). Em suas colônias já foram resgistrados variações até 118.800 indivíduos, com proporções entre operário e soldado de 1:4,5 (Cunha & Brandão, 2002). A produção de operários e soldados ocorre durante o ano inteiro, enquanto a produção de ninfas/alados é temporalmente definida, antecedendo o período chuvoso (Cunha & Brandão, 2002; Moura et al., 2006). A espécie pode possuir múltiplos reprodutores primários e secundários, que representam uma média de 0,78% da população (Cunha & Brandão, 2002).

Os operários de *C. cyphergaster* possuem forrageamento noturno, com maior atividade durante o período chuvoso (Moura et al., 2006). Esses indivíduos alimentam-se principalmente de madeira, em diferentes estágios de decomposição (Moura et al., 2006), e de líquens (Bourguignon et al., 2011). Na grande maioria das vezes, os ninhos de *C. cyphergaster* são construídos em árvores (Moura et al., 2006; Vasconcellos et al., 2007). Esses, por sua vez, podem abrigar diferentes coabitantes, principalmente invertebrados, incluindo dois inquilinos obrigatórios: *Inquilinitermes microcerus* (Silvestri, 1901) e *I. fur* (Silvestri, 1901) (Termitidae: Termitinae), além outros de termitófilos, como Staphylinidae (Coleoptera) (Mathews, 1977; Cunha & Brandão, 2000; Cunha et al., 2003; Costa et al., 2009; Vasconcellos et al., 2007; Cristaldo et al., 2012).

Inquilinitermes spp. são inquilinos obrigatórios de ninhos arborícolas e epígeos

de *Constrictotermes* spp. (Mathews, 1977; Florencio et al., 2013) e encontrados por toda América do Sul. As colônias são restritas a certos locais no ninho, normalmente próximas ao centro (Cunha et al., 2003) e suas galerias são facilmente percebidas nos ninhos hospedeiros, por serem mais escuras do que as galerias do construtor (Mathews, 1977). As colônias de *Inquilinitermes* spp. possuem um menor número de indivíduos quando comparado às de *C. cyphergaster*, chegando até 10.840 indivíduos (Cunha et al., 2003). As ninfas representam cerca de 10% dos indivíduos da colônia (Cunha & Brandão, 2002).

1.2.2 Local de estudo

O estudo foi conduzido em uma área de Cerrado no município de Sete Lagoas (19° 27'S, 44° 14'W), Minas Gerais. A altitude local varia de 800 a 900 m acima do nível do mar. De acordo com a classificação de Koppen (Kottek et al., 2006), o clima da área de estudo é classificado como Aw (Equatorial com inverno seco). As amostragem foram realizados entre os meses de Julho e Setembro de 2012. Nesse ano, a precipitação média mensal foi de 88,24 mm, a umidade relativa do ar de 65,2% e a temperatura 21,5°C (IMET, 2013).

1.2.3 Amostragem

O padrão

Para testar se a maturidade das colônias de *C. cyphergaster* está relacionada com a presença de espécies inquilinas, verificamos se colônias hospedeiras que já entraram em fase reprodutiva são mais propensas a apresentar espécies inquilinas do que colônias que não iniciaram a fase reprodutiva. Consideramos que o ninho estava em fase reprodutiva quando foram registrados ninfas e/ou alados em seu interior, mas nesse trabalho utilizaremos apenas a terminologia “ninfas”.

Para tanto, 30 ninhos de *C. cyphergaster* foram escolhidos arbitrariamente, buscando amostrar um intervalo contínuo de volume, uma vez que a coabitação é correlacionada com o volume do ninho (Cristaldo et al., 2012). Cada ninho foi removido da árvore e examinado cuidadosamente para verificar a presença de inquilinos e ninfas do hospedeiro. Todos coabitantes encontrados no ninho (incluindo a espécie

construtora) foram coletados com pinças entomológicas, colocados em álcool 80%, etiquetados e levados para o laboratório para identificação. As identificações foram feitas de acordo com Mathews (1977) e Constantino (2002) e posteriormente confirmadas por comparação com a coleção da Seção Isoptera do Museu de Entomologia da Universidade Federal de Viçosa (MEUV), onde as amostras de voucher foram depositados.

Os volumes dos ninhos foram calculados somando os volumes de várias seções cilíndricas sobrepostas e o volume das calotas esféricas nas extremidades, conforme descrito por Cristaldo et al. (2012). Nos casos onde os ninhos foram construídos em volta do tronco da árvore, o volume do tronco também foi estimado e subtraído do volume do ninho.

O objetivo foi determinar o efeito da variável binária “presença/ausência de ninfas” sob a variável resposta binária “presença/ausência de inquilinos”, com o volume do ninho como covariável. Os dados foram analisados por regressão logística, utilizando modelo linear generalizado (GLM) e sob erros binomial. O uso de erros binomial é adequado para modelar os efeitos de uma ou mais variáveis explicativas (contínuas ou categóricas) sobre a variável resposta binária (Logan, 2010).

Os mecanismos

Para analisar os mecanismos envolvidos no processo de inquilinismo, verificamos se a produção de ninfas afeta a defesa da colônia. Para isso, testamos se se existe alocação diferenciada de energia entre reprodução e defesa, avaliando se em colônias na fase reprodutiva há redução no *(a)* número de soldados do hospedeiro que chega a um distúrbio experimental na parede do ninho, *(b)* na proporção de soldados da colônia construtora e *(c)* na densidade dos indivíduos da colônia hospedeira.

Falha da defesa?

As hipóteses relacionadas à ocorrência de falhas na defesa foram testadas através: *(i)* do número de soldados que respondem a um distúrbio e *(ii)* da proporção de soldados em ninhos com e sem ninfas. Além disso, verificamos se a presença de *Inquilinitermes microcerus* afeta a proporção de soldados da colônia hospedeira.

Anteriormente à remoção dos 30 ninhos do campo, em cada um deles foi feito

um distúrbio experimental na parede externa para verificar o número de soldados da colônia hospederia que respondem ao distúrbio. No centro de cada ninho foi feito um buraco com a lâmina de um canivete, de aproximadamente 3,5 cm de comprimento e 1 cm de diâmetro, perfazendo um volume de 2,8 cm³. Após isso, um palito foi inserido parcialmente nesse buraco, e o número de soldados caminhando sobre o palito foram quantificados durante 40 segundos. O tempo para a resposta foi definido previamente em um pré-teste com 10 ninhos. Para cada ninho foi utilizado um novo palito.

Para verificar a proporção de soldados nos ninhos, foi feito um levantamento completo dos indivíduos das colônias. Para isso, oito ninhos de *C. cyphergaster* foram arbitrariamente selecionados e levados ao laboratório. Os ninhos foram desmanchados e todos indivíduos visíveis foram coletados com pinças e armazenados em álcool 80%. Após isso, o material foi peneirado em uma série de peneiras *inox* para análises granulométricas, com aberturas de 4,75, 2,00, 1,00 e 0,5 mm. Em seguida, o material foi colocado em funis de Belerose com álcool 80% sob uma lâmpada de 100 *Watts* durante dois dias. Os funis foram colocados dentro de estruturas com tecido de poliéster do tipo *voil* para evitar perdas de indivíduos durante uma eventual revoadas. Por fim, os materiais dos funis foram novamente verificados e peneirados para garantir que os indivíduos mortos fossem contabilizados.

Para determinar se o “número de soldados por segundo chegando ao distúrbio” é influenciado pela “presença/ausência de ninfas”, os dados foram analisados por regressão linear, GLM, sob erros normais. O volume dos ninhos e o distúrbio (proporcional ao volume do ninho) causado pelo canivete foram utilizados como co-variável no modelo.

Para determinar se a “proporção de soldados no ninho” responde à “presença/ausência” de ninfas hospedeiras, os dados foram analisados através de ANCOVA, GLM, seguida por teste χ^2 . O volume do ninho entrou como covariável no modelo.

Espaços vazios?

Verificamos se a presença de *I. microcerus* está relacionada com os possíveis espaços vazios nas colônias de *C. cyphergaster*. Os inquilinos podem entrar em

espaços desocupados e não patrulhados, os quais podem ser mais frequentes em ninhos maiores. Espera-se que no período reprodutivo os espaços não patrulhados dentro do ninho aumentem, devido ao desvio energético da colônia para a produção de alados em detrimento da defesa. A densidade dos indivíduos nas colônias de *C. cyphergaster*, na presença ou ausência de ninfas, foi mensurada utilizando-se os oito ninhos coletados.

Para isso, foi feita a mensuração do volume de dez indivíduos de cada casta de *C. cyphergaster* e medidos através da régua acoplada na ocular de uma lupa Leica MZ12. Após isso, foi calculada a média do volume dos operários, soldados e alados, que perfizeram $2,8 \times 10^{-7} \text{ mm}^3$, $3,5 \times 10^{-7} \text{ mm}^3$ e $3,7 \times 10^{-4} \text{ mm}^3$, respectivamente.

Para avaliar o efeito da “presença/ausência de alados” na densidade e número de indivíduos por litro, foi utilizado uma ANOVA, GLM, sob erros binomial e teste χ^2 e F, respectivamente.

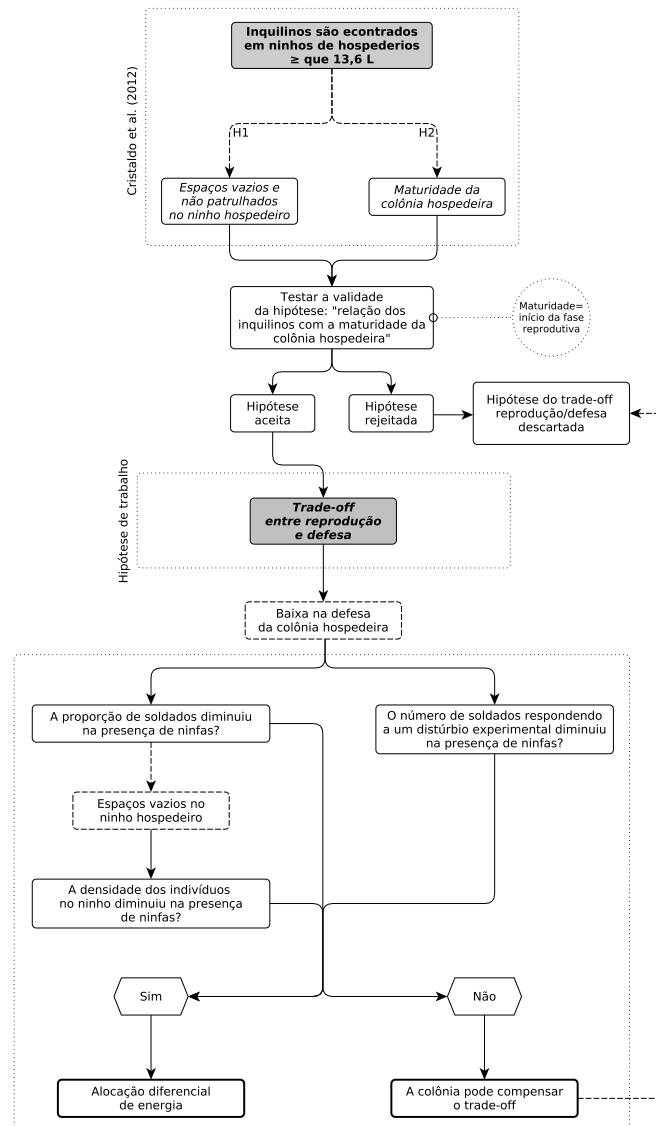


Figura 1.1: Fluxograma das hipóteses e mecanismos testados.

