

**MAGNEL LIMA DE OLIVEIRA**

**RISCO DE PREDAÇÃO DE CUPINS ARBORÍCOLAS  
(INSECTA: ISOPTERA) DURANTE O FORRAGEAMENTO**

Dissertação apresentada a Universidade Estadual de Montes Claros, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, para obtenção do título de Mestre.

MONTES CLAROS  
MINAS GERAIS - BRASIL  
2009

Oliveira, Magnel Lima de.

O48r Risco de predação de cupins arborícolas (Insecta: Isoptera) durante o forrageamento/Magnel Lima de Oliveira.-2009.  
41 f.

Bibliografia : f. 30-37.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual de Montes Claros, Unimontes, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2009.

Orientador: Prof. Dr. Ronaldo Reis Júnior

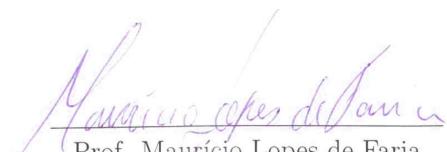
1. Cupins Arborícolas. 2. Forrageamento. I. Reis Júnior, Ronaldo dos. II. Universidade Estadual de Montes Claros. III. Título.

**MAGNEL LIMA DE OLIVEIRA**

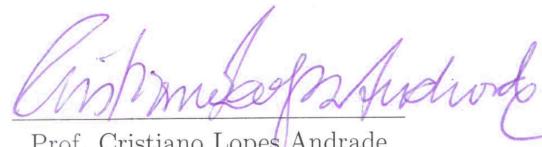
**RISCO DE PREDAÇÃO DE CUPINS ARBORÍCOLAS  
(INSECTA: ISOPTERA) DURANTE O FORRAGEAMENTO**

Dissertação apresentada a Universidade Estadual de Montes Claros, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, para obtenção do título de Mestre.

APROVADA: 30/10/2009



Prof. Maurício Lopes de Faria  
Membro Interno



Prof. Cristiano Lopes Andrade  
Membro Externo



Prof. Ronaldo Reis Júnior  
Orientador

## Dedicatória

Aos meus pais e irmãos, Heraida e Paulino,  
que foram primordiais para a minha formação

...

\*\*\*\* \*\*\*\*

e de um modo especial a Mycha,  
pelo amor,  
pela dedicação,  
pela paciência e compreensão,  
e principalmente pelo carinho...  
Te amo!

## Agradecimentos

*Gustave Le Bon*<sup>1</sup> apontou uma instabilidade do homem: “é diferente o seu comportamento quando está sozinho e quando está integrado a uma multidão (foule)”. Acredito que as minhas ações não teriam se traduzido nestes resultados se eu não fizesse parte do grupo que me deu apoio. Dentre os muitos eu queria agradecer alguns de modo personalizado.

Aos companheiros dos laboratórios Termitologia (UFV) e Ecologia Comportamental e Computacional (UNIMONTES), na pessoa de Gladson, José Bento e Larissa.

Agradeço aos companheiros Jhonjhon (Jhonatan) e Fafa (Fabiene) pela amizade.

A minha família que suportaram valiosímos períodos de minha ausência.

A minha amada, Mychelle que antes e durante se comportou como parceira, companheira e confiante que conseguiríamos, e ainda por ser um dos responsáveis pela leitura da minha dissertação.

Aos meus pais, Divino e Maria pelos princípios e conselhos de fé e perseverança de sonhar e ousar, mesmo quando almejar feitos improváveis.

A minha avó, Floripes, pela crença, e ainda que tenha nos deixado continua vivendo dentro de nós.

A avó Davina que Deus ainda nos permite tê-la a nosso lado.

A meus irmãos, Magnife e Soledade, Magda, pelos momentos de descontração e divisão nos momentos de luta e a Mariane, minha sobrinha, afilhada e meu xodó.

---

<sup>1</sup>La Physiologie des Foules, 1895

Ao Prof. Og Francisco Fonseca de Souza, a quem me acolheu como aluno.

Ao professor Marcílio Fagundes, Maurílio Lopes de Faria, pelos conselhos e críticas.

A professores Ronaldo Reis Júnior, Og Francisco de Souza, Marcio Antonio Silva Pimenta e a professora Elytânia Menezes pela orientação.

Ao prof. Frederico de Siqueira Neves pelo companheirismo e a Antônio César Medeiros de Queiroz pela identificação das formigas.

Ao professor Ronaldo Reis Júnior pela constante ajuda, orientação e confiança depositadas em mim e em meu trabalho antes e durante o mestrado.

Meu mais sincero, obrigado!

# Conteúdo

	Página
<b>Lista de Figuras . . . . .</b>	<b>vi</b>
<b>Lista de Tabelas . . . . .</b>	<b>viii</b>
<b>Resumo . . . . .</b>	<b>ix</b>
<b>Abstract . . . . .</b>	<b>x</b>
<b>1 Introdução . . . . .</b>	<b>1</b>
1.1 Forrageamento Ótimo . . . . .	2
1.2 Risco de Predação Durante o Forrageio . . . . .	3
1.3 Forrageamento por Térmitas . . . . .	5
1.4 Hipóteses . . . . .	8
<b>2 Material e Métodos . . . . .</b>	<b>9</b>
2.1 Definição de Termos . . . . .	9
2.2 Amostragem . . . . .	11
2.3 Estimativa dos Riscos de Predação . . . . .	12
2.4 Análise dos Dados . . . . .	14
<b>3 Resultados . . . . .</b>	<b>16</b>
3.1 O Número de Predadores de Térmitas . . . . .	16
3.2 A Velocidade de Morte dos Térmitas por Predadores . . . . .	18
<b>4 Discussão . . . . .</b>	<b>21</b>
<b>5 Conclusões . . . . .</b>	<b>29</b>
<b>6 Referências Bibliográficas . . . . .</b>	<b>30</b>
<b>Anexos . . . . .</b>	<b>38</b>
<b>7 Código Fonte e Resultado da Análise Estatística . . . . .</b>	<b>38</b>

## Lista de Figuras

	Página
1 O efeito da predação na dinâmica populacional de uma presa. A redução da sobrevivência é resultado da morte imediata das presas ou com os efeitos do contato ou percepção do predador pela presa. Figura compilada partir de (Creel & Christianson, 2008). . . . .	4
2 Efeitos possíveis da predação de forrageadores ao redor da parcela em torno do ninho. A letra “a” indica que os impactos da presença de formigas sendo grande, médio “b” ou pequeno “c”. . . . .	5
3 Divisão das funções para a manutenção da colônia entre as castas de térmitas, onde: I) se refere ao(s) rei(s) e rainha(s), com capacidade de reproduzir novos indivíduos para a colônia, tanto para forrageio (soldados e operários), quanto ninhas aladas; II) Soldados, responsáveis pela proteção das outras castas, no interior do ninho e durante o forrageio; III) Operários, com tubo digestivo dilatado que levam recursos do sítio alimentar até o ninho e IV) As ninhas aladas com capacidade reprodutiva superior às demais ninhas, favorecendo a formação de novas colônias. . . . .	7
4 Diagrama dos fatores que determinam o uso de recursos mais próximos ao ninho. As caixas com cor cinza correspondem a hipótese testada neste trabalho. . . . .	8
5 Localização geográfica da área de estudo . . . . .	9
6 Ninho e túnel encontrados nas parcelas na Área de Preservação Ambiental Pandeiros. . . . .	10
7 Disposição de cada parcela em torno do ninho e aferição da distância de cada túnel ativo ao ninho ativo no centro da parcela, na área de Preservação Ambiental Pandeiros. . . . .	11
8 Iscas de térmita vivo, preso a palito para coleta de predadores dispostas na área de Preservação Ambiental Pandeiros. A exposição das 40 iscas de cada parcela se deu por 15 minutos, conforme experimento prévio. . . . .	13

9	Disposição das iscas em cada parcela. No início, foram dispostas 10 iscas em cada subparcela (totalizando 40 iscas, veja fig. 8). No instante em que ocorreu a predação era removida a isca (na figura sinalizada por “o”) e aferido o tempo do início do experimento até o momento da morte (instante em ocorreu a predação). Após 15 minutos as iscas não predadas foram consideradas como sendo iscas que permaneceram vivas, logo não foram classificadas como predadas e na figura são representadas por “•”. Todas iscas não predadas permaneceram até o final da observação. . . . .	14
10	Tempo médio de morte de térmitas ( $\mu$ ) em relação ao número de predadores, em (a) em parcelas com número mínimo de túnel (1 túnel), (b) em parcelas com número médio de túneis (2 túneis) e (c) em parcelas com número máximo de túneis (3 túneis), a diferentes distâncias do ninho. Os parâmetros utilizados na construção destas figuras estão na tabela 3. . . . .	17
11	Tempo médio de morte de térmitas ( $\mu$ ) em relação ao número de túneis, em (a) número mínimo de predadores (0 predador), (b) número médio de predadores (3 predadores) e (c) a número máximo de predadores (20 predadores), a diferentes distâncias do ninho. Os parâmetros utilizados na construção destas figuras estão na tabela 3. . . . .	20
12	Função de ida e retorno de cupins do ninho ao recurso. Modelo adaptado de (Medeiros et al., 1998) para propor mecanismo de controle na estratégia de manutenção da atividade em túneis de térmitas, onde $f(x)+$ corresponde a curva de infiltração no território de forrageio e $f(x)-$ , a curva de drenagem dos forrageadores do sítio de forrageio ao ninho, e “ $\gamma$ ” sendo a diferença do tempo de contração e infiltração dos forrageadores ao ninho, provavelmente por limitações no recrutamento de soldados, aumentando a medida em que se utiliza recursos ligados por túneis bifurcados e/ou mais distantes. . . . .	26
13	A demanda de recursos da colônia pode ser suprida por muitos túneis próximo ao ninho ou poucos túneis a distâncias maiores do ninho. Em habitats com recursos de menor volume e/ou qualidade esta estratégia se torna mais eficiente em relação aos custos de predação. Modelo adaptado de (Charnov & Parker, 1995). . . . .	27

## Listas de Tabelas

	Página
1      Lista de morfoespécies de formigas (Hymenoptera: Formicidae) coletados predando iscas de cupins vivos (Insecta: Isoptera), na área de Preservação Ambiental Pandeiros. Os morfotipos foram identificados segundo Fernández (2003). . . . .	16
2      Análise de “deviance” do modelo mínimo adequado avaliando o efeito do número de predadores, o número de túneis ativos em troncos de árvores, e a distância média dos túneis ao ninho na velocidade que foram predadas as iscas de térmitas (sobrevivência) com distribuição de erros Weibull a um nível de significância de 0.05, assim $P < 0,05 =^{**}$ , $P \geq 0,05 =^{ns}$ . . . . .	18
3      Parâmetros estimados a partir do modelo mínimo adequado avaliando o efeito do número de predadores, o número de túneis ativos em troncos de árvores, e a distância média dos túneis ao ninho na velocidade que foram predadas as iscas de térmitas (sobrevivência).	18

## Resumo

OLIVEIRA, Magnel Lima, M.Sc., Universidade Estadual de Montes Claros, Outubro de 2009. **Risco de predação de cupins arborícolas (Insecta: Isoptera) durante o forrageamento.** Orientador: Ronaldo Reis Júnior. Conselheiros: Marcio Antonio Silva Pimenta e Og Francisco Fonseca de Souza.

