

POLIMORFISMO E POLIETISMO NA LINHA ÁPTERA DO CUPIM *Nasutitermes
corniger* (ISOPTERA: TERMITIDAE)

VICTOR LUIZ DE SOUZA LIMA

UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE
DARCY RIBEIRO

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ
MAIO – 2013

POLIMORFISMO E POLIETISMO NA LINHA ÁPTERA DO CUPIM *Nasutitermes
corniger* (ISOPTERA: TERMITIDAE)

VICTOR LUIZ DE SOUZA LIMA

“Tese apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Produção Vegetal.”

Orientador: Prof. Omar E. Bailez

CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ

MAIO - 2013

FICHA CATALOGRÁFICA

Preparada pela Biblioteca do CCTA / UENF 080/2013

Lima, Victor Luiz de Souza

Polimorfismo e polietismo na linha áptera do cupim *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae) / Victor Luiz de Souza Lima. – 2013.
74 f. : il.

Orientador: Omar Eduardo Bailez.

Tese (Doutorado - Produção Vegetal) – Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. Campos dos Goytacazes, RJ, 2013.

Bibliografia: f. 69 – 74.

1. Cupim arborícola 2. Divisão de trabalho 3. Morfometria 4. Nasutitermitinae 5. Nasuto I. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias. II. Título.

CDD – 632.65736
595.736

POLIMORFISMO E POLIETISMO NA LINHA ÁPTERA DO CUPIM *Nasutitermes
corniger* (ISOPTERA: TERMITIDAE)

VICTOR LUIZ DE SOUZA LIMA

“Tese apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Produção Vegetal.”

Aprovada em 23 de maio de 2013

Comissão Examinadora:

Vinicius Siqueira Gazal e Silva (D.Sc., Produção Vegetal) - UFRRJ/PRODOC

Prof. Ana Maria M. Viana-Bailez (D.Sc., Biologia do Comportamento) - UENF

Prof. Arrilton Araújo de Souza (D. Sc., Biologia do Comportamento) - UFRN

Prof. Omar E. Bailez (D. Sc., Biologia do Comportamento) - UENF
(Orientador)

Aos meus pais Tidy e Penha,
e aos meus irmãos, Alex e Elisa,
pelo tempo que deixamos de estar juntos e por me estimularem a viver, lutar e
aprender, com amor.

Dedico

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Omar Bailez pela amizade, ensinamentos durante o curso, pela paciência, discussão do trabalho, sugestões e incentivo no trabalho experimental da tese;

Ao Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal e ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro pela oportunidade concedida;

À Profa. Ana Maria Viana-Bailez pela amizade, coorientação, ajuda e ensinamentos durante o curso, permitindo a realização desta tese;

Aos amigos Hildefonso Souza, Fabíola Endringer, Shênia Silva e Vinicius Gazal pela ajuda e sugestões nos experimentos e pelos hilariantes momentos de convivência fora do laboratório;

Aos amigos Alexandre Almeida, Arli de Fátima, Thalles Matoso, Gabriela Tatagiba, Karla Malaquias e Denise Moreira pelo ótimo convívio no laboratório e pelo companheirismo nas horas de lazer;

Aos amigos Enio Vaz, Pablo Cabral, Bruna Guedes, Luiza Furtado, Cintia Machado e Cintia Bremenkamp pela companhia, amizade e apoio em todos os momentos;

Aos professores do LEF, Richard Samuels e Gilberto Albuquerque pelos conhecimentos repassados durante as disciplinas, empréstimo de equipamentos para os experimentos e pela generosa ajuda quando necessitei;

À secretária Rita, pela pronta ajuda sempre que precisei;

A Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro-FAPERJ pelo auxílio financeiro concedido ao projeto;

E a todos aqueles que participaram em algum momento deste projeto, meus sinceros agradecimentos.

“Quanto mais me elevo, menor fico aos olhos de quem não sabe voar.”

Friedrich Nietzsche.

SUMÁRIO

SUMÁRIO	V
RESUMO	VII
ABSTRACT	IX
1. INTRODUÇÃO	11
2. REVISÃO DE LITERATURA	14
2.1. Cupins	14
2.2. <i>Nasutitermes corniger</i>	16
2.3. Organização Social	17
2.4. Polietismo.....	20
3. TRABALHOS	24
3.1. POLIMORFISMO DE CASTA DA LINHA ÁPTERA DO CUPIM NEOTROPICAL <i>Nasutitermes corniger</i> (MOTSCHULSKY) (ISOPTERA, TERMITIDAE)	24
RESUMO.....	24
ABSTRACT	25
INTRODUÇÃO	26
MATERIAL E MÉTODOS	27
RESULTADOS.....	28
DISCUSSÃO	35
RESUMO E CONCLUSÕES	37
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	37
3.2 POLIETISMO ASSOCIADO AO POLIMORFISMO NA CASTA OPERÁRIO E SOLDADO DE <i>Nasutitermes corniger</i> (MOTSCHULSKY) (ISOPTERA, TERMITIDAE)	40
RESUMO.....	40
ABSTRACT	41

