



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA

AMANDA COSME DA SILVA

**DINÂMICA DO FORRAGEIO DE *Constrictotermes cyphergaster* (BLATTARIA,
ISOPTERA) EM UM ECOSSISTEMA SEMIÁRIDO DO NORDESTE BRASILEIRO**



João Pessoa – PB

Setembro/2017



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO: ZOOLOGIA

AMANDA COSME DA SILVA

**DINÂMICA DO FORRAGEIO DE *Constrictotermes cyphergaster* (BLATTARIA,
ISOPTERA) EM UM ECOSSISTEMA SEMIÁRIDO DO NORDESTE BRASILEIRO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal da Paraíba como um dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas: Zoologia.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Vasconcellos

João Pessoa – PB
Setembro/2017

Catálogo na publicação
Seção de Catalogação e Classificação

S586d Silva, Amanda Cosme da.
Dinâmica do forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattaria, Isoptera) em um ecossistema semiárido do Nordeste brasileiro / Amanda Cosme da Silva. - João Pessoa, 2017.
72 f. : il.

Orientador: Dr. Alexandre Vasconcellos.
Dissertação (Mestrado) - UFPB/CCEN.

1. Ciências biológicas. 2. Zoologia. 3. Ecologia trófica. 4. Floresta Tropical - Sazonalmente seca I. Vasconcellos, Alexandre. II. Título.

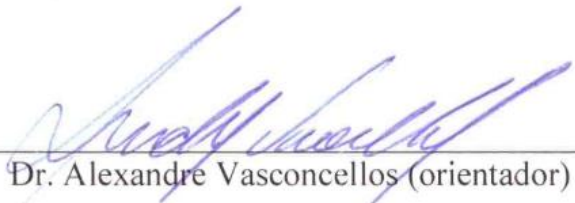
UFPB/BC

AMANDA COSME DA SILVA

**DINÂMICA DO FORRAGEIO DE *Constrictotermes cyphergaster* (BLATTARIA,
ISOPTERA) EM UM ECOSSISTEMA SEMIÁRIDO DO NORDESTE BRASILEIRO**

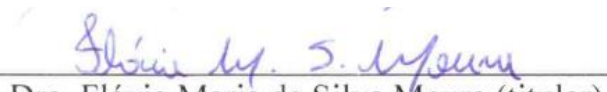
Aprovado em ____/____/____

BANCA EXAMINADORA:



Dr. Alexandre Vasconcellos (orientador)

Universidade Federal da Paraíba



Dra. Flávia Maria da Silva Moura (titular)

Universidade Federal de Campina Grande



Dr. Ives Haifig (titular)

Universidade Federal de Uberlândia

*Aos meus pais, Antônio Cosme e Judite Barbosa,
que nunca precisaram estudar uma linha aristotélica
sobre biologia para vivenciar com sabedoria o fantástico da vida,
dedico.*

AGRADECIMENTOS

Nessa curva sinuosa que constitui o caminho de uma profissão na área da pesquisa, algumas pessoas contribuíram de forma crucial para que eu chegasse até aqui e é a elas que gostaria de prestar meus sinceros agradecimentos.

Agradeço à força maior que rege a vida, Deus, obrigado por todo cuidado, por iluminar meu caminho com o seu amor e paciência. Obrigado, Mestre, por me erguer sempre que caí e me acalantar o pranto sempre que o peso da existência me sufocou o riso. Obrigado pelo desafiador presente que é viver.

Gratidão eterna aos meus pais, Judite Barbosa e Antônio Cosme, por todas as chances que negadas a eles, foram por eles mesmos concedidas a mim. Obrigada por acreditarem em meus sonhos e não medirem esforços para me fazer voar. Obrigado pelas vibrações a cada passo, pelo brilho no olhar, pela coragem que emanam e que me inspira a seguir todos os dias em busca do que acredito. Vocês são o amor mais bonito que carrego no peito. Amo vocês!

O que seria de mim sem esse laço de irmandade? Minhas amadas irmãs, Juliana e Alciene, que alegria é ter vocês na vida! Jú, obrigada por mostrar que o amor pode tudo e por trazer ao mundo o serzinho que faz meu coração sorrir mais feliz todos os dias, Rebeca. Minha segunda mãe, Sil, obrigada por ter me aberto às portas do conhecimento, jamais vou esquecer que foi a sua mão que segurou as minhas nos primeiros rabiscos. Obrigado pelo apoio financeiro, pelo cuidado e carinho. Aos meus irmãos Ulisses e Wellington, sobrinho/irmão Thiago e cunhado Celsinho agradeço pela amizade, pelas leseiras, corridas de moto e táxi particular e, claro, pelo computador que salvou a minha vida! Não poderia deixar de mencionar meu irmão Marcos (*in memoriam*), a ele dedico este trabalho como prova de que nunca esquecerei o seu sorriso e de tudo que fez por mim mesmo sem saber.

Elas são parte de mim, da minha vida, minhas melhores amigas! Meu amado ninho de cobras, Savanna, Rebeca e Kátia obrigada pela amizade linda que a gente tem. Vocês são o abraço na hora do choro, o riso a qualquer hora e o tapa mais pesado na consciência. Minhas fofuquitas, Janine e Valbia, obrigada por sempre juntar nossos caminhos, mesmo quando a vida adiciona distância, obrigada pela perenidade de nossa amizade! Vocês são a prova de que a amizade é uma das mais belas formas de experimentar o amor. Minhas melhores! Amo vocês todas!

Aos meus queridos amigos de sempre, Jennyffer, Joseane, Jardel, Frank, Joel e Rafael Rubens, por se fazerem presentes de perto ou de longe, preservando o carinho e as histórias de todos os momentos em que nos compartilhamos.

Ao meu namorado André por todo carinho, paciência e parceria. Obrigado, meu bem, por fazer meus dias mais risonhos dentro do seu abraço.

As pessoas mais incríveis e desparafusadas que conheço, Ruan e Ana, muito obrigada pela parceria, pelo companheirismo. Foi muito bom dividir com vocês esse caminho. Certamente não teria sido tão divertido sem as gargalhadas da Louca da Lanterna e os presepes de Abadia. Ana, obrigado por sua força e pelo cuidado que sempre me dedicou e Ruan (Pexte), obrigado por tornar o trabalho mais suave com a leveza que você traz no sorriso. Amo vocês!

Ah gente, aqui não cabe o tamanho da minha gratidão aos participantes do Camping Almas, vocês são top proparoxítonos das galáxias! Obrigado a galera do Let da UEPB de Campina Grande, Socorro, Stefany, Antônio e Emily pela ajuda, pelos risos e aprendizado. Agradeço a mãezona desse laboratório, Avany, por todo carinho que sempre dedicou a nós, seus eternos alunos. Agradeço especialmente a Igor, pelas discussões filosóficas e científicas no meio do mato e por ter me socorrido quando eu quebrei a cara no chão! A Mário, querido Fritz, que além dos melhores trocadilhos do mundo (e mais bestas também) compartilha o

prazer pela poesia singular do simples. Obrigado pelas risadas, pelos cafunés, pelo Inkscape, por todo auxílio no campo e fora dele e, principalmente, pela sua amizade. A Claudilene (Boca de burro) pelo desabrochar de uma amizade incrível. Obrigado pelas conversas, conselhos, risadas, pelas horas de massagem, pela trilha sonora mais arretada do camping e por tudo que você é e representa no meu coração. Agradeço a Paulo Quaresma, esposo digníssimo da Ana, por todos os resgates em campo, pelas histórias, risadas e por sempre estar disposto a fazer o melhor. Agradeço aos queridos da UFPB de João Pessoa, Victor Vinícios por ser um amorzinho de pessoa (muita ironia aqui), a Ricardo, pela calma e a Geovane (trombadinha) pelas overdoses de risadas, respeito e ajuda. Foi mais do que incrível dividir experiências com vocês, desde como fugir de uma onça à taxonomia de aranhas. Muito obrigado! Agradeço demais a galera do LabTermes, Aila, Rossana, Alane e Paulo pelo conhecimento compartilhado. Em especial a Matilde, Amanda, Emanuely e Israel com quem pude conviver um tanto mais e dar boas risadas de alegria e desespero. A cupimaracnóloga Priscila por todo auxílio nas coletas e amizade e a Antônio (Toin mocó) pela ajuda, pelos coices e por tanta coisa que a gente pode compartilhar juntos. Brigadão gente!

Ao meu orientador, Alexandre Vasconcellos, por transpirar conhecimento e humildade, pela disposição incansável de ensinar e por me desafiar a ser melhor a cada dia. Muito obrigado, chefe!

Ao gestor da RPPN Fazenda Almas, Roberto Lima, por todo apoio, respeito e amizade. Aos queridos Seu Edson e Dona Dora que adotaram todo mundo do Camping Almas como verdadeiros filhos e alegraram nossas noites e dias com as melhores histórias. Agradeço também aos seus filhos, Andinho, Lico e Adailson por todo suporte no campo, pelas risadas e partidas de dominó.

Ao professor Franklin Magliano da Cunha pela receptividade e todo auxílio nas análises nutricionais.

Ao professor Rubens Teixeira de Queiroz pela identificação das plantas.

Aos professores e funcionários do PPGCB da UFPB pelos ensinamentos compartilhados, em especial ao professor Antonio José Creão Duarte por ser um exemplo de educador e pela oportunidade do Estágio à Docência e ao secretário Josias Xavier pela prestatividade em tudo o que faz.

Aos motoristas da UFPB, Sérgio, Ronaldo, Lucas, Rocha, Ezequiel e Daniel por tornarem as viagens míticas, pelos resgates e pela camaradagem.

Aos membros da banca avaliadora por aceitarem participar desse momento e pelas contribuições valiosas que trarão ao trabalho.

E por último, mas não menos importante, agradeço à CAPES pela concessão da bolsa de estudos sem a qual não teria chegado até aqui.

Gratidão!

“Tudo o que vive se aferra ao difícil, tudo na natureza cresce e se defende a seu modo e se constitui em algo próprio a partir de si, procurando existir a qualquer preço e contra toda resistência.”

Cartas a um jovem poeta – Rainer Maria Rilke

RESUMO

SILVA, A. C. **Dinâmica do forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* (Blattaria, Isoptera) em um ecossistema semiárido do Nordeste brasileiro. 2017.** Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas - Zoologia) – Universidade Federal da Paraíba *Campus I*, João Pessoa, PB.

O forrageamento sofre influência do ambiente físico e está sujeito às variações na viabilidade dos recursos de acordo com a época do ano, o que afeta as estratégias adotadas pelos térmitas para suprir suas necessidades nutricionais. Este estudo investigou a dinâmica do forrageamento de *Constrictotermes cyphergaster* no tempo e no espaço em uma área de caatinga, com o objetivo de avaliar a relação entre a qualidade e disponibilidade dos recursos com as rotas de forrageio, além de aspectos energéticos da colônia para a produção de ninfas. O forrageio de oito colônias foi monitorado durante quinze dias consecutivos, com intervalo de três meses entre cada amostragem, de janeiro/2016 a junho/2017, totalizando cinco coletas. As rotas traçadas e os itens alimentares explorados pelo térmita foram demarcados na área de uso das colônias. Amostras de 100 soldados e 100 operários foram coletadas para avaliar a biomassa e os teores de proteínas, lipídios, carboidratos e açúcares totais. Amostras vegetais dos principais recursos explorados foram coletadas para análises de carbono e nitrogênio. Dezessete espécies vegetais foram consumida por *C. cyphergaster*, dentre as quais *Croton* spp., *Mimosa* spp. e *Poincianella pyramidalis* se destacaram como as mais visitadas e abundantes. É provável que o direcionamento das trilhas de forrageio seja realizado a partir da escolha de sítios de forrageio cuja seleção de recursos otimize o custo-benefício da atividade, onde a disponibilidade do recurso dentro da área de uso parece ser mais atrativa para o térmita. A área de uso das colônias variou significativamente entre os períodos, porém, a duração e a intensidade do forrageio não apresentou diferença ao longo das amostragens.

Operários e soldados apresentaram maiores concentrações proteicas e lipídicas nos períodos chuvosos, com consequente aumento da biomassa corpórea nessa estação, mas as concentrações de carboidratos e açúcares foram mais elevadas nos períodos de seca. Não foi observada uma ligação direta entre a nutrição das colônias e estratégias específicas de forrageamento para cada período climático. Todavia, o aumento da biomassa corpórea verificado nos períodos de chuva pode indicar que a qualidade do recurso é mais importante para o térmita do que a quantidade de recurso consumida.

Palavras-chave: Ecologia trófica, Floresta Tropical Sazonalmente Seca, Região Neotropical.

ABSTRACT

SILVA, A. C. **Dynamics of the foraging behavior of *Constrictotermes cyphergaster* (Blattaria, Isoptera) in a semiarid ecosystem of Northeastern Brazil.** Dissertation (Master in Biological Sciences - Zoology) – Universidade Federal da Paraíba *Campus* I, João Pessoa, PB.

Termites present seasonal foraging cycles, influenced mostly by climatic conditions, food availability, annual variations in colony size and the overall rate of resource used in the colony. This study investigated the foraging dynamics of *Constrictotermes cyphergaster* in the time and space in the Caatinga of Northeast of Brazil, with the objective to evaluate the correlation between the quality and availability of the resources with foraging routes, in addition to energy aspects of the colony to produce nymphs. Eight colonies were monitored during fifteen days in each trimester, from January 2016 to June 2017, totalizing five samplings. The traced routes and food items explored by the termite were demarcated in the area of use of the colonies. Samples of 100 soldiers and 100 workers were collected to access biomass and contents of proteins, lipids, carbohydrates and total sugars. Plant samples of the main exploited resources were collected for analysis of carbon and nitrogen. Seventeen plant species were found to be exploited by *C. cyphergaster*, among those *Croton* spp., *Mimosa* spp. and *Poincianella pyramidalis* were the most visited and the most abundant species. Foraging trails are likely to be targeted by choosing sites whose resource selection optimize the cost-benefit of the activity, where the availability of the resource within the area of use seems to be more attractive for the termite. The foraging used area showed variation between the seasons. The same was not observed for the duration of the activity and the foraging intensity. Workers and soldiers showed higher protein and lipids concentrations during rainy periods, with an increase in body biomass. In the dry season, carbohydrates and total sugars

presented significantly higher differences than rainy season. There was no direct link between nutrition of colony and specific foraging strategies for each climatic period. However, the increase in body biomass during rainy periods may indicate that the quality of the resource is more important for the termite than the quantity consumed.

Keywords: Trophic ecology, Seasonally Dry Tropical Forest, Neotropical Region.