Os animais tendem a otimizar a busca por recursos. Insetos apresentam comportamento para reduzir os custos de locomoção e riscos de predação, sobretudo os insetos sociais. A construção de trilhas é um exemplo de que os benefícios do forrageio grupal são maiores que os custos, inclusive na construção de túneis. Neste sentido, o objetivo deste trabalho foi testar a hipótese de que térmitas arborícolas selecionam recursos mais próximos para forrageio como medida de reduzir os custos reprodutivos em produzir novos soldados e operários. A sua execução foi na Área de Preservação Ambiental Pandeiros, localizada no município de Januária-MG, onde foram escolhidos 40 ninhos arborícolas localizados em árvores que não apresentavam dossel conectado a outras. Foram coletados 20 espécimes de cada ninho e até 5 espécimes de cada túnel ativo que estivessem a um raio máximo de 10 metros. Com uma trena aferimos a distância que cada túnel estava do ninho. A análise estatística dos dados foi feita em software R<sub>2.9.0</sub>, avaliando a sobrevivência de iscas de térmita no interior de cada parcela relacionando ao número de túneis ativos e a distância que se situavam do ninho. Verificamos que existe maior sobrevivência de iscas de térmita em locais com maior número de túneis próximo ao ninho ou em menor número de túneis mais distantes do ninho.

## Abstract

OLIVEIRA, Magnel Lima, M.Sc., Universidade Estadual de Montes Claros, October of 2009. **Risk of predation in foraging of termites arboreals (Insecta: Isoptera)** Adviser: Ronaldo Reis Júnior. Committee members: Marcio Antonio Silva Pimenta and Og Francisco Fonseca de Souza

The animals need to search for resources and tend to optimize their activities. Insects use ways to reduce the costs of transportation and risk of predation, especially the social insects. The construction of the trails is an example of the benefits of group foraging is greater than the costs, including construction of tunnels. Accordingly, the objective of this study is to test the hypothesis that termites arboreals select resources closer to foraging as a measure to reduce reproductive costs in producing new soldiers and workers. Its implementation, where 40 nests were chosen arboreals located in trees that do not canopy were connected to others. 20 specimens were collected from each nest and up to 5 specimens of each tunnel which were active to a maximum radius of 10 meters, measured with a tape measure is the distance that each tunnel was the nest. Statistical analysis of data was done in software R<sub>2.9.0</sub>, assessing the survival of termite baits within each plot comparing the number of tunnels and the distance tunnels were in the nest. There is greater survival of the termita baits in locations with higher number of tunnels near the nest or at least number of tunnels more distant from the nest.

## 1 Introdução

Todos os animais requerem alimento (Pyke et al., 1977), e procuram habitats que ofertam maior disponibilidade ou qualidade de recursos (Root, 1973; Gonçalves et al., 2005), ou que estejam disponíveis por mais tempo (Gonçalves et al., 2005). O encontro destes recursos está relacionado a acessibilidade (Gonçalves et al., 2005) ou a substâncias emitidas que funcionem como atrativos (Su, 2005). Quando decresce a densidade de alimento, aumenta a necessidade de forragear e cobrir uma maior área em busca de recursos (Norberg, 1977). A seleção de novos recursos é necessária quando ocorre o exaurimento de uma fonte ou diminuição de sua qualidade nutricional. O encontro e uso de um novo recurso dependem da existência de condições favoráveis, como menor efeito de fatores externos, como predação. Durante a avaliação normalmente são rejeitados recursos com quantidade ou qualidade inferiores aos procurados (Charnov, 1976). Assim, a utilização de determinado sítio de forrageio está associada aos riscos e aos benefícios existentes no processo. Deste modo, se os riscos aumentarem será necessária a busca por outra fonte de alimento, ou o aumento dos benefícios advindos do recurso utilizado.

## 1.1 Forrageamento Ótimo

O forrageio possui vários componentes, sendo que um dos principais é a diminuição dos riscos durante este processo (Hassel & Southwood, 1978). Dessa forma, ocorre o uso de recursos mais próximos (Pyke et al., 1977). Animais maximizam seu valor adaptativo, reduzindo seus custos em relação aos benefícios no forrageio, e em consequência tem uma maior alocação de recursos para a formação de suas proles (Pyke et al., 1977). Como resultado estas espécies tornam-se mais abundantes.

O valor adaptativo é considerado como a contribuição individual para as próximas gerações. Neste sentido, alguns componentes do comportamento de forrageio podem ser diretamente as próximas gerações através da geração de proles. Porém, em colônias de insetos sociais ocorre divisão de tarefas e durante a especialização em soldados e operários ocorre maior formação de estruturas associadas ao forrageio em relação a maturação dos aparelhos reprodutores. Assim, quanto o grau de especialização do forrageador maior sua esterilidade e por conseguinte menor sua contribuição direta para o valor adaptativo da colônia (Thorne, 1997). No entanto, ao disponibilizar recursos para a manutenção do ninho e alocação reprodutiva as castas de forrageadores possibilitam a transmissão dos alelos da colônia para próximas gerações. Neste sentido, restrições no forrageio podem afetar os demais componentes do valor adaptativo (i.e., viabilidade, estabelecimento, fertilidade) da colônia. Deste modo, a sobrevivência prolongada de um forrageador pode se traduzir em maior investimento em reprodutores na colônia (Schmid-Hempel & Wolf, 1988), pois menos recursos serão necessários para a geração de novos forrageadores. Assim, indivíduos de casta estéril que sobre-

vivam por mais tempo contribuem para uma maior vida funcional da rainha, possibilitando maior alocação dos recursos em proles reprodutivas.

O aumento na área de forrageio resulta da necessidade e/ou da oportunidade de selecionar mais ou melhores recursos, deste modo, a medida em que aumenta a área ou perímetro cresce também a seletividade dos organismos. Porém, quando outro for selecionado existe a possibilidade de abandonar o sítio alimentar (Schoener, 1971), ou ainda fazer uso de ambos de modo complementar (Rapport, 1980), como observado em formigas (Kay, 2004).

Outra estratégia seria forragear em grupo como medida de aumentar a vigilância e ainda diluir os riscos de predação. Após o encontro de sua presa, alguns organismos podem gerenciar o tempo de uso de modo condizente com os riscos por predadores (i.e., “giving-up” (Krebs et al., 1974)). Estas estratégias podem basear-se no tamanho ótimo de território e/ou de tempo para forrageio (Schoener, 1979), apoiando-se nos princípios: 1) consumir o mínimo de recursos necessário maximizando o tempo de uso, chamados de minimizadores, 2) o uso do recurso pode tender a ser máximo, não sendo pela presença de predadores ou competidores e 3) o uso acaba quando ocorre o saciamento.

## 1.2 Risco de Predação Durante o Forrageio

A morte de forrageadores pode ser considerada um custo de forrageio uma vez que demanda a produção de outros para este fim (Lima & Dill, 1990). Os fatores que podem estar relacionados a morte de forrageadores são a disputa por espaço ou predação (Longhurst et al., 1978; Holt & Greenslade, 1979; Gonçalves et al., 2005). O contato com o predador pode resultar

em morte imediata da presa (Longhurst et al., 1979), ou em efeitos deste risco quando o ataque não é letal. As respostas que as presas expressam a este risco fazem parte do comportamento antipredador (Brown, 1992; Sundell et al., 2004). Creel & Christianson (2008) supõem que em algumas situações os impactos indiretos da predação na dinâmica populacional da presa possam ser maiores que os observados na predação direta (fig. 1).

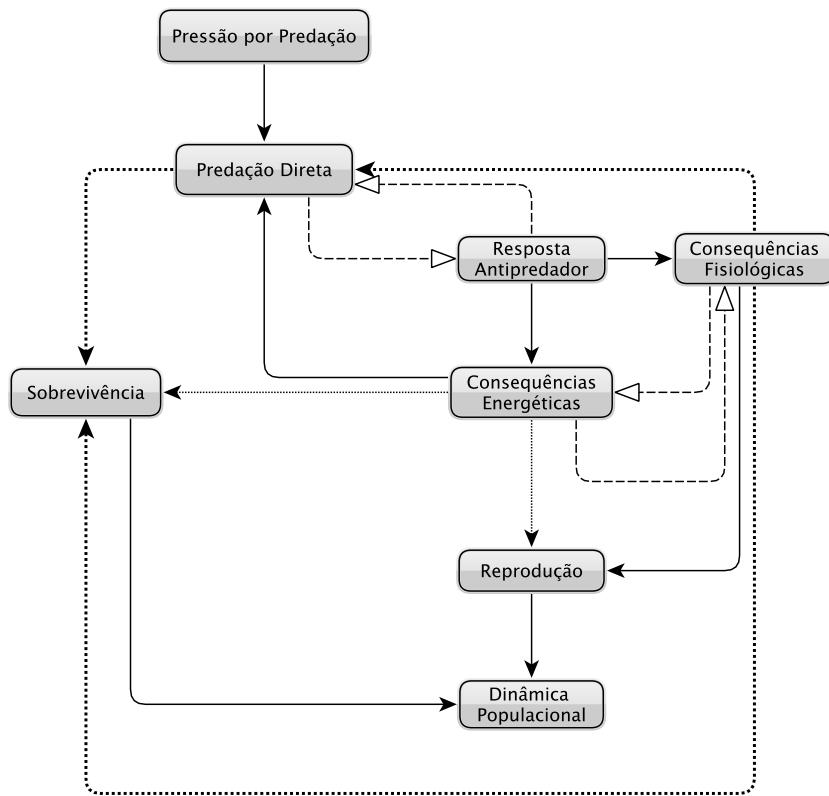


Figura 1: O efeito da predação na dinâmica populacional de uma presa. A redução da sobrevivência é resultado da morte imediata das presas ou com os efeitos do contato ou percepção do predador pela presa. Figura compilada partir de (Creel & Christianson, 2008).

Considerando que organismos utilizam recursos somente quando os seus benefícios justifiquem os custos, recursos em habitats com maior ocorrência de predadores só serão utilizados se ofertarem maior qualidade, justificando os seus custos.