1.3 Resultados

Dos 30 ninhos de *C. cyphergaster* que foram utilizados para os distúrbios experimentais, 16 estavam em período reprodutivo, e desses, 15 ninhos estavam coabitados por *I. microcerus* (Tabela 1.1). Dentre os 15 ninhos que não estavam em período reprodutivo, apenas em cinco foram encontrados inquilinos. O volume dos ninhos variou de 0,128 a 46,5 litros.

Em relação aos os oito ninhos utilizados para mensurar a proporção de indivíduos, quatro estavam em fase reprodutiva e cinco estavam coabitados (Tabela 1.2). Somente um dos ninhos coabitados não estava em período reprodutivo. O volume dos ninhos variou de 5,575 a 24,265 litros, com média de 14,9 litros.

O número de indivíduos de *C. cyphergaster* nos ninhos variou de 4.035 a 38.557, com média de 14.700 indivíduos. Já as colônias de *I. microcerus* apresentaram de 30 a 5.068 indivíduos, com média de 1.262 indivíduos.

A presença de *I. microcerus* em ninhos de *C. cyphergaster* foi influenciada pela interação entre o volume do ninho e a presença de ninfas de *C. cyphergaster* ($F_{26,30}=7,6126$, $p=0,01047$, Figura 1.2). Ninhos maiores que 10 litros quase sempre apresentaram inquilinos em suas colônias, entretanto, ninhos menores que 10 litros aumentam suas chances de serem coabitados se estavam produzindo alados, ou seja, foi constatada uma correlação entre a maturidade do ninho e a presença de inquilinos.

No pré-teste para definição do tempo de espera no distúrbio experimental, o tempo foi significativo ($F_{8,10}=13,268$, $p=0,006565$, Figura 1.3). Já o furo do canivete ($F_{6,10}=2,7273$, $p=0,149734$) e o volume do ninho ($F_{7,10}=3,0226$, $p=0,125672$) não mostraram significância.

A quantidade de soldados por segundo chegando ativamente na defesa não foi influenciada pela presença de ninfas do construtor ($F_{27,30}=0,0989$, $p=0,7558$, Figura 1.4), assim como a proporção de soldados em colônias de *C. cyphergaster* não variou na presença das ninfas ($F_{5,8}=2,1904$, $p=0,2074$, Figura 1.5).

A densidade dos indivíduos no ninho não variou entre colônias com ou sem ninfas ($F_{6,8}=0.023$, $p=0.8845$, Figura 1.6).

Tabela 1.1: Os dados experimentais de 30 ninhos de *C. cyphergaster*, com presença ou ausência de ninfas e inquilinos. Sete Lagos/MG.

Soldados	Ninfas	Inquilinos	Volume
1	com	com	9,395
19	com	com	14,439
14	com	com	31,954
3	com	com	37,889
32	com	com	46,5
44	com	com	11,062
14	com	com	10,58
30	com	com	32,779
3	com	com	19,45
27	com	com	31,356
7	com	com	39,904
4	com	com	38,67
27	com	com	28,962
45	com	com	32,873
0	com	com	25,771
11	com	sem	23,483
1	sem	com	27,072
31	sem	com	18,119
16	sem	com	33,431
23	sem	com	9,993
15	sem	sem	2,684
19	sem	sem	1,777
3	sem	com	13,518
2	sem	sem	0,623
25	sem	sem	4,266
0	sem	sem	1,288
14	sem	sem	0,736
24	sem	sem	11,036
0	sem	sem	0,128
19	sem	sem	8,121

Tabela 1.2: Número de operários, soldados, alados e presença/ausência de inquilinos em ninhos de *C. cyphergaster*. Sete Lagoas/MG.

Volume	Operários	Soldados	Ninfas	Total	Inquilinos
12.143	6858	616	0	7474	sem
10.289	5514	597	0	6111	sem
5.575	3270	765	0	4035	sem
19.366	32036	6440	81	38557	com
20.633	17178	4058	672	21908	com
24.265	8841	1928	664	11433	com
21.427	8204	690	4	8898	com
5.805	16718	2464	0	19182	com

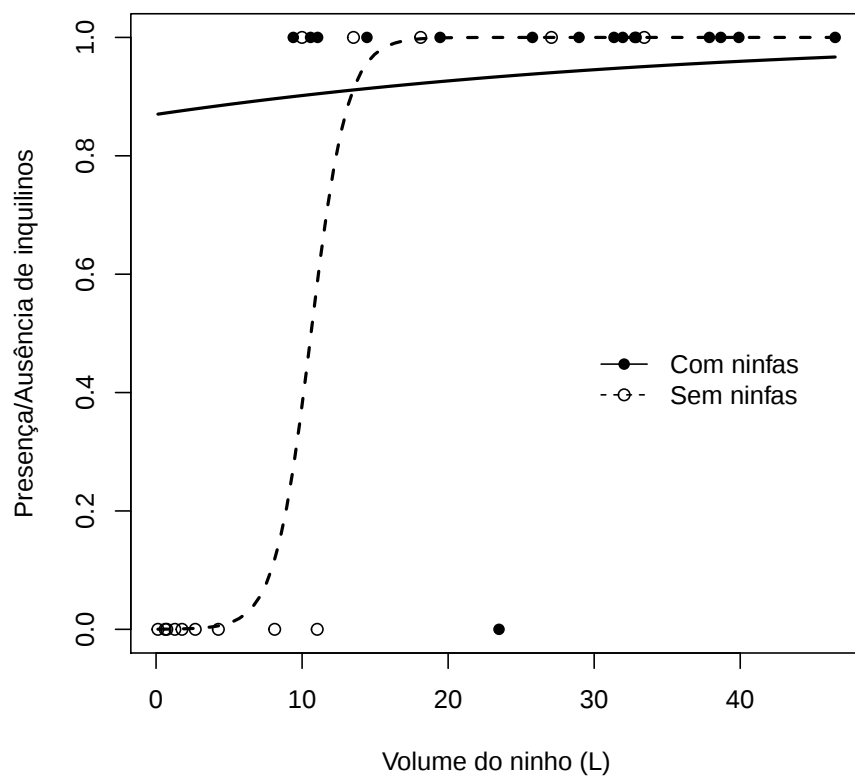


Figura 1.2: Presença/ausência de *I. microcerus* em ninhos de diferentes volumes de *Constrictotermes cyphergaster* na presença/ausência ninfas ($F_{26,30}=7,6126$, $p=0,01047$). Foi utilizado regressão logística com Modelos Lineares Generalizados sob erros binomiais. Pontos fechados e linha contínua representam colônias com ninfas; pontos abertos com linha tracejada são colônias sem ninfas.

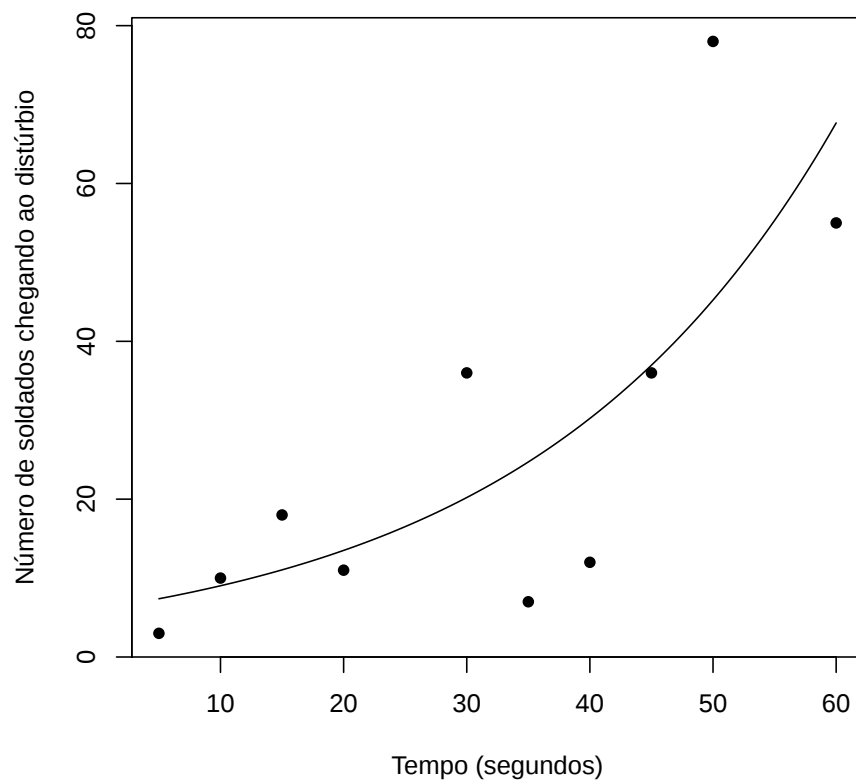


Figura 1.3: Pré-teste para definição do tempo de espera no distúrbio: efeito do número de soldados de *Constrictotermes cyphergaster* chegando por segundo no distúrbio em ninhos de diferentes tamanhos ($F_{8,10}=13,268$, $p=0,006565$). Foi utilizado regressão linear com Modelos Lineares Generalizados sob erros Poisson. Cada ponto se refere a um ninho amostrado.