INTRODUÇÃO	42
MATERIAL E MÉTODOS	44
RESULTADOS	47
DISCUSSÃO	59
RESUMO E CONCLUSÕES	64
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	65
4. RESUMO E CONCLUSÕES	69
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	70

RESUMO

LIMA, Victor Luiz de Souza; D.Sc. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Março de 2013. POLIMORFISMO E POLIETISMO NA LINHA ÁPTERA DO CUPIM *Nasutitermes corniger* (ISOPTERA: TERMITIDAE). Orientador: Omar Eduardo Bailez. Coorientadora: Ana Maria Matoso Viana-Bailez.

Em uma primeira etapa foi determinada a diversidade morfológica de indivíduos das castas da linha áptera em *Nasutitermes corniger*. Amostras de cupins coletados de ninhos de *N. corniger* foram separadas em grupos: estágios larvais, operários e soldados. Uma análise morfométrica foi realizada nos indivíduos em base a: largura da cabeça, e comprimento de metatibia, antena e tórax. Os dados foram submetidos a uma análise discriminante e diferentes tipos morfológicos foram confirmados em cada grupo. Em uma segunda etapa foram realizados dois experimentos. No primeiro determinou-se a proporção de indivíduos dos distintos tipos morfológicos da casta operário e soldado encontrada em ninhos de *N. corniger*. No segundo experimento ninhos de *N. corniger* foram conectados a uma arena de forrageamento e nestas foram realizados testes nos quais foi avaliada a participação dos diferentes tipos morfológicos da casta operário e soldado em atividades envolvidas no processo de forrageamento de alimento. Com indivíduos da casta soldado foram realizados dois testes: 1) exploração inicial e 2) defesa da trilha de forrageamento. Com indivíduos da casta operário se realizaram três testes: 1) recrutamento inicial, 2) recrutamento em massa e 3) elaboração da trilha de fezes. A porcentagem de indivíduos dos tipos morfológicos que participaram das distintas atividades foi comparada com a porcentagem de indivíduos existente no ninho. Na primeira fase

do estudo determinou-se que a linha áptera de *N. corniger* apresenta um primeiro instar que logo dá origem a dois segundos instares larvais, um destes pequeno e outro grande. O segundo instar pequeno dá origem a uma linha menor de operários que possui três instares e o segundo instar grande dá origem a uma linha maior de operários que possui quatro instares. Na casta soldado se identificaram dois tipos morfológicos de pré-soldados e dois de soldados. Na segunda fase do estudo verifica-se que soldados pequenos participam em uma proporção significativamente superior que os soldados grandes na exploração inicial e na defesa da trilha de forrageamento. Essas proporções foram significativamente diferentes da constatada no ninho. Similarmente, na casta operário verifica-se que os indivíduos dos dois últimos instares da linha maior foram mais numerosos que os dos outros instares na fase de recrutamento inicial e em massa. A proporção de indivíduos destes instares foi significativamente diferente da proporção esperada de acordo com a porcentagem destes no ninho. Na elaboração da trilha de fezes, verifica-se que operários pequenos de segundo instar foram proporcionalmente mais abundantes na trilha que no ninho. A proporção de tipos de soldados e de operários observada em algumas atividades do comportamento de forrageamento foi diferente da constatada no ninho e indica a ocorrência de especialização na realização de algumas atividades durante o comportamento de forrageamento. Neste trabalho demonstrase a existência de quatro tipos morfológicos na casta soldado e sete na casta operário em base a características morfométricas. Além disso, foi comprovada a existência de polietismo associado ao polimorfismo das castas operário e soldado. Estas constatações revelam a necessidade de reavaliar as metodologias comumente utilizadas em estudos orientados a elucidar aspectos da dinâmica comportamental desta sociedade de insetos e a desenvolver métodos de controle e monitoramento.

Palavras-chave: Cupim arborícola, divisão de trabalho, morfometria, Nasutitermitinae, nasuto.

ABSTRACT

LIMA, Victor Luiz de Souza; D.Sc. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. March 2013. POLYMORPHISM AND E POLYETHISM IN APTEROUS LINE OF TERMITE *Nasutitermes corniger* (ISOPTERA: TERMITIDAE). Advisor: Omar Eduardo Bailez. Co-advisor: Ana Maria Matoso Viana-Bailez.