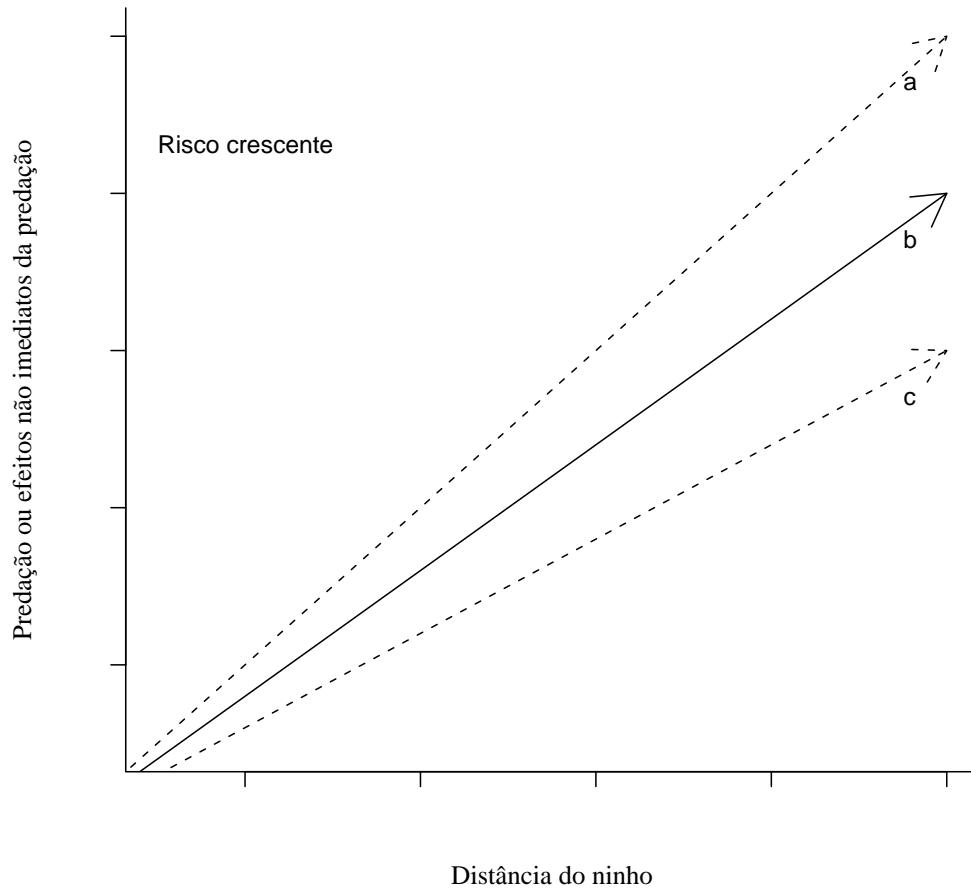


Figura 2: Efeitos possíveis da predação de forrageadores na parcela em torno do ninho. A letra “a” indica que os impactos da presença de formigas sendo grande, médio “b” ou pequeno “c”.

### 1.3 Forrageamento por Térmitas

Os térmitas são considerados organismos detritívoros não requerem energia na perseguição, e por conseguinte, possuem uma redução nos custos no forrageio (Schoener, 1969). Além disto, são vistos fora de seus ninhos com maior frequência quando estão forrageando. Por esta razão, pode se encontrar comumente fora do ninho soldados e operários (fig. 3). Uma vez selecionado o recurso, os forrageadores retornam a seu ninho depositando

feromônio e formando uma trilha (Traniello, 1982). Quando o recurso passa a ser utilizado, ocorre deposição de resíduos fecais, fragmentos de madeira, solo e saliva formando uma arcade chamada de túnel (Traniello, 1981), ligando o ninho ao recurso. O forrageio pode ocorrer em trilhas dentro de árvores, galhos caídos ou mesmo no interior dos túneis (Thorne, 1982; Thorne et al., 1996; Leponce et al., 1997), que se tornam inativos quando o recurso deixa de ser utilizado. Uma das formas de reduzir o gasto de construção outro túnel é reutilizar túneis já construídos em períodos anteriores (Messenger et al., 2005). Deste modo, o túnel continuará sendo utilizado enquanto existir recurso ou enquanto os custos associados a letalidade e manutenção não inviabilizarem o seu uso (Brown, 1992; McNamara & Houston, 1997; Sundell et al., 2004).

Térmitas ingerem menor volume de recursos em presença de predadores (Korb & Linsenmair, 2002). Porém indivíduo ou grupos de indivíduos cobrem áreas maiores em busca de recursos maiores ou de melhor qualidade (Andersson, 1978). Nestas circunstâncias, ocorre aumento no tempo de exposição e na probabilidade de ser encontrado por um predador (fig. 2). As consequências de encontro com um predador resultariam em uma diminuição na taxa de indivíduos que retornam ao ninho, levando a concluir que os túneis localizados em locais com maiores riscos de predação deixariam de ser utilizados primeiro.

A conservação de comunidades de cupins é importante na manutenção de florestas, já que aumentam a porosidade do solo, aumentando a taxa de infiltração de água (Jones, 1990). A construção de ninhos e túneis no solo promove a agregação de partículas que reduzem o processo de erosão do solo. Além disto, o metabolismo de fungos e dos térmitas dentro do

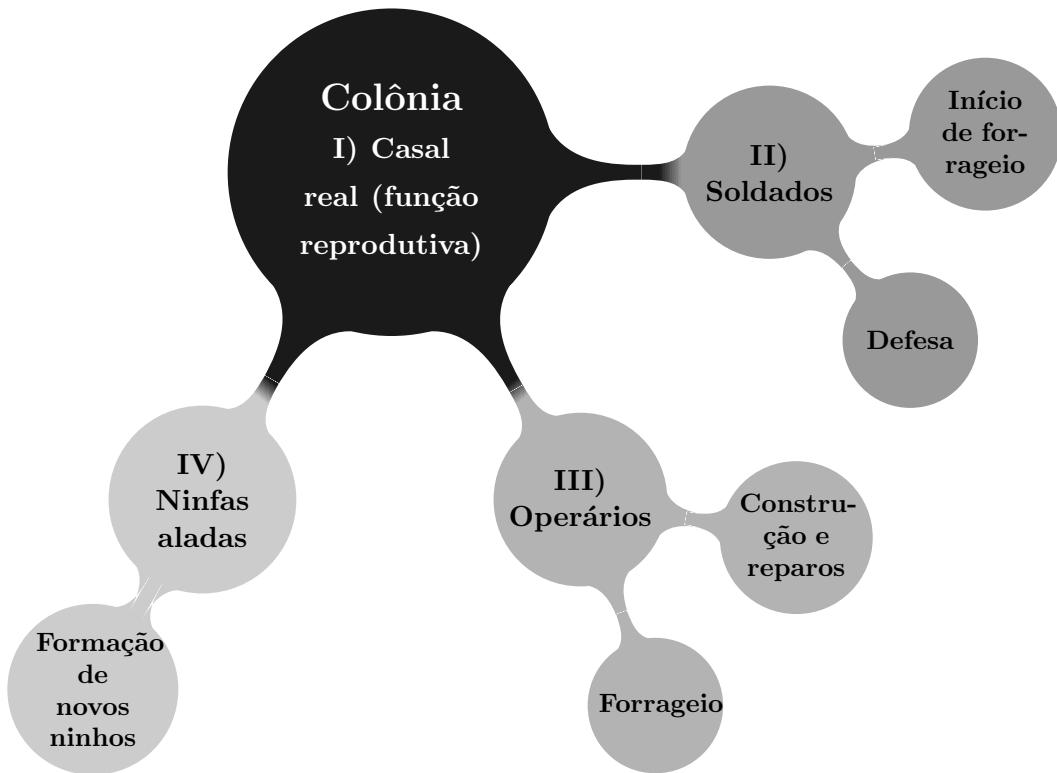


Figura 3: Divisão das funções para a manutenção da colônia entre as castas de térmitas, onde: I) se refere ao(s) rei(s) e rainha(s), com capacidade de reproduzir novos indivíduos para a colônia, tanto para forrageio (soldados e operários), quanto ninfas aladas; II) Soldados, responsáveis pela proteção das outras castas, no interior do ninho e durante o forrageio; III) Operários, com tubo digestivo dilatado que levam recursos do sítio alimentar até o ninho e IV) As ninfas aladas com capacidade reprodutiva superior as demais ninfas, favorecendo a formação de novas colônias.

ninho contribuem para um aumento de nutrientes no solo. Assim, ninhos de térmitas aumentam a retenção de água e somado ao aumento nos níveis de nutrientes, produzem microclima para a colonização de espécies vegetais em torno do ninho (Dangerfield et al., 1998), podendo ser chamados de espécies chave (Redford, 1984). Desta forma, Compreender os fatores que controlam o forrageio de térmitas possui grande importância, pois os processos que regulam a dinâmica populacional (Korb & Linsenmair, 2001).

Na Figura 4 são levantadas algumas hipóteses que poderiam explicar a necessidade de térmitas arborícolas possuem em forragear em outras árvores próximas.

## 1.4 Hipóteses

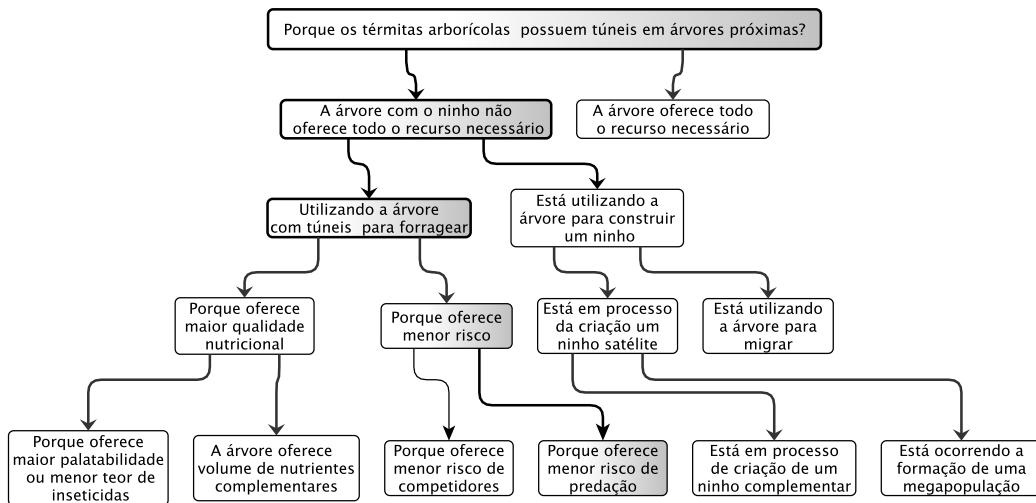


Figura 4: Diagrama dos fatores que determinam o uso de recursos mais próximos ao ninho. As caixas com cor cinza correspondem a hipótese testada neste trabalho.

Visando elucidar o efeito dos riscos diretos de predação no uso de recursos a diferentes distâncias do ninho, procuramos testar a seguinte hipótese:

- Térmitas utilizam recursos mais próximos porque oferecem menores riscos de letalidade.

## 2 Material e Métodos

O trabalho foi realizado em novembro de 2008 na Área de Preservação Ambiental (APA) Pandeiros, localizada no Município de Januária, ( $14^{\circ}50'S$ ,  $43^{\circ}56'W$ ), na região do Médio São Francisco, Minas Gerais (fig. 5). Esta unidade apresenta áreas de transição entre mata ciliar, cerrado e floresta estacional decidual, temperatura média anual de  $23^{\circ}\text{C}$  com precipitação média anual de 1000mm/ano de chuva, altitude média de 457 a 511m ao nível do mar e duas estações anuais bem definidas, uma seca de abril a outubro e outra chuvosa de novembro a março.