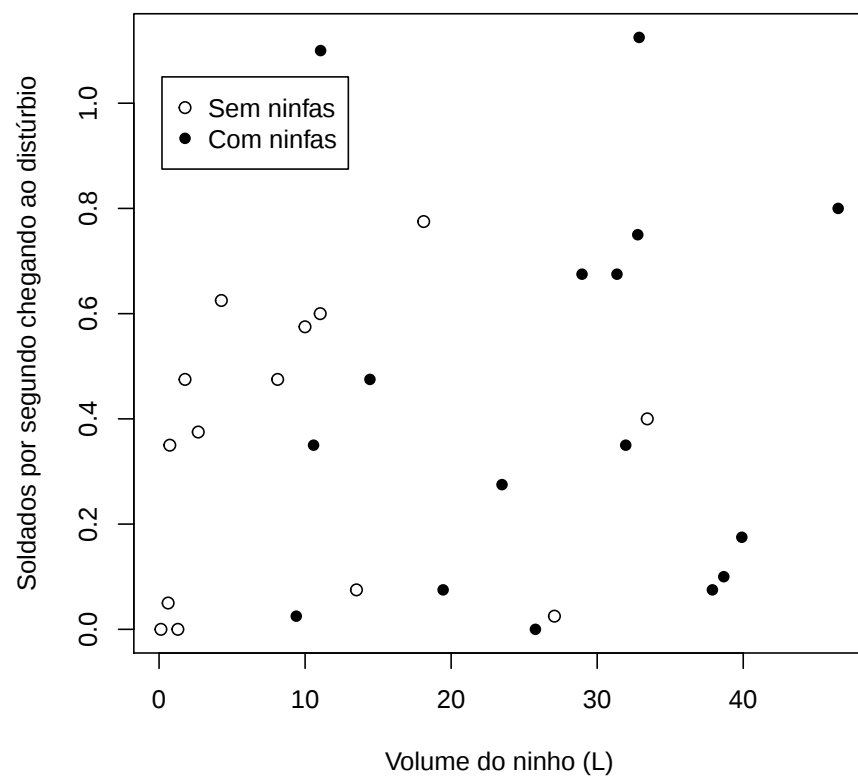


Figura 1.4: A quantidade de soldados de *Constrictotermes cyphergaster* por segundo chegando ao distúrbio, em diferentes volumes de ninhos, não foi influenciado pela presença de seus ninfas ($F_{27,30}=0,0989$, $p=0,7558$). Foi utilizado regressão linear com Modelos Lineares Generalizados. Cada ponto significa um ninho amostrado. Os pontos fechados são ninhos de de *Constrictotermes cyphergaster* com ninfas, e os pontos fechados são ninhos sem produtores.

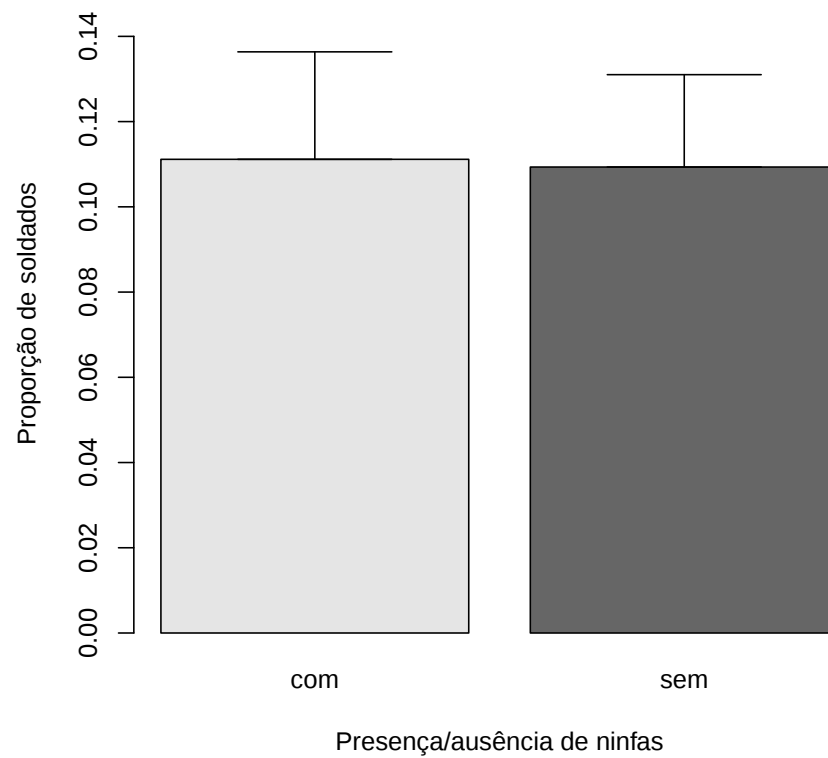


Figura 1.5: A proporção de soldados em colônias de *Constrictotermes cyphergaster* não variou na presença de ninfas ($F_{5,8}=2,1904$, $p=0,2074$). Foi utilizado uma ANOVA, seguido do teste χ^2 .

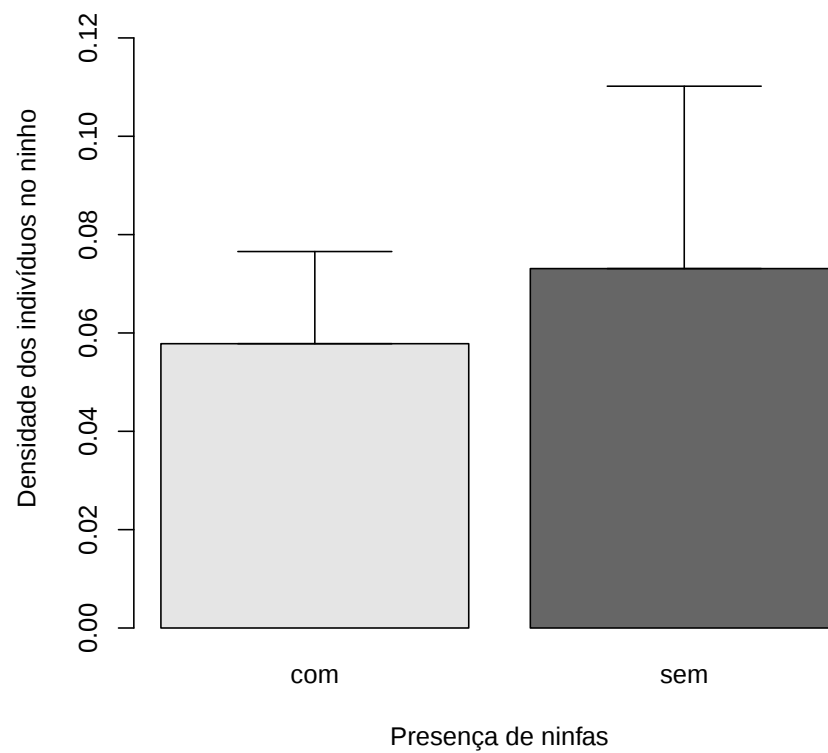


Figura 1.6: Densidade dos indivíduos em colônias de *Constrictotermes cyphergaster* por volume do ninho não foi afetado pela presença de ninfas ($F_{6,8}=0.023$, $p=0.8845$). Foi utilizado uma ANOVA, seguido do teste χ^2 .

1.4 Discussão

A coabitação de inquilinos em cupinzeiros já foi observada em uma gama de hospedeiros. Alguns estudos mostraram que existe relação positiva entre o tamanho do ninho hospedeiro e a riqueza de espécies inquilinas, como em *Armitermes euamignathus* (Termitidae: Syntermitinae) (Domingos, 1983), *C. cyphergaster* (Termitidae: Nasutitermitinae) (Cunha et al., 2003), *Cornitermes cumulans* (Termitidae: Syntermitinae) (Redford, 1984; Costa, 2005), *Cornitermes snyderi* (Termitidae: Syntermitinae) e *Syntermes grandis* (Termitidae: Syntermitinae) (Cunha & Morais, 2010).

Para alguns autores, este maior número de espécies inquilinas em ninhos maiores se deve à maior disponibilidade de espaço. Cristaldo et al. (2012), entretanto, acrescentaram novas hipóteses que explicam esse padrão. Estudando a ocorrência de *I. microcerus* em ninhos de *C. cyphergaster*, eles confirmaram a correlação positiva entre o volume do ninho e a presença do inquilino, propondo duas hipóteses: (a) com o aumento do ninho, algumas partes podem se tornar desocupadas pelos construtores, criando espaços não patrulhados que facilitariam a entrada e permanência de inquilinos; e (b) os inquilinos podem estar ligados à idade e, conseqüentemente, à maturidade da colônia. Como a maturidade está fortemente correlacionada ao período reprodutivo, e nesse período, são criadas as plataformas de lançamento de alados, então, também existe a possibilidade da entrada dos inquilinos por essas plataformas criadas pela colônia.

Nossos resultados mostram que a probabilidade de encontrar *I. microcerus* em ninhos de *C. cyphergaster* foi influenciada pela interação entre a presença de ninfas e o volume do ninho. Assim, o *trade-off* entre reprodução e defesa da colônia hospedeira tornou-se, inicialmente, uma hipótese plausível para a entrada dos inquilinos. Essa correlação encontrada poderia ser explicada por: (a) falha na defesa - baixa resposta defensiva da colônia hospedeira durante a produção de ninfas e (b) baixa proporção de soldados na colônia - a produção das ninfas do hospedeiro

poderia ocasionar um decréscimo numérico na defesa. Ou ainda *(c)* baixa densidade dos indivíduos, já que o crescimento do ninho poderia acarretar a criação de espaços vazios na colônia.

Entretanto, nossos resultados mostraram que a presença de ninfas não afetou a resposta da colônia ao distúrbio (Figura 1.4), ou seja, a presença de ninfas no ninho não afetou a chegada de soldados à um distúrbio experimental. A presença de ninfas da colônia hospedeira também não influenciou a proporção de soldados (Figura 1.5) ou densidade de indivíduos no ninho (Figura 1.6).

A possibilidade da colônia contrabalançar a baixa proporção de soldados aumentando a sua vigilância durante a produção e lançamento de alados, como porposto por Oster & Wilson (1978), não foi observado nas colônias estudadas. Entretanto, o aumento da vigilância sob um maior risco de predação já foi visto em alguns organismos, como por exemplo, em ursos polares (Dyck & Baydack, 2004) e tentilhões (Quinn et al., 2006).

Como nenhum dos mecanismos testados foram afetados pela presença das ninfas na colônias (*(a)* falha na defesa, *(b)* baixa proporção de soldados e *(c)* baixa densidade dos indivíduos), presumimos que, se houve algum *trade-off*, de alguma forma a colônia alterou sua estratégia defensiva no período reprodutivo como, por exemplo, realocando a energia que seria usada para a construção e reparo do ninho para o contingente defensivo. Ou, ainda, existe a possibilidade de haver um aumento no forrageamento durante o período reprodutivo, compensando a demanda de energia e evitando o *trade-off*.