Firstly, it was determined the morphological diversity of individuals of castes in apterous line of *N. corniger*. Samples of termites taken from nest of *N. corniger* were separated into groups: larvae, workers and soldiers. A morphometric analysis was performed on individuals in the base: head width, and length of metatibia, antenna and thorax. Data were subjected to a discriminant analysis and different morphological types were confirmed in each group. In a second phase were performed two experiments. In the first determined the proportions of individuals of distinct morphological types of worker and soldier caste encountered in *N. corniger* nests. In the second experiment nests of *N. corniger* were connected to a foraging arena and these tests were performed in which we evaluated the participation of different morphologic types of soldier and worker caste in activities involved in the food foraging process. With individuals of soldier caste were performed two tests: 1) initial exploration and 2) foraging trails defense. With worker was performed three tests: 1) initial recruitment, 2) mass recruitment and 3) feces trail making. The percentages of individuals of morphological types that participated in the distinct activities were compared with the percentages of individuals existing in nests. In the first phase of the study it was determined that the line apterous *N. corniger* is composed of a first and two second larval instars, a small and another large. The

workers have two lines of development, with three instars in the smaller line and four in the larger one. In the soldier caste we identified two morphological types of presoldiers and two of soldiers. In the second phase of the study we found that the small soldiers participate in a significant higher proportion than the larger ones in initial exploration and trail foraging defense. These proportions were significantly different from the observed in the nest. In the worker caste we found that the percentage of individuals of the last two instars of the larger line were higher than the other morphological types in the initial and mass recruitment phase. The proportion of individuals of these instars was significantly different from the proportion expected according to the percentage of these termites in nest. In the making trail feces, small workers of second instar were proportionally more abundant than in the nest. The different proportion of workers and soldiers class founded in the nest and in different activities indicates specialization of labor. In this work we demonstrate the existence of four morphological type's soldier caste and seven in the worker caste on the basis of morphological characteristics. Moreover it was confirmed the existence of polyethism associated to polymorphism in the worker and soldier caste. These facts make necessary reconsider the methodologies used in studies that aim to develop control and monitoring methods and that search elucidate the mechanism that govern the behavioral dynamic of this insect society.

Keywords: Arboreal termite, division of labor, morphometry, nasute, Nasutitermitinae.

1. INTRODUÇÃO

Cupins são caracterizados, como todo inseto social, pela sobreposição de gerações, o cuidado da prole e a divisão de trabalho (Hölldobler e Wilson, 1990; Roisin, 2000; Wilson, 1971). Este último aspecto é considerado marco nas sociedades de insetos e pressupõe que dentro da colônia apenas alguns indivíduos reproduzem, enquanto que a grande maioria renuncia a própria reprodução (Crozier e Pamilo, 1996). Com o surgimento da divisão de trabalho uma variedade de castas morfológicas foi desenvolvida nestas sociedades (Oster e Wilson, 1978).

Em um ninho de cupins se distinguem, com diferenças morfológicas geralmente marcantes, as castas reprodutiva (rei e rainha), operário e soldado. Além desses indivíduos, imaturos ainda não diferenciados (larvas e ninfas) completam a diversidade de indivíduos encontrados na colônia (Krishna, 1969).

As castas dos cupins podem ser polimórficas, com vários subgrupos de indivíduos morfológicamente diferentes (Roisin e Pasteels, 1985; Miura e Matsumoto, 1995; Constantino, 2000). No gênero *Hospitalitermes* (Termitidae), algumas espécies possuem operários grandes, médios e pequenos e estes tipos podem realizar atividades diferenciadas (Miura, 2006). Em *Macrotermes bellicosus* Smeathman (Termitidae), somente os soldados mais velhos acompanham os operários nas viagens de forrageamento, enquanto que os mais jovens permanecem no ninho (Konate et al, 2000). No gênero *Nasutitermes* (Termitidae), existe polimorfismo em *N. exitiosus* Hill (Termitidae) com soldados dimórficos e operários polimórficos (McMahan e Watson, 1975). No cupim arborícola *Nasutitermes corniger*

Motschulsky polimorfismo foi relatado na casta operário e soldado, (McMahan, 1970; Thorne, 1984; Costa-Leonardo, 2002), mas o grau de polimorfismo ainda não foi caracterizado e se desconhece se este está associado a uma divisão de tarefas (Traniello, 1981, Costa Leonardo, 2002).

Nasutitermes corniger é uma espécie com ampla distribuição geográfica no continente americano, e ocorre desde o México até o norte da Argentina. (Constantino, 2002; Torales, 2002). É uma espécie principalmente abundante em florestas secundárias com algum grau de perturbação. Este cupim possui alta plasticidade alimentar, pois, pode se alimentar de madeira dura ou mole, úmida ou seca de diferentes espécies (Abreu et al., 2002; Reis e Canello, 2007). Nas últimas décadas esta espécie passou a ter grande importância econômica pelos relatos crescentes da sua ocorrência em numerosas cidades de Brasil e Argentina ocasionando danos em residências que lhe conferiram o “status” de praga (Bandeira et al., 1998; Constantino, 2002; Torales, 2002; Gazal et al., 2012).