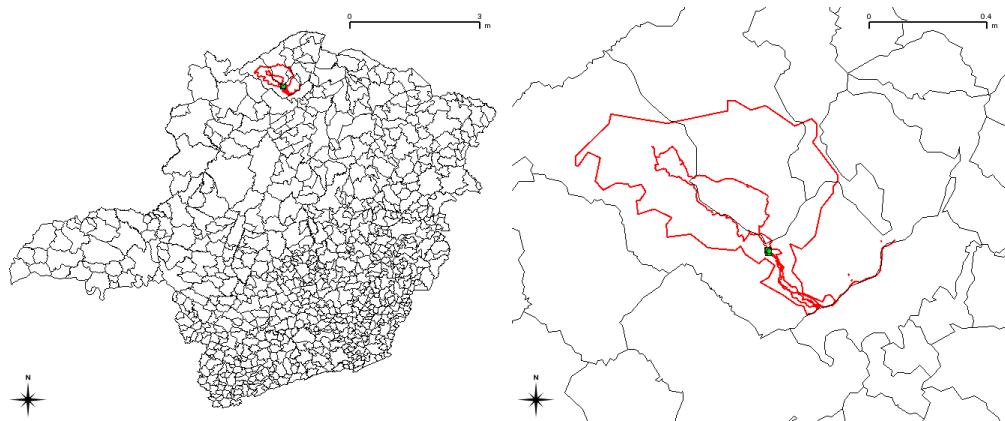


Figura 5: Localização geográfica da área de estudo

### 2.1 Definição de Termos

Embora já tenha sido documentado o forrageio aberto em *Constrictotermes cyphegaster* Holmgren 1910 (Moura et al., 2006), assumi-

mos como sendo recursos utilizados apenas os que estivessem sendo ligados ao ninho por túneis. Os túneis são formados inicialmente por trilhas guiadas por soldados, as quais são feitas por feromônios depositados em uma trajetória (fig. 6). Estas estruturas podem ser usadas para forrageamento (Thorne et al., 1996; Leponce et al., 1997), como meio de proteção frente a condições do meio, principalmente a dessecação (Levings & Adams, 1984). A persistência de atividade nestes túneis denota a descoberta e a exploração segura de recursos (Leponce et al., 1997). A ocorrência de um túnel ativo evidencia a escolha daquele recurso pelo térmita como local adequado e seguro para forrageio (Levings & Adams, 1984), assim utilizamos como um indicativo da utilização do recurso.



Figura 6: Ninho e túnel encontrados nas parcelas na Área de Preservação Ambiental Pandeiros.

## 2.2 Amostragem

Na área de estudo foram marcadas 40 árvores com ninhos arborícolas em seu tronco ou dossel e que não possuíssem troncos ou galhos conectando-a a outras árvores ou ninhos a menos de 10 metros. Posteriormente, com uma trena aferiu-se a distância do ninho ao solo e a cada túnel ativo feito no tronco de outra árvore, que estivesse a até 10 metros do ninho e o número de túneis ativos, na parcela circular com o ninho ao centro (fig. 7).

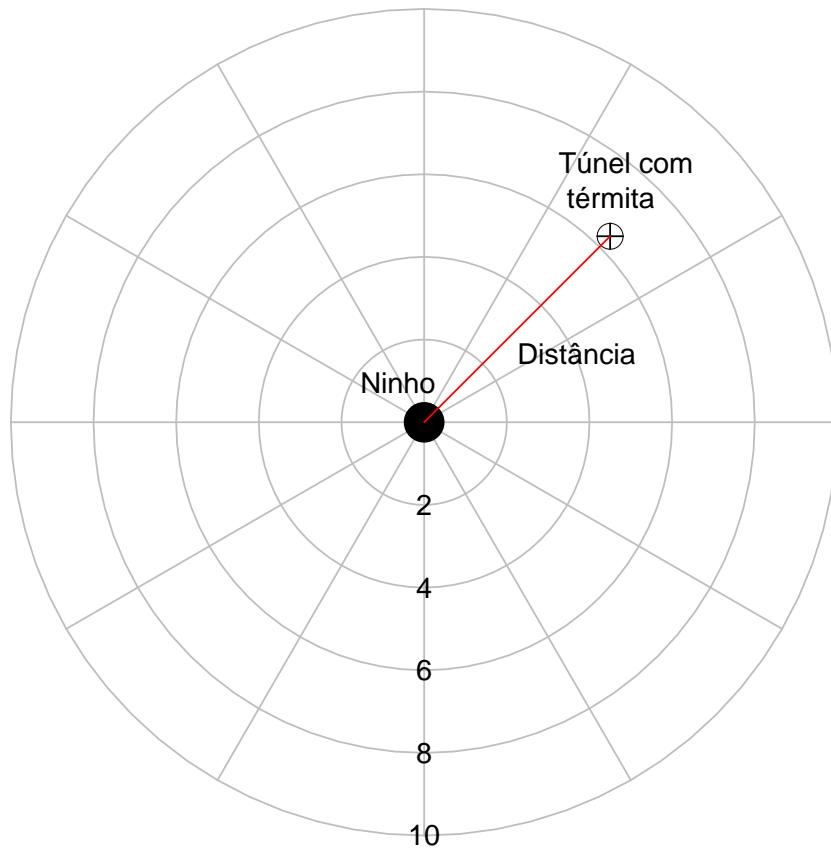


Figura 7: Disposição de cada parcela em torno do ninho e aferição da distância de cada túnel ativo ao ninho ativo no centro da parcela, na área de Preservação Ambiental Pandeiros.

### 2.3 Estimativa dos Riscos de Predação

Para estimar o risco de predação expusemos 40 térmitas da espécie *C. cyphegaster* com o dorso fixado a palito. Inicialmente, para estimar o tempo máximo de observação das iscas em cada parcela, expusemos iscas em um experimento prévio. Estimamos o período de 15 minutos, tempo em que 50% dos térmitas foram mortos. Assim, repetimos o experimento em cada uma das 40 parcelas com o intuito de aferir o risco de letalidade.

Fixamos com cola o dorso de cada térmita vivo a palito, e em seguida expusemos 40 térmitas distribuídas em 4 grupos de 10 térmitas, dispostos em subparcelas equidistantes uma da outra no interior de cada parcela (fig. 8). Montamos o mesmo procedimento a cada parcela para assegurar que as mesmas estivessem vivas e ativas. A cada térmita predado foi coletado o predador, aferido o tempo do momento de exposição até a predação e em seguida a isca de térmita foi removido (fig. 9). Consideramos como predação o evento de um predador arrancar parte de sua presa. Os predadores encontrados predando as iscas de térmitas foram contados a cada parcela e posteriormente categorizados em morfoespécies no Laboratório de Biologia da Conservação de Montes Claros-UNIMONTES.

A sobrevivência “ $S(t)$ ” e o tempo médio de morte (“ $\mu$ ”) foram estimados como indicativo dos riscos os parâmetros do seguinte modelo :

$$\log_e S(t) = -\mu^{-\alpha} \cdot t^\alpha \quad (1)$$

Onde “ $\mu$ ” indica o tempo médio de morte, tempo em que 50% das iscas *C. cyphegaster* fosse predada. Admitimos o valor de “ $\alpha$ ” como constante. Assim, “ $\mu$ ” corresponde intensidade do efeito dos predadores e “ $\alpha$ ” o modo como este efeito se modifica ao longo do tempo (Piantadosi &

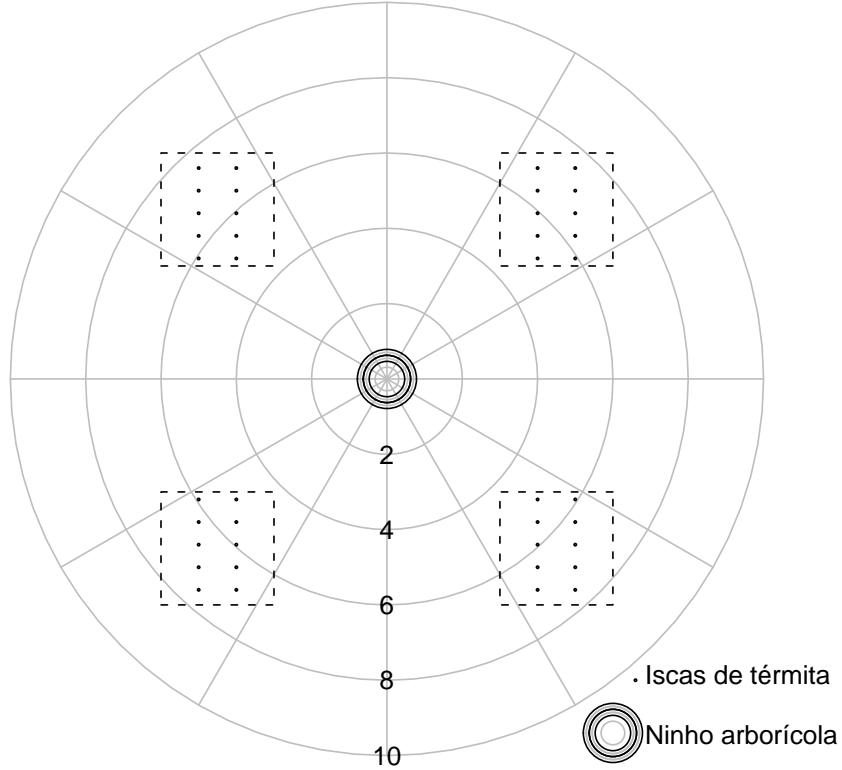


Figura 8: Iscas de térmita vivo, preso a palito para coleta de predadores dispostas na área de Preservação Ambiental Pandeiros. A exposição das 40 iscas de cada parcela se deu por 15 minutos, conforme experimento prévio.

Crowley, 1995). O valor de  $\alpha$ , pode ser obtido através de:

$$\alpha = \frac{1}{\lambda} \quad (2)$$

E o valor de “ $\hat{\alpha}$ ” se refere a taxa instantânea de morte das iscas e foi estimada segundo Allison (1995) do seguinte modo:

$$\hat{\alpha} = \left( \frac{1}{\lambda} - 1 \right) \quad (3)$$

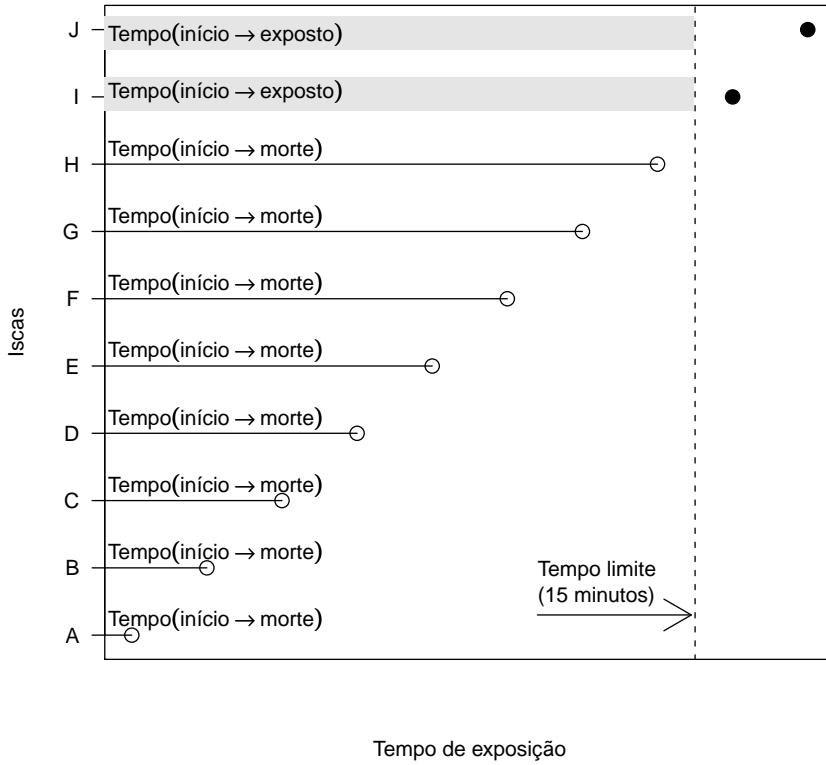


Figura 9: Disposição das iscas em cada parcela. No início, foram dispostas 10 iscas em cada subparcela (totalizando 40 iscas, veja fig. 8). No instante em que ocorreu a predação era removida a isca (na figura sinalizada por “○”) e aferido o tempo do início do experimento até o momento da morte (instante em que ocorreu a predação). Após 15 minutos as iscas não predadas foram consideradas como sendo iscas que permaneceram vivas, logo não foram classificadas como predadas e na figura são representadas por “●”. Todas iscas não predadas permaneceram até o final da observação.