O aumento do forrageamento nesse período é admissível, respaldado por Korb & Lenz (2004), que verificou em um estudo realizado com *Cryptotermes secundus* (Kalotermitidae) que a disponibilidade de recursos pode influenciar a “tomada de decisões” da colônia à favor da reprodução. Assim, com um possível aumento na frequência de forrageamento, poderia haver também uma maior criação de trilhas. Dessa forma, as trilhas em *C. cyphergaster* tornam-se uma alternativa para entrada de inquilinos na colônia (Cristaldo et al., em prep.) e portanto, poderia explicar a correlação entre a presença de ninfas e inquilinos.

Além disso, Liu et al. (2005) verificaram que o período reprodutivo pode favorecer a formação de soldados. Os soldados inibem a quantidade de hormônio juvenil na

colônia, beneficiando a muda dos reprodutores, uma vez que esses últimos necessitam de baixos níveis do hormônio para maturar. Aliado à isso, uma possível baixa na proporção de soldados no momento da reprodução poderia afetar a colônia no momento da revoada que, como dito anteriormente, é um período onde a colônia se torna mais susceptível a predação. Assim, uma baixa na defesa pode prejudicar o seu *fitness*. Em outras palavras, a colônia parece manter um contingente adequado para a sua defesa durante a reprodução.

As colônias de *I. microcerus* foram encontradas em ninhos com volumes superiores à 10 litros. O aumento do volume no ninho pode favorecer a criação de espaços desocupados e não patrulhados, susceptíveis à invasão pelos inquilinos (Cristaldo et al., 2012). Além disso, com a variação natural sazonal da população (Oster & Wilson, 1978; Howard & Haverty, 1981), algumas partes do ninho podem ficar desocupadas pelos construtores, como já visto em outros cupins (Noirot & Darlington, 2000). Entretanto a densidade de indivíduos dentro do ninho não foi afetada pela presença de ninfas (Figura 1.6). Isto indica que, no período reprodutivo, não se observa o aumento de espaços vazios que pudessem facilitar a entrada de inquilinos.

Como hipótese alternativa, presumimos que esses espaços vazios e não patrulhados podem acontecer após a revoada. Assim, devido a saída dos alados do ninho, há um decréscimo na biomassa da colônia (Oster & Wilson, 1978), como o demonstrado na Figura 1.7. Isto criaria uma janela de oportunidades para os inquilinos, já que a densidade no ninho estaria baixa, criando espaços vazios e prejudicando a comunicação entre os indivíduos e, conseqüentemente, a defesa.

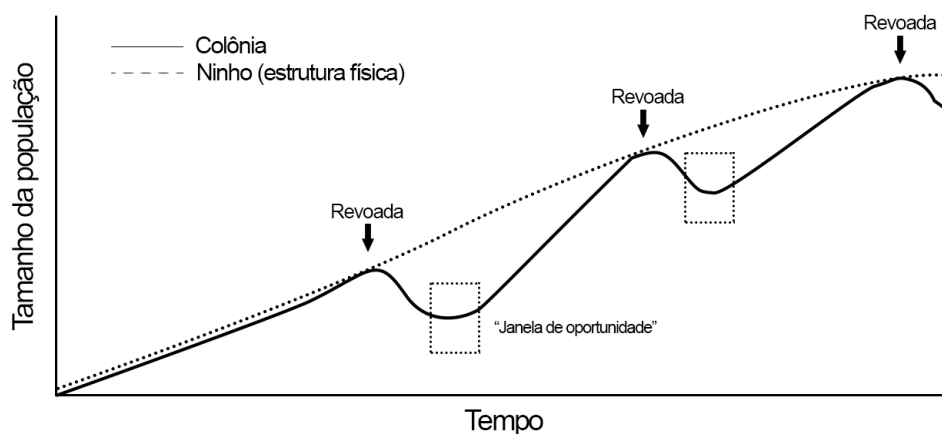


Figura 1.7: Gráfico hipotético sobre a “janela de oportunidades” criada após a revoada: o eixo Y é o tamanho da população da colônia construtora, o eixo X é o tempo de vida da colônia. A linha contínua representa o crescimento da colônia hospedeira e o a linha tracejada o crescimento da estrutura física do ninho.

Outros fatores também poderiam explicar a presença de *I. microcerus* e ninhos maiores de *C. cyphergaster*. Ninhos maiores podem facilitar o seu encontro pelo hospedeiro, pois devido ao seu tamanho e tempo de vida, podem favorecer o acontecimento de um maior número de eventos de colonização. Além disso, esses ninhos podem liberar uma proporção maior de odores no ambiente, atraindo invasores. Essas hipóteses já foram levantadas para os parasitas de abelhas sociais *Braunsapis breviceps* (Hymenoptera: Apidae) (Reyes & Michener, 1990) e *Polistes sulcifer* (Hymenoptera: Vespidae) (Cervo & Turillazzi, 1996).

A colônia hospedeira, quando invadida, pode apresentar diferentes mudanças na sua biologia. Isso pode acontecer devido à manipulação do hospedeiro pelo parasita ou são respostas defensivas do hospedeiro em resposta à invasão (Hartikainen et al., 2013). Portanto, os inquilinos podem prejudicar o desenvolvimento de colônias menores, levando-as à morte, já que infecções afetam o metabolismo de colônias parasitadas (Hartikainen et al., 2013). Isso explicaria o encontro de *Inquilinitermes microcerus* apenas em ninhos maiores. Por outro lado, os inquilinos poderiam influenciar o crescimento da colônia hospedeira. Isto também explicaria o padrão encontrado.

O aumento do tamanho da colônia poderia atuar como uma resposta defensiva.

Esse comportamento já foi observado, a nível de indivíduo, em vespas *Polistes*, que apresentam uma resposta adaptativa aumentando o tamanho corporal (Ortolani & Cervo, 2010). A nível de colônia, os briozoários *Fredericella sultana* (Plumatellida: Fredericellidae) infectadas pelo myxozoário *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Malacoalvulida: Saccosporidae) aumentam o seu tamanho, seja como resposta defensiva ou indução do invasor para novos ciclos transmissões (Hartikainen et al., 2013).

Em outra situação, a colônia pode iniciar o crescimento e os eventos reprodutivos como uma resposta à invasão. Assim, a colônia poderia se prevenir de uma possível morte e promover a fundação de novas colônias, que por sua vez não estarão invadidas (Ortolani & Cervo, 2010).

Verificamos que a presença ninfas de *C. cyphergaster* está correlacionado com a presença de *I. microcerus*. Entretanto, nesse período, não foram verificadas mudanças na resposta ao patrulhamento, na proporção de soldados ou na densidade na colônia, contrariando nossas hipótese iniciais. Assim, concluímos que a invasão por *I. microcerus* em colônias de *C. cyphergaster* não acontece por uma falha direta na defesa do hospedeiro, pois esta parece utilizar outros mecanismos que contrabalançam o gasto energético da produção de ninfas.

1.5 Referências Bibliográficas

- AUER, S. K.; ARENDT, J. D.; CHANDRAMOULI, R.; REZNICK, D. N. Juvenile compensatory growth has negative consequences for reproduction in *Trinidadian guppies* (*Poecilia reticulata*). **Ecological Letters**, v.13, p.998–1007, 2010.
- BAZZAZ, F. A.; GRACE, J. **Plant Resource Allocation**. Academic Press., 1997. Physiological ecology.
- BOURGUIGNON, T.; SOBOTNIK, J.; LEPOINT, G.; MARTIN, J. M.; HARDY, O. J.; DEJEAN, A.; ROISIN, Y. Feeding ecology and phylogenetic structure of a complex Neotropical termite assemblage, revealed by nitrogen stable isotopes ratios. **Ecological Entomology**, v.36, p.261–269, 2011.
- BRIGHTSMITH, D. J. Use of arboreal termitaria by nesting birds in the Peruvian amazon. **Condor**, v.102, p.529–538, 2000.
- CARRIJO, T. F.; GONCALVES, R. B.; SANTOS, R. G. Review of bees as guests in termite nests, with a new record of the communal bee, *Gaesochira obscura* (Smith, 1879) (Hymenoptera, Apidae), in nests of *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (Isoptera, Termitidae, Apicotermitinae). **Insectes Sociaux**, v.59, p.141–149, 2012.
- CERVO, R.; TURILLAZZI, S. Host nest preference and nest choice in the cuckoo paper wasp *Polistes sulcifer* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of Insect Behavior**, v.9, n.2, p.297–306, 1996.
- CONSTANTINO, R. An illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. **Zootaxa**, v.67, p.1–40, 2002.
- COSTA, D.; CARVALHO, R.; LIMA-FILHO, G.; BRANDÃO, D. Inquiline and invertebrate fauna associated with termite nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. **Sociobiology**, v.53, p.443–453, 2009.
- COSTA, D. A. Inquilinos associados a ninhos de *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae) em uma area de campo no Parque Nacional das Emas, G.O., 2005. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás.

- COX, R. M.; PARKER, E. U.; CHENEY, D. M.; LIEBL, A. L.; MARTIN, L. B.; CALSBEEK, R. Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival. **Functional Ecology**, v.24, p.1262–12, 2010.
- CRISTALDO, P. F.; ROSA, C. S.; FLORENCIO, D. F.; MARINS, A.; DESOUZA, O. Termitarium volume as a determinant of invasion by obligatory termitophiles andinquilines in the nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae). **Insectes Sociaux**, v.59, p.541–548, 2012.
- CUNHA, H.; BRANDÃO, D. Multiple reproductives in nests of the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.46, p.21–24, 2002.
- CUNHA, H.; COSTA, D.; ESPÍRITO-SANTO FILHO, K.; SILVA, L.; BRANDÃO, D. Relationship between *Constrictotermes cyphergaster* and inquilines termites in the Cerrado (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v.42, p.761–770, 2003.
- CUNHA, H. F.; BRANDÃO, D. Invertebrates associated with the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitinae, Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v.37, p.593–599, 2000.
- CUNHA, H. F.; MORAIS, P. P. A. M. Relacao especie-area em cupinzeiros de pastagem, Goiania-GO, Brasil. **EntomoBrasilis**, v.3, p.60–63, 2010.
- DARLINGTON, J. P. E. C. Termites (Isoptera) as secondary occupants in mounds of *Macrotermes michaelseni* (Sjostedt) in Kenya. **Insectes Sociaux**, v.59, p.159–165, 2012.
- DECHMANN, D. K. N.; KALKO, E. K. V.; KERTH, G. Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silviculum* roosts in active termite nests. **Evolutionary Ecology Research**, v.6, p.1037–1050, 2004.
- DIEHL, E.; JUNQUEIRA, L. K.; BERTI-FILHO, E. Ant and termite mound cohabitants in the wetlands of Santo Antonio da Patrulha, Rio Grande do Sul, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v.65, p.431–437, 2005.
- DOMBROSKIE, S. L.; AARSEN, L. W. The leaf size/number trade-off within species and within plants for woody angiosperms. **Plant Ecology and Evolution**, v.145, n.1, p.38–45, 2012.
- DOMINGOS, D. O ninho de *Armitermes euamignathus* (Isoptera, Termitidae): características gerais, crescimento e associações. **Ciência e Cultura**, v.35, p.783–789, 1983.