O controle de *N. corniger* é difícil devido à alta reincidência das infestações, consequência da policalia e da distante localização do ninho do imóvel atacado (Costa-Leonardo, 2002). Um dos principais fatores a ser considerado no desenvolvimento de estratégias de controle e manejo de cupins é o conhecimento preciso de aspectos biológicos e comportamentais da espécie. O entendimento da dinâmica de forrageamento e exploração de recursos assim como a heterogeneidade dos indivíduos que participam deste processo são essenciais. A existência de classes de indivíduos morfologicamente diferentes ao interior das castas é um aspecto importante na estrutura da sociedade e pode ter um papel relevante na organização social destes insetos. A caracterização destes grupos de indivíduos, a análise das funções executadas por estes e das interações que ocorrem com outros indivíduos da sociedade podem ser vitais para efetuar delineamentos experimentais válidos e eficientes. O desenvolvimento de técnicas de monitoramento e diagnóstico que permitam prever a evolução de infestações, e o desenvolvimento de métodos de controle baseados em técnicas comportamentais dependem em grande parte de um amplo e profundo conhecimento das relações interindividuais dos distintos membros da sociedade e suas funções específicas na colônia (Watson et al., 1978; Cornelius et al.; 1995; Lewis, 1997; Iwata et al., 1999). Apesar da grande importância destes aspectos, poucos trabalhos têm sido

realizados com este enfoque nesta espécie assim como em outras espécies de cupins nativos.

O objetivo deste trabalho foi caracterizar o grau de polimorfismo que existe nas castas ápteras do cupim *N. corniger* e verificar se diferenças morfológicas ao interior das castas operário e soldado podem estar associadas a uma divisão de tarefas ou polietismo.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. Cupins

Os cupins se agrupam na ordem Isoptera, e são conhecidos também como térmitas ou térmitas. Existem mais de 2.800 espécies descritas que se distribuem em sete famílias: Mastotermitidae, Kalotermitidae, Termopsidae, Hodotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae (Constantino, 2013). O alimento básico dos cupins é a celulose, e a maioria das espécies alimenta-se de madeira nos mais variados estágios de decomposição, outras podem se alimentar a partir de húmus, líquens, fezes de herbívoros, ou fungos cultivados no interior dos ninhos (Wood, 1978).

Em áreas de vegetação natural os cupins cumprem um importante papel ecológico, pois participam ativamente da reciclagem e decomposição de nutrientes dos ecossistemas onde habitam. A ação dos cupins pode modificar a porosidade e estrutura do solo melhorando a aeração, o que propicia maior infiltração de água e propagação das raízes vegetais. Alterações de textura e perfil do solo também modificam o teor de matéria orgânica (Lee e Wood, 1971; Wood e Sands, 1978; Costa-Leonardo, 2002).

Os cupins podem ser distinguidos como superiores ou basais (família Termitidae) ou inferiores ou derivados (as outras seis famílias) (Pearce e Waite, 1994). Os “cupins inferiores” têm ninhos menos populosos e castas pouco definidas, alimentam-se principalmente de madeira e dependem de protozoários flagelados simbióticos para auxiliar a degradação da celulose (Costa-Leonardo, 2002). Os “cupins superiores” possuem colônias populosas e castas bem-definidas. Possuem

uma alimentação mais diversificada, mas sua principal fonte de alimento é a celulose, a qual degradam mediante a ação de enzimas e bactérias.

Os ninhos de cupins possuem geralmente câmara real, câmaras de cria e câmaras de armazenamento de alimento. O ninho se conecta com as fontes de alimento por meio de túneis ou galerias de forrageamento (Martius, 1994; Costa-Leonardo, 2002). Pela localização, o ninho pode ser classificado como: a) ninhos do interior da madeira (forma de nidificação primitiva); b) ninhos subterrâneos (com múltiplas câmaras interligadas); c) ninhos epígeos ou de montículo (inicialmente subterrâneos); e d) ninhos arborícolas (esféricos ou elipsoidais fixados em galhos ou troncos) (Noirot, 1970).

A alimentação dos cupins pode ser estomodeal ou proctodeal (Grassé, 1949). Os reprodutores, soldados, e imaturos (larvas e ninfas), são alimentados pelos operários. A alimentação estomodeal acontece quando um operário regurgita alimento ou “saliva” para outro indivíduo. A regurgitação denominada “saliva” é de consistência líquida e constitui o único alimento dos reprodutores. Os soldados são, geralmente, nutridos com alimento de consistência sólida, mas em algumas espécies de Termitidae sua dieta pode conter alimento líquido (saliva). A alimentação proctodeal praticada em cupins inferiores geralmente é líquida (Fujita et al., 2001; Machida et al., 2001). A excreta dos operários acontece como resposta a estímulos táteis recebidos de outros cupins. O fluido proctodeal é uma mistura de fragmentos de madeira, água, simbiontes mortos e vivos, produtos metabólicos do cupim e seus simbiontes (Nalepa, 1994). Na família Kalotermitidae, o alimento proctodeal é diferente das fezes sólidas e secas que são eliminadas do reto (Grassé, 1949), mas em outras famílias se desconhecem as características químicas de ambos os fluidos (Nalepa et al., 2001).