ÍNDICE DE FIGURAS – CAPÍTULO 1

- Figura 1** – Localização geográfica da RPPN Fazenda Almas entre os municípios de São José dos Cordeiros e Sumé, Paraíba, Nordeste, Brasil..... **19**
- Figura 2** – Distribuição espacial da frequência das trilhas de forrageio de três ninhos (A, B e C) de *Constrictotermes cyphergaster* de Janeiro de 2016 a Janeiro de 2017, em uma região semiárida do Nordeste brasileiro. \uparrow = vetor r..... **24**
- Figura 3** – Frequência das trilhas de forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* entre a copa e chão em uma região semiárida, NE, Brasil. — = Mediana; Υ = Desvio padrão..... **22**
- Figura 4** – Variação temporal da razão C:N de *Croton* spp (A), *Mimosa* spp. (B) e *Poincianella pyramidalis* (C) de Janeiro a Junho de 2017, em um ecossistema semiárido do Nordeste brasileiro. Letras diferentes indicam diferença estatística entre as médias Υ = Erro Padrão..... **23**
- Figura 5** – Distribuição espacial das trilhas de forrageamento de três ninhos (A, B e C) de *Constrictotermes cyphergaster*. Linhas sólidas representam rotas sobre galhos e troncos. Linhas tracejadas representam rotas sobre o chão. Setas indicam forrageio na copa além do alcance da visão. Os numerais 1, 2 e 3 indicam, respectivamente, *Croton* spp., *Mimosa* spp. e *Poincianella pyramidalis*. A letra X indica os demais recursos que foram consumidos ao longo das trilhas..... **26**

ÍNDICE DE TABELAS – CAPÍTULO 1

Tabela 1 – Riqueza vegetal e frequência de visitação de recursos associados à alimentação de <i>C. cyphergaster</i> nos períodos de seca e chuva de janeiro de 2016 a junho de 2017, em uma região semiárida do Nordeste brasileiro.....	25
---	-----------

ÍNDICE DE FIGURAS – CAPÍTULO 2

- Figura 1** – Precipitação média dos municípios de São José dos Cordeiros e Sumé de janeiro de 2016 a junho de 2017, Paraíba, Brasil. Chuva acumulada (Ac) durante três meses, incluindo os dois meses antecedentes à coleta mais o mês de coleta (Col)..... **39**
- Figura 2** – Área de uso e duração de forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* em dois períodos climáticos, seca e chuva, em uma região semiárida, NE, Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os períodos, a partir dos resultados do teste de Tukey. ● = Média; \top = \pm Erro padrão..... **43**
- Figura 3** – Atividade de forrageio de *C. cyphergaster* na RPPN Fazenda Almas, Paraíba, Nordeste do Brasil. A e B= Operários se alimentando de *Croton* sp. e *Cereus jamacaru*, respectivamente, as 9:00h. B = Coluna de forrageio de térmitas retornando ao ninho as 11:00h..... **43**
- Figura 4** – Intensidade de forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* nos períodos de chuva (Mai/16, Jun/17) e seca (Set/16, Jan/17), a partir dos métodos de Collins (1979), à esquerda, e Miúra e Matsumoto (1998), à direita, em uma região semiárida, NE, Brasil. ● = Média; \top = \pm Erro padrão..... **44**
- Figura 5** – Variação da biomassa seca de soldados de *C. cyphergaster* saindo (A) e retornando (B) do forrageio nos períodos de chuva (jan/16, mai/16) e seca (set/16, jan/17) e redução da biomassa (C), em uma região semiárida, NE, Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os períodos, a partir dos resultados do teste de Tukey. ● = Média; \top = \pm Erro padrão..... **45**
- Figura 6** – Variação da biomassa seca de operários de *C. cyphergaster* saindo (A) e retornando (B) do forrageio nos períodos de chuva (jan/16, mai/16) e seca (set/16, jan/17) e aumento de biomassa (C), em uma região semiárida, NE, Brasil. Letras diferentes indicam

diferenças significativas entre os períodos, a partir dos resultados do teste de Tukey. ● = Média; T = ± Erro padrão..... 45

Figura 7 – Variação bioquímica de proteínas e lipídios no corpo de operários e soldados de *C. cyphergaster* nos períodos de chuva (jan/16, mai/16) e seca (set/16, jan/17), em uma região semiárida, NE, Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os períodos, a partir dos resultados do teste de Tukey. — = Média; T = ± Erro padrão..... 46

Figura 8 – Variação bioquímica de carboidratos e açúcares totais no corpo de operários e soldados de *C. cyphergaster* nos períodos de chuva (jan/16, mai/16) e seca (set/16, jan/17), em uma região semiárida, NE, Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os períodos, a partir dos resultados do teste de Tukey. = Média; T = ± Erro padrão..... 47

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	16
1.1. O forrageamento entre os animais.....	16
1.2. Os Isoptera: Organização e forrageamento	18
1.3. A caatinga como cenário de forrageamento para os térmitas.....	21
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	23
CAPÍTULO 1	27
<i>Resumo</i>	27
Introdução	16
Material e Métodos	18
Área de estudo	18
Monitoramento dos ninhos.....	19
Análise dos recursos explorados	20
Análise dos dados.....	21
Resultados	21
Distribuição espacial e fidelidade de rotas	21
Avaliação nutricional dos recursos	22
Discussão	27
Distribuição espacial e fidelidade de rotas	27
Avaliação nutricional dos recursos	29
Referências	31
CAPÍTULO 2	36
Resumo.....	36
Introdução	37
Materiais e Métodos	38
Área de estudo.....	38
Monitoramento dos ninhos.....	40
Análise bioquímica.....	41
Análise dos dados.....	42
Resultados	42
Área de uso da colônia	42
Nutrição da colônia	44
Discussão	48
Referências	52

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. O forrageamento entre os animais

O forrageamento pode ser entendido como um processo espacial através do qual indivíduos delimitam uma área para realizar a busca por recursos (Aikio **2004**). De uma forma mais abrangente, Krebs e Davies (**1993**) conceituaram o forrageamento como um conjunto de estratégias comportamentais utilizadas pelos organismos para encontrar, capturar, subjugar, engolir e combater os mecanismos de defesa desenvolvidos pelas presas utilizando as fontes de energia e nutrientes para a sua sobrevivência.

Devido a heterogeneidade dos habitats naturais graças a fatores como a sazonalidade das condições e distribuição de recursos, a área de uso de forrageio tende a variar temporalmente (Tuck e Hassall **2005**). Os animais podem modificar seu caminho de busca de várias maneiras, incluindo ângulo de giro, frequência de alternância de rotação e velocidade de marcha (Stillman e Sutherland **1990**) o que tem efeito no tempo gasto na procura e consumo de suas presas (Tuck e Hassall **2005**).

O primeiro uso de modelos matemáticos em ecologia para quantificar o custo-benefício do comportamento de forrageio foi introduzido por MacArthur e Pianka (**1966**), que aplicaram a ideia da escolha ideal, conhecida como Teoria do Forrageamento Ótimo (TFO), no intuito de compreender os comportamentos individuais para a tomada de decisões relativas às questões alimentares. Segundo essa teoria, os custos em termos energéticos envolvidos na busca, captura e manipulações da presa não devem ser maiores que os benefícios energéticos contidos nos recursos alimentares, de forma que os animais teriam sofrido pressão por seleção

natural a tomarem decisões ótimas, se tornando altamente adaptados na busca por recursos (Krebs e Davies **1993**; MacArthur e Pianka **1966**).

As “decisões” tomadas pelos animais durante o forrageio podem ser afetadas direta ou indiretamente por fatores *top-down* ou *bottom-up* de forma que o aumento na disponibilidade de recursos em um nível trófico pode interferir nos níveis imediatamente acima ou abaixo deste, em um efeito cascata. Tais pressões exercem influência sobre o balanço dos custos e benefícios envolvidos na seleção de sítios de forrageio pelos animais (MacArthur e Pianka **1966**) de modo que indivíduos capazes de discriminar a qualidade desses sítios e de adquirir informações sobre os riscos de predação local podem apresentar vantagens seletivas de sobrevivência e capacidade reprodutiva (Tuck e Hassal **2005**).

A escolha do sítio de forrageio pelos animais, no caso daqueles que se alimentam de recursos vegetais, pode envolver diversos fatores relacionados ao substrato vegetal, tais como valor nutricional, palatabilidade e dureza do recurso (Evans et al. **2005**; Rockwood **1976**; Shellman-Reeve **1994**), compostos químicos secundários produzidos pela planta (Cherrett **1972**), distribuição dos recursos no ambiente (Forti **1985**) e, no caso de insetos sociais, fatores relacionados a aspectos coletivos, como necessidade nutricional da colônia e distância da fonte alimentar em relação ao ninho (Hölldobler **1976**; Traniello **1989**).

Questões centrais no estudo da evolução e ecologia do comportamento de forrageio se concentram na relação custo-benefício da atividade e de sua importância para a escolha de onde, por quanto tempo e quais itens devem ser coletados (Traniello e Leuthold **2000**). O estudo da ecologia comportamental dos organismos considera as bases evolutivas e ecológicas dos comportamentos, com objetivo de explicar as causas evolutivas/adaptativas que levam determinado padrão comportamental a persistir através da história evolutiva das espécies (Del-Claro **2004**).

Em insetos sociais, a maioria dos padrões de forrageio evoluíram para comunicar a localização do alimento à colônia seguido do recrutamento em massa dos indivíduos, cujas estratégias envolvem basicamente a exploração do ambiente e a comunicação entre os membros da colônia (Hölldobler e Wilson **1990**; Traniello e Leuthold **2000**).

Em formigas do gênero *Atta*, por exemplo, é através do recrutamento que se verifica a transmissão de informações sobre a fonte de alimento descoberta pela escoteira às forrageiras. No sistema de recrutamento em massa, as escoteiras deixam trilhas de feromônios ligando o recurso à colônia enquanto retornam a esta para recrutar operárias (Beckers et al. **1989**; Roces e Hölldobler **1994**). A comunicação química é um dos principais mecanismos adotados pelos insetos para perceber e reagir ao ambiente e em insetos sociais essa comunicação é ainda mais complexa, dado o contato constante propiciado pela vida em sociedade nas colônias.

Todos os grupos de insetos sociais incluem espécies cujos indivíduos saem para a coleta de alimento de forma independente. Formigas, abelhas e vespas forrageiam em busca de folhas, néctar, pólen e caçam sem a assistência de outros membros da colônia. Nos térmitas, por outro lado, o forrageamento é coletivo e envolve ações individuais integradas através do recrutamento e orientação de soldados e operários pela emissão de feromônios (Traniello e Leuthold **2000**; Andara et al. **2004**).

1.2. Os Isoptera: Organização e forrageamento

Os térmitas são insetos eusociais pertencentes à infraordem Isoptera, que abrange aproximadamente 3.105 espécies amplamente encontradas nos trópicos e em áreas temperadas entre os paralelos 30-45° N e 40-45° S (Krishna et al. **2013**; Lepage **1983**; Wood e Sands **1978**). Na região Neotropical, o Brasil se destaca entre os países com a maior termitofauna,

apresentando cerca de 300 espécies catalogadas, agrupadas nas famílias Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae (Constantino **2015**).

Organizados em castas, as quais determinam o papel dos indivíduos na colônia, os térmitas são divididos em duas linhagens distintas: a áptera, formada pelos soldados, operários e seus precursores, e a linhagem reprodutiva, representada pelas ninfas, alados e pelo casal real (Grassé **1982**; Roisin **2000**).

Os operários são responsáveis por grande parte das atividades desempenhadas dentro do termiteiro, como a alimentação da colônia, a construção e o reparo do ninho e o cuidado com os ovos e jovens, podendo, ainda, atuar na defesa da colônia, como ocorre, por exemplo, nas espécies da subfamília Apicotermitinae, que em sua maioria são desprovidas de soldados (Noirot **1969**; Šobotník et al. **2012**). Os soldados majoritariamente fazem a defesa da colônia, mas também atuam na exploração de novos recursos e organização do forrageio (Traniello e Leuthold **2000**).

As ninfas dão origem aos alados, responsáveis pela dispersão da espécie a partir da formação de novas colônias e que formam o casal real, que desempenha as atividades reprodutivas. Contudo, podem ocorrer reprodutores de substituição e/ou suplementares (neotênicos), que surgem quando o casal real morre ou é retirado, ou ainda na presença do casal real, para complementar a capacidade de oviposição (Krishna e Weesner **1969**).

O forrageio nos térmitas apresenta uma organização comportamental que muitas vezes está associada a uma divisão de trabalho entre os indivíduos e é sinalizada por meio de semioquímicos secretados pela glândula esternal (Costa-Leonardo **2008**; Costa-Leonardo e Haifig **2010**; Eggleton **2000**). O feromônio de trilha, por exemplo, está relacionado a todas as ações que envolvem a atividade de forrageio e é composto por diversas substâncias químicas que podem variar suas concentrações de acordo com a espécie (Costa-Leonardo **2008**; Costa-Leonardo e Haifig **2010**).

De acordo com Abe (1987), os térmitas apresentam três estilos de vida distintos i) aqueles em que o ninho constitui o próprio alimento para a colônia; ii) os que o ninho e o alimento são separados e por isso necessitam forragear em busca de recursos; e iii) os tipos intermediários, que consomem a madeira do próprio ninho, mas também exploram outras fontes de nutrientes. A localização de sítios alimentares podem apresentar, portanto, ampla variação entre as espécies em Isoptera de acordo com o estilo de vida adotado. Todavia, se admite que a busca seja realizada principalmente por meio da percepção de temperatura e de teores de umidade no solo, fatores que podem ser limitantes para o forrageamento (Arab e Costa-Leonardo 2005).

Na busca por recursos, os térmitas podem forragear por meio de túneis e galerias construídos no interior do solo, madeira ou de superfícies exteriores que ligam a colônia à fonte de alimento (Costa-Leonardo 2008; Wood e Sands 1978) ou em trilhas formadas a céu aberto sobre a superfície, sendo esta uma estratégia restrita entre os Isoptera (Miura e Matsumoto 1998a).

O forrageio a céu aberto é realizado geralmente por térmitas que forrageiam à noite, a exemplo de *Hospitalitermes* (Collins 1979; Miura e Matsumoto, 1998a), *Longipeditermes* (Miura e Matsumoto 1998b), *Constrictotermes* (Moura et al. 2006) e *Velocitermes* (Mathews 1977), cuja repetição contínua das trilhas de forrageio, neste último, pode levar à construção de galerias pelo térmita em alguns trechos (Mathews 1977).

As trilhas de forrageio podem ser afetadas pela disponibilidade e qualidade nutricional do recurso alimentar no ambiente. Porém, estudos sobre forrageamento em campo devem considerar não apenas a otimização do ganho eficiente de energia (Schneider 1984), mas também fatores como predação e interferência entre espécies sobre a distribuição e estratégias adotadas pelos organismos dentro do ecossistema para o desenvolvimento dessa atividade.

1.3. A caatinga como cenário de forrageamento para os térmitas

A caatinga abrange cerca de 735.000 km² do Nordeste brasileiro, sendo caracterizada como um mosaico de arbustos espinhosos e florestas sazonalmente secas (Leal et al **2005**). O clima é semi-árido, com alto potencial de evapotranspiração (1500-2000 mm/ano) e baixos índices de precipitação apresentando média anual entre 240 e 1.500 mm, concentrados em 3-5 meses de chuva (Prado **2003**; Sampaio **1995**). O domínio apresenta um sistema hídrico extremamente irregular de ano para ano, que resulta em secas periódicas e determinam mudanças adaptativas na biota da região (Prado **2003**).

Dentre as espécies de térmitas registradas na caatinga, *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestre, 1901) se destaca pela densidade de seus ninhos, que podem exceder 80 ninhos/ ha, com cerca de 278.2 indivíduos/m² e aproximadamente 0,9 g (peso freco)/m²/indivíduo, destacando o papel da espécie na remoção de partículas do solo nessas áreas (Vasconcellos et al. **2007**). A atividade de forrageio da espécie ocorre à noite, em trilhas expostas tanto no chão como sobre as árvores, normalmente entre as 22:00 e 05:00h, cujos principais itens alimentares explorados incluem troncos e galhos de árvores em diferentes estágios de decomposição e superfícies de troncos de árvores vivas (Moura et al. **2006**). A produção da ninhada das ninfas N5 que originarão os alados em *C. cyphergaster* ocorre durante o período de estiagem na caatinga (Moura et al. **2011**), o que pode ocasionar um aumento na captação de recursos pelos operários na estação chuvosa, quando há maior oferta de alimento.

Os térmitas representam um grupo com grande importância ecológica para ecossistemas florestais, principalmente no que se refere às modificações que podem causar na paisagem e nas propriedades químicas e físicas do solo, exercendo um papel significativo nos processos de decomposição e ciclagem de nutrientes (Costa-Leonardo **2002**; Holt e Lepage **2000**). Em regiões áridas e semiáridas como a caatinga, onde a diversidade e abundância são

geralmente mais baixas, a importância funcional desses organismos pode ser ainda maior do que em florestas úmidas (Vasconcellos et al. **2010**).

A caatinga é um ambiente muito variável e é possível que muitos processos ecológicos apresentem diferenças em seu funcionamento devido ao regime hídrico altamente mutável e estressante dessas áreas. Entender como se comportam os organismos lá inseridos se adaptam às variações é fundamental para a compreensão da dinâmica de populações e comunidades dentro desses ecossistemas.

Em área de caatinga, estudos sobre estrutura, dinâmica populacional, biomassa, desenvolvimento de castas, revoada e consumo de matéria orgânica vegetal de *C. cyphergaster* já foram realizados (Bezerra-Gusmão **2008, 2013** ; Moura et al. **2006, 2008, 2011**; Vasconcellos et. al. **2007**). Todavia, muitos aspectos sobre a ecologia alimentar e sua influência na dinâmica das colônias da espécie permanecem desconhecidos.