- DYCK, M. G.; BAYDACK, R. K. Vigilance behaviour of polar bears (*Ursus maritimus*) in the context of wildlife-viewing activities at Churchill, Manitoba, Canada. **Biological Conservation**, v.116, p.343–350, 2004.
- FLORENCIO, D. F.; MARINS, A.; ROSA, C. S.; CRISTALDO, P. F.; ARAÚJO, A. P. A.; SILVA, I. R.; DESOUZA, O. Diet segregation between cohabiting builder and inquiline termite species. **PloS Biology**, 2013.
- GASSER, M.; KAISER, M.; BERRIGAN, D.; STEARNS, S. C. Life-history correlates of evolution under high and low adult mortality. **Evolution**, v.54, n.4, p.1260–1272, 2000.
- GUNDEL, P.; GARIBALDIB, L. A.; MARTÍNEZ-GHERSAA, M. A.; GHERSAA, C. M. Trade-off between seed number and weight: Influence of a grass–endophyte symbiosis. **Basic and Applied Ecology**, v.13, p.32–39, 2012.
- HADDAD, C. R.; DIPPENAAR-SCHOEMAN, A. S. The influence of mound structure on the diversity of spiders (Aranae) inhabiting the abandoned mounds of the snouted harvester termite *Trinervitermes trinervoides*. **Journal of Arachnology**, v.30, p.403–408, 2002.
- HARTIKAINEN, H.; FONTES, I.; OKAMURA, B. Parasitism and phenotypic change in colonial hosts. **Parasitology**, v.140, p.1403–1412, 2013.
- HERMS, D. A.; MATTSON, W. J. The dilemma of plants: to grow or defend. **The quartely review of biology**, v.67, n.3, p.283–335, 1992.
- HOWARD, R. W.; HAVERTY, M. I. Seasonal variation in caste proportions of field colonies of *Reticulitermes flavipes* (Kollar). **Environmental Entomology**, v.10, p.546–549, 1981.
- IMET. Banco de Dados Meteorológicos para Ensino e Pesquisa. Instituto Nacional de Meteorologia - Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, 2013.
- KORB, J.; LENZ, M. Reproductive decision-making in the termite, *Cryptotermes secundus* (Kalotermitidae), under variable food conditions. **Behavioral Ecology**, v.15, n.3, p.309–395, 2004.
- KOTTEK, M.; GRIESER, J.; BECK, C.; RUDOLF, B.; RUBEL, F. World map of the Kopen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, v.15, p.259–263, 2006.

- LEE, W. S.; MONAGHAN, P.; METCALFE, N. B. The trade-off between growth rate and locomotor performance varies with perceived time until breeding. **The Journal of Experimental Biology**, v.2010, p.3289–3298, 2010.
- LEONG, W.; PAWLIK, J. R. Evidence of a resource trade-off between growth and chemical defenses among Caribbean coral reef sponges. **Marine Ecology Progress Series**, v.406, p.71–78, 2010.
- LEVINS, R. **Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations**. Princeton University Press, 1968. 2v. de *Monographs in population biology*. 132p.
- LIU, Y.; HERNDERSON, G.; MAO, L.; LAINE, R. A. Seasonal Variation of Juvenile Hormone Titters of the Formosan Subterranean Termite, *Coptotermes formosanus* (Rhinotermitidae). **Environmental Entomology**, v.34, n.3, p.557–562, 2005.
- LOGAN, M. **Biostatistical Design and Analysis using R - A practical guide**. Wiley-Blackwell, 2010.
- MATHEWS, A. **Studies on Termites from the Mato Grosso State, Brazil**. Academia Brasileira de Ciências, 1977.
- MOURA, F. M. S.; VASCONCELLOS, A.; ARAUJO, V. F. P.; BANDEIRA, A. G. Feeding habitat of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae) in an area of Caatinga, northeast Brazil. **Sociobiology**, v.48, p.21–26, 2006.
- NOIROT, C.; DARLINGTON, J. Termite Nests: Architecture, Regulation and Defence. In: ABE, T.; BIGNELL, D.; HIGASHI, M. (Ed.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Kluwer Academic Publishers, 2000. p.121-140.
- ORTOLANI, I.; CERVO, R. Intra-specific body size variation in *Polistes* paper wasps as a response to social parasite pressure. **Ecological Entomology**, v.35, p.352–359, 2010.
- OSTER, G. F.; WILSON, E. O. **Caste and ecology in the social insects**. Princeton University Press, 1978. 12v. de *Monographs in population biology*. 372p.
- QUINN, J. L.; WHITTINGHAM, M. J.; BUTLER, S. L.; CRESSWELL, W. Noise, predation risk compensation and vigilance in the chaffinch *Fringilla coelebs*. **Journal of Avian Ecology**, v.37, p.601–608, 2006.
- REDFORD, K. H. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. **Biotropica**, v.16, p.112–119, 1984.

- REYES, S. G.; MICHENER, C. D. Observations on a parasitic allodapine bee and its hosts in Java and Malaysia. **Tropical Zoology**, p.139–149, 1990.
- VAN ROOIJ, J. H.; BRUGGEMANN, J. H.; VIDELER, J. J.; BREEMAN, A. M. Plastic growth of the herbivorous reef fish *Sparisoma viride*: field evidence for a trade-off between growth and reproduction. **Marine Ecology Progress Series**, v.122, p.93–105, 1995.
- SALTER, J.; MORRIS, K.; READ, J.; BOON, P. I. Impact of long-term, saline flooding on condition and reproduction of the clonal wetland tree, *Melaleuca ericifolia* (Myrtaceae). **Plant Ecology**, v.206, p.41–57, 2010.
- SARMA, S. S. S.; NANDINI, S.; GULATI, R. D. Cost of reproduction in selected species of zooplankton (rotifers and cladocerans). **Hydrobiologia**, v.481, p.89–99, 2002.
- SHELDON, B. C.; VERHULST, S. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v.11, p.317–321, 1996.
- SILVESTRI, F. Nota preliminare sui termitidi sud-americani. **Bollettino dei Musei di Zoologia e Anatomia Comparata della Università di Torino**, v.389, p.1–8, 1901.
- STEARNS, S. C. **The evolution of life histories**. Oxford University Press, 1992.
- VASCONCELLOS, A.; ARAUJO, V. F. P.; MOURA, F. M. S.; BANDEIRA, A. G. Biomass and population structure of *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri) (Isoptera: Termitidae) in the Dry Forest of Caatinga, Northeastern Brazil. **Neotropical Entomology**, v.36, p.693–698, 2007.
- DE VISSER, S. N.; FREYMAN, B. P.; SCHNYDER, H. Trophic interactions among invertebrates in termitaria in the African savanna: a stable isotope approach. **Ecological Entomology**, v.33, p.758–764, 2008.
- WAELTI, M. O.; REYER, H. U. Food supply modifies the trade-off between past and future reproduction in a sexual parasite–host system (*Rana esculenta*, *Rana lessonae*). **Oecologia**, v.152, p.415–424, 2007.
- WEEKS, A. R.; TURELLI, M.; HARCUMBE, W. R.; REYNOLDS, K. T.; HOFFMAN, A. A. From parasite to mutualist: rapid evolution of *Wolbachia* in natural populations of *Drosophila*. **PloS Biology**, v.5, n.5, p.0997–1005, 2007.

1.6 Análises estatísticas

```
> dados<-read.table("dados_novos3.csv",h=T)
> attach(dados)
> dados
```

	ninho	ope_constricto	sol_constricto	presoldados_constricto	sol_presol
1	77	6858	478	138	616
2	78	32036	4786	1654	6440
3	86	17178	3873	185	4058
4	80	8841	756	1172	1928
5	82	8204	690	0	690
6	84	5514	517	80	597
7	79	16718	2464	0	2464
8	83	3270	647	118	765

	alados_constricto	total	alados_const	inquilini	total_inqui	volumeN	sol_inqui
1	0	7474	sem	sem	0	12143	0
2	81	38557	com	com	269	19366	10
3	672	21908	com	com	5068	20633	382
4	664	11433	com	com	785	24265	62
5	4	8898	com	com	30	21427	12
6	0	6111	sem	sem	0	10289	0
7	0	19182	sem	com	162	5805	12
8	0	4035	sem	sem	0	5575	0

	alados_inqui	ope_inquilini
1	0	0
2	86	173
3	580	4106
4	6	717
5	1	17
6	0	0
7	5	80
8	0	118

```
>
> volumeL<-volumeN/1000
> volumeL
[1] 12.143 19.366 20.633 24.265 21.427 10.289 5.805 5.575
> opVol<-ope_constricto/volumeL
> opVol
[1] 564.7698 1654.2394 832.5498 364.3519 382.8814 535.9121 2879.9311
[8] 586.5471
> medias<-tapply(opVol,list(alados_const),mean)
> medias
```

```

      com      sem
808.5056 1141.7900
> solVol<-sol_constricto/volumeL
> solVol
[1] 39.36424 247.13415 187.70901 31.15599 32.20236 50.24784 424.46167
[8] 116.05381
> medias2<-tapply(solVol,list(alados_const),mean)
>

```

Volume das castas por volme do ninho

Volume dos soldados

```

> volop<-((pi*(2.63^2)/4)*5.26)
> volop
[1] 28.57506
> #passando para litros
> volsol<-((pi*(2.88^2)/4)*5.44)*1E-06)
> volsol
[1] 3.543837e-05
> #volume total dos operário no ninho
> volsol<-volsol*ope_constricto
> volsol
[1] 0.2430364 1.1353037 0.6087603 0.3133106 0.2907364 0.1954072 0.5924587
[8] 0.1158835