## 2.4 Análise dos Dados

Os dados foram processados no software  $R_{(2.9.0)}$  (R Development Core Team, 2009) onde foi construído modelo de regressão múltipla, utilizando o pacote **survival**<sub>(2.35–4)</sub> (Therneau & original R port by Thomas Lumley, 2009), com o tempo de exposição das iscas, como variável resposta e considerando como variáveis explicativas o número de predadores, o número de túneis e a distância média dos túneis ao ninho em cada parcela.

Utilizamos como distribuição de erros Weibull (para maiores detalhes, veja Crawley (2007)), assumindo um nível de significância de 0,05.

O modelo completo foi simplificado até o modelo mínimo adequado, seguindo rotina em “stepwise” (Venables & Ripley, 2002). Para tanto, foi utilizado como parâmetro o “AIC” (Akaike’s Information Criterion), de modo que o modelo que possuísse menor “AIC” seria melhor, portanto mantido.

### 3 Resultados

Foram encontrados 58 túneis ativos e duas espécies de térmitas e o número máximo de túneis ativos encontrado foi de 3. As espécies de térmitas encontradas foram *C. cyphegaster* Holmgren 1910 e *Nasutitermes ephratae* Holmgren 1910 sp1, identificados segundo Constantino (2002).

#### 3.1 O Número de Predadores de Térmitas

Foram encontrados 6 morfoespécies de formigas predando térmitas (tab. 1). As colônias possuem maior sobrevivência a predadores que forrageem em pequenos grupos, principalmente a distâncias mais próximas ao ninho (fig. 10 c), ou em menor número túneis que estejam a distâncias maiores do ninho, sobretudo quando expostos a predadores forrageando em grupos maiores (fig. 10 a).

Tabela 1: Lista de morfoespécies de formigas (Hymenoptera: Formicidae) coletados predando iscas de cupins vivos (Insecta: Isoptera), na área de Preservação Ambiental Pandeiros. Os morfotipos foram identificados segundo Fernández (2003).

Subfamília	Morfoespécies
Formicinae	<i>Camponotus</i> Mayr sp1
	<i>Camponotus</i> Mayr sp2
	<i>Camponotus</i> Mayr sp3
Dolichoderinae	<i>Dorymirmex</i> Mayr sp
Ponerinae	<i>Ectatomma</i> Smith sp1
Myrmicinae	<i>Pheidole</i> Westwood sp1

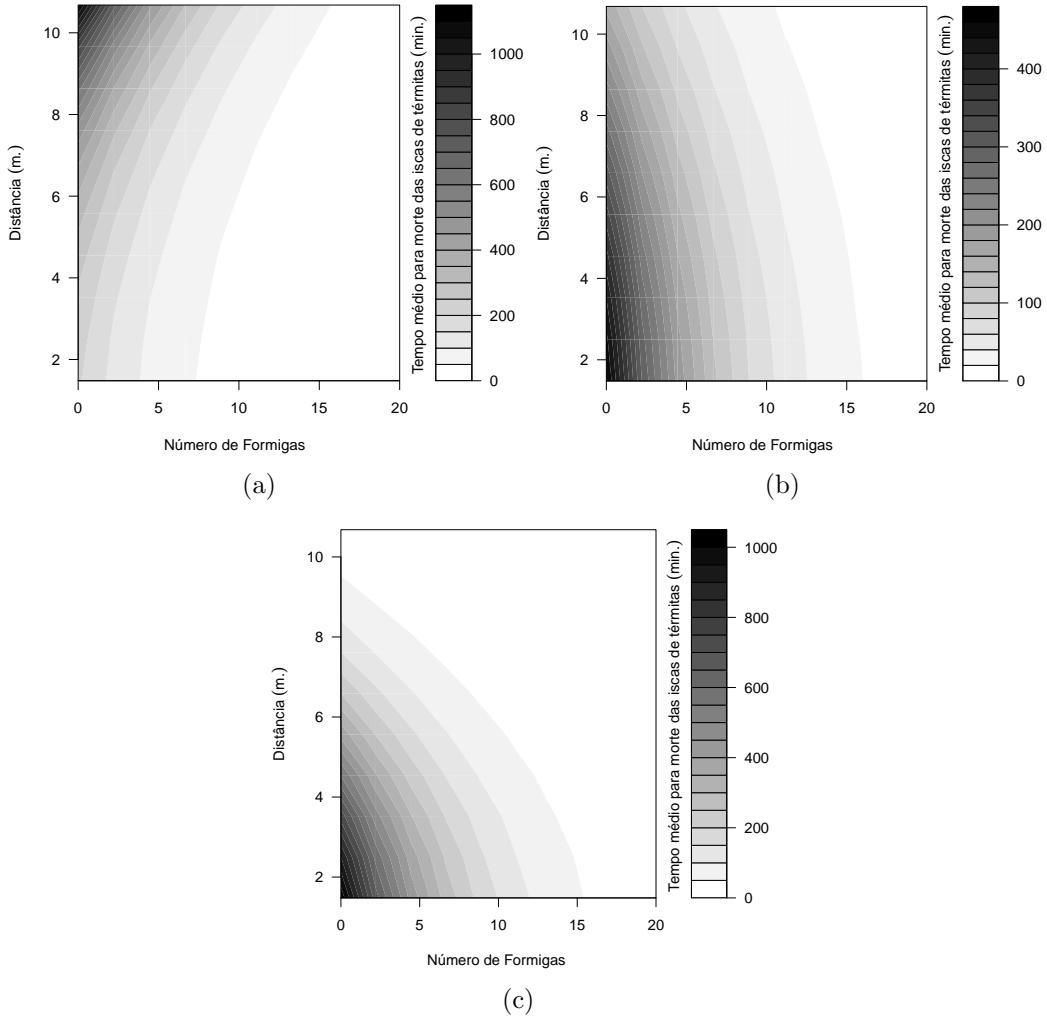


Figura 10: Tempo médio de morte de térmitas ( $\mu$ ) em relação ao número de predadores, em (a) em parcelas com número mínimo de túnel (1 túnel), (b) em parcelas com número médio de túneis (2 túneis) e (c) em parcelas com número máximo de túneis (3 túneis), a diferentes distâncias do ninho. Os parâmetros utilizados na construção destas figuras estão na tabela 3.

### 3.2 A Velocidade de Morte dos Térmitas por Predadores

O risco de morte dos térmitas não depende somente do número de predadores mas também da velocidade com que atacam os térmitas (tab. 2, fig. 10). O modo com que o número de sobreviventes é alterado ao longo do tempo ( $\alpha$ ), foi igual a 1,27551. Isto significa que a probabilidade de térmitas serem mortos é maior nos primeiros instantes de exposição a predadores.

Tabela 2: Análise de “deviance” do modelo mínimo adequado avaliando o efeito do número de predadores, o número de túneis ativos em troncos de árvores, e a distância média dos túneis ao ninho na velocidade que foram predadas as iscas de térmitas (sobrevivência) com distribuição de erros Weibull a um nível de significância de 0.05, assim  $P < 0,05 =^{**}$ ,  $P \geq 0,05 =^{ns}$ .

	GL*	“Deviance”	P	
Modelo Mínimo Adequado	4	1234,621	0,00	**
Distância <sup>2</sup>	1	0,401	0,53	ns
Número de Túneis	1	1,934	0,16	ns
Número Predadores	1	136,692	0,00	**
Distância <sup>2</sup> :Número de Túneis	1	9,104	0,00	**
Resíduos	1594			
Total	1598	1382,752		

GL\* significa: graus de liberdade.

Tabela 3: Parâmetros estimados a partir do modelo mínimo adequado avaliando o efeito do número de predadores, o número de túneis ativos em troncos de árvores, e a distância média dos túneis ao ninho na velocidade que foram predadas as iscas de térmitas (sobrevivência).

	Coef.	Erro Padrão	z	p
(Intercept)	4,4444	0,42927	10,35	4,04e-25
Número de Túneis	0,8586	0,35704	2,40	1,62e-02
Número de Predadores	-0,1971	0,02652	-7,43	1,06e-13
Distância <sup>2</sup>	0,0398	0,01028	3,87	1,07e-04
Número de Túneis:Distância <sup>2</sup>	-0,0248	0,00796	-3,11	1,85e-03
Log(scale)	-0,2434	0,09334	-2,61	9,13e-03

A taxa de decaimento do número de sobreviventes( $\hat{\alpha}$ ) foi 0,27551 (para maiores detalhes veja seção 2.3), implicando que a cada 1 unidade de variação no tempo de exposição dos térmitas reduz em 27.551% o número de forrageadores sobreviventes. Assim, concluímos que existe um acréscimo na densidade do risco nos primeiros instantes de exposição dos térmitas a predadores. Deste modo, térmitas saem do ninho mesmo em situações em que os riscos aumentem inicialmente, reduzindo o número de túneis em riscos maiores (fig. 10).

A sobrevivência dos térmitas é maior próximo ao ninho, locais onde tem construído maior número de túneis (fig. 11), reduzindo esta sobrevivência medida em que se distancia do ninho. Por outro lado, menor número de túneis favorece a sobrevivência em túneis mais distantes, com maior velocidade de morte próximo ao ninho (fig. 11). Este padrão não é alterado quando há aumento do número de predadores, porém com aumento do número de predadores há redução do tempo de sobrevivência (fig. 11, tab. 2).