Compreender como os aspectos comportamentais desenvolvidos pelas colônias de térmitas dentro de uma dinâmica coletiva de organização funcionam dentro do ecossistema, constitui elemento chave para entender os processos sazonais que influenciam as atividades das colônias de *C. cyphergaster*. Buscando abordar aspectos relacionados ao forrageamento da espécie, o presente estudo verificou características concernentes a utilização espaço-temporal das trilhas de forrageio, bem como de aspectos quali-quantitativos da atividade e utilização de recursos pelo térmita como estratégias adaptativas ao ambiente semiárido.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abe T (1987) Evolution of life types in térmites. In: KAWANO, S.; CORNELL, J.; HIDAKA, T., (Ed.). Evolution and coadaptation in biotic communities. University of Tokyo Press.
- Aikio S (2004) Competitive asymmetry, foraging área size and coexistence of annuals. *Oikos* 104: 51-58
- Andara C Issa, S.; Jaffé, K. (2004) Decision-making systems in recruitment to food for two Nasutitermitinae (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology* 44: 1-13.
- Arab A, Costa-Leonardo AM (2005) Effect of biotic and abiotic factors on the tunneling behavior of *Coptotermes gestroi* and *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Behavioural Processes* 70: 32-40
- Beckers R, Goss S, Deneubourg JL, Pasteels JM (1989) Colony size, communication, and ant foraging strategy. *Psyche* 96:239-256
- Bezerra-Gusmão MA (2008) História natural de *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1991) (Isoptera; Termitidae) em uma área de caatinga do Cariri Paraibano, no Nordeste do Brasil. João Pessoa, PB. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas). Universidade Federal da Paraíba. 130p
- Bezerra-Gusmão MA, Marinho RA, Kogiso KA, Barbosa MRV, Bandeira AG (2013) Nest dynamics of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) and its association with the supporting vegetation in a semiarid area, northeast, Brazil. *Journal of Arid Environments* 91:1-6.
- Cherrett JM (1972) Some factors involved in the selection of vegetable substrate by *Atta cephalotes* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) in tropical rain forest. *Journal Animal Ecology* 41: 647- 660
- Collins NM (1979) Observations on the foraging activity of *Hospitalitermes umbrinus* (Haviland), (Isoptera: Termitidae) in the Gunong Mulu National Park, Sarawak. *Ecological Entomology* 4: 231-238
- Constantino R (2015) Cupins do Cerrado. Rio de Janeiro: Technical Books Editora. 1:1-167.
- Costa-Leonardo AM (2002) Cupins-Praga: Morfologia, Biologia e Controle. Rio Claro: Ana Maria Costa-Leonardo (ed.) p 128
- Costa-Leonardo AM (2008) Dinâmica do forrageamento em cupins subterrâneos. In: Vilela, E. F.; Santos, I. A.; Schoederer, J. H.; Serrão, J. E.; Campos, L. A. O.; Lino-Neto, J. (eds.) Insetos sociais: da biologia à aplicação. Editora UFV: Viçosa 347-358
- Costa-Leonardo AM, Haifig I (2010) Pheromones and exocrine glands in Isoptera. In: Litwack, G. (ed.) Vitamins and Hormones: Pheromones. Elsevier Academic Press 521-549

- Del-Claro K (2004) Uma introdução à ecologia comportamental. Distribuidora/ Editora - Livraria Conceito pp 132
- Eggleton P (2000) Global patterns of termite diversity. In: Abe, T., Bignell, D.E.; Higashi, M. Eds.), Termites: Evolution, Sociality, Ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht
- Evans TA, Lai J, Toledano E, Macdowal L, Rakotonarivo S, Lenz M (2005) Termite access wood size by using vibrational signal. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, National Academy of Sciences 102:3732-3737
- Forti LC (1985) Ecologia da saúva *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae) em pastagem. Piracicaba. PhD Thesis, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, SP, Brazil Universidade de São Paulo. 234 p
- Grassé PP (1982) Termitologia – Tome I, Masson: Paris, New York, Barcelone, Milan, Mexico, São Paulo p 676
- Hölldobler B (1976) Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomyrmex*. Behavioural Ecology and Sociobiology 1 : 3-44
- Hölldobler B, Wilson E (1990) The Ants. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge p 732
- Holt JA, Lepage M (2000) Termites and Soil Properties. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (eds.). Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers p 466
- Krebs J R, Davies NB (1993) Na Introduction to Behavioural Ecology. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Krishna K, Weesner FM (1969) Biology of Termites. Academic Press. Volume 1: 125-160
- Krishna K, Grimaldi DA, Krishna V, Engel MS (2013) Treatise on the Isoptera of the world. Bulletin of the American Museum of Natural History. 377: 2433-2705
- Leal IR, Silva, JMC, Tabarelli M, Lacher Jr TE (2005) Changing the course of biodiversity conservation in the caatinga of northeastern Brazil. Conserv. Biol. 19: 701-706
- Lepage M (1983) Structure et dynamique des peuplements de termites tropicaux. Oecologia Generalis 4: 65-87
- MacArthur H, Pianka E (1966) On optimal use of a patchy environment. American Naturalist. 100: 603-609
- Mathews AGA (1977) Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro p 267

- Miura T, Matsumoto T (1998a) Foraging organization of the open-air processional lichen-feeding termite *Hospitalitermes* (Isoptera, Termitidae) in Borneo. Paris. *Insectes Sociaux* 5: 17-32
- Miura T, Matsumoto T (1998b) Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). New York. *Journal of Insect Behavior* 11:179-189
- Moura FMS, Vasconcellos A, Araújo VFP, Bandeira AG (2006) Seasonality in foraging behaviour of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of northeastern Brazil. *Insectes Sociaux* 53: 472- 479
- Moura FMS, Vasconcellos A, Araujo VFP, Bandeira AG (2008) Consumption of vegetal organic matter by *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in an area of Caatinga, Northeastern Brazil. *Sociobiology* 51:181-189
- Moura FMS, Vasconcellos A, Silva, NB, Bandeira AG (2011) Caste development systems of the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 58:169–175
- Noirot C (1969) Formation of castes in the higher termites. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. (eds.) *Biology of termites*. Orlando: Academic Press. pp 311-350
- Prado D (2003) As caatingas da América do Sul. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil. pp 3-73
- Roces F, Hölldobler B (1994) Leaf density and a trade-off between load-size selection and recruitment behavior in the ant *Atta cephalotes*. *Oecologia* 97: 1-8
- Rockwood LL (1976) Plant selection and foraging patterns in two species of leafcutting ant (*Atta*). *Ecology* 57: 48-61
- Roisin Y (2000) Diversity and evolution of caste patterns. In: ABE, T; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (eds.) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. London: Kluwer Academic Publishers pp 95-119
- Sampaio EVSB (1995) Overview of the Brazilian Caatinga. In *Seasonally Dry Tropical Forests* (Bullock S. H., Mooney H. A. and Medina E., Eds), Cambridge University Press, Cambridge, U. K. pp 35-58
- Schneider K (1984) Dominance, predation, and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. *Ecology* 65:1820-1827
- Shellman-Reeve J (1994) Limited nutrients in a dampwood termite: nest preference, competition and cooperative nest defense. *Journal of Animal Ecology* 63:921-932

- Šobotník J, Bourguignon T, Hanus R, Demianová Z, Pytelková J, Mareš M, Foltynová P, Preisler J, Cvačka J, Krasulová J, Roisin Y (2012) Explosive backpacks in old termite workers. *Science* pp 337: 436
- Stillman RA, Sutherland WJ (1990) The optimal search path in a patchy environment. *Journal of Theoretical Biology*. 145: 177-182
- Traniello JFA (1989) Foraging strategies of ants. *Annual Review Entomology* 34: 191-210
- Traniello JFA, Leuthold RH (2000) Behavior and ecology of foraging in termites. In: Abe, T., Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands pp 141–168
- Tuck J, Hassal M (2005) Locating food in a spatially heterogeneous environment: implications for fitness of the macrodecomposer *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58:545-551
- Vasconcellos A, Araújo VFP, Moura FMS, Bandeira AG (2007) Biomass and Population Structure of *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri) (Isoptera: Termitidae) in the Dry Forest of Caatinga, Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 36: 693–698
- Vasconcelos A, Bandeira AG, Moura FMS, Araújo VFP, Bezerra-Gusmão MA, Constantino R (2010) Termite assemblages in three habitats under different disturbance regimes in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. *Journal of Arid Environments* 74: 298–302
- Wood TG, Sands WA (1978) The role of termites in ecosystems. In: BRIAN, M. V. (Org.). *Production Ecology of Ants and Termites*, Cambridge University Press, Cambridge. pp 245-292

CAPÍTULO 1

Dinâmica espacial do forrageio e dos recursos alimentares utilizados por *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestre, 1901) em uma área de caatinga do Nordeste do Brasil

Resumo

A atividade de forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* foi investigada em uma caatinga do Nordeste brasileiro. Três colônias foram monitoradas durante quinze dias, com intervalo de três meses entre cada amostragem, de janeiro de 2016 a junho de 2017, totalizando cinco coletas, com objetivo de avaliar a dinâmica espacial do forrageio e dos recursos alimentares explorados pelo térmita. Dezesete espécies vegetais foram visitadas, dentre as quais *Croton spp.*, *Mimosa spp.* e *Poincianella pyramidalis* foram as mais consumidas. Líquens representaram 14% do número de visitas realizadas, no entanto, a madeira em estágio de decomposição avançado apresentou a maior frequência de visita (19%). A razão C:N variou entre os recursos analisados, com maior acúmulo de nitrogênio registrado para *Mimosa spp.* Foi observado uma repetição espacial no direcionamento das trilhas de forrageamento a partir de trilhas guia, com ângulos preferenciais específicos para dois dos ninhos monitorados. A frequência de forrageio entre a copa e o chão variou significativamente, com trilhas mais frequentes na copa. A escolha de sítios de forrageio por *C. cyphergaster* parece ser realizada a partir da seleção de recursos que otimizem o custo-benefício da atividade, onde a escolha de um item com maior disponibilidade e quantidade de N moderada dentro das rotas de forrageamento pode ser mais interessante para o térmita do que apenas seu valor nutritivo.

Palavras-chave Forrageamento, Seleção de alimento, Balanço C:N, Ecologia trófica

Introdução

O forrageio é uma atividade desenvolvida pelos animais para suprir as necessidades nutritivas de um indivíduo ou grupo (Pyke **1977**). Nos térmitas, a atividade de forrageio é um comportamento coletivo, composto por ações integradas entre soldados e operários para garantir a coleta de recursos (Traniello e Leuthold **2000**). Esse evento envolve o trabalho de centenas e até milhares de indivíduos e apresenta uma variedade de estratégias de comunicação, principalmente de natureza química, através da deposição de feromônios (Costa-Leonardo e Haifig **2014**).

A exploração de recursos através do forrageamento constitui uma das tarefas mais importantes para uma colônia de térmitas, uma vez que vários processos vitais para a colônia, a exemplo da alimentação, são moldados de acordo com o sucesso dessa atividade. O forrageio sofre influência do ambiente físico e está sujeito às variações na viabilidade dos recursos de acordo com a época do ano, o que pode favorecer ou não seu êxito, bem como das estratégias adotadas pelas espécies para suprir suas necessidades nutricionais (Buxton **1981**; Danks **2007**).

A madeira nos mais variados estágios de decomposição representa a principal fonte nutricional para os térmitas, embora esses insetos também possam explorar uma ampla variedade de materiais orgânicos, como gramíneas, herbáceas, serapilheira, fungos, fezes de herbívoros, líquens, húmus e até mesmo carcaças de outros animais (Holt **1987**; Lima e Costa-Leonardo **2007**; Nash e Whitford **1995**; Noirot **1992**; Wood **1978**). Entretanto, quando comparada à dieta de outros organismos, a alimentação dos térmitas é representada por um baixo valor nutricional, especialmente de elementos essenciais, como o nitrogênio (Lima e Costa-Leonardo **2007**; Waller e La Fage **1987**).

De acordo com Higashi et al. (1992) para aumentar a aquisição de nitrogênio algumas estratégias metabólicas e de forrageio podem ser desenvolvidas pelos térmitas i) eliminação de carbono: redução da razão C:N antes da assimilação do alimento; ii) reciclagem do N do ácido úrico através da ação de bactérias; iii) seletiva utilização de fontes de alimento ricas em N e iv) fixação atmosférica de N.

Há na literatura registros que evidenciaram que a alimentação dos térmitas é correlacionada à qualidade do alimento e que o forrageio ocorre de forma seletiva (Lenz 1994; Miura e Matsumoto 1998; Waller e La Fage 1987). Podemos assim considerar que as trilhas de forrageio não são, portanto, aleatórias, e que pode existir um padrão direcional destas em virtude da qualidade nutricional dos recursos, o que pode levar à fidelidade das rotas traçadas. Porém, não é descartada a possibilidade de que seja a disponibilidade de recursos e não apenas o teor nutritivo um fator importante para a escolha do alimento.

Constrictotermes cyphergaster (Silvestri, 1901) é uma espécie de térmita Neotropical pertencente à família Termitidae e subfamília Nasutitermitinae, com registros de ocorrência na Argentina, Bolívia, Paraguai e Brasil (Mathews 1977; Mélo e Bandeira 2004; Torales et al. 2005). Nesse último país, ocorre em áreas de cerrado e caatinga, onde se destaca pela dominância de seus ninhos no ecossistema (Vasconcellos et al. 2007). A atividade de forrageio da espécie ocorre à noite, normalmente das 22:00 às 05:00h, em trilhas expostas, cujos principais itens alimentares incluem troncos e galhos de árvores em diferentes estágios de decomposição e superfícies de troncos de árvores vivas, com consumo estimado na ordem de 44,5kg de material orgânico/ha ano (Moura et al. 2006, 2008).

Vários aspectos da história natural e ecologia de *C. cyphergaster* já foram estudados na caatinga, como estrutura populacional, biomassa, desenvolvimento de castas, hábitos de nidificação e consumo de matéria orgânica vegetal (Bezerra-Gusmão 2008, 2013 ; Moura et al. 2006, 2008, 2011; Vasconcellos et. al. 2007). Neste estudo, foi investigada a distribuição

espacial das trilhas de forrageio de *C. cyphergaster* para verificar a existência de possíveis preferências direcionais em sua formação e avaliar, a partir dos três recursos mais visitados pelo térmita, se há uma relação entre a qualidade e a disponibilidade destes no ambiente com as rotas traçadas.

Material e Métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido na Reserva do Patrimônio Particular Nacional (RPPN) Fazenda Almas (portaria 1343/1990 – DOU 151 de 01/08/1990), uma propriedade com área aproximada de 3.505 ha, localizada entre os limites dos municípios de São José dos Cordeiros e Sumé (7°28'45"S 36°54'18"W), ambos no Cariri Ocidental da Paraíba, Nordeste do Brasil (Fig. 1).

A Unidade de Conservação está inserida na Ecorregião da Depressão Sertaneja Setentrional, onde a vegetação é predominantemente caracterizada como caatinga arbórea, variando de densa a aberta, sobre solos de origem cristalina e entremeada por lajedos com uma flora característica (Barbosa et al. 2007).

O clima nos municípios é do tipo Semiárido, com temperatura média anual em torno de 28,3°C, com taxa de evapotranspiração potencial estimada entre 171 e 103 mm/mês apresentando déficit hídrico da ordem de 1.393,5 mm anuais e altitudes que variam de 590 a 760m. No Cariri Ocidental o período chuvoso está concentrado entre os meses de janeiro e março, com pluviosidade média anual em torno de 360 mm (Nascimento e Alves 2008).

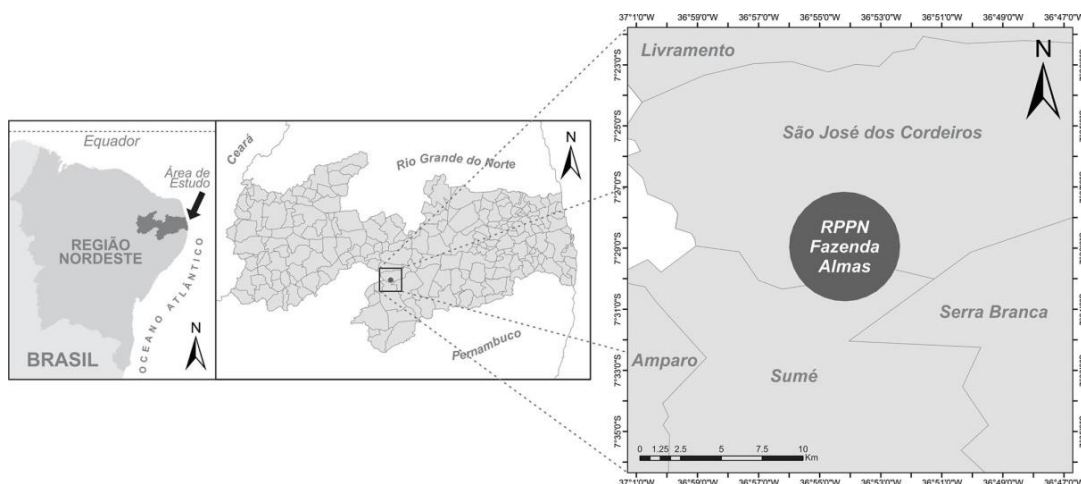


Fig. 1 Localização geográfica da RPPN Fazenda Almas entre os municípios de São José dos Cordeiros e Sumé, estado da Paraíba, Nordeste do Brasil.