```

Volume dos operários

```

> volop<-((pi*(2.63^2)/4)*5.26)
> volop
[1] 28.57506
> #passando para litros
> volop<-((pi*(2.63^2)/4)*5.26)*1E-06)
> volop
[1] 2.857506e-05
> #volume total dos operário no ninho
> volop<-volop*ope_constricto
> volop
[1] 0.19596775 0.91543056 0.49086235 0.25263209 0.23442978 0.15756287 0.47771782
[8] 0.09344044

```

Volume dos alados

```
> aladoconst<-(pi*(4.14^2)/4)*28.01
> aladoconst

[1] 377.0541

> #passando para litros
> aladoconst<-aladoconst*1E-06
> aladoconst

[1] 0.0003770541

> #volume total dos individuos
> aladoconst<-aladoconst*alados_constricto
> aladoconst

[1] 0.000000000 0.030541382 0.253380358 0.250363925 0.001508216 0.000000000
[7] 0.000000000 0.000000000
```

Volume dos op+sol+al total

```
> vlttotal<-aladoconst+volop+volso
> vlttotal

[1] 0.4390041 2.0812756 1.3530031 0.8163067 0.5266744 0.3529701 1.0701765
[8] 0.2093239
```

Volume inquilinos

```
> solinqu<-(pi*(1.61^2)/4)*5.92
> solinqui<-(solinqu*1E-06)*sol_inqui
> solinqui

[1] 0.000000000 0.0001205212 0.0046039087 0.0007472313 0.0001446254
[6] 0.000000000 0.0001446254 0.000000000

> opinqu<-(pi*(1.61^2)/4)*4.38
> opinqui<-(opinqu*1E-06)*ope_inquilini
> opinqui

[1] 0.000000000 0.0015426303 0.0366129472 0.0063934445 0.0001515879
[6] 0.000000000 0.0007133550 0.0010521987

> aladoinqu<-(pi*(3.54^2)/4)*19.2
> aladoinqui<-(aladoinqu*1E-06)*alados_inqui
> aladoinqui

[1] 0.000000000 0.0162515985 0.1096038041 0.0011338325 0.0001889721
[6] 0.000000000 0.0009448604 0.000000000
```

```
> volinqui<-aladoinqui+solinqui+aladoinqui
> volinqui

[1] 0.0000000000 0.0326237182 0.2238115169 0.0030148962 0.0005225696
[6] 0.0000000000 0.0020343462 0.0000000000
```

Número dos indivíduos por litro em colônias de *C. cyphergaster* na presença de reprodutores

Análises

```
> defesa<-ope_constricto+sol_constricto+presoldados_constricto
> m<-glm((defesa/volumeL)~alados_const+volumeL,weights=volumeL)
> anova(m,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

Model: gaussian, link: identity

Response: (defesa/volumeL)

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			7	68362597		
alados_const	1	637369	6	67725229	0.0943	0.77115
volumeL	1	33933032	5	33792197	5.0208	0.07515 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```
> summary(m)
```

Call:

```
glm(formula = (defesa/volumeL) ~ alados_const + volumeL, weights = volumeL)
```

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
730.4	2242.6	-598.7	931.5	-2535.8	-880.8	3173.0	-3119.2

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	6309.7	2418.9	2.609	0.0478 *
alados_constsem	-2873.7	1454.1	-1.976	0.1051
volumeL	-249.5	111.4	-2.241	0.0751 .

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for gaussian family taken to be 6758439)

Null deviance: 68362597 on 7 degrees of freedom
Residual deviance: 33792197 on 5 degrees of freedom
AIC: 132.2

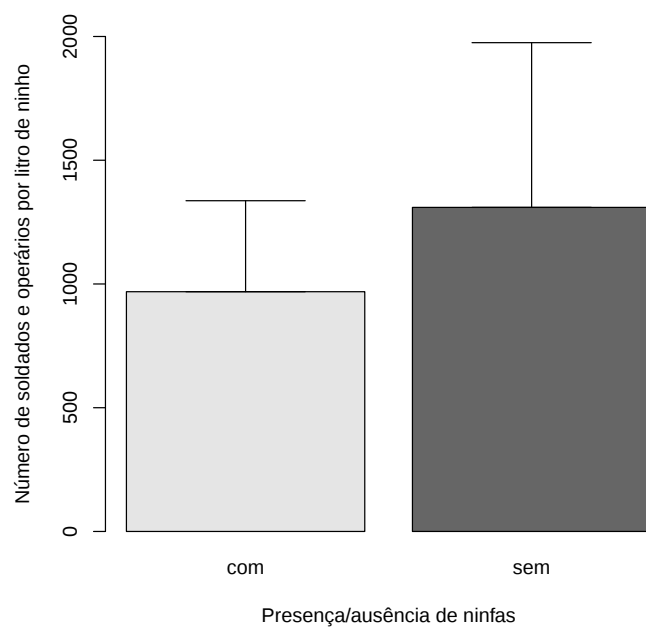
Number of Fisher Scoring iterations: 2

Gráfico

```
> medias<-tapply((defesa/volumeL),list(alados_const),mean)
> medias

      com      sem
968.7244 1309.3984

> erros<-tapply((defesa/volumeL),list(alados_const),sd)/sqrt(tapply((
+   defesa/volumeL),list(alados_const),length))
> library(gplots)
> barplot2(medias,
+          ylim=c(0,2000),
+          ylab="Número de soldados e operários por litro de ninho",
+          xlab="Presença/ausência de ninfas"
+          ,plot.ci=T
+          ,ci.u=medias+erros#
+          ,ci.l=medias-0#
+          ,beside=T#
+          ,col=c("grey90","grey40")
+          )
```



Proporção de soldados em colônias de *C. cyphergaster* na presença de alados

Análise

```
> x<-cbind(total_inqui/total)
> x
```

	[,1]
[1,]	0.000000000
[2,]	0.006976684
[3,]	0.231331021
[4,]	0.068660894
[5,]	0.003371544
[6,]	0.000000000
[7,]	0.008445418
[8,]	0.000000000

```
> m6<-glm((sol_constricto/total)~x*alados_const+volumeL
+          ,binomial,weights=total)
> m7<-glm((sol_constricto/total)~alados_const*inquilini+volumeL
+          ,binomial,weights=total)
> summary(m7)
```

Call:
 glm(formula = (sol_constricto/total) ~ alados_const * inquilini +
 volumeL, family = binomial, weights = total)

Deviance Residuals:

	1	2	3	4	5	6	7	8
	-1.2079	-10.9420	22.9529	-4.8921	-10.7296	-0.2599	0.0000	1.3762

Coefficients: (1 not defined because of singularities)

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.899976	0.118292	7.608	2.78e-14 ***
alados_constsem	-2.008839	0.087610	-22.929	< 2e-16 ***
inquilinisem	0.167677	0.039163	4.282	1.86e-05 ***
volumeL	-0.138818	0.005783	-24.003	< 2e-16 ***
alados_constsem:inquilinisem	NA	NA	NA	NA

 Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 1551.02 on 7 degrees of freedom
 Residual deviance: 789.04 on 4 degrees of freedom
 AIC: 867.4

Number of Fisher Scoring iterations: 4

```
> m8<-glm((sol_constricto/total)~alados_const*inquilini+volumeL
+          ,binomial,weights=total)
> library(MASS)
> stepAIC(m8)
```

Start: AIC=867.4

(sol_constricto/total) ~ alados_const * inquilini + volumeL

Step: AIC=867.4

(sol_constricto/total) ~ alados_const + inquilini + volumeL

	Df	Deviance	AIC
<none>		789.04	867.40
- inquilini	1	807.21	883.58
- alados_const	1	1327.94	1404.30
- volumeL	1	1391.00	1467.36

Call: glm(formula = (sol_constricto/total) ~ alados_const + inquilini + volumeL, family = binomial, weights = total)

Coefficients:

(Intercept)	alados_constsem	inquilinisem	volumeL
0.9000	-2.0088	0.1677	-0.1388

Degrees of Freedom: 7 Total (i.e. Null); 4 Residual

Null Deviance: 1551

Residual Deviance: 789 AIC: 867.4

Retirando a interação (AIC)

```
> m8<-glm((sol_constricto/total)~alados_const+volumeL,binomial
+          ,weights=total)
> summary(m8)
```

Call:

glm(formula = (sol_constricto/total) ~ alados_const + volumeL, family = binomial, weights = total)

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
-0.3646	-10.0905	22.7922	-6.2546	-11.0978	1.0929	-2.3006	4.1246

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.646272	0.102647	6.296	3.05e-10 ***
alados_constsem	-1.778051	0.069253	-25.675	< 2e-16 ***
volumeL	-0.126370	0.005006	-25.242	< 2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 1551.02 on 7 degrees of freedom
 Residual deviance: 807.21 on 5 degrees of freedom
 AIC: 883.58

Number of Fisher Scoring iterations: 4

```
> anova(m8, test="Chisq")
```

Analysis of Deviance Table

Model: binomial, link: logit

Response: (sol_constricto/total)

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
NULL			7	1551.02	
alados_const	1	43.91	6	1507.11	3.434e-11 ***
volumeL	1	699.90	5	807.21	< 2.2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Corrigindo a sobredispersão:

```
> m9<-glm((sol_constricto/total)~alados_const+volumeL
+          ,quasibinomial
+          ,weights=total)
> m0<-glm((sol_constricto/total)~1,quasibinomial,weights=total)
> anova(m0,m9,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

Model 1: (sol_constricto/total) ~ 1

Model 2: (sol_constricto/total) ~ alados_const + volumeL

	Resid. Df	Resid. Dev	Df	Deviance	F	Pr(>F)
1	7	1551.02				
2	5	807.21	2	743.81	2.1904	0.2074

```

> anova(m9, test="F")

Analysis of Deviance Table

Model: quasibinomial, link: logit

Response: (sol_constricto/total)

Terms added sequentially (first to last)


      Df Deviance Resid. Df Resid. Dev      F Pr(>F)
NULL                                7    1551.02
alados_const  1      43.91          6    1507.11 0.2586 0.63270
volumeL       1     699.90          5     807.21 4.1222 0.09807 .
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> summary(m9)

Call:
glm(formula = (sol_constricto/total) ~ alados_const + volumeL,
    family = quasibinomial, weights = total)

Deviance Residuals:
     1      2      3      4      5      6      7      8
-0.3646 -10.0905  22.7922  -6.2546 -11.0978   1.0929  -2.3006   4.1246

Coefficients:
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)    0.64627    1.33751   0.483   0.649
alados_constsem -1.77805    0.90238  -1.970   0.106
volumeL        -0.12637    0.06523  -1.937   0.110

(Dispersion parameter for quasibinomial family taken to be 169.7867)