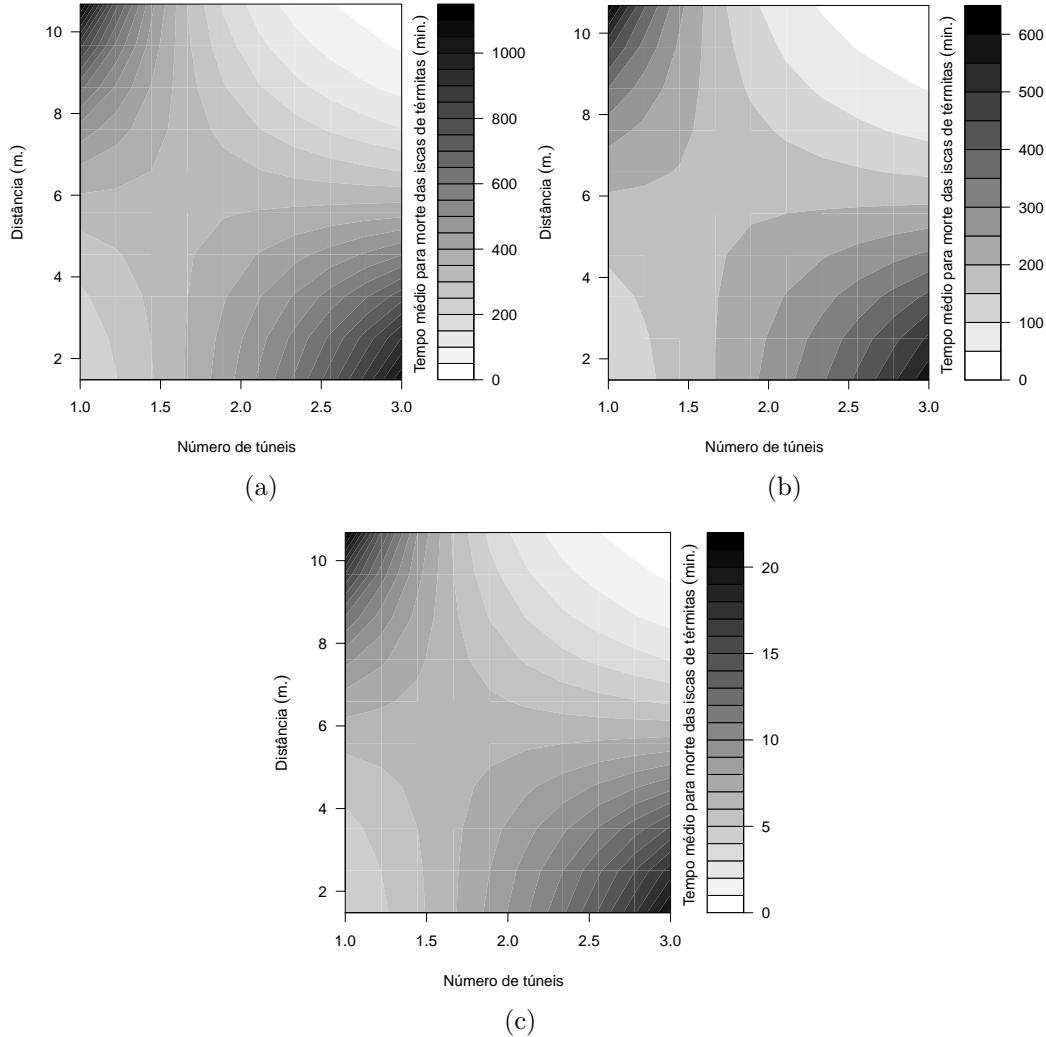


Figura 11: Tempo médio de morte de térmitas ( $\mu$ ) em relação ao número de túneis, em (a) número mínimo de predadores (0 predador), (b) número médio de predadores (3 predadores) e (c) a número máximo de predadores (20 predadores), a diferentes distâncias do ninho. Os parâmetros utilizados na construção destas figuras estão na tabela 3.

## 4 Discussão

A necessidade de selecionar novos recursos a distâncias cada vez maiores já foi observada em outros organismos por Krebs et al. (1974). Normalmente este padrão se relaciona a locais com baixa disponibilidade de recursos ou a recursos efêmeros. Outro fator importante seria o modo com que os organismos se locomovem até o recurso ou a agilidade com que retornam ao ponto inicial. A velocidade com que retornam ao ninho reduz a taxa de ataques, ou predadores prefiram presas maiores em virtude dos custos de perseguição (Schoener, 1979). Assim castas mais ágeis favorecem uma redução nos custos associados a sobrevivência individual resultando em uma maior sobrevida e menores investimentos em reposição de indivíduos para o trabalho (fig. 11).

Emlen (1966) faz menção de que a carência alimentar estimula a polifagia, Krebs et al. (1974, 1977) sugerem que em habitats com pequena disponibilidade de recursos ou com recursos com menor qualidade, os predadores forrageiam por mais tempo ou em áreas maiores, o que justificaria uma baixa seletividade dos termitas pelos recursos ofertados. A permanência de termitas nestes locais é viável somente com a contribuição dos compostos nitrogenados oriundos de simbiontes (Prestwich et al., 1980). Neste sentido, a polifagia de recursos com menor qualidade de modo complementar com-

pensaria a necessidade de selecionar novos recursos que possuam todos os nutrientes.

Os predadores possuem menor crescimento populacional quando os seus custos digestivos são mais altos (Rapport & Turner, 1975), considerando a inespecificidade enzimática que torna mais lento e oneroso o processo de assimilação de alimentos por predadores. Assim, o volume de presas a ser consumidas tende a ser maior como método compensatório. Não avaliamos a preferência alimentar dos predadores, porém, observamos formigas predando térmitas (tab. 1), algumas descritas na literatura como sendo inquilinas ou termitófilas (Lubin & Montgomery, 1981), e onívoras e/ou generalistas (Holt & Greenslade, 1979). Este fato pode estar relacionado com a carência de compostos nitrogenados nestes habitats (Fagan, 1997; Coll & Guershon, 2002) e os térmitas representarem um suprimento alimentar complementar.

Longhurst et al. (1979) observaram que formigas (*Decamoniun uelense* (Sanstchi)) inicialmente avaliavam suas presas por antenação e posteriormente recrutavam demais forrageadores. Nos primeiros instantes, pequeno número de térmitas era predado, após algum tempo, aumentou o número de formigas recrutadas e por isto o número de térmitas predados aumentou. Posteriormente, muitas formigas voltaram do recrutamento sem térmitas mesmo existindo a presa. Baseando neste fato e em nossos dados, supomos que existe de um nível de sobrevivência ótimo para térmitas como observado em outros táxons (Sillen-Tullberg & Leimar, 1988). O padrão quadrático observado na sobrevivência ao longo da distância (tab. 2) se refere a otimização da sobrevivência dos forrageadores em relação ao número de túneis construídos. Deste modo, a sobrevivência dos térmitas pode estar re-

lacionada à eficiência com que os predadores selecionam e/ou interceptam suas presas (Rapport & Turner, 1975) e a mecanismos que a colônia possua que minimizem este efeito. Assim, a presença de predadores com especializações que favoreçam a predação resultaria em menor tempo de captura das presas, e por consequência, maior risco de morte dos térmitas (fig. 10). Este fato pode representar: 1) Os térmitas percebem os predadores em grupos de diferentes tamanhos, porém possuem estratégias para defesa e/ou fuga com maior velocidade quando o risco aumente e 2) Grupos de forrageadores de térmitas não são hábeis para detectar grupos pequenos de predadores.

Predadores em grupos pequenos podem representar um custo per capita (por unidade de tempo) (fig. 11) maior para térmitas forrageando a pequenas distâncias, porém, conferir maior tempo para fuga ou serem ignorados e os térmitas continuarem forrageando (fig. 10). No entanto, para térmitas utilizar recursos mais distantes seus requerimentos serão necessariamente maiores (Schoener, 1971). O tipo do recrutamento é a proporcional a qualidade quantidade de recursos, bem como o tamanho da colônia (Jaffe & Deneubourg, 1992). Deste modo, recursos mais distantes do ninho são visitados por grupos maiores, e provavelmente em menor número de ciclos diários em função da saciação (Schoener, 1979).

Os grupos de predadores pequenos podem ser confrontados pelos soldados e resultar em maior sobrevivência do grupo de térmitas. Quando o grupo de predadores é maior como encontrado em processos migratórios (Longhurst et al., 1978), a sobrevivência pode se referir a maior preparo para defesa ou maior agilidade na fuga. Já em ataques de grupos de predadores em grupos menores os térmitas ignoram ou continuam forrageando (fig. 10). Porém, ataques intensos e instantâneos ( $\hat{\alpha}$ ) acabam por comprometer o

uso daquele recurso por morte do forrageadores (fig 10). Ataques em menor intensidade permitem a fuga de forrageadores que depositam feromônio na trilha retornando ao ninho (Traniello, 1982; Affolter & Leuthold, 2000).

O risco per capita (por unidade de tempo) em recursos mais distantes do ninho pode ser menor mas com um tempo de contração superior, resultando em maior exposição a predadores, em menor número porém com ataques constantes. Isto porque o número de operários é diretamente ligado a qualidade ou abundância do recurso, porém o número de soldados pode não ser proporcional ao número de forrageadores. Por outro lado, o aumento no tamanho do grupo sugere um acréscimo na vigilância, o que favorecia uma fuga mais ágil, mesmo que grupos maiores de forrageadores possam ser encontrados com maior facilidade por predadores.

Hábitats onde exista menor custo por predação podem possibilitar o retorno de um maior número de forrageadores, no entanto, em locais onde o risco de forragear fora do ninho seja maior, um menor número de soldados retorna ao ninho e a necessidade de buscar recursos fica mais onerosa por demandar outros forrageadores. Em habitats com recursos efêmeros existe a necessidade de utilizar maior número de recursos, e já foi documentado por Lee et al. (2008) este custo seja maior.

Os recursos mais distantes utilizados podem possuir maior qualidade ou quantidade, portanto sua exploração demanda recrutamento de mais operários, resultando em maior gasto de tempo para o forrageio. Neste sentido a trilha terá um calibre maior favorecendo o trânsito de maior número de cupins e poder reduzir a exposição a forrageadores. O risco per capita será maior quando o térmita estiver mais distante do ninho, embora permaneça um maior número de forrageadores, o tempo de exposição será maior. O

contrário do observado próximo ao ninho, em que o risco per capita de ser selecionado pelo predador é alto mas minimizado com um menor tempo de recrutamento dos soldados, por a distância ser menor.

Espécies que tenham polimorfismo na casta de soldados poderiam ter estes custos reduzidos por dois motivos: por reduzir a mortalidade por predação, como proposto por Casarina et al. (2008), ou como meio de reduzir os custos energéticos por deslocamento a áreas maiores (MacNab, 1963; Eggleton et al., 1998), reduzindo os custos de ida e retorno ao ninho. A energia utilizada na movimentação é maior em organismos com maior peso corporal (Eggleton et al., 1998). Assim, selecionar e manter em uso os recursos pode exigir se submeter a alta pressão por predadores e este custo aumenta quando os térmitas ficam mais expostos, obrigando inclusive o uso de outros recursos, mais pobres ou com menor atratividade.

Por outro lado, uma busca de recursos é necessária mesmo em situações com risco (McNamara & Houston, 1997). O uso de recursos a distâncias maiores implica em dispor maior quantidade de energia para ir ao recurso e voltar ao ninho (Andersson, 1978), sobretudo por parte dos operários que trazem consigo recursos adquiridos no forrageio. Aumentando a área de forrageio, aumenta a chance de contato com predadores. Assim, a seleção de recursos não é comprometida só por evitação de predadores como sugerido por Korb & Linsenmair (2002), mas pelo não retorno dos forrageadores predados que não depositam feromônio na trilha no retorno ao ninho. Quando o contato com o predador não é letal para o forrageador, forragear a distâncias maiores consome mais energia. Neste sentido, os custos de reprodução serão aumentados mesmo se os térmitas não forem predados, já que maior necessidade de energia demanda mais trabalho e insetos que

trabalham mais têm uma expectativa de vida inferior aos demais (Schmid-Hempel & Wolf, 1988).