Monitoramento dos ninhos

Foram selecionados três ninhos de *C. cyphergaster* com distância mínima de 20 metros em relação ao ninho mais próximo e volume \geq a 12 litros (volume escolhido para aumentar a probabilidade da presença de ninfas ou alados, caracterizando a colônia como madura) para o acompanhamento da atividade de forrageio (Vasconcellos et al. 2007). O monitoramento foi realizado durante 15 dias consecutivos com intervalo de três meses entre cada amostragem, de janeiro de 2016 a junho de 2017. Cinco eventos foram acompanhados para cada ninho durante cada amostragem, realizadas no intervalo das 18:00h às 07:00h, horário em que a espécie normalmente forrageia (Moura et al. 2006). As rotas traçadas pelos térmitas foram seguidas e marcadas com sinalizadores (barbante e tinta) para posterior medição das distâncias percorridas e confecção dos diagramas da área de uso e direcionamento das trilhas em papel milimetrado. Para a indicação das direções foram utilizados bússola e GPS.

Ao longo das trilhas, os itens visitados foram marcados com placas de E.V.A. (Ethil Vinil Acetat) para posterior identificação, coleta e análise nutricional. A identificação dos vegetais foi realizada a partir de fotografias e comparações entre a Nomenclatura Popular e Botânica,

através da literatura e confirmada pelo Botânico Rubens Teixeira de Queiroz. A determinação a nível específico não foi possível para todos os itens devido ao estado de decomposição da madeira e a ausência de estruturas fundamentais para a taxonomia, como folhas, frutos, botões florais, etc.

Para quantificar a abundância dos recursos mais visitados pelo térmita, foi delimitada uma área de 10m X 10m dentro da área de uso de cada ninho monitorado, considerando a distância média das trilhas de forrageio (9,68m). Consideramos como visitação a aglomeração de vários operários sobre um recurso e permanência sobre mesmo por um período de tempo \geq a 00:30h ou ainda quando foi observada diretamente a raspagem do recurso pelo térmita.

O termo fidelidade foi atribuído à reutilização de trilhas, como também a trilhas novas traçadas próximas à rotas já visitadas pelo térmita na mesma direção.

Análise dos recursos explorados

Para avaliar a qualidade dos recursos explorados por *C. cyphergaster* em relação aos teores de carbono e nitrogênio, foram coletadas bimestralmente, de janeiro a junho de 2017, amostras dos três substratos mais visitados pela espécie (*Croton* spp., *Mimosa* spp. e *Poincianella pyramidalis*) e disponíveis na área potencial de uso que foi estimada com base na fórmula da área de um círculo ($A = \pi \cdot r^2$), onde r representa a maior distância alcançada pelas trilhas, medida a partir da abertura do ninho. O material coletado foi depositado em envelopes de papel A4 e encaminhado ao laboratório, onde foi realizada a raspagem da superfície das madeiras e casca com lâminas descartáveis esterilizadas com álcool a 70% e depositados em frascos de vidro mantidos sobre refrigeração (-8°C) até os procedimentos de análise química. As amostras foram processadas no Laboratório de Análise de Tecido de

Planta (LATP) da Universidade Federal da Paraíba, Centro de Ciências Agrárias, Campus II, Areia – PB, seguindo o protocolo de Tedesco et. al. (1995).

Análise dos dados

Para avaliar a fidelidade de rotas de forrageamento de cada colônia ao longo do ano foi realizada uma estatística circular descritiva e inferencial, utilizando o programa estatístico Oriana (Kovach, 2004). Para verificar a relação da frequência de forrageio entre a copa e o chão foi realizado o teste de t-student (Zar 1999). A diferença entre o valor nutricional dos recursos alimentares explorados entre os períodos amostrados foi realizada por meio de análise de variância ANOVA com teste de Tukey (HSD) a posteriori. Os dados foram submetidos aos testes de Levene e Shapiro Wilk para verificar a homocedasticidade e a normalidade, respectivamente. As análises foram processadas através do software livre R versão 3.4.1.

Resultados

Distribuição espacial e fidelidade de rotas

A distribuição circular das trilhas de forrageamento do ninho A não apresentou um padrão direcional ($Z= 0,324$, $P=0,729$), entretanto, para os ninhos B e C, foi possível observar uma tendência significativa na distribuição das trilhas para ângulos específicos (B, $Z= 4,158$, $P= 0,015$; C, $Z= 3,355$, $P= 0.034$) (Fig. 2).

A reutilização de trilhas foi observada apenas nas porções iniciais das rotas, que funcionavam como uma ponte de acesso a diversos recursos. Entretanto, em alguns momentos, as colônias, ao utilizarem uma trilha, a repetiam no dia seguinte, aumentando a

rota de forrageamento na mesma direção. Com exceção das porções iniciais, as mesmas trilhas não foram revisitadas em monitoramentos seguintes ao longo dos períodos de amostragem. No entanto, novas trilhas próximas aquelas inicialmente traçadas foram feitas seguindo a mesma direção das rotas de forrageio iniciais.

Foi observada variação no forrageamento de *C. cyphergaster* entre a copa e o chão, com trilhas significativamente mais frequentes sobre a copa ($T= 3,82$, $df= 9,9$, $P= 0,003$) (Fig. 3).

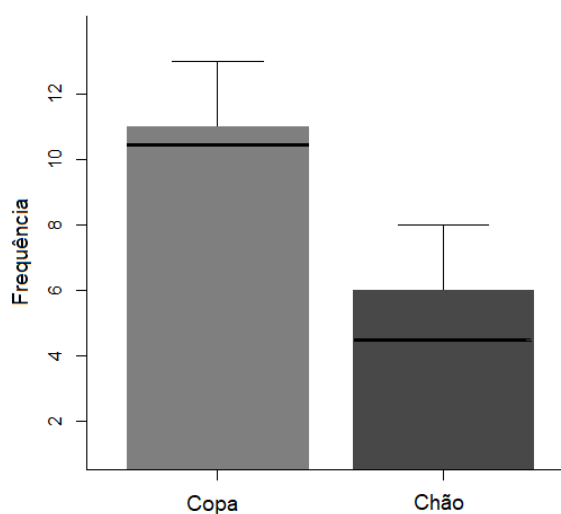


Fig. 3 Frequência das trilhas de forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* entre a copa e o chão em uma região semiárida do Nordeste brasileiro. — = Mediana; \top = Desvio padrão.

Avaliação nutricional dos recursos

Uma riqueza de 17 espécies vegetais foi associada à alimentação de *C. cyphergaster*, dentre as quais *Croton* spp. (12%), *Mimosa* spp. (10%) e *Poincianella pyramidalis* (6%) se destacaram como as mais visitadas. Os líquens corresponderam a 14% dos itens visitados pelo térmita, entretanto, o consumo de madeira seca em estágio de decomposição avançado, cujas espécies vegetais não foram identificadas, constituiu o principal recurso utilizado pelo térmita (19%) (Tab. 1).

A razão C:N variou entre os períodos ($F_{2,72}= 15.873$, $P<0.001$) e entre os recursos analisados ($F_{2,72}=6.211$, $P<0.01$), dos quais *Mimosa* spp. registrou maior acúmulo de N (Fig.

4). Entretanto, *Croton* spp. foi o recurso mais visitado ao longo das trilhas de forrageamento e também o mais abundante (3.46 indivíduos/m²) em relação à *Mimosa* spp. (1.6 indivíduos/m²) e *P. pyramidalis* (1.06 indivíduos/m²) (Fig. 5).

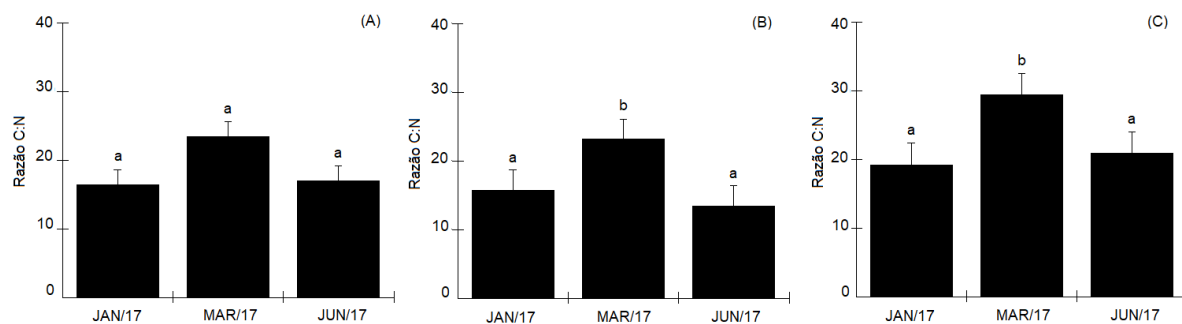


Fig. 4 Variação temporal da razão C:N de *Croton* spp (A)., *Mimosa* spp. (B) e *Poincianella pyramidalis* (C) de Janeiro a Junho de 2017, em um ecossistema semiárido do Nordeste brasileiro. Letras diferentes indicam diferença estatística entre as médias $\bar{x} \pm$ Erro Padrão.

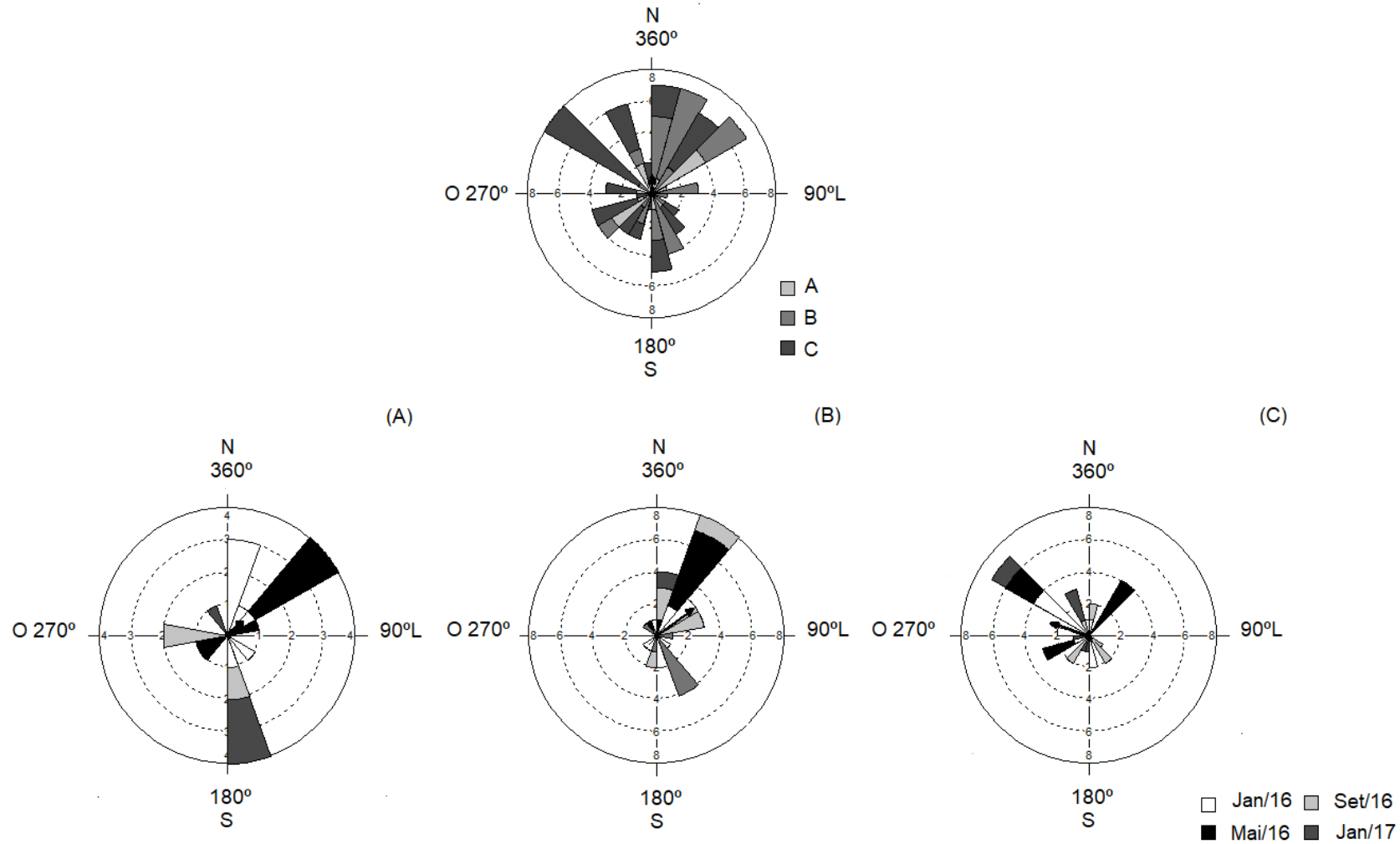


Fig. 2 Distribuição espacial da frequência das trilhas de forrageio de três ninhos (A, B e C) de *Constrictotermes cyphergaster* de Janeiro de 2016 a Janeiro de 2017, em uma região semiárida do Nordeste brasileiro. ↑ = vetor r.

Tabela 1 Riqueza vegetal e frequência de visitação de recursos associados à alimentação de *Constrictotermes cyphergaster* nos períodos de seca e chuva de janeiro de 2016 a junho de 2017, em uma região semiárida do Nordeste brasileiro.

Espécie	Família	Mês					% de Visitação
		jan/16	mai/16	set/16	jan/17	jun/17	
<i>Anadenanthera colubrina</i> var. <i>cebil</i> (Griseb.) Altschul	Fabaceae	0	0	0	1	0	1
<i>Aspidosperma pyriforme</i> Mart.	Apocynaceae	3	0	0	2	4	5
<i>Caridiospermum corindum</i> L.	Sapindaceae	0	1	0	0	0	1
<i>Cereus jamacaru</i> DC. subsp. <i>jamacaru</i>	Cactaceae	1	4	0	1	1	4
<i>Croton echinoides</i> Baill.	Euphorbiaceae	0	0	0	0	1	1
<i>Croton</i> spp. Baill., Kunth, Lam.	Euphorbiaceae	6	1	3	10	1	12
<i>Herissantia tiubae</i> (K. Schum.) Brizicky	Malvaceae	1	1	1	2	2	4
<i>Ipomoea</i> sp.	Convolvulaceae	3	1	2	4	0	6
<i>Jatropha mollissima</i> (Pohl) Baill.	Euphorbiaceae	0	0	0	1	0	1
<i>Manihot dichotoma</i> Ule	Euphorbiaceae	0	0	1	0	0	1
<i>Mimosa</i> spp. Harms., Mart. ex Benth., Barneby, (Willd.) Poir.	Fabaceae	3	0	2	9	3	10
<i>Opuntia</i> sp.	Cactaceae	0	0	0	1	0	1
<i>Poincianella pyramidalis</i> (Tul.) L.P. Queiroz	Fabaceae	2	0	2	6	1	6
<i>Spondias tuberosa</i> Arruda	Anacardiaceae	0	0	1	0	0	1
<i>Tillandsia loliacea</i> Mart ex Schult. & Schult. f.	Bromeliaceae	0	1	0	0	0	1
<i>Waltheria bracteosa</i> A.St.-Hill. & Naudin	Convolvulaceae	1	0	1	2	2	4
<i>Ziziphus joazeiro</i> Mart.	Rhamnaceae	0	0	0	1	0	1
Liquens	-	7	9	4	2	1	14
Madeira seca	-	9	8	11	2	2	19
Outros	-	2	0	8	7	1	11
Total		38	26	36	51	18	100

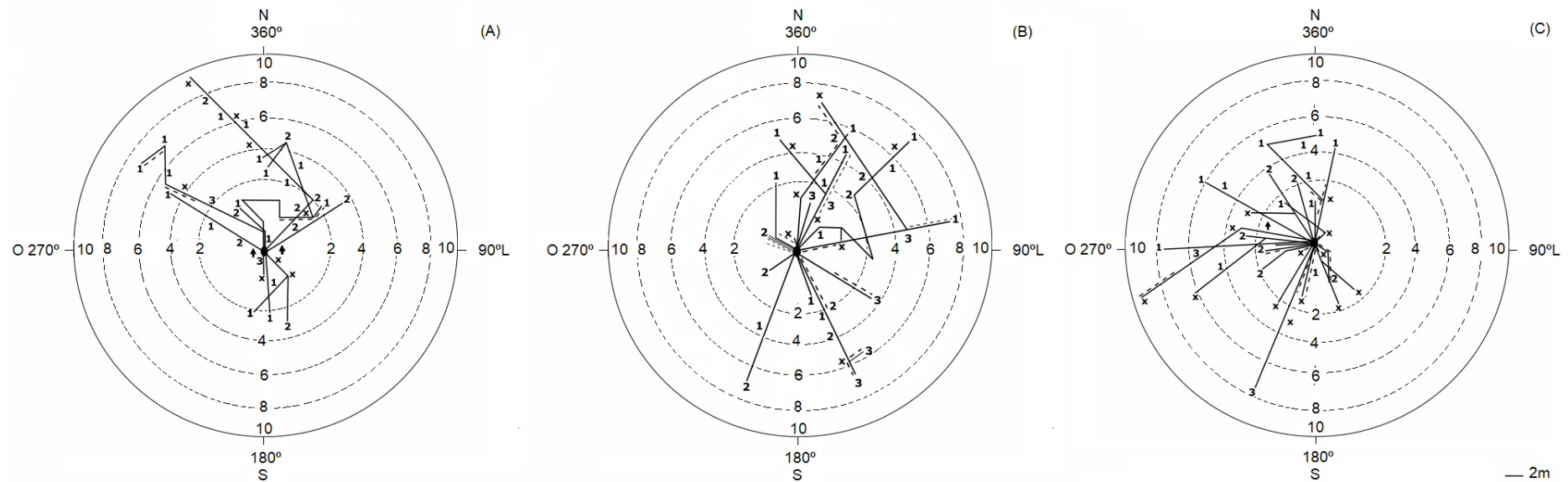


Fig. 5 Distribuição espacial das trilhas de forrageamento de três ninhos (A, B e C) de *Constrictotermes cyphergaster* de janeiro/2016 a janeiro/2017 em uma região semiárida do Nordeste brasileiro. Linhas sólidas representam rotas sobre galhos e troncos. Linhas tracejadas representam rotas sobre o chão. Setas indicam forrageio na copa além do alcance da visão. Os numerais 1, 2 e 3 indicam, respectivamente, *Croton* spp., *Mimosa* spp. e *Poincianella pyramidalis*. A letra X indica os demais recursos que foram consumidos ao longo das trilhas.