Null deviance: 1551.02  on 7  degrees of freedom
Residual deviance: 807.21  on 5  degrees of freedom
AIC: NA

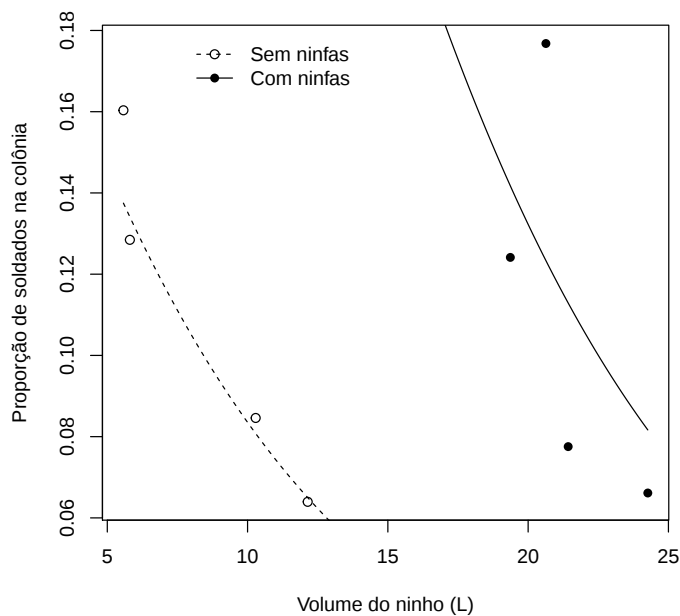
Number of Fisher Scoring iterations: 4

> library(MASS)
>

```

Gráfico

```
> vol<-volttotal/volumeL
> plot((sol_constricto/total)~volumeL,pch=c(16,1)
+       [codes=alados_const]
+       ,ylab="Proporção de soldados na colônia"
+       ,xlab="Volume do ninho (L)")
> curve((exp(0.646272+(-0.126370 *x)))/
+       (1+exp(0.646272+(-0.126370 *x))))
+       ,add=T)
> curve((exp(0.646272-1.778051+(-0.126370 *x)))/(
+       1+exp(0.646272-1.778051+(-0.126370 *x)))) ,add=T,lty=2)
> legend(8,0.18,c("Sem ninfas","Com ninfas")
+       ,pch=c(1,16)
+       ,bty="n" #legenda sem borda
+       ,lty=c(2,1)
+       )
```



```
> m10<-glm((ope_constricto/total)~alados_const+volumeL
+           ,binomial
+           ,weights=total)
> anova(m10,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

Model: binomial, link: logit

Response: (ope_constricto/total)

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			7	2135.1		
alados_const	1	684.56	6	1450.5	684.5626	< 2.2e-16 ***
volumeL	1	9.40	5	1441.1	9.3984	0.002172 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> summary(m10)

Call:

```
glm(formula = (ope_constricto/total) ~ alados_const + volumeL,
    family = binomial, weights = total)
```

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
9.259	6.732	-13.544	-14.544	27.275	4.916	-2.147	-11.933

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	1.260299	0.084401	14.932	< 2e-16 ***
alados_constsem	0.628753	0.055535	11.322	< 2e-16 ***
volumeL	0.012444	0.004071	3.056	0.00224 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 2135.1 on 7 degrees of freedom

Residual deviance: 1441.1 on 5 degrees of freedom

AIC: 1519.4

Number of Fisher Scoring iterations: 4

```
> m10<-glm((ope_constricto/total)~alados_const+volumeL
+           ,quasibinomial
+           ,weights=total)
> anova(m10,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

Model: quasibinomial, link: logit

Response: (ope_constricto/total)

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			7	2135.1		
alados_const	1	684.56	6	1450.5	2.5456	0.1715
volumeL	1	9.40	5	1441.1	0.0349	0.8591

```
> summary(m10)
```

Call:

```
glm(formula = (ope_constricto/total) ~ alados_const + volumeL,
     family = quasibinomial, weights = total)
```

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
9.259	6.732	-13.544	-14.544	27.275	4.916	-2.147	-11.933

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	1.26030	1.38406	0.911	0.404
alados_constsem	0.62875	0.91070	0.690	0.521
volumeL	0.01244	0.06676	0.186	0.859

(Dispersion parameter for quasibinomial family taken to be 268.9148)

Null deviance: 2135.1 on 7 degrees of freedom

Residual deviance: 1441.1 on 5 degrees of freedom

AIC: NA

Number of Fisher Scoring iterations: 4

```
> m10<-glm(ope_constricto~alados_const+volumeL
+          ,quasipoisson)
> anova(m10,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

Model: quasipoisson, link: log

Response: ope_constricto

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			7	44624		
alados_const	1	11893	6	32731	3.1468	0.1363
volumeL	1	11758	5	20972	3.1110	0.1380

> summary(m10)

Call:

glm(formula = ope_constricto ~ alados_const + volumeL, family = quasipoisson)

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
43.010	59.951	-7.150	-9.911	-66.997	2.700	46.994	-93.138

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	13.2975	2.1334	6.233	0.00156 **
alados_constsem	-2.9777	1.4501	-2.053	0.09522 .
volumeL	-0.1692	0.1013	-1.671	0.15558

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for quasipoisson family taken to be 3779.503)

Null deviance: 44624 on 7 degrees of freedom

Residual deviance: 20972 on 5 degrees of freedom

AIC: NA

Number of Fisher Scoring iterations: 5

```
> m11<-glm(sol_constricto~alados_const*volumeL
+           ,quasipoisson)
> anova(m11,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

Model: quasipoisson, link: log

Response: sol_constricto

Terms added sequentially (first to last)

```

              Df Deviance Resid. Df Resid. Dev      F Pr(>F)
NULL              7      10702.4
alados_const      1    2613.6      6      8088.8 4.1234 0.11213
volumeL           1    4679.1      5      3409.7 7.3822 0.05315 .
alados_const:volumeL 1     631.1      4      2778.7 0.9956 0.37484
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

> summary(m11)

Call:
glm(formula = sol_constricto ~ alados_const * volumeL, family = quasipoisson)

Deviance Residuals:
     1      2      3      4      5      6      7      8 
 2.010 -1.672 20.062  9.319 -32.362 -4.412 23.058 -26.154 

Coefficients:
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)    17.3077     4.1535   4.167  0.0141 *
alados_constsem -8.8752     4.3304  -2.050  0.1098
volumeL        -0.4549     0.2036  -2.234  0.0892 .
alados_constsem:volumeL  0.2609     0.2615   0.998  0.3750
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for quasipoisson family taken to be 633.8297)

Null deviance: 10702.4 on 7 degrees of freedom
Residual deviance: 2778.7 on 4 degrees of freedom
AIC: NA

Number of Fisher Scoring iterations: 5

> m12<-update(m11,~.-alados_const:volumeL)
> anova(m11,m12,test="F")

Analysis of Deviance Table

Model 1: sol_constricto ~ alados_const * volumeL
Model 2: sol_constricto ~ alados_const + volumeL
  Resid. Df Resid. Dev Df Deviance      F Pr(>F)
1         4      2778.7
2         5      3409.7 -1   -631.06 0.9956 0.3748

> anova(m12,test="F")

```

Analysis of Deviance Table

Model: quasipoisson, link: log

Response: sol_constricto

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			7	10702.4		
alados_const	1	2613.6	6	8088.8	4.4245	0.08936 .
volumeL	1	4679.1	5	3409.7	7.9212	0.03735 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

>

>

>

> plot(sol_constricto~volumeL)

> m13<-glm(total~alados_const+volumeL,quasipoisson)

> anova(m13,test="F")

Analysis of Deviance Table

Model: quasipoisson, link: log

Response: total

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	F	Pr(>F)
NULL			7	56103		
alados_const	1	16866	6	39238	3.8565	0.1068
volumeL	1	14668	5	24569	3.3541	0.1265

> summary(m13)

Call:

glm(formula = total ~ alados_const + volumeL, family = quasipoisson)

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
43.895	61.882	-1.613	-2.729	-83.645	2.233	50.429	-96.222

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	13.6175	2.1285	6.398	0.00138 **
alados_constsem	-3.1271	1.4501	-2.157	0.08355 .
volumeL	-0.1751	0.1012	-1.731	0.14408

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for quasipoisson family taken to be 4373.299)

Null deviance: 56103 on 7 degrees of freedom
Residual deviance: 24569 on 5 degrees of freedom
AIC: NA

Number of Fisher Scoring iterations: 5

>

Carregando os dados:

```
> dados<-read.table("dados_novos3.csv",h=T)
> attach(dados)
```

The following object(s) are masked from 'dados (position 11)':

alados_const, alados_constricto, alados_inqui, inquietini, ninho,
ope_constricto, ope_inquietini, presoldados_constricto,
sol_constricto, sol_inqui, sol_presol, total, total_inqui, volumeN

> dados

	ninho	ope_constricto	sol_constricto	presoldados_constricto	sol_presol
1	77	6858	478	138	616
2	78	32036	4786	1654	6440
3	86	17178	3873	185	4058
4	80	8841	756	1172	1928
5	82	8204	690	0	690
6	84	5514	517	80	597
7	79	16718	2464	0	2464
8	83	3270	647	118	765

	alados_constricto	total	alados_const	inquietini	total_inqui	volumeN	sol_inqui
1	0	7474	sem	sem	0	12143	0
2	81	38557	com	com	269	19366	10
3	672	21908	com	com	5068	20633	382
4	664	11433	com	com	785	24265	62
5	4	8898	com	com	30	21427	12

```

6           0 6111           sem           sem           0 10289           0
7           0 19182          sem           com          162 5805          12
8           0 4035           sem           sem           0 5575           0
  alados_inqui ope_inquilini
1           0           0
2          86          173
3         580         4106
4           6          717
5           1           17
6           0           0
7           5           80
8           0          118
>

```

Colocando volume em litros:

```

> volumeL<-volumeN/1000
> volumeL

[1] 12.143 19.366 20.633 24.265 21.427 10.289 5.805 5.575

```

Modelo completo:

Número de soldados de constrictotermes/total de indivíduos no ninho presença/ausência de alados de constrictotermes * presença/ausência de inquilinos + volume

```

> m0<-glm((sol_constricto/total)~1,binomial,weights=total)
> m1<-glm((sol_constricto/total)~alados_const*inquilini+volumeL
+           ,binomial,weights=total)
> anova(m0,m1,test="Chisq")

```

Analysis of Deviance Table

```

Model 1: (sol_constricto/total) ~ 1
Model 2: (sol_constricto/total) ~ alados_const * inquilini + volumeL
  Resid. Df Resid. Dev Df Deviance Pr(>Chi)

```