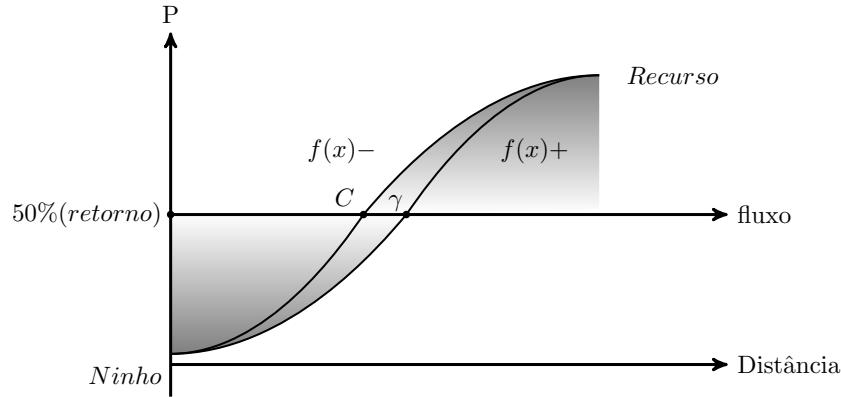


Figura 12: Função de ida e retorno de cupins do ninho ao recurso. Modelo adaptado de (Medeiros et al., 1998) para propor mecanismo de controle na estratégia de manutenção da atividade em túneis de térmitas, onde  $f(x)+$  corresponde a curva de infiltração no território de forrageio e  $f(x)-$ , a curva de drenagem dos forrageadores do sítio de forrageio ao ninho, e “ $\gamma$ ” sendo a diferença do tempo de contração e infiltração dos forrageadores ao ninho, provavelmente por limitações no recrutamento de soldados, aumentando a medida em que se utiliza recursos ligados por túneis bifurcados e/ou mais distantes.

As causas de um aumento no tempo de resposta imediato a predadores (“ $\gamma$ ” da fig. 12) pode ser maior se o sistema de recrutamento for autocrático (Jaffe et al., 1985), como observado em *Nasutitermes corniger* e *Nasutitermes ephratae* por Andara et al. (2004) e sugerido por (Traniello, 1981), já Longhurst et al. (1979) observaram que térmitas reconhecem predadores através de antenação e inicialmente não emitem feromônio de alarme. Em espécies com recrutamento democrático, o tempo de recrutamento dos soldados pode ser o mesmo do observado para operários, e o “ $\gamma$ ” resultar de problemas de comunicação intra ou intercastas. Ou ainda, quando estiver mais de um sítio alimentar sendo usado, podendo ocorrer limitações no encontro do grupo de forrageadores atacado. Assim, o tempo de resposta

a predadores é maior a uma distância maior do ninho, deixando o flanco mais exposto e susceptível a ataques intensos ou em massa de predadores. Os túneis mais próximos ao ninho terão um intervalo de tempo menor no recrutamento de soldados em relação aos túneis mais distantes. Os soldados poderiam possuir maior aptidão em recrutar outros soldados por possuir maior infiltração e drenagem no túnel. Deste modo, o número ótimo de forrageadores proposto por Goss et al. (1989) seja válido para soldados de térmitas. Em ambos o movimentos, de ida ao recurso e retorno ao ninho e a diferença no tempo gasto (fig. 12) e pode estar associado a eventos ocorridos no interior do túnel.

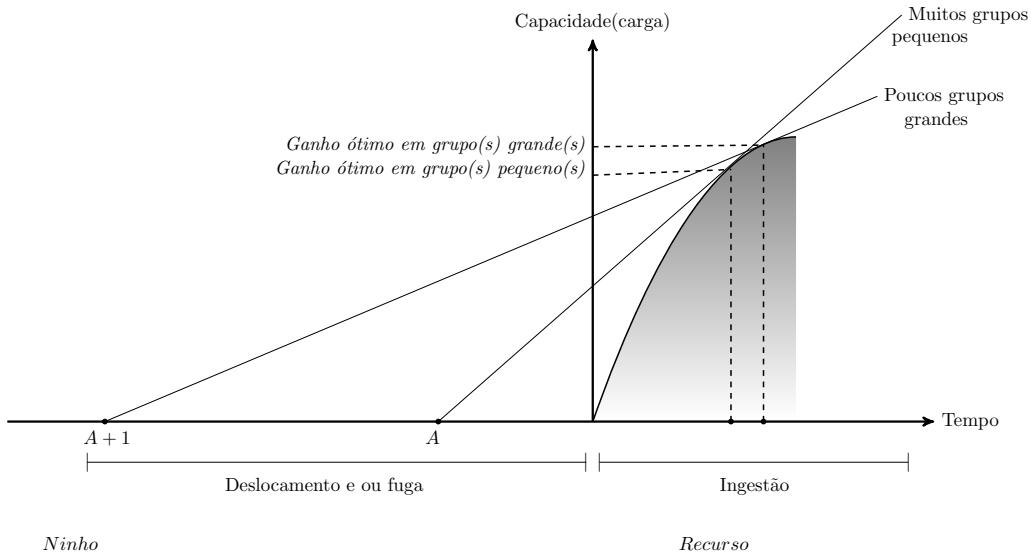


Figura 13: A demanda de recursos da colônia pode ser suprida por muitos túneis próximo ao ninho ou poucos túneis a distâncias maiores do ninho. Em habitats com recursos de menor volume e/ou qualidade esta estratégia se torna mais eficiente em relação aos custos de predação. Modelo adaptado de (Charnov & Parker, 1995).

O investimento reprodutivo pela necessidade de buscar novos recursos, principalmente em carência é limitado pela presença de formigas, sendo maior a probabilidade de admitir recursos pobres. Nestas circunstâ-

cias pode ocorrer uma plasticidade na escolha (Houston et al., 2007), sobretudo em maiores locais com recursos ofertados com menor volume. Este fato evidencia que para témitas é válido aferir que percebem o predador, podendo o ignorar (Brown, 1992) ou não, forrageando a distâncias maiores com estratégias diferentes.

## 5 Conclusões

A predação representa um custo reprodutivo e reduz a expectativa de vida de forrageadores.

Os habitats de destino de movimentos migratórios de formigas predadoras de térmitas oferecem maior risco para térmitas forrageadores.

Ocorre maior probabilidade de encontro de encontro de túneis ativos próximo ao ninho em função da pressão por predação.

## 6 Referências Bibliográficas

- Affolter, J. & Leuthold, R. H. (2000). Quantitative and qualitative aspects of trail pheromones in *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 47, 256–262.
- Allison, P. D. (1995). *Survival Analysis Using SAS: A Practical Guide*. Cary: NC: SAS Institute Inc. ISBN 1-55544-279-X.
- Andara, C., Issa, S., & Jaffe, K. (2004). Decision-making systems in recruitment to food for two nasutitermitinae (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, 44(1), 1–13.
- Andersson, M. (1978). Optimal foraging area: size and allocation of search effort. *Theoretical Population Biology*, 13(3), 397–409.
- Brown, J. S. (1992). Patch use under predation risk: I. models and predictions. *Annales Zoologici Fennici*, 29, 301–309.
- Casarina, F., Costa-Leonardo, A., & Arab, A. (2008). Soldiers initiate foraging activities in the subterranean termite, *Heterotermes tenuis*. *Journal of Insect Science*, 8(2), 1–5.
- Charnov, E. & Parker, G. A. (1995). Dimensionless invariants from foraging theory's marginal value theorem. *Population Biology*, 92(February), 1446–1450.

- Charnov, E. L. (1976). Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology, 9*(2), 129–136.
- Coll, M. & Guershon, M. (2002). Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plan and prey diets. *Annual Review Entomology, 47*, 267–297.
- Constantino, R. (2002). An illustrated key to neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. *Magnolia Press, 67*, 1–40.
- Crawley (2007). *The R Book*. Jhon Willey & Sons, Ltd.
- Creel, S. & Christianson, D. (2008). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution, 23*(4), 194–201.
- Dangerfield, J. M., McCarthy, T. S., & Ellery, W. N. (1998). The mound-building termite *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer. *Journal of Tropical Ecology, 14*(4), 507–520.
- DeHeer, C., Backus, V., & Herbers, J. (2001). Sociogenetic responses to ecological variation in the ant *Myrmica punctiventris* are context dependent. *Behavioral Ecology Sociobiology, 49*, 375–386.
- Eggleton, P., Davies, R. G., & Bignell, D. E. (1998). Body size and energy use in termites (Isoptera): the responses of soil feeders and wood feeders differ in a tropical forest assemblage. *Oikos, 81*(3), 525–530.
- Emlen, J. M. (1966). The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist, 100*, 611–617.
- Fagan, W. F. (1997). Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *The American Naturalist, 150*(5), 554–567.

- Fernández, F. (Ed.). (2003). *Introducción a las Hormigas de la región Neotropical*. Bogotá, Colombia.: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Gonçalves, T. T., Reis-Júnior, R., Desouza, O., & Ribeiro, S. P. (2005). Predation and interference competition between ants and arboreol termites. *Sociobiology*, 46(2), 409–419.
- Goss, S., Deneubourg, J. L., Pasteels, J. M., & Josens, G. (1989). A model of noncooperative foraging in social insects. *The American Naturalist*, 134(2), 273–287.
- Hassel, M. P. & Southwood, T. R. E. (1978). Foraging strategies of insects. *Annual Review of Ecological and Systematics*, 9, 75–98.
- Holt, J. A. & Greenslade, P. (1979). Ants (Hymenoptera: Formicidae) in mounds of *Amithermes laurensis* (Isoptera: Termitidae). *Journal Austral Entomology Society*, 18, 349–361.
- Houston, A. I., McNamara, J. M., & Steer, M. D. (2007). Violations of transitivity under? fitness maximization. *Biology Letters*, 3, 365–367.
- Jaffe, K. & Deneubourg, J. (1992). On foraging, recruitment systems and optimum number of scouts in eusocial colonies. *Insects Sociaux*, 29, 201–213.
- Jaffe, K., Villegas, G., Colmenares, ., Puche, H., Zabala, N. A., Alvarez, M. I., & Navarro, J.G.and Pino, E. (1985). Two different decision-marking systems in recruitment to food ant societies. *Behavioral*, 92, 9–21.
- Jones, J. A. (1990). Termites, soil fertility and carbon cycling in dry tropical africa: A hypothesis. *Journal of Tropical Ecology*, 6(3), 291–305.

- Kay, A. (2004). The relative availabilities of complementary resources affect the feeding preferences of ant colonies. *Behavioral Ecology*, 15, 63–70.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (2001). The causes of spatial patterning of mounds a fungus-cultivating termite: results from nearest-neighbour analysis and ecological studies. *Oecologia*, 127, 324–333.
- Korb, J. & Linsenmair, K. E. (2002). Evaluation of predation risk in the collectively foraging termite *Macrotermes bellicosus*. *Insectes Sociaux*, 49, 264–269.
- Krebs, J. R., Erichsen, J. T., Webber, M. I., & Charnov, E. L. (1977). Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour*, 25(1), 30–38.
- Krebs, J. R., Ryan, J. C., & Charnov, E. L. (1974). Hunting by expectation or optimal foraging? A study of patch use by chickadees. *Animal Behaviour*, 22, 953–964.
- Lee, S.-H., Bardunias, P., & Su, N.-Y. (2008). Two strategies for optimizing the food encounter rate of termite tunnels simulated by a lattice model. *Ecological Modelling*, 213, 381–388.
- Leponce, M., Roisin, Y., & Pasteels, J. M. (1997). Structure and dynamics of the arboreal termite community in new guinean coconut plantations. *Biotropica*, 29(2), 193–203.
- Levings, S. C. & Adams, E. S. (1984). Intra-and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in a panamanian mangrove forest. *The Journal of Animal Ecology*, 53(3), 705–714.