Discussão

Distribuição espacial e fidelidade de rotas

A fidelidade de rotas observada neste estudo para os ninhos B e C pode ser atribuída a diversos fatores, dentre eles estão o valor nutricional do recurso (Rockwood 1976), sua distribuição no ambiente (Forti 1985, Fowler e Stiles 1980) e sua localização em relação ao ninho (Hölldobler 1976, Traniello 1989). De acordo com a Teoria do Forrageamento Ótimo (TFO), um recurso de qualidade moderada que esteja próximo às redes de trilhas já construídas pode oferecer maior retorno em termos energéticos à colônia do que um recurso com teor nutricional elevado distante das redes de trilhas existentes (Rockwood e Hubbell 1987).

A repetição das porções iniciais (cerca de 5 metros) das trilhas de forrageamento por *C. cyphergaster* observada neste trabalho pode sugerir que essas porções sejam redes guias para as rotas, marcadas com fezes e feromônios de orientação, a partir das quais o térmita traçaria trilhas efêmeras de recrutamento, seguindo a mesma direção, na busca por recursos. Durante a busca e reconhecimento de fontes alimentares, os térmitas podem fazer marcação de trilhas (Andara et al. 2004) e de recursos (Reinhard et al. 1997) com feromônios. Souto e Kitayama (2000) sugeriram que *C. cyphergaster* utiliza fezes para manter longas trilhas de forrageamento o que pode resultar na redução da energia consumida para a produção de feromônios de trilha na glândula esternal. Traniello e Leuthold (2000) relataram que os feromônios de recrutamento são efêmeros, enquanto os de orientação são persistentes e responsáveis por diferentes fases na organização da atividade de forrageamento dos térmitas. Nossos resultados sugerem que há uma repetição na distribuição das rotas de forrageamento de *C. cyphergaster* que pode indicar um padrão baseado em trilhas 'guia'. Além disso, os

térmitas parecem ser capazes de discriminar a quantidade de recursos através de sinais de vibração acústica (Evans et al. **2005**). Em campo, a visita às superfícies de troncos maiores e em estágio de decomposição avançado foi frequentemente observada.

Ao longo das redes de trilhas de forrageio, a distribuição espacial de *Croton* spp. foi superior a de *Mimosa* spp. e *P. pyramidalis* o que pode ter motivado a maior porcentagem de visitação a esse recurso, mesmo com taxas de nitrogênio inferiores à *Mimosa* spp. Embora a preferência dos térmitas por fontes alimentares com teores mais elevados de nitrogênio venha sendo demonstrada, boa parte dos estudos que tratam sobre o comportamento de forrageamento de térmitas foram realizados em laboratório (Arab e Costa- Leonardo **2005**, Gallagher e Jones **2005**, Hedlund e Henderson **1999**). Porém, se essa resposta pode ocorrer de fato através da avaliação dos recursos e das condições locais ou se é resultante de um processo auto-organizado, ou uma combinação de ambos os fatores em ambientes naturais, é ainda uma questão a ser explorada.

Nossos resultados demonstraram que *C. cyphergaster* parece regular seus sítios de forrageamento em consequência da disponibilidade de recurso (minimizando o tempo de busca) aliada a teores de nitrogênio consideráveis para sua dieta dentro de sua área de uso, resultando numa relação custo benefício potencializada na utilização de seu habitat, visto que para esses insetos, assim como em outros insetos sociais, a busca por recursos é limitada ao entorno do ninho onde todos os seus eventos de forrageamento começam e terminam (Brown e Gordon **2000**, Kotler et al., **1999**). É importante ressaltar, todavia, que análises qualitativas dos demais recursos explorados pelo térmita devem ser realizadas para que essa questão seja melhor esclarecida em ambientes naturais.

Outros organismos coloniais também parecem regular sua área de forrageamento em relação à disponibilidade de recursos. A espécie *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) reduz sua área de uso e o tempo de viagem quando há maior disponibilidade de alimento

(Westphal et al. **2006**), um padrão também observado para formigas (Brown e Gordon **2000**) e térmitas (Araújo et al. **2011**).

A maneira como os térmitas respondem à disponibilidade de recursos no ecossistema nem sempre apresenta um padrão claro em ambientes naturais devido as mudanças recorrentes no ecossistema. Nossos resultados são um indício de que a somatória de vários fatores é considerada antes da escolha de um recurso. Todavia, ressaltamos que estudos em campo devem considerar mais do que o ganho eficiente de energia, visto que a predação e a interação entre as espécies também são fatores relevantes, uma vez que o térmita pode ter evitado ou abandonado trilhas também em decorrência desses fatores. Neste trabalho, verificamos que *C. cyphergaster* forrageia preferencialmente na copa, o que pode indicar uma estratégia da espécie para evitar predadores maiores e mais rápidos.

Avaliação nutricional dos recursos

Dentre as 17 espécies vegetais associadas à alimentação de *C. cyphergaster* *Croton* spp. (Euphorbiaceae), *Mimosa* spp. (Fabaceae) e *P. pyramidalis* (Fabaceae) foram as mais visitadas pelo térmita. A maior visitação a esses recursos possivelmente se deve à disponibilidade dos mesmos no ambiente, uma vez que todos são espécies pioneiras na caatinga (Prado **2003**).

Uma das formas de otimizar o forrageamento é balancear a relação custo-benefício da atividade, reduzindo a energia investida durante a busca e manipulação do recurso em relação à quantidade de energia obtida pela alimentação. Recursos abundantes no ambiente são espacialmente mais acessíveis e podem ser, talvez, energeticamente mais favoráveis do que recursos menos abundantes (Krebs e Davies **1993**, MacArthur e Pianka **1966**).

Do ponto de vista nutricional, a dieta celulósica dos térmitas é considerada rica em hidrocarbonetos, mas pobre em nitrogênio orgânico. A utilização de recursos como líquens, e outras fontes alimentares alternativas como canibalismo, necrofagia, consumo de carcaças e madeiras apodrecidas são adotadas pelos térmitas para suprir a deficiência de nitrogênio e outros compostos orgânicos essenciais a sua dieta (Breznak et al. 1973, 2001, Miura e Matsumoto 1997, 1998, Thorne e Kimsey 1983).

Nesse estudo, os líquens corresponderam a 14% dos itens visitados por *C. cyphergaster*, entretanto, o consumo de madeira seca em estágio de decomposição avançado foi o principal recurso visitado (Tab. 1). Na literatura, o consumo de líquens é apontado para os gêneros *Hospitalitermes*, *Gallatotermes*, *Longipeditermes* e *Constrictotermes* (Martius et al. 2000, Miura e Matsumoto 1997, 1998, Roisin e Pasteels 1996). Segundo Miura e Matsumoto (1998), os líquens possuem de 10 a 60 vezes mais N do que a madeira. Para *C. cyphergaster*, os líquens podem, portanto, ser utilizados como um recurso complementar à sua dieta lignocelulósica, como uma fonte alternativa importante para obtenção de nitrogênio.

A preferência por fontes alimentares ricas em nitrogênio durante o forrageamento foi relatada por Miura e Matsumoto (1998) para *Longipeditermes longipes*. Os autores verificaram que o térmita se alimenta seletivamente da camada de serapilheira onde há a menor relação C:N. Dentre as espécies vegetais analisadas nesse estudo, *Mimosa* spp. apresentou a menor razão C:N, registrando um acúmulo maior de nitrogênio em relação a *Croton* spp. e *P. pyramidalis*, principalmente em junho de 2017. Entretanto, *Croton* spp. foi o recurso mais visitado pelo térmita e também o mais abundante no ambiente.

Embora a qualidade nutricional do recurso seja um fator considerável para a escolha do alimento pelos térmitas, a disponibilidade do item no ambiente parece indicar, nesse caso, um fator primário na busca por recursos. Vale salientar, no entanto, que outras características são

importantes para a escolha do alimento, como a palatabilidade e a dureza do recurso (Evans et al. 2005), contudo, tais fatores não foram analisados neste trabalho.

Nossos resultados demonstraram que as rotas de forrageio de *C. cyphergaster* são traçadas a partir de trilhas 'guia' que servem de orientação para o estabelecimento de novas trilhas pela espécie, ocasionando preferência a ângulos específicos e fidelidade à parte das rotas. A fidelidade de rotas observadas nesse estudo não é atribuída a preferência por recursos mais ricos em nitrogênio pelo térmita, mas a hipótese não é descartada. A escolha dos sítios de forrageamento pelo térmita é feita a partir da seleção de recursos que otimizem o custo-benefício da atividade, de forma que espécies mais abundantes podem ser preferencialmente escolhidas pelo térmita mesmo com quantidades inferiores de nitrogênio em detrimento daquelas com teores mais elevados, porém, menos abundantes dentro da área de uso. Contudo, para resultados mais conclusivos a cerca dessa questão, análises quali-quantitativas dos demais recursos visitados pela espécie devem ser realizadas, incluindo fatores como dureza e densidade.

Referências

- Arab A, Costa-Leonardo AM (2005) Effect of biotic and abiotic factors on the tunneling behavior of *Coptotermes gestroi* and *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Behavioural Processes* 70: 32-40. doi: 10.1016/j.beproc.2005.04.001
- Araújo APA, Araújo FS, Desouza O (2011) Resource Suitability Affecting Foraging Area Extension in termites (Insecta, Isoptera). *Sociobiology* 57:1-13.
- Andara C, Issa S, Jaffé K (2004). Decision-making systems in recruitment to food for two Nasutitermitinae (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology* 44:1-13.
- Barbosa MRV, Lima IB, Lima JR, Cunha JP, Agra MF (2007) Vegetação e flora no Cariri paraibano. *Oecologia Brasiliensis* 11:313–322. doi: 10.4257/oeco.2007.1103.01

- Bezerra-Gusmão MA (2008) História natural de *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1991) (Isoptera; Termitidae) em uma área de caatinga do Cariri Paraibano, no Nordeste do Brasil. João Pessoa, PB. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas). Universidade Federal da Paraíba. 130p
- Bezerra-Gusmão MA, Marinho RA, Kogiso KA, Barbosa MRV, Bandeira AG (2013) Nest dynamics of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) and its association with the supporting vegetation in a semiarid area, northeast, Brazil. *Journal of Arid Environments* 91:1-6. doi: **10.1016/j.jaridenv.2012.11.003**
- Breznak JA, Brill WJ, Mertins JW, Coppel HC (1973) Nitrogen fixation in termites. *Nature* 244:577-580. doi: **10.1038/244577a0**
- Brown M, Gordon D (2000) How resources and encounter affect the distribution of foraging activity in a seed-harvesting ant. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:195-203. doi: **10.1007/s002650050011**
- Buxton RD (1981) Changes in the composition and activities of termite communities in relation to changing rainfall. *Oecologia* 51: 371-378. doi: **10.1007/bf00540908**
- Costa-Leonardo AM, Haifig I (2014) Termite communication during different behavioral activities. In: Witzany, G. (Ed.), *Biocommunication of Animals*. Springer Science Business, Dordrecht, pp 161-190. doi: **10.1007/978-94-007-7414-8_10**
- Danks HV (2007) The elements of seasonal adaptations in insects. *Can. Entomol.* 139: 44-47. doi: **10.4039/n06-048**
- Evans TA, Lai J, Toledano E, Macdowal L, Rakotonarivo S, Lenz M (2005) Termite access wood size by using vibrational signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, National Academy of Sciences. PNAS 102:3732-3737. doi: **10.1073/pnas.0408649102**
- Fowler, H.G. & Stiles, E.W. 1980. Conservative resource management by leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. *Sociobiology* 5:25-41.
- Forti LC (1985) Ecologia da saúva *Atta capiguara* Gonçalves, 1944 (Hymenoptera, Formicidae) em pastagem. Piracicaba. Phd Thesis, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, SP, Brazil. Universidade de São Paulo. 234p.
- Gallagher N, Jones S (2005) Effects of resource availability on search tunnel construction by the eastern subterranean termites, *Reticulitermes flavipes* (Isoptera:Rinotermitidae). *Sociobiology* 45:1-12.