```

1           7      1551.02
2           4       789.04  3    761.99 < 2.2e-16 ***

```

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

> summary(m1)

```

Call:

```

glm(formula = (sol_constricto/total) ~ alados_const * inquilini +
  volumeL, family = binomial, weights = total)

```

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
-1.2079	-10.9420	22.9529	-4.8921	-10.7296	-0.2599	0.0000	1.3762

Coefficients: (1 not defined because of singularities)

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.899976	0.118292	7.608	2.78e-14 ***
alados_constsem	-2.008839	0.087610	-22.929	< 2e-16 ***
inquilinisem	0.167677	0.039163	4.282	1.86e-05 ***
volumeL	-0.138818	0.005783	-24.003	< 2e-16 ***
alados_constsem:inquilinisem	NA	NA	NA	NA

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 1551.02 on 7 degrees of freedom
 Residual deviance: 789.04 on 4 degrees of freedom
 AIC: 867.4

Number of Fisher Scoring iterations: 4

> 789.04/4

[1] 197.26

> anova(m1,test="Chisq")

Analysis of Deviance Table

Model: binomial, link: logit

Response: (sol_constricto/total)

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
NULL				7	1551.02	
alados_const	1	43.91		6	1507.11	3.434e-11 ***
inquilini	1	116.11		5	1391.00	< 2.2e-16 ***
volumeL	1	601.96		4	789.04	< 2.2e-16 ***
alados_const:inquilini	0	0.00		4	789.04	

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Corrigindo sobredispersão:

```
> m2<-glm((sol_constricto/total)~alados_const*inquilini+volumeL
+          ,quasibinomial,weights=total)
> summary(m2)
```

Call:

```
glm(formula = (sol_constricto/total) ~ alados_const * inquilini +
     volumeL, family = quasibinomial, weights = total)
```

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
-1.2079	-10.9420	22.9529	-4.8921	-10.7296	-0.2599	0.0000	1.3762

Coefficients: (1 not defined because of singularities)

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.89998	1.70679	0.527	0.626
alados_constsem	-2.00884	1.26409	-1.589	0.187
inquilinisem	0.16768	0.56506	0.297	0.781
volumeL	-0.13882	0.08344	-1.664	0.172
alados_constsem:inquilinisem	NA	NA	NA	NA

(Dispersion parameter for quasibinomial family taken to be 208.1845)

Null deviance: 1551.02 on 7 degrees of freedom
Residual deviance: 789.04 on 4 degrees of freedom
AIC: NA

Number of Fisher Scoring iterations: 4

```
> anova(m2,test="Chisq")
```

Analysis of Deviance Table

Model: quasibinomial, link: logit

Response: (sol_constricto/total)

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
NULL			7	1551.02	
alados_const	1	43.91	6	1507.11	0.64604
inquilini	1	116.11	5	1391.00	0.45518
volumeL	1	601.96	4	789.04	0.08905 .
alados_const:inquilini	0	0.00	4	789.04	

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Corrigindo sobredispersão:

```
> m2<-glm((sol_constricto/total)~alados_const+inquilini+volumeL
+          ,quasibinomial,weights=total)
> summary(m2)
```

Call:

```
glm(formula = (sol_constricto/total) ~ alados_const + inquilini +
     volumeL, family = quasibinomial, weights = total)
```

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
-1.2079	-10.9420	22.9529	-4.8921	-10.7296	-0.2599	0.0000	1.3762

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t)
(Intercept)	0.89998	1.70679	0.527	0.626
alados_constsem	-2.00884	1.26409	-1.589	0.187
inquilinisem	0.16768	0.56506	0.297	0.781
volumeL	-0.13882	0.08344	-1.664	0.172

(Dispersion parameter for quasibinomial family taken to be 208.1845)

Null deviance: 1551.02 on 7 degrees of freedom
Residual deviance: 789.04 on 4 degrees of freedom
AIC: NA

Number of Fisher Scoring iterations: 4

```
> anova(m2,test="Chisq")
```

Analysis of Deviance Table

Model: quasibinomial, link: logit

Response: (sol_constricto/total)

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
NULL			7	1551.02	
alados_const	1	43.91	6	1507.11	0.64604
inquilini	1	116.11	5	1391.00	0.45518
volumeL	1	601.96	4	789.04	0.08905

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

1 Separando os gráficos

1.1 Soldados ~ alados

A presença de alados afeta a proporção de soldados?

Montando o modelo (x - dados categóricos):

```
> m0<-glm((sol_constricto/total)~1,binomial,weights=total)
> m3<-glm((sol_constricto/total)~alados_const+volumeL,binomial,weights=total)
> summary(m3)
```

Call:

```
glm(formula = (sol_constricto/total) ~ alados_const + volumeL,
     family = binomial, weights = total)
```

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
-0.3646	-10.0905	22.7922	-6.2546	-11.0978	1.0929	-2.3006	4.1246

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.646272	0.102647	6.296	3.05e-10 ***
alados_constsem	-1.778051	0.069253	-25.675	< 2e-16 ***
volumeL	-0.126370	0.005006	-25.242	< 2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 1551.02 on 7 degrees of freedom
Residual deviance: 807.21 on 5 degrees of freedom
AIC: 883.58

Number of Fisher Scoring iterations: 4

```
> 807.21/5
```

```
[1] 161.442
```

Corrigindo a dispersão:

```
> m3<-glm((sol_constricto/total)~alados_const+volumeL,quasibinomial,weights=total)
> anova(m3,test="Chisq")
```

Analysis of Deviance Table

Model: quasibinomial, link: logit

Response: (sol_constricto/total)

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
NULL			7	1551.02	
alados_const	1	43.91	6	1507.11	0.61106
volumeL	1	699.90	5	807.21	0.04232 *

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```
> anova(m0,m3,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

Model 1: (sol_constricto/total) ~ 1
Model 2: (sol_constricto/total) ~ alados_const + volumeL

	Resid. Df	Resid. Dev	Df	Deviance	F	Pr(>F)
1	7	1551.02				
2	5	807.21	2	743.81	2.1904	0.2074

Gráfico:

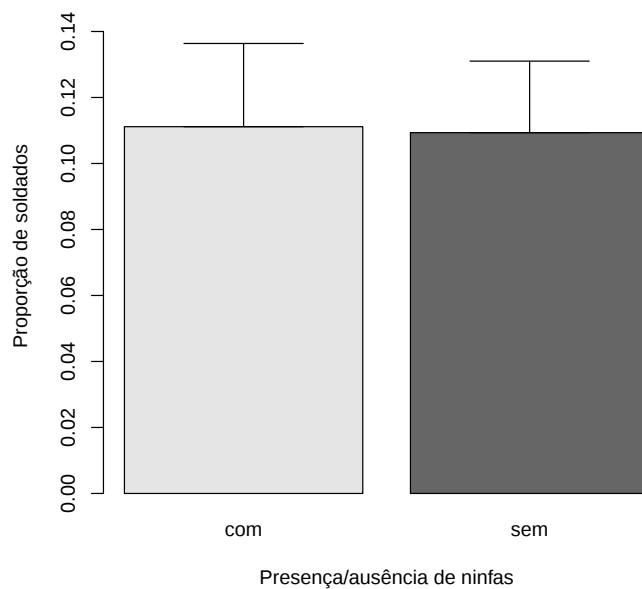
```
> medias<-tapply((sol_constricto/total),alados_const,mean)
> medias
```

com	sem
0.1111456	0.1093393

```
> erros<-tapply((sol_constricto/total),alados_const,sd)/sqrt(tapply((sol_constricto/total),alados_const,length))
> erros
```

com	sem
0.02522055	0.02167724

```
> library(gplots)
> barplot2(medias,
+          plot.ci=T,
+          ci.u=medias+erros,
+          ci.l=medias,
+          beside=T,
+          xlab="Presença/ausência de ninfas",
+          ylab="Proporção de soldados",
+          ylim=c(0,0.15),
+          ,col=c("grey90","grey40"))
+ )
```



1.2 Soldados ~ inquilinos

A presença de inquilinos afeta a proporção de soldados?

Montando o modelo (x - categórico):

```
> m5<-glm((sol_constricto/total)~inquilini+volumeL,binomial,weights=total)
> summary(m5)
```

Call:

```
glm(formula = (sol_constricto/total) ~ inquilini + volumeL, family = binomial,
     weights = total)
```

Deviance Residuals:

1	2	3	4	5	6	7	8
-8.5328	0.4519	23.5798	-18.2590	-13.2522	-2.2529	-5.6747	12.3544

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-1.722639	0.028071	-61.37	< 2e-16 ***
inquilinisem	-0.430082	0.029867	-14.40	< 2e-16 ***
volumeL	-0.012303	0.001513	-8.13	4.31e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 1551.0 on 7 degrees of freedom
Residual deviance: 1327.9 on 5 degrees of freedom
AIC: 1404.3

Number of Fisher Scoring iterations: 4

> 1327.9/5

[1] 265.58

Corrigindo a dispersão:

```
> m5<-glm((sol_constricto/total)~inquilini+volumeL,quasibinomial,weights=total)
> anova(m5,test="Chisq")
```

Analysis of Deviance Table

Model: quasibinomial, link: logit

Response: (sol_constricto/total)

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	Pr(>Chi)
NULL			7	1551.0	
inquilini	1	158.414	6	1392.6	0.4429
volumeL	1	64.671	5	1327.9	0.6239

```
> m0<-glm((sol_constricto/total)~1,binomial,weights=total)
> anova(m5,m0,test="F")
```

Analysis of Deviance Table

Model 1: (sol_constricto/total) ~ inquilini + volumeL

Model 2: (sol_constricto/total) ~ 1

	Resid. Df	Resid. Dev	Df	Deviance	F	Pr(>F)
1	5	1327.9				
2	7	1551.0	-2	-223.09	0.4146	0.6814

```
> medias<-tapply((sol_constricto/total),inquilini,mean)
> medias
```

	com	sem
	0.1146073	0.1029678

```
> erros<-tapply((sol_constricto/total),inquilini,sd)/sqrt(tapply((sol_constricto/total),inquilini,length))
> erros
```

```
           com           sem
0.01984007 0.02930211
```

```
> library(gplots)
> barplot2(medias,
+         plot.ci=T,
+         ci.u=medias+erros,
+         ci.l=medias,
+         beside=T,
+         xlab="Presença/ausência de inquilinos",
+         ylab="Proporção de soldados",
+         ylim=c(0,0.15),
+         ,col=c("grey90","grey40")
+ )
```