Algumas espécies de cupins podem ser caracterizadas como pragas, urbanas ou agrícolas. Embora somente 10% das espécies causam prejuízos, os danos econômicos que estas podem provocar são em alguns casos consideráveis (Costa-Leonardo, 2002).

2.2. *Nasutitermes corniger*

O gênero *Nasutitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) possui 243 espécies descritas, e 49 dessas se distribuem no Brasil em ambientes de caatingas, matas tropicais, cerrados, planícies e pastagens (Abreu et al. 2002, Vasconcellos et al. 2005, Constantino, 2013). A maior parte das espécies do gênero *Nasutitermes* constrói seus ninhos acima da superfície do solo, no tronco ou entre ramos de árvores. O crescimento dos ninhos ocorre quase exclusivamente na estação chuvosa. O ninho é elaborado a partir de madeira mastigada e outros materiais, como areia cimentada com fluidos fecais e salivares (Thorne e Haverty, 2000).

As espécies de *Nasutitermes* são pouco exigentes quanto à escolha do alimento e atacam madeiras duras, moles, úmidas, secas, trabalhadas ou não (Abreu et al., 2002, Reis e Canello, 2007). Em algumas espécies de árvores, *Nasutitermes* spp. tem preferência pela região do alburno, de baixa concentração de compostos secundários, mas em outras prefere a região do cerne, de alta concentração de celulose e hemicelulose (Paes e Vital, 2000; Abreu et al, 2002; Paes et al, 2002).

Em levantamentos de cupins efetuados em mata atlântica e caatingas *N. corniger* foi uma das espécies mais frequentes, sendo mais abundante em áreas onde houve algum tipo de distúrbio como no caso de florestas secundárias (Bandeira et al, 2003; Vasconcellos et al, 2005). Atualmente é considerada uma das mais importantes espécies do gênero na América do Sul tanto pela sua ampla distribuição geográfica como pelos crescentes registros de ocorrências em áreas urbanas infestando edificações, que elevam frequentemente esta espécie ao "status" de praga (Zorzenon e Potenza, 1998; Constantino, 1999, 2002, 2010; Silva, 2008).

O caráter policólico desta espécie com vários ninhos satélites aumenta significativamente a área de forrageamento de cada colônia (Vasconcellos e Bandeira, 2006). O forrageamento é iniciado por pequenos grupos de soldados (2 a 5 indivíduos) que saem do ninho em varias direções. Quando um soldado encontra alimento, retorna ao ninho pressionando intermitentemente o abdômen sobre o substrato, com o qual deixa uma trilha química de feromônio (Arab e Issa, 2000). Em uma segunda fase novos soldados e os primeiros operários são recrutados e orientados ao alimento pela trilha química. Em uma terceira fase, se a fonte de

alimento for apropriada, acontece o recrutamento em massa de operários (Traniello, 1981; Costa-Leonardo, 2002). Durante as primeiras 24 horas de exploração da fonte acontece uma intensa deposição de fezes sobre a trilha e inicia-se a construção das galerias, que são concluídas 48-72 horas depois (Arab e Issa, 2000). Durante a formação da trilha, soldados de *N. corniger* formam linhas defensivas em ambos os lados da trilha (Dados não publicados – Observação pessoal).

Os ninhos de *N. corniger* permanecem mais ativos na época chuvosa que na época seca (Issa e Jaffé, 1996). Os cupins necessitam da umidade para mastigar e dissolver eficazmente materiais utilizados na construção de galerias (Thorne, 1984).

Durante a fase de procura de alimento distintas espécies de madeira podem representar recursos de atratividade equivalente, mas na fase de recrutamento em massa uma discriminação acontece e uma preferência por uma das fontes de alimento se instala progressivamente (Gazal et al., 2010). Um dos fenômenos considerados de interesse na relação cupim-planta é a ocorrência de resistência natural da madeira ao ataque do cupim. Em *N. corniger* a existência de resistência não parece estar associada à densidade da madeira ou às substâncias hidrossolúveis, mas outros tipos de substâncias parecem ser responsáveis pelas respostas diferenciadas dos cupins (Bustamante e Martius, 1998; Paes et al., 2003; Silva, 2008).