- Hedlun J, Henderson G (1999) Effect of available food size on search tunnel formation by Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Economical Entomology* 92: 610-616. doi: **10.1093/jee/92.3.610**
- Holt JA (1987) Carbon mineralization in semi-arid northeastern Australia: the role of termites. *Journal of Tropical Ecology* 3: 255-263. doi: **10.1017/s0266467400002121**
- Higash M, Takuya A, Burns T (1992) Carbon-nitrogen balance and termite ecology. In: Proceedings the Royal Society. *Biological Sciences* 249:303-308. doi:**10.1098/rspb.1992.0119**
- Hölldobler B (1976) Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in harvester ants, *Pogonomymex*. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 1:3-44. doi: **10.1007/bf00299951**
- Krebs J R, Davies NB (1993) *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Kotler B, Brown J, Knight M (1999) Habitat and patch use by hyraxes: there's no place like home? *Ecology Letters* 2:82-88. doi: **10.1046/j.1461-0248.1999.22053.x**
- Kovach (2004) *Oriana for Windows*. Wales, Kovach Computing Services.
- Lenz M (1994) Food resources, colony growth and caste development in wood-feeding termites. In: *Nourishment & Evolution in Insect Societies* (J. L. Hunt and C. A. Nalepa, Eds.), Westview Press, Boulder pp 159-210
- Lima JT, Costa-Leonardo AM (2007) Recursos alimentares explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera). *Biota Neotropica* 7:243-250. doi: **10.1590/s1676-06032007000200027**
- MacArthur H, Pianka E (1966) On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*. 100: 603-609
- Martius C, Amelung W, Garcia MVB (2000) The amazonian forest termite (Isoptera: Termitidae) (*Constrictotermes cavifrons*) feeds on microepiphytes. *Sociobiology* 35: 379–383.
- Mathews AGA (1977) Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil. *Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, p 267. doi: **10.1086/282454**
- Mélo ACS, Bandeira AGA (2004) Qualitative and Quantitative survey of Termites (Isoptera) in an Open Shrubby Caatinga in Northeast Brazil. *Sociobiology* 44: 707- 716
- Miura T, Matsumoto T (1997) Diet and nest material of the processional termite *Hospitalitermes*, and cohabitation of *Termes* (Isoptera, Termitidae) on Borneo Island. *Insectes Soc* 44: 267–275. doi: **10.1007/s000400050047**

- Miura T, Matsumoto T (1998) Open-air littler foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). *Journal of Insect Behavior* 11:179-189. doi: **10.1007/s000400050065**
- Moura FMS, Vasconcellos A, Araújo VFP, Bandeira AG (2006) Seasonality in foraging behaviour of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of northeastern Brazil. *Insectes Sociaux* 53:472- 479. doi: **10.1007/s00040-005-0899-0**
- Moura FMS, Vasconcellos A, Araujo VFP, Bandeira AG (2008) Consumption of vegetal organic matter by *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) in an area of Caatinga, Northeastern Brazil. *Sociobiology* 51:181-189
- Moura FMS, Vasconcellos A, Silva NB, Bandeira AG (2011) Caste development systems of the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 58:169–175. doi: **10.1007/s00040-010-0132-z**
- Nascimento SS, Alves JJA (2008) Ecoclimatology of the Cariri paraibano. *Revista Geográfica Acadêmica* 2: 28–41
- Nash MH, Whitford WG (1995) Subterranean termites: regulators of soil organic matter in the Chihuahuan Desert. *Biology and Fertility of Soils* 19:15-18. doi: **10.1007/bf00336340**
- Noirot C (1992) From wood to humus-feeding: an important trend in termite evolution. In: BILLEN, J (ed.). Leuven: University of Leuven Press. *Biology and evolution of social insects* 390p
- Prado D (2003) As caatingas da América do Sul. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora Universitária, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil. pp 3-73
- Pyke GH, Polliam HR, Charnow EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The quarterly review of biology*. *Stony Brook Foundation* 52: 137-154. doi: **10.1086/409852**
- Reinhard J, Hertel H, Kaib M (1997) Feeding stimulating signal in labial gland secretion of the subterranean termite *Reticulitermes santonensis*. *Journal of Chemical Ecology* 23:2371-2379. doi: 10.1023/b:joec.0000006680.96008.48
- Roisin Y, Pasteels JM (1996) The Nasute Termites (Isoptera:Nasutitermitinae) of Papua New Guinea. *Invertebr Taxon* 10:507-616. doi: **10.1071/it9960507**
- Rockwood LL (1976) Plant selection and foraging patterns in two species of leafcutting ant (*Atta*). *Ecology* 57: 48-61. doi: **10.2307/1936397**

- Rockwood, LL, SP Hubbell (1987) Host-plant selection, diet diversity, and optimal foraging in a tropical leafcutting ant. *Oecologia* 74:55-61. doi: **10.1007/bf00377345**
- Souto L, Kitayama K (2000) *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae) maintain foraging trails for a longer period by means of fecal droplets. *Sociobiology* 35:367-372
- Tedesco JM, Gianello C, Bissani CA, Bohnen H, Volkweiss SJ (1995) Análises de solo, plantas e outros materiais. Porto Alegre: Departamento de Solos, UFRGS. 2:174.
- Torales GJ, Laffont ER, Godoy MC, Coronel JM, Arbino OMO (2005) Update on taxonomy and distribution of Isoptera from Argentina. *Sociobiology* 45:853-886
- Torne BL, Kimsey RB (1983) Attraction of Neotropical Nasutitermes Termites to Carrion. *Biotropica* 15:295-296. doi: **10.2307/2387656**
- Traniello JFA, Leuthold RH (2000) Behavior and ecology of foraging in termites. In: Abe, T., Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands pp 141–168. doi: **10.1007/978-94-017-3223-9_7**
- Traniello JFA (1989) Foraging strategies of ants. *Annual Review Entomology* 34:191-210. doi: **10.1146/annurev.ento.34.1.191**
- Vasconcellos A, Araújo VFP, Moura FMS, Bandeira AG (2007) Biomass and Population Structure of *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri) (Isoptera: Termitidae) in the Dry Forest of Caatinga, Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 36:693–698. doi: **10.1590/s1519-566x2007000500009**
- Waller DA, La Fage JP (1987) Nutritional ecology of termites. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, and Spiders*. *Journal of Animal Ecology*. pp 487-532. doi: **10.2307/4788**
- Westphal C, Steffan-Dewenter I, Tschamtker T (2006) Foraging trip duration of bumblebees in relation to landscape-wide resource availability. *Ecological Entomology* 31:389-394. doi: **10.1111/j.1365-2311.2006.00801.x**
- Wood TG (1978) Food and feeding habits of termites. In *Production Ecology of Ants and Termites* (M. V. Brian, ed.). Cambridge University Press, Cambridge. pp 245-292
- Zar, J.H. *Bioestatistical Analysis*. New Jersey, Prentice Hall. 1999.

CAPÍTULO 2

Estratégias de forrageio e status nutricional do térmita neotropical *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestre, 1901) em um ecossistema semiárido do Nordeste brasileiro

Resumo

O forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* foi investigado em uma área de Caatinga do Nordeste brasileiro. Oito colônias foram monitoradas durante quinze dias, com intervalos de três meses entre as amostragens, de janeiro de 2016 a junho de 2017, com objetivo de avaliar a dinâmica de forrageio (área de uso, intensidade, duração) e o status nutricional das colônias (peso/nutrição). As trilhas de forrageio foram acompanhadas e fotografadas para posterior medição da área de uso, distância das trilhas de forrageio e avaliação da intensidade de forrageio. Amostras de indivíduos vivos foram coletadas para análise nutricional. A área de uso de forrageamento variou ao longo dos períodos, porém, a duração e a intensidade da atividade não demonstraram diferenças significativas entre os meses amostrados. Operários e soldados apresentaram maiores concentrações proteicas e lipídicas nos períodos de chuva, com consequente aumento da biomassa corpórea nesses períodos. Porém, carboidratos e açúcares totais apresentaram concentrações mais elevadas na estação seca. A elevação das concentrações de carboidratos e açúcares na seca, sugere que esses nutrientes são importantes fontes de energia para o restabelecimento das colônias em períodos energeticamente críticos. Não foi possível através dos resultados encontrados estabelecer uma ligação entre as variações dos parâmetros nutricionais das colônias com os parâmetros quantitativos do forrageamento. De forma que o aumento da biomassa dos operários pode estar relacionado a aspectos qualitativos dos itens alimentares e não apenas à quantidade de recurso consumido pelo térmita.

Palavras-chave: Floresta Tropical Sazonalmente Seca, Ecologia trófica, Semiárido.

Introdução

O tempo de vida de uma colônia de térmitas e os ciclos sazonais exercem influência nas variações que ocorrem dentro dos termiteiros (Noirot **1969**, Clarke **1993**). Um exemplo disso pode ser observado no aumento da demanda energética em períodos de diferenciação de castas e formação de alados, que ocorre em ambientes tropicais em períodos de estiagem para serem liberados no início da estação chuvosa (Vasconcellos et al. **2010**).

A produção ninfal e a liberação de alados determina toda a dinâmica de uma colônia de térmitas madura, uma vez que grande parte da energia armazenada é investida nessa casta, devido a sua importância para a dispersão das espécies (Traniello e Leuthold **2000**). A liberação desses indivíduos em períodos chuvosos pode exigir das colônias um aumento na demanda energética para sua produção durante os meses de estiagem, momento em que a caatinga passa por um período de seca intensa, que reflete diretamente na paisagem, abundância e comportamento dos organismos lá inseridos (Vasconcellos et al. **2010**).

O térmita Neotropical *C. cyphergaster* (Silvestri, 1901) possui registros na Bolívia, Paraguai e norte da Argentina, além do Brasil, onde é encontrado no Cerrado da região Central e Caatinga no Nordeste (Mathews **1977**; Godinho et al. **1989**; Mélo e Bandeira **2004**; Torales et al. **2005**). A espécie construtora de ninhos arborícolas forrageia a noite, em trilhas expostas e não há registro de estoque de alimento no interior de seus termiteiros (Moura et al. **2006**; Vasconcellos et al. **2007**). Nessa espécie, a linhagem áptera apresenta dois instares larvais, seguidos de operários, pré-soldados e soldados, e a linhagem ninfal é constituída por cinco instares ninfais e alados (Moura et al. **2011**).

A produção das ninfas 5 (N5), que originarão os alados em *C. cyphergaster*, ocorre durante o período de estiagem na Caatinga (Moura et al. **2011**). Entretanto, por não apresentar estoque de alimento conhecido em seus termiteiros, não se sabe como a espécie consegue

resolver o aumento na demanda nutritiva durante um período em que os recursos se apresentam com taxas energéticas potencialmente reduzidas.

Uma alternativa para resolver essa questão seria o aumento da área de busca por recursos durante a estação seca pelo térmita. Como os habitats naturais são normalmente heterogêneos (Forman 1996, Tuck e Hassall 2005) e apresentam variação sazonal nas condições e recursos, os animais tendem a alterar temporalmente a dimensão de suas áreas de uso de acordo com as necessidades específicas das espécies para cada período climático (Bouillon 1970). Nos térmitas, o aumento na demanda energética possivelmente está associado à produção de alados (Lapage e Darlington 2000), exigindo uma organização na captação e distribuição dos recursos. Uma segunda alternativa seria a estocagem de nutrientes, como lipídios e proteínas, no próprio corpo dos membros da colônia durante o período de maior oferta de alimento para suprir a demanda energética exigida para a produção das mudas das ninfas N3 para N4 no período de estiagem.

Diante desse contexto, o presente estudo teve como objetivo acompanhar a atividade de forrageamento de *C. cyphergaster* visando responder as seguintes questões: A área de uso, intensidade e duração do forrageio varia ao longo das estações? Ocorre variação no teor de carboidratos, proteínas, lipídios e açúcares totais no corpo de operários e soldados durante o ano? Há um aumento nas concentrações desses nutrientes durante os períodos de maior oferta de alimento? A captação de recursos por operários sofre variação ao longo dos períodos?

Materiais e Métodos

Área de estudo

O estudo foi conduzido na RPPN Fazenda Almas, uma propriedade com área aproximada de 3.505 ha, localizada predominantemente no município de São José dos

Cordeiros, mas com uma pequena porção no município de Sumé (7°28'15"S 36°53'51"W), ambos no Cariri Ocidental da Paraíba, Nordeste do Brasil.

O clima nos municípios é do tipo Semiárido. No Cariri Ocidental o período chuvoso está concentrado entre os meses de janeiro e março, com pluviosidade média anual em torno de 360 mm (428,4 mm São José dos Cordeiros, 460,9 mm Sumé). A temperatura média é de 28,3°C, com taxa de evapotranspiração potencial estimada entre 171 e 103 mm/mês, com déficit hídrico da ordem de 1.393,5 mm anuais e altitudes que variam de 590 a 760 m (Nascimento e Alves 2008). A vegetação predominante no local é a caatinga arbórea, variando de densa a aberta, entremeada por lajedos com uma flora característica (Barbosa et al. 2007).

A precipitação média acumulada (PMA) foi utilizada neste trabalho uma vez que os efeitos da chuva podem ser observados nos meses seguintes à precipitação. Foi considerada estação chuvosa os períodos que apresentaram média igual ou acima de 50 mm e como estação seca os períodos com média inferiores a esse valor (Fig. 1).

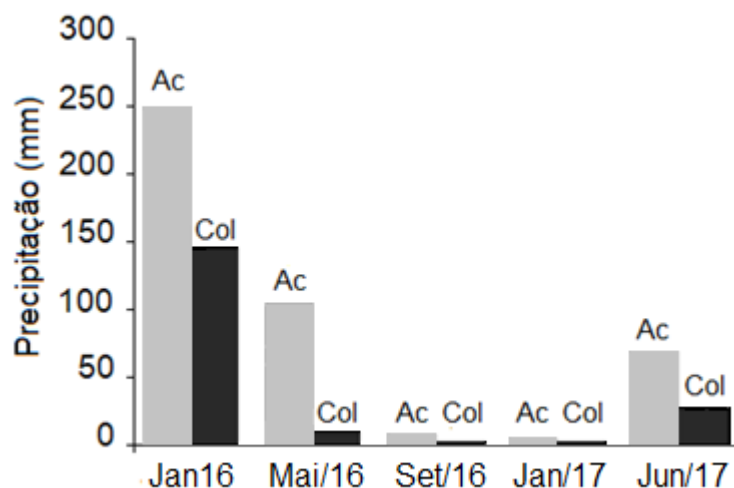


Fig. 1 Precipitação média dos municípios de São José dos Cordeiros e Sumé de janeiro de 2016 a junho de 2017, Paraíba, Brasil. Chuva acumulada (Ac) durante três meses, incluindo os dois meses antecedentes à coleta mais o mês de coleta (Col) (Fonte: AESA).

Monitoramento dos ninhos

Foram selecionados três ninhos de *C. cyphergaster* com volume \geq a 12 litros (volume escolhido para aumentar a probabilidade da presença de ninfas ou alados, o que caracteriza uma colônia madura) para o acompanhamento da atividade de forrageio (Vasconcellos et al. 2007). O monitoramento foi realizado a cada três meses durante 15 dias consecutivos, de janeiro de 2016 a junho de 2017, totalizando cinco amostragens. Cinco eventos foram acompanhados para cada ninho durante cada amostragem, realizadas no intervalo das 18:00h às 07:00h, horário em que a espécie normalmente forrageia (Moura et al. 2006). Entretanto, quando a atividade extrapolou esse horário, o forrageio foi acompanhado até ser finalizado. As rotas traçadas pelos cupins foram seguidas e marcadas com sinalizadores (barbante e tinta) para posterior medição das distâncias percorridas.

Para estimar a intensidade de forrageio foi utilizada uma grade de escala de quatro (metodologia de Miura e Matsumoto 1998 adaptada por Moura et al. 2006), onde:

- (0) - Ausência de colunas de forrageio;
- (1) - Poucos soldados fora do ninho, mas não há colunas de forrageio formadas;
- (2) - Pequenas colunas de forrageio compostas apenas por soldados;
- (3) - Largas colunas de forrageio compostas por soldados e operários.

As colônias só foram consideradas em atividade de forrageio ao atingirem o nível 3 da escala supracitada.

Para quantificar a intensidade da atividade de forrageio de cada colônia, foi adotado o método fotográfico de Collins (1979), adaptado, no qual, após o início do forrageio, dois registros fotográficos foram feitos em intervalos de 01:00 hora, dentro do horário de monitoramento, compreendendo uma faixa de 10 cm de área a aproximadamente 50 cm de distância do ninho. Para calcular o número de indivíduos passando na área fotografada, foi

utilizada a equação: $N = \frac{n \cdot t \cdot v}{l}$, onde, N= número de indivíduos saindo a cada 01:00 hora; n= número de indivíduos saindo vistos na fotografia; t= tempo de intervalo entre as fotografias, em minutos; v= velocidade de entrada de indivíduos (cm/seg) e l= comprimento da coluna na fotografia (cm).

Os valores foram calculados separadamente para indivíduos que estavam saindo em cada fotografia, dentro de cada período. O número total de indivíduos fora do ninho foi obtido através da soma de todas as medidas por período fotografado.

Ambas metodologias foram aplicados quatro vezes, compreendendo as coletas realizadas de maio de 2016 à junho de 2017.

Análise bioquímica

Para quantificar o teor de nutrientes no corpo dos operários e soldados, uma amostra populacional de três ninhos foi retirada a cada três meses, contemplando, em média, 100 indivíduos, incluindo soldados e operários, para análises de proteínas, lipídios, carboidratos e açúcares totais. As amostras foram coletadas vivas e acondicionadas em potes plásticos, onde foi mantida a umidade até o processamento das análises químicas, realizadas até 24h após a coleta, objetivando minimizar possíveis perdas dos componentes avaliados. As análises foram realizadas no Departamento de Química da Universidade Federal Rural de Pernambuco, seguindo o protocolo de C. Kaufmann (adaptado de Van Handel **1985a**; Van Handel **1985b**; Van Handel e Day, **1988**; Kaufmann e Brown **2008**) para determinação de lipídios e açúcares e o método de M.M. Bradford (**1976**) para quantificação de proteínas e carboidratos.

Conjuntamente, amostras de 100 soldados e 100 operários saindo e de 100 soldados e operários retornando de três eventos de forrageio distintos foram coletadas trimestralmente a partir de 8 ninhos distintos, incluindo os monitorados, e preservados em álcool a 70%.

As amostras para análises químicas e para quantificação da biomassa foram coletadas de janeiro de 2016 à janeiro de 2017, fechando o ciclo de um ano.