- Lima, S. L. & Dill, L. M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospection. *Canadian Journal Zoology*, 68, 619–640.
- Longhurst, C., Johnson, R., & Wood, T. (1978). Predation by *Megaponera foetens* (fabr.) (Hymenoptera: Formicidae) on termites in the nigerian southern guinea savanna. *Oecologia*, 32, 101–107.
- Longhurst, C., Johnson, R. A., & Wood, T. G. (1979). Foraging, recruitment and predation by *Decamorium uelense* (Sanstchi) (Formicidae: Myrmicinae) on termites in southern guinea savanna, Nigeria. *Oecologia*, 38, 83–91.
- Lubin, Y. D. & Montgomery, G. G. (1981). Defenses of *Nasutitermes* termites (Isoptera, Termitidae) against tamandua anteaters (Edentata, Myrmecophagidae). *Biotropica*, 13, 66–76.
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. (1966). On optimal use a patchy environment. *The American Naturalist*, 100, 603–609.
- MacNab, B. K. (1963). Bioenergetics and the determination of home range size. *The American Naturalist*, 97, 133–140.
- McNamara, J. M. & Houston, A. I. (1997). Currencies for foraging based on energetic gain. *The American Naturalist*, 150(5), 603–617.
- Medeiros, B., Marchesin, D., & Leme, P. P. (1998). Hysteresis in two-phase flow: a simple mathematical model. *Computational and Applied Mathematics*, 17(1), 81–99.

- Messenger, M., Su, N.-Y., Husseneder, C., & Grace, J. (2005). Elimination and reinvasion studies with *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) in Louisiana. *Journal Economy Entomology*, *98*(3), 916–929.
- Moura, F., Vasconcellos, A., Araújo, V., & Bandeira, A. (2006). Seasonality in foraging behaviour of *Constrictotermes cyphergaster* (termitidae, nasutitermitinae) in the caatinga of northeastern brazil. *Insectes Sociaux*, *53*, 472–479.
- Norberg, R. (1977). An ecological theory on foraging time and energetics and choice of optimal food–searching method. *Journal of Animal Ecological*, *46*, 511–529.
- Piantadosi, S. & Crowley, J. (1995). An implicitly defined parametric model for censored survival data and covariates. *Biometrics*, *51*(1), 249–258.
- Prestwich, G. D., Bentley, B. L., & Carpenter, E. L. (1980). Nitrogen sources for neotropical nasute termites: fixation and selective foraging. *Oecologia*, *46*, 387–401.
- Pyke, G. H., Pulliam, H. R., & Charnov, E. L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology*, *52*(2), 137–154.
- R Development Core Team (2009). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>.
- Rapport, D. J. (1980). Optimal foraging for complementary resources. *American Naturalistic*, *116*, 324–346.

- Rapport, D. J. & Turner, J. E. (1975). Feeding rates and population growth. *Ecology*, 56, 942–949.
- Redford, K. H. (1984). The termitaria of *Cornitermes cumulans* (isoptera, termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica*, 16(2), 112–119.
- Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*, 43(1), 95–124.
- Schmid-Hempel, P. & Wolf, T. (1988). Foraging effort and life span of workers in a social insect. *Journal of Animal Ecology*, 57(2), 509–521.
- Schoener, T. (1979). Generality of the size-distance relation in models of optimal feeding. *American Naturalist*, 114(6), 902–914.
- Schoener, T. W. (1969). Models of optimal size of solitary predators. *The American Naturalist*, 103, 277–313.
- Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 369–404.
- Sillen-Tullberg, B. & Leimar, O. (1988). The evolution of gregariousness in distasteful insects as a against predators. *The American Naturalist*, 132(5), 723–734.
- Su, N.-Y. (2005). Directional change in tunneling of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in response to decayed wood attractants. *Journal of Economic Entomology*, 98(2), 471–75.

- Sundell, J., Dudek, D., Klemme, I., Koivisto, E., Pusenius, J., & Ylñen, H. (2004). Variation in predation risk and vole feeding behaviour: a field test of the risk allocation hypothesis. *Oecologia*, 139, 157–162.
- Therneau, T. & original R port by Thomas Lumley (2009). *survival: Survival analysis, including penalised likelihood*. R package version 2.35-4.
- Thorne, B. (1997). Evolution of eusociality in termites. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 27–54.
- Thorne, B. L. (1982). Termite–termite interactions: Workers as an agonistic caste. *Psyche*, 89, 133–150.
- Thorne, B. L., Haverty, M., & Benzing, D. (1996). Associations between termites and bromeliads in two dry tropical habitats. *Biotropica*, 28(4), 781–785.
- Traniello, J. A. (1981). Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Population Biology*, 78(3), 1976–1979.
- Traniello, J. F. A. (1982). Recruitment and orientation components in a termite trail pheromone. *Naturwissenschaften*, 69, 343–345.
- Venables, W. N. & Ripley, R. B. (2002). *Modern Applied Statistical with S* (Fourth Edition ed.). New York: Springer. ISBN:0-387-95457-0.

## Anexos

### 7 Código Fonte e Resultado da Análise Estatística

```

> dados <- read.table("predacao-final.csv", header = TRUE)
> attach(dados)

> library(survival)
> m.full <- survreg(Surv(tempo, censor) ~ distancia * numtuneis *
+     numeroAnts + I(distancia^2) * numtuneis * numeroAnts)
> m.nulo <- survreg(Surv(tempo, censor) ~ 1)
> library(MASS)
> modeloStep <- stepAIC(m.full, k = 3.84, trace = 2,
scope = list(lower = m.nulo, upper = m.full), direction = "both")

Start: AIC=1277.23
Surv(tempo, censor) ~ distancia * numtuneis * numeroAnts +
    I(distancia^2) * numtuneis * numeroAnts

                                         Df      AIC
- numtuneis:numeroAnts:I(distancia^2)  1 1275.0
- distancia:numtuneis:numeroAnts       1 1275.3
<none>                               1277.2

Step: AIC=1274.95
Surv(tempo, censor) ~ distancia + numtuneis + numeroAnts +
    I(distancia^2) + distancia:numtuneis + distancia:numeroAnts+
    numtuneis:numeroAnts + numtuneis:I(distancia^2) +
    numeroAnts:I(distancia^2) + distancia:numtuneis:numeroAnts

```

	Df	AIC
- distancia:numtuneis:numeroAnts	1	1272.6
- numtuneis:I(distancia^2)	1	1272.6
- numeroAnts:I(distancia^2)	1	1272.8
<none>		1275.0
+ numtuneis:numeroAnts:I(distancia^2)	1	1277.2

Step: AIC=1272.56

```
Surv(tempo, censor) ~ distancia + numtuneis + numeroAnts +
  I(distancia^2) + distancia:numtuneis + distancia:numeroAnts
  + numtuneis:numeroAnts + numtuneis:I(distancia^2) +
  numeroAnts:I(distancia^2)
```

	Df	AIC
- distancia:numtuneis	1	1268.8
- numtuneis:numeroAnts	1	1268.9
- numtuneis:I(distancia^2)	1	1269.0
- distancia:numeroAnts	1	1270.2
- numeroAnts:I(distancia^2)	1	1270.3
<none>		1272.6
+ distancia:numtuneis:numeroAnts	1	1275.0
+ numtuneis:numeroAnts:I(distancia^2)	1	1275.3

Step: AIC=1268.77

```
Surv(tempo, censor) ~ distancia + numtuneis + numeroAnts +
  I(distancia^2) + distancia:numeroAnts + numtuneis:numeroAnts
  + numtuneis:I(distancia^2) + numeroAnts:I(distancia^2)
```

	Df	AIC
- numtuneis:numeroAnts	1	1265.1
- distancia:numeroAnts	1	1266.4
- numeroAnts:I(distancia^2)	1	1266.5
<none>		1268.8
+ numtuneis:numeroAnts:I(distancia^2)	1	1272.3
+ distancia:numtuneis	1	1272.6
- numtuneis:I(distancia^2)	1	1273.6

Step: AIC=1265.07

```
Surv(tempo, censor) ~ distancia + numtuneis + numeroAnts +
  I(distancia^2) + distancia:numeroAnts +
  numtuneis:I(distancia^2) + numeroAnts:I(distancia^2)
```

Df	AIC
----	-----

```

- distancia:numeroAnts      1 1263.6
- numeroAnts:I(distancia^2) 1 1263.9
<none>                      1265.1
+ numtuneis:numeroAnts     1 1268.8
+ distancia:numtuneis      1 1268.9
- numtuneis:I(distancia^2) 1 1269.9

```

Step: AIC=1263.63

```

Surv(tempo, censor) ~ distancia + numtuneis + numeroAnts +
I(distancia^2) + numtuneis:I(distancia^2) +
numeroAnts:I(distancia^2)

```

	Df	AIC
- numeroAnts:I(distancia^2)	1	1260.3
- distancia	1	1260.5
<none>		1263.6
+ distancia:numeroAnts	1	1265.1
+ numtuneis:numeroAnts	1	1266.4
+ distancia:numtuneis	1	1267.3
- numtuneis:I(distancia^2)	1	1267.6

Step: AIC=1260.28

```

Surv(tempo, censor) ~ distancia + numtuneis + numeroAnts +
I(distancia^2) + numtuneis:I(distancia^2)

```

	Df	AIC
- distancia	1	1257.7
<none>		1260.3
+ numtuneis:numeroAnts	1	1262.8
+ numeroAnts:I(distancia^2)	1	1263.6
+ distancia:numtuneis	1	1263.9
+ distancia:numeroAnts	1	1263.9
- numtuneis:I(distancia^2)	1	1266.7
- numeroAnts	1	1392.6

Step: AIC=1257.66

```

Surv(tempo, censor) ~ numtuneis + numeroAnts + I(distancia^2) +
numtuneis:I(distancia^2)

```

	Df	AIC
<none>		1257.7
+ numtuneis:numeroAnts	1	1259.5
+ distancia	1	1260.3

```
+ numeroAnts:I(distancia^2) 1 1260.5
- numtuneis:I(distancia^2) 1 1262.9
- numeroAnts 1 1396.5
```

Análise de “deviance” do modelo mínimo adequado, onde “**numtuneis**” se refere ao número de túneis, “**numeroAnts**” significa número de predadores e “**distancia**” se refere a distância média que os túneis estavam situados do ninho.

```
> anova(modeloStep)
```

	Df	Deviance	Resid. Df	-2*LL	P(> Chi )
NULL	NA	NA	1598	1382.752	NA
numtuneis	1	1.969505	1597	1380.783	1.605004e-01
numeroAnts	1	119.956746	1596	1260.826	6.465520e-28
I(distancia^2)	1	17.100775	1595	1243.725	3.544784e-05
numtuneis:I(distancia^2)	1	9.104300	1594	1234.621	2.550092e-03

```
> summary(modeloStep)
```

Parâmetros estimados a partir do modelo mínimo adequado utilizados na plotagem das figuras.

Call:

```
survreg(formula = Surv(tempo, censor) ~ numtuneis + numeroAnts +
I(distancia^2) + numtuneis:I(distancia^2))
```

	Value	Std. Error	z	p
(Intercept)	4.4444	0.42927	10.35	4.04e-25
numtuneis	0.8586	0.35704	2.40	1.62e-02
numeroAnts	-0.1971	0.02652	-7.43	1.06e-13
I(distancia^2)	0.0398	0.01028	3.87	1.07e-04
numtuneis:I(distancia^2)	-0.0248	0.00796	-3.11	1.85e-03
Log(scale)	-0.2434	0.09334	-2.61	9.13e-03

Scale= 0.784

Weibull distribution

Loglik(model)= -617.3 Loglik(intercept only)= -691.4

Chisq= 148.13 on 4 degrees of freedom, p= 0

Number of Newton-Raphson Iterations: 9

n= 1600