2.3. Organização Social

Em uma colônia de cupins podem ser encontrados indivíduos das castas reprodutora, operária e soldado e indivíduos em fase de desenvolvimento (Krishna, 1969) (Fig. 1). Entretanto, exceto os reprodutores, todos os outros cupins são tecnicamente imaturos, pois operários e soldados possuem glândulas protorácicas responsáveis pela muda, mesmo ainda quando atingem estádios terminais (Noirot, 1969, 1985; Noirot e Pasteels, 1987, 1988 *apud* Thorne, 1996). Essas glândulas protorácicas estão ausentes em neotênicos reprodutivos (Noirot, 1969; Noirot e Thorne, 1988 *apud* Thorne, 1996).

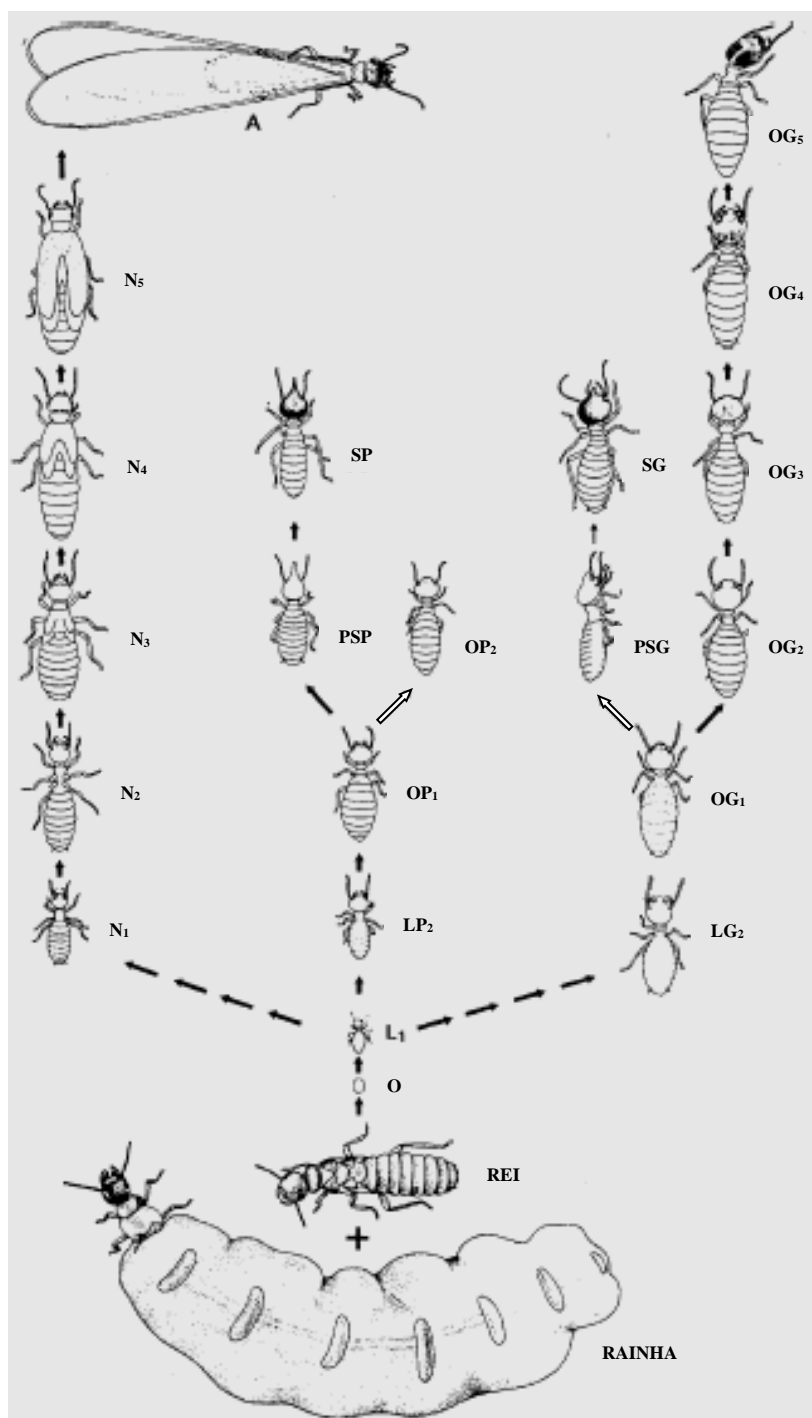


Figura 1. Vias de desenvolvimento do cupim *Nasutitermes exitiosus*. As setas escuras indicam as principais vias de desenvolvimento. As setas claras, as linhas secundárias, que ocorrem ocasionalmente. A - alados; O – ovo; L – larva; LG - larva grande, PSG – pré-soldado grande; SG – soldado grande; OG - operário grande; N - ninfa; LP - larva pequena; PSP - pré-soldado pequeno; SP - soldado pequeno; OP – operário pequeno. Os números indicam as etapas. Figura adaptada de: Gullan e Cranston (1994).