Análise dos dados

A diferença entre as dimensões da área de uso de cada colônia, tempo de forrageio e dos teores nutricionais e peso dos indivíduos entre os períodos foi verificada por meio de análise de variância ANOVA com teste de Tukey (HSD) a posteriori. Os dados foram submetidos aos testes de Levene e Shapiro Wilk para verificar a homocedasticidade e a normalidade, respectivamente. Todas as análises foram executadas através do software livre R versão 3.4.1.

Resultados

Área de uso da colônia

A área de uso de forrageio explorada por *C. cyphergaster* apresentou variação entre os períodos ($F_{4,57}=3.231$, $P=0.018$), com diferenças significativas entre os meses de maio de 2016 e junho de 2017 de acordo com o teste de Tukey ($P=0.01$) (Fig. 2 A).

Não foram observadas variações significativas na duração média da atividade de forrageio entre as estações ($F_{4,66}=1.543$, $P=0.2$) (Fig. 2 B). Na amostragem de junho de 2017 todos os eventos observados tiveram início após às 00:00h e término excedendo o horário inicialmente determinado para o fim do monitoramento. Dos 13 eventos monitorados nesse período, 60% finalizaram a atividade após as 9:00h da manhã (fig. 3).

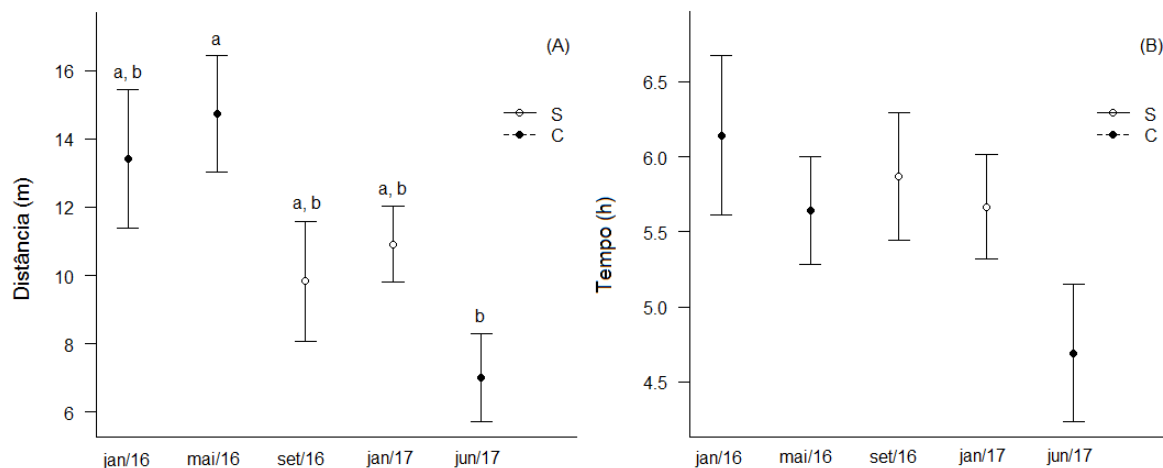


Fig. 2 Área de uso e duração de forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* em dois períodos climáticos, seca e chuva, em uma região semiárida, NE, Brasil. Letras diferentes diferentes indicam diferenças significativas entre os períodos, a partir dos resultados do teste de Tukey. ● = Média; T = ± Erro padrão.



Fig. 3 Atividade de forrageio de *C. cyphergaster* na RPPN Fazenda Almas, Paraíba, Nordeste do Brasil. A e B= Operários se alimentando de *Croton* sp. e *Cereus jamacaru*, respectivamente, às 9:00h. B = Coluna de forrageio de térmitas retornando ao ninho às 11:00h.

Assumindo que cada indivíduo sai e retorna ao ninho apenas uma vez em cada evento de forrageio, a intensidade de indivíduos fora do ninho medida a partir do método de Collins (1979) não variou significativamente entre os períodos ($F_{3,50}=2.641$, $P=0.06$). Os meses de maio de 2016 e junho de 2017 apresentaram, todavia, a menor e maior média de indivíduos em atividade fora do ninho, 17793.75 ± 1.336306 e 31217.42 ± 1.652504 indivíduos, respectivamente, por evento de forrageio. Através do método adotado por Miura e Matsumoto

(1998) também para medir intensidade, não foi identificada diferença significativa entre os períodos amostrados ($F_{3,50}=1.09$, $P=0.362$) (Fig. 4).

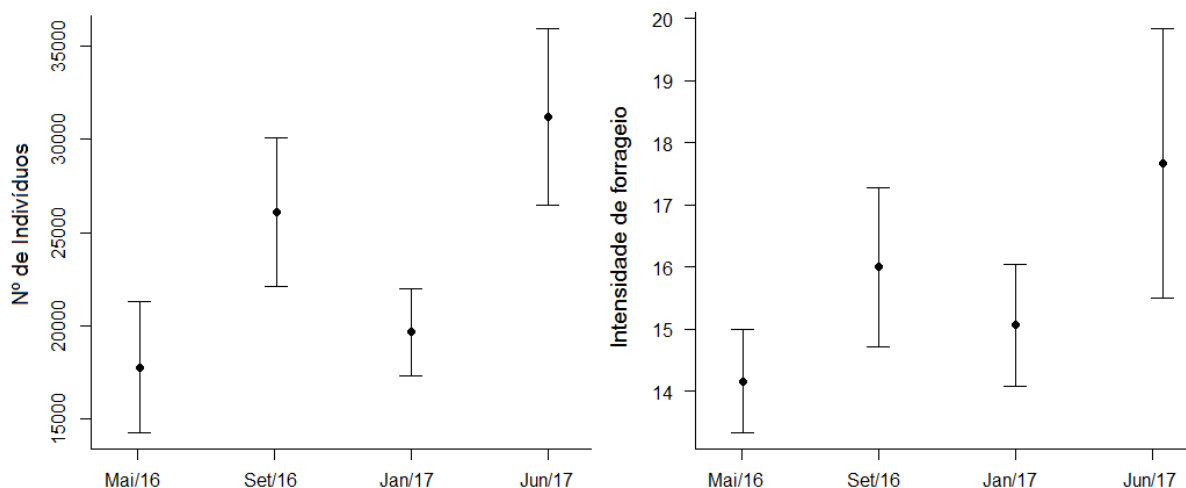


Fig. 4 Intensidade de forrageio de *Constrictotermes cyphergaster* nos períodos de chuva (Mai/16, Jun/17) e seca (Set/16, Jan/17), a partir dos métodos de Collins (1979), à esquerda, e Miúra e Matsumoto (1998), à direita, em uma região semiárida, NE, Brasil. ● = Média; T = ± Erro padrão.

Nutrição da colônia

O peso seco de soldados variou entre $0.042 \pm 0.032 \mu\text{g}$, apresentando diferenças significativas entre os períodos amostrados, tanto na saída para o forrageio ($F_{3,88}=15.43$, $P<0.01$), quanto no retorno ao ninho ($F_{3,88}=16.77$, $P<0.01$) (Fig. 5). Para operários, entretanto, apenas o peso dos indivíduos retornando ao ninho apresentou divergência significativa ($F_{3,88}=11.28$, $P<0.01$), com variação entre $0.044 \pm 0.05 \mu\text{g}$ (Fig 6). A maior biomassa registrada para ambas as castas ocorreu em maio de 2016 entre $0.057 \pm 0.037 \mu\text{g}$ e $0.043 \pm 0.042 \mu\text{g}$, para operários e soldados, respectivamente (Fig. 5 e 6). Operários obtiveram aumento de biomassa, com variação significativa entre os períodos ($F_{3,86}$, $P<0.01$) (Fig. 6), enquanto soldados apresentaram redução de peso, porém, esta não foi significativa (Fig. 5).

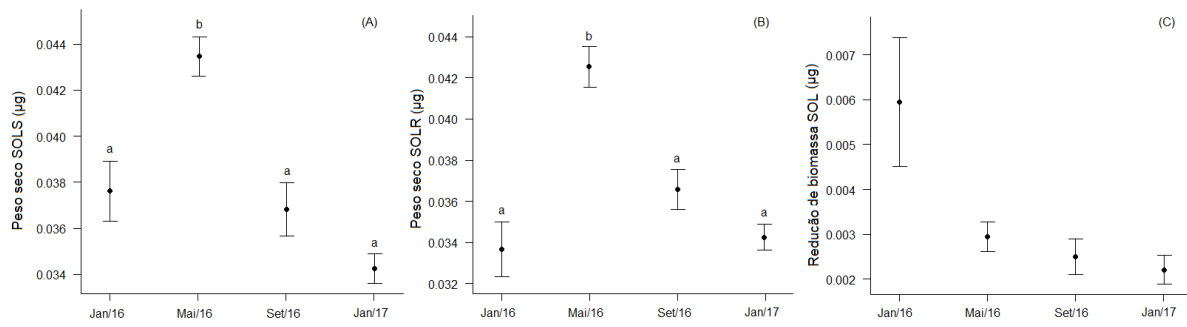


Fig. 5 Variação da biomassa seca de soldados de *C. cyphergaster* saindo (A) e retornando (B) do forrageio nos períodos de chuva (jan/16, mai/16) e seca (set/16, jan/17) e redução da biomassa (C), em uma região semiárida, NE, Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os períodos, a partir dos resultados do teste de Tukey. ● = Média; T = ± Erro padrão.

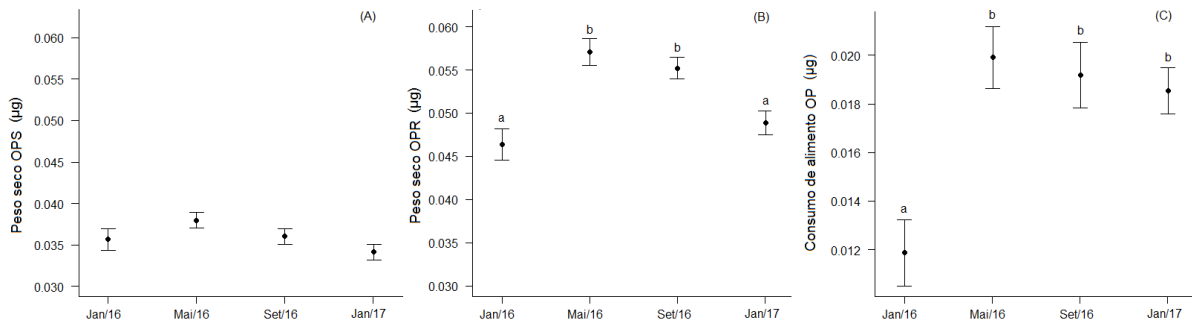


Fig. 6 Variação da biomassa seca de operários de *C. cyphergaster* saindo (A) e retornando (B) do forrageio nos períodos de chuva (jan/16, mai/16) e seca (set/16, jan/17) e consumo de alimento (C), em uma região semiárida, NE, Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os períodos, a partir dos resultados do teste de Tukey. ● = Média; T = ± Erro padrão.

A concentração proteica no corpo de operários e soldados de *C. cyphergaster* apresentou variação ao longo do ano. Operários apontaram concentrações mais elevadas nos períodos de chuva em relação aos de estiagem ($F_{3,36}=47.84$, $P<0.01$), enquanto soldados mantiveram concentrações mais próximas entre os períodos, mesmo apresentando diferenças significativas ($F_{3,36}=10.3$, $P<0.01$) (Fig. 7).

A concentração lipídica apresentou variação significativa para ambas as castas, com índices mais expressivos registrados para janeiro de 2016 (OP $F_{3,36}=7.646$, $P<0.01$; SOL $F_{3,35}=32.75$; $P<0.01$). O teor médio lipídico no corpo de operários variou entre 48.81 ± 28.60

µg/µL, com concentração mais baixa registrada em janeiro de 2017, período com o menor índice pluviométrico registrado dentre os períodos de amostragem (3.45mm). O mesmo também foi observado para soldados, cujas concentrações médias variaram entre 87.3 ± 30.2 µg/µL (Fig. 7).

O mês de janeiro de 2016 apresentou o maior índice de chuvas registrado para a região durante o estudo (148.7 mm). No corpo dos soldados houve um maior acúmulo de lipídios nesse período (Fig. 7).

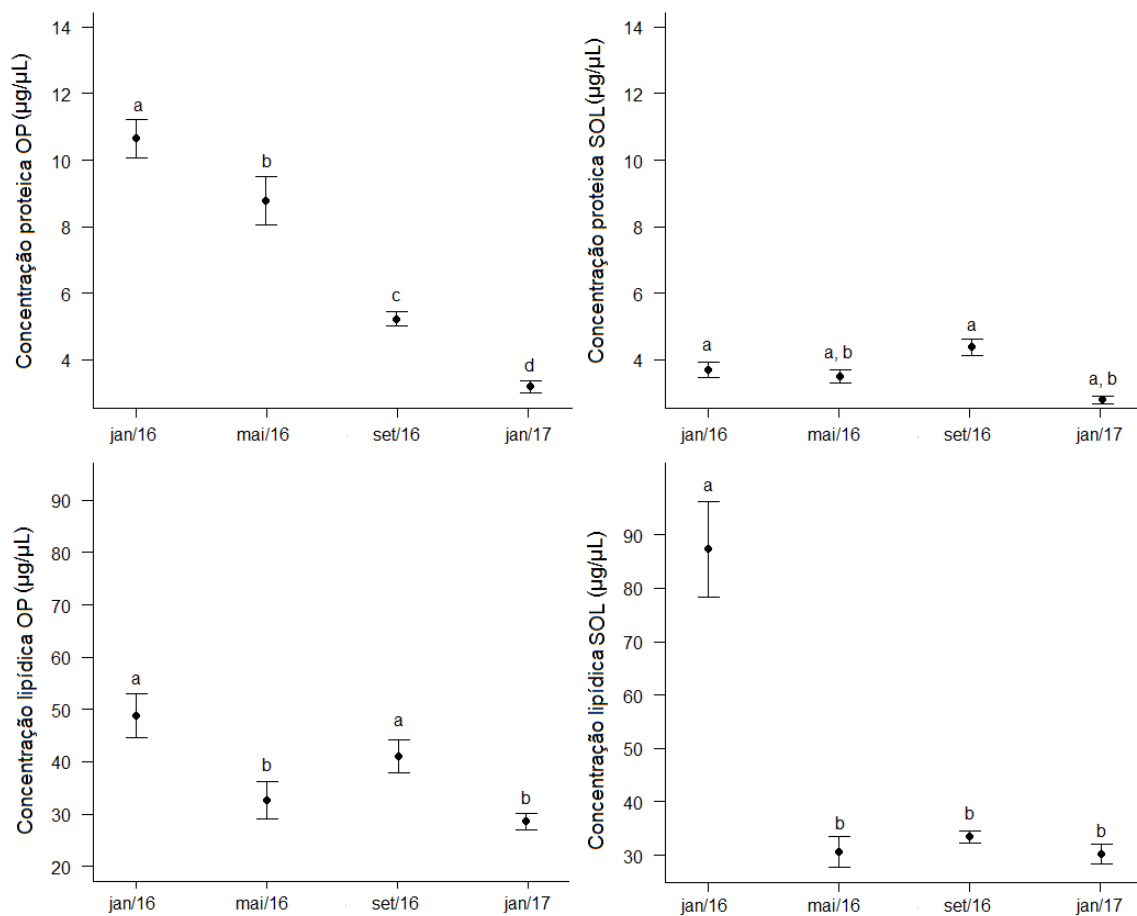


Fig. 7 Variação bioquímica de proteínas e lipídios no corpo de operários e soldados de *C. cyphergaster* nos períodos de chuva (jan/16, mai/16) e seca (set/16, jan/17), em uma região semiárida, NE, Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os períodos, a partir dos resultados do teste de Tukey. — = Média; T = ± Erro padrão.

O teor de carboidrato também apresentou variação entre os períodos amostrados para ambas as castas, todavia, a concentração média em $\mu\text{g}/\mu\text{L}$ foi maior em operários $149.72 \pm 49.17 \mu\text{g}/\mu\text{L}$ do que em soldados $77.56 \pm 26.45 \mu\text{g}/\mu\text{L}$. O mês de setembro de 2016 apontou o índice mais elevado de carboidratos em operários $149.72 \mu\text{g}/\mu\text{L}$ e soldados $77.56 \mu\text{g}/\mu\text{L}$ (Fig. 8).

A quantidade de açúcares totais apresentou aumento significativo nos períodos de estiagem em relação aos de chuva, tanto para operários ($F_{3,34}= 91.59, P<0.01$), quanto para soldados ($F_{3,34}=53.04, P<0.01$), com médias variando entre $25.73 \pm 15.84 \mu\text{g}/\mu\text{L}$ em operários e $25.53 \pm 13.87 \mu\text{g}/\mu\text{L}$ em soldados nesse período (Fig. 8x).