Os cupins dos primeiros instares, também chamados de “imaturos brancos”, não possuem esclerotização no corpo, nem nas mandíbulas, e não possuem morfologia de soldado (Thorne, 1996). Em algumas espécies a linha de desenvolvimento de imaturos brancos se bifurca no segundo ou terceiro instar e dá origem a duas linhas, uma linha reprodutiva e outra não reprodutiva. A linha não reprodutiva dá origem a cupins ápteros chamados de “larvas”. A linha reprodutiva dá origem a indivíduos com brotos alares, conhecidos como “ninfas” que posteriormente darão origem aos reprodutores (Noirot, 1985 *apud* Thorne, 1996).

A terminologia utilizada para descrever os distintos indivíduos da sociedade de cupins é ainda muito discutida. O uso do termo “larva” causa confusão porque esse termo é usado para descrever os imaturos de insetos holometábolos. Alternativas como “ninfas sem brotos alares” ou “ninfas ápteras” também são confusas. Portanto, o termo “larva” é ainda amplamente utilizado para descrever os primeiros instares da linha áptera, e o termo “ninfa” para descrever os indivíduos que possuem brotos alares e originam os reprodutores (Thorne, 1996; Roisin, 2000; Roisin e Korb, 2011). Por adulto verdadeiro entende-se aquele indivíduo alado, completamente pigmentado, com olhos compostos, incapaz de sofrer muda e apto a reproduzir.

Os adultos verdadeiros se dispersam durante revoadas e tornam-se “reprodutores primários”, pois, são capazes de fundar uma nova colônia.

Outros tipos de reprodutores são:

(1) adultoides reprodutivos, que são indivíduos alados que perdem suas asas, permanecendo na colônia, e tornam-se reprodutores funcionais. Também são denominados reprodutores suplementares, pois suplementam a oviposição da rainha. Podem atuar também como reprodutores de substituição quando assumem o lugar do rei ou da rainha em caso da morte destes;

(2) Neotênicos reprodutivos ou ninfoides são reprodutores que não derivaram em alados e nunca dispersam para iniciar novas colônias. A raiz “neotênico” indica que esse indivíduo permanece com características juvenis, pois, nunca desenvolve completamente asas membranosas (Noirot, 1969, 1985 *apud* Thorne, 1996).

2.4. Polietismo

A existência de castas em uma sociedade implica na ocorrência de divisão de tarefas entre indivíduos das distintas castas. Este fenômeno, comumente denominado polietismo, conferiu aos insetos sociais uma das maiores vantagens evolutivas responsáveis pelo sucesso ecológico deste grupo (Wilson, 1990). A divisão de trabalho aumenta a eficiência na realização de distintas atividades e favorece a integração da colônia (Oster e Wilson, 1978). A compreensão deste aspecto do comportamento na sociedade de insetos é fundamental para entender a evolução da sociabilidade (Traniello e Rosengaus, 1997).

Em himenópteros, a divisão de trabalho pode estar associada a diferenças morfológicas ou de idade dos indivíduos (Oster e Wilson, 1978). O polietismo com base na idade, também chamado polietismo temporal, foi bem estudado em himenópteros como abelhas ou formigas (Hölldobler e Wilson, 1990, Robinson, 1992). O padrão geral que emerge desses estudos é que indivíduos jovens tendem a permanecer dentro do ninho executando funções de cuidado das crias e manutenção, enquanto que os mais velhos realizam atividades fora do ninho (Oster e Wilson, 1978). Neste caso, as mudanças de comportamento acontecem independente de qualquer alteração morfológica (Hölldobler e Wilson, 1990; Robinson, 1992).

Em cupins, alterações na probabilidade de executar uma ou outra tarefa podem acontecer em função da idade dos indivíduos. No entanto, neste caso é questionável o uso exclusivo do termo polietismo temporal, pois a mudança comportamental é também acompanhada por uma alteração morfológica do indivíduo (Oster e Wilson, 1978).

Estudos em cupins inferiores não deixaram evidência clara da existência de divisão de trabalho discreta entre operários, associada à idade ou morfologia em operários (Crosland et al., 1997, 1998; Crosland e Traniello, 1997; Crosland et al., 2004; Rosengaus e Traniello, 1993; Yang et al., 2009). Na espécie *Reticulitermes fukienensis* Light (Rhinotermitidae) operários grandes trabalham com maior frequência que os outros mas, operários pequenos, médios e grandes desenvolvem indistintamente a maioria das tarefas (Crosland et al, 1997, 1998). Yang et al. (2009), observaram que operários velhos de *Coptotermes formosanus* Shiraki

(Rhinotermitidae) participam mais da escavação que os jovens, mas uma grande variação ocorre quanto ao tempo de escavação entre operários da mesma idade (mesmo número de segmentos antenais), o que indica que idade não seria o único fator determinante da ocorrência de uma especialização de funções. Um dado a destacar nesse estudo foi que 16% dos indivíduos não realizaram nenhum trabalho relacionado ao tunelamento. Segundo os autores, esses indivíduos atuariam como operários de reserva ou estariam associados à realização de outras tarefas, como acontece em abelhas e formigas (Breed et al., 1991; Wilson, 1983). Portanto, há diferença do que ocorre em algumas espécies de himenópteros sociais, nos quais jovens operários se especializam nos cuidados da rainha e cria, e os velhos trabalham fora do ninho, em cupins inferiores há pouca evidência de especialização de tarefas associada à idade (Oster e Wilson, 1978).

Em cupins superiores, os ninhos são de arquitetura complexa, servem de moradia a populosas colônias e os indivíduos devem forragear fora do ninho (Higashi et al., 1991). Exemplos de divisão de trabalho neste grupo de cupins foram descritos no gênero *Hospitalitermes* nas espécies *H. medioflavus* e *H. rufus* (Termitidae). Os operários desta espécie podem ser agrupados em três classes (pequenos, médios e grandes) em função da largura da cápsula cefálica. Esse trimorfismo é acompanhado de uma especialização de funções em atividades de forrageamento. Operários menores (mais jovens) agem quase exclusivamente como "roedores" e passam o alimento aos maiores que atuam quase exclusivamente como "carregadores" do alimento até o ninho. Operários médios executam as duas tarefas (Miura e Matsumoto, 1995, 1998). Em *Nasutitermes costalis* (sinonímia de *N. corniger*), operários jovens participam mais intensamente da expansão do ninho enquanto que os velhos o fazem na reparação do ninho. No entanto, neste trabalho não foi realizado um estudo biométrico para confirmar os tipos morfológicos utilizados nos experimentos. Polietismo temporal na expansão e reparação de ninhos foi observado em *N. exitiosus* (McMahan, 1977) e em *Nasutitermes lujae* em atividades associadas ao forrageamento. Nestes casos, operários velhos tanto da linha maior quanto da menor tendem a realizar atividades de forrageamento (Pasteels, 1965).

As poucas evidências de polietismo relatadas em cupins permitem sugerir uma convergência com o polietismo de alguns himenópteros, na qual indivíduos

jovens realizam tarefas dentro do ninho enquanto que velhos o fazem predominantemente fora do ninho. No entanto, este polietismo não é rígido, pois ambos os tipos podem ser substituídos nas suas funções quando o número de um destes é reduzido. Em *N. exitiosus*, por exemplo, operários forrageadores coletados no alimento e construtores coletados em ninhos danificados, marcados com Azul de Nilo e Vermelho-Sudão, foram capazes de executar a outra tarefa ao ser trocados de local (Evans, 2006). Desta forma, existe flexibilidade na execução das tarefas orientadas a atender às necessidades da colônia (Hölldobler e Wilson, 1990; Konate et al., 2000).

Existem vários modelos explicativos de divisão de trabalho em insetos sociais tanto de um ponto de vista organizacional quanto de um ponto de vista evolutivo. Beshers e Fewell (2001) descrevem seis modelos que procuram explicar as causas da ocorrência da divisão de trabalho intracasta. Estes modelos são: (1) forrageamento de atividades, (2) limiar de resposta, (3) transferência de informação e limiar de resposta integrado, (4) autorreforço, (5) inibição ou dominância social e (6) modelos de rede de atribuição de tarefas.

(1) O modelo de forrageamento de atividades pressupõe que as tarefas são distribuídas espacialmente em zonas, como em arranjo radial. Este se ajusta a algumas espécies de formigas, em que a rainha e os operários jovens são encontrados no centro e operários mais velhos na periferia do ninho. Assim, a realização das tarefas é propiciada pela variação das probabilidades de um indivíduo responder ao estímulo desencadeador dessa tarefa.

(2) O modelo limiar de resposta hipotetiza que os indivíduos respondem ou não a estímulos específicos que desencadeiam tarefas em função de limiares de resposta específicos de cada grupo. Essa variação nos limiares de resposta em operários de algumas espécies pode ser consequência em grande medida a diferenças genéticas interindividuais.

(3) O modelo de transferência de informação e limiar de resposta integrado prevê que a resposta ao estímulo para uma dada tarefa é consequência da combinação dos diferentes limiares de resposta dos indivíduos e da transferência de informação interindividual.

(4) No modelo de autorreforço, o sucesso na realização de uma tarefa aumenta a probabilidade de realizar essa tarefa novamente, enquanto que a falta de

oportunidade ou insucesso na realização da tarefa reduz a probabilidade, ou seja, a divisão de trabalho pode ser gerada pelos efeitos da experiência e não pelo genótipo dos indivíduos.

(5) O modelo de inibição ou dominância social leva em consideração o estado comportamental dos indivíduos e o fator externo das interações operário-operário que leva a ocorrência de hierarquias.

(6) O modelo de rede de atribuição de