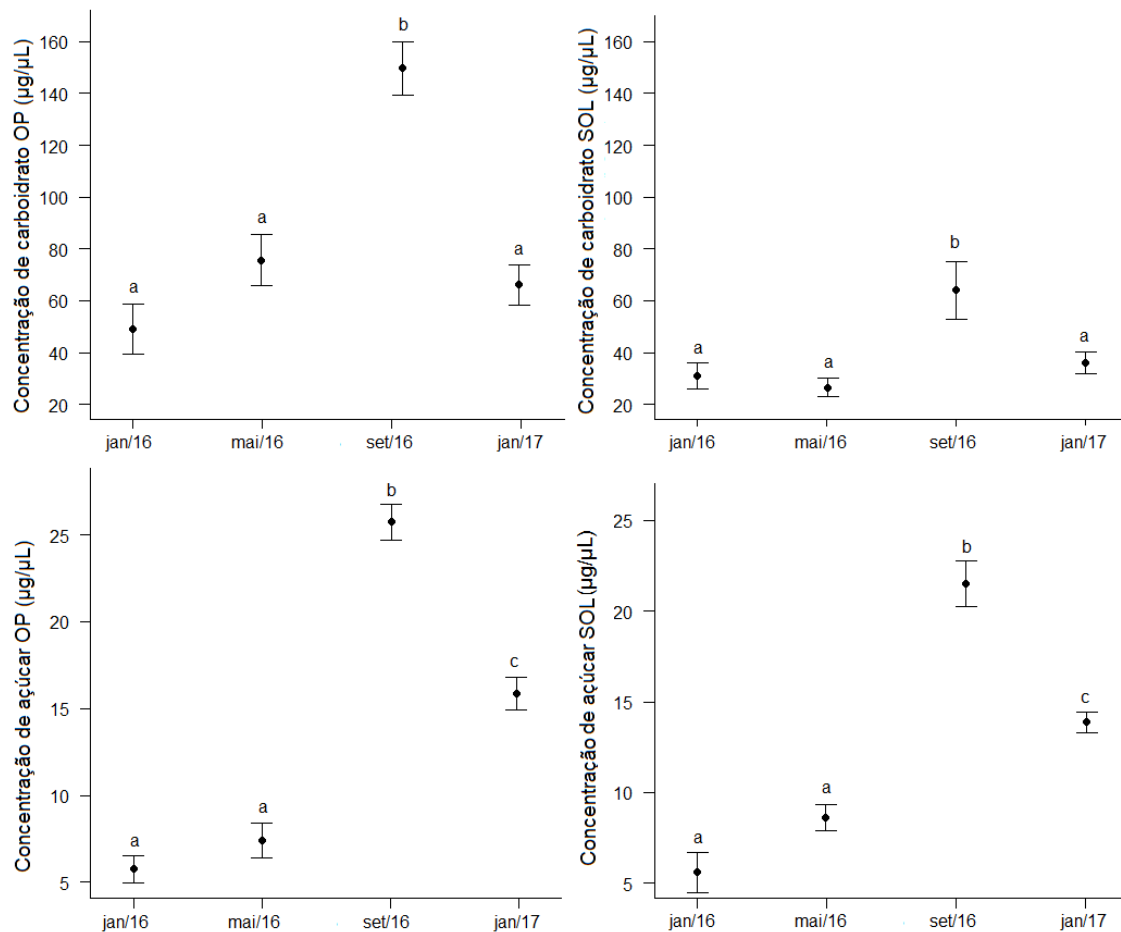


Fig. 8 Variação bioquímica de carboidratos e açúcares totais no corpo de operários e soldados de *C. cyphergaster* nos períodos de chuva (jan/16, mai/16) e seca (set/16, jan/17),

em uma região semiárida, NE, Brasil. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os períodos, a partir dos resultados do teste de Tukey. — = Média; T = ± Erro padrão.

Discussão

Área de uso da colônia

A área de uso de forrageamento variou entre os períodos de amostragem, mas não entre as estações, se apresentando maior em maio de 2016 e menor em junho de 2017, ambos períodos de chuva. Dessa forma, não foi possível observar um padrão de variação entre as estações, demonstrando que *C. cyphergaster* não altera sua área de uso em função da sazonalidade, contrapondo o que propôs Araújo et al. (2011) ao dizerem que a área de forrageamento é reduzida nos períodos de maior oferta de alimento, em virtude da qualidade e disponibilidade de recursos. Moura et al. (2006), também avaliando a atividade de forrageio da *C. cyphergaster*, não observaram variação na área potencial de uso das colônias ao longo das estações, porém, verificaram aumento na frequência de forrageio em períodos de chuva, observando uma correlação positiva entre a atividade de forrageio do térmita e a umidade.

Embora a umidade seja um fator importante para o forrageamento, neste estudo a intensidade da atividade de forrageio não apresentou variação entre as estações, como era esperado para o período chuvoso. O tempo de duração do forrageio também não apresentou variação significativa entre os períodos. Dessa forma, demonstramos que tais parâmetros (área de uso, intensidade e duração) não refletem respostas do térmita às variações ambientais em virtude da sazonalidade na caatinga.

As menores médias registradas para área de uso no período de junho de 2017 podem ter relação com às baixas temperaturas e índices de precipitação mais elevados durante esse

período, o que possivelmente provocou a atividade de forrageamento em horário atípico. Moura et al. (2006) também atribuíram a atividade de forrageamento da espécie em horário atípico à precipitação. É possível que diante desses fatores, os térmitas invistam em mais indivíduos participando da atividade em sítios de forrageamento mais próximos, evitando a perda de indivíduos da colônia com deslocamentos mais longos, como foi observado no mês de junho que apresentou o maior número de indivíduos fora do ninho, o que pode representar uma compensação da colônia para captar quantidades satisfatórias de alimento.

De acordo com Arab e Costa-Leonardo (2005) fatores como percepção de temperatura e de teores de umidade no solo são fatores que podem ser limitantes para o forrageamento dos térmitas. Observações de campo mostraram que fatores como chuva, vento, elevação ou baixa de temperatura e umidade influenciaram negativamente o forrageamento. A luminosidade, entretanto, não foi um fator que prejudicou a atividade da espécie, visto que a mesma foi acompanhada forrageando às 11:00h da manhã, apenas diante da elevação da temperatura é que a atividade foi finalizada. Nossos resultados corroboram Moura et al. (2006) que correlacionou negativamente o forrageamento da espécie à temperatura.

Nutrição da colônia

A maior disponibilidade de alimento aliada a fatores como umidade e atividade de microorganismos facilita a captação de recursos (La Fage e Nutting 1978), o que pode promover a elevação do consumo na estação chuvosa. Operários apresentaram elevação de biomassa significativa a partir no mês de maio de 2016, todavia, o consumo de alimento não se mostrou maior nos períodos de chuva, o que indica que talvez não seja a quantidade de alimento ingerido, mas a qualidade do alimento o fator explicativo para o ganho de biomassa. Porém, esse aspecto não foi avaliado.

As maiores concentrações de proteínas e lipídios nos períodos de maior oferta de alimento indicam que a colônia está nutricionalmente saciada, não havendo restrições do ponto de vista energético. Dessa forma, possivelmente as ninfas também estão sendo bem alimentadas, em especial as N5 que se diferenciarão em alados antes dos eventos de revoada. Nos térmitas, apesar de constituírem apenas uma pequena porção de suas dietas, os lipídios atuam como importantes fontes de armazenamento de energia e incorporação em secreções de defesa (Moore **1969**), além de serem fontes importantes de energia metabólica para insetos, podendo ser mobilizados quando há aumento nas demandas de energia (Klowden **2007**) e oferecem, ainda, uma posição vantajosa em relação aos carboidratos e as proteínas em termos de produção energética, uma vez que podem servir como moléculas para a produção de carboidratos (Chapman **2013**).

O elevado teor de lipídios em soldados observado em janeiro de 2016 pode indicar um maior investimento energético em substâncias defensivas na colônia em períodos onde o risco de interações negativas é possivelmente maior, visto que, com o aumento na disponibilidade de recursos, há, teoricamente, um aumento da competição e predação. Os lipídios podem ser obtidos não apenas diretamente de materiais vegetais, mas também de fungos consumidos em muitas dietas de térmitas (La Fage e Nutting **1978**). Em *C. cyphergaster*, os líquens podem representar uma importante fonte para obtenção desse nutriente além de nitrogênio.

A redução de lipídios e proteínas com consequente aumento de carboidratos e açúcares passados os períodos de chuva, indica que não está mais ocorrendo armazenamento de energia pelas colônias, o que pode ser consequência das condições menos favoráveis dos períodos de seca. Em períodos energeticamente críticos o acúmulo de açúcares pode dar origem a glicogênio que, quando acumulado, pode ser transformado em lipídios. O corpo gorduroso é o maior sítio de deposição de lipídios nos insetos (Kilby **1963**, Wyatt **1967**) e constitui uma das formas mais fáceis de disponibilizar glicose para outros tecidos, quando convertida em

trealose, principal carboidrato encontrado na hemolinfa de insetos (Weis-Fogh **1964**). A síntese de trealose pode ocorrer por gliconeogênese principalmente em situações onde a ingestão de carboidratos está limitada, como pode ocorrer em muitas espécies sob estresse hídrico (Candy et al. **1997**). *C. cyphergaster* possivelmente utiliza a via energética da gliconeogênese a partir do estoque de energia armazenado para produção das N5, aumentando em seguida, com a chegada das chuvas, a ingestão de alimentos ricos em nitrogênio para restabelecimento das colônias e diferenciação e liberação de seus alados. Posteriormente, as moléculas de lipídio novamente podem ser hidrolisadas para dar origem a carboidratos que, quando quebrados, originam açúcares, que podem ser acumulados como novas fontes de glicogênio (Klowden **2007**).

Embora tenham sido observadas variações em alguns dos parâmetros nutricionais das colônias, não foi possível estabelecer uma ligação direta com nenhum dos parâmetros quantitativos do forrageamento analisados neste estudo. De forma que o aumento da biomassa dos operários pode estar relacionado a aspectos qualitativos dos itens alimentares e não apenas a quantidade de recurso consumido. Para esclarecer essas questões, talvez o próximo passo a ser considerado em pesquisas futuras seja analisar além da qualidade dos substratos, o que de fato está no tubo digestivo do térmita retornando do forrageamento, para verificar se existe variação energética real ao longo das estações. A partir disso, poderemos entender um capítulo a mais da história de *C. cyphergaster* sobre suas estratégias de captação e distribuição de energia para a produção de suas ninhadas de ninfas.

Referências

- Arab A, Costa-Leonardo AM (2005) Effect of biotic and abiotic factors on the tunneling behavior of *Coptotermes gestroi* and *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Behavioural Processes* 70: 32-40
- Araújo APA, Araújo FS, Desouza O (2011) Resource Suitability Affecting Foraging Area Extension in termites (Insecta, Isoptera). *Sociobiology* 57:1-13.
- Barbosa MRV, Lima IB, Lima JR, Cunha JP, Agra MF (2007) Vegetação e flora no Cariri paraibano. *Oecologia Brasiliensis* 11:313–322
- Brandford MM (1976) A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgram Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding. *Analytical Biochemistry* 72:248-254
- Bouillon A (1970) Termites of the Ethiopian region. In: *Biology of Termites*. (Krishna K and Weesner FM, Eds), Academic Press. New York. 2:158-280
- Candy DJ, Beckert A, Wegner G (1997) Coordination of metabolism n insect flight. *Comp. Biochem. Physiol* 117: 497-512
- Chapman RF (2013) *The Insects: Structure and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, 929 p
- Clarke PA (1993) Alate production in colonies of *Nasutitermes nigriceps* and *Nasutitermes costalis* (Isoptera: Termitidae) in Jamaica and Trinidad. *Sociobiology* 23:167–174
- Collins NM (1979) Observations on the foraging activity of *Hospitalitermes umbrinus* (Haviland), (Isoptera:Termitidae) in the Gunong Mulu National Park, Sarawak. *Ecol. Entomol* 4:231- 38
- Forman R (1996) *Land mosaics: The ecology of landscapes and regions*. Cambridge: Cambridge University Press 11:521
- Goldinho, A. L.; Lins, L. V.; Gontinjo, T. A. Domingos, D. J. (1989) Aspectos da ecologia de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) em Cerrado, Sete Lagoas, MG. *Revista Brasileira de Biologia* 49: 703–708
- Kaufmann C. *Determination of Lipid, Glycogen and Sugars in Mosquitoes*. Cap.3: Specific *Anopheles* Techniques. *Molecular Identification of Plasmodium spp. in Anophelines* p 1-4
- Kaufmann C, Brown MR (2008) Regulation of carbohydrate metabolism and flight performance by a hypertrehalosaemic hormone in the mosquito *Anopheles gambiae*. *J Insect Physiol* 54:367-377

- Kilby BA (1963) The biochemistry of insect fat body. In *Advances in Insect Physiology* (Beamer JW, Treherne JE e Wigglesworth VB Eds.) Academic Press, New York 1:111-174
- Klowden, MJ (2007) *Physiological Systems in Insects*. 2nd ed. Elsevier/Academic Press, Amsterdam; Boston
- La Fage JP, Nutting WL (1978) Nutrient dynamics of termites. In *Production ecology of ants and termites* (M.V. Brian, ed.). Cambridge University Press, Cambridge p.165-232
- Lepage M, Darlington PEC (2000) Population Dynamics of Termites. In: Abe T., Bignell DE, Higashi M (eds) *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Springer, Dordrecht pp 333-361.
- Mathews AGA (1997) Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil. *Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, p 267
- Mélo ACS, Bandeira AGA (2004) Qualitative and Quantitative survey of Termites (Isoptera) in an Open Shrubby Caatinga in Northeast Brazil. *Sociobiology* 44:707- 716
- Miura T, Matsumoto T (1998) Foraging organization of the open-air processional lichen-feeding termite *Hospitalitermes* (Isoptera, Termitidae) in Borneo. *Insectes Sociaux* 45:17–32
- Moore BP (1969) Biochemical studies in termites. *Biology of termites*. 1: 407-432.
- Moura FMS, Vasconcellos A, Araújo VFP, Bandeira AG (2006) Seasonality in foraging behaviour of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of northeastern Brazil. *Insectes Sociaux* 53:472- 479
- Moura FMS, Vasconcellos A, Silva NB, Bandeira AG (2011) Caste development systems of the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 58:169–175
- Nascimento SS, Alves JJA (2008) Ecoclimatology of the Cariri paraibano. *Revista Geográfica Acadêmica* 2:28–41
- Noirot C (1969) Formation of castes in the higher termites. In: *Biology of Termites*, Vol. I (Krishna K. and Weesner F.M., Eds), Academic Press, New York pp 311– 350
- Torales GJ, Laffont ER, Godoy MC, Coronel JM, Arbino OMO (2005) Update on taxonomy and distribution of Isoptera from Argentina. *Sociobiology* 45:853-886
- Traniello JFA, Leuthold RH (2000) Behavior and ecology of foraging in termites. In: Abe, T., Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands, pp. 141–168

- Tuck J, Hassal M (2005) Locating food in a spatially heterogeneous environment: implications for fitness of the macrodecomposer *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58:545-551
- Van Handel E (1985a) Rapid determination of glycogen and sugar in mosquitoes. *Journal of the American Mosquito Control Association* 1:299-304
- Van Handel E (1985b) Rapid determination of total lipids in mosquitoes. *J Am Mosq Control Assoc* 1:302-304
- Van Handel E, Day JF (1988) Assay of lipids, glycogen and sugars in individual mosquitoes: correlations with wing length in field-collected *Aedes vexans*. *J Am Mosq Control Assoc* 4:549-550
- Vasconcellos A, Araújo VFP, Moura FMS, Bandeira AG (2007) Biomass and Population Structure of *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri) (Isoptera: Termitidae) in the Dry Forest of Caatinga, Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology* 36: 693–698
- Vasconcelos A, Bandeira AG, Moura FMS, Araújo VFP, Bezerra-Gusmão MA, Constantino R (2010) Termite assemblages in three habitats under different disturbance regimes in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. *Journal of Arid Environments* 74: 298–302
- Wyatt GR (1967) The biochemistry of sugar and polysaccharides in insects. In *Advances in Insect Physiology* (Beament JWL, Treherne JE e Wigglesworth VB Eds.) Academic Press, New York 4: 287-360
- Weis-Fogh T (1964) Diffusion in insect wing muscle, the most active tissue known. *J. Exp Biol.* 41: 229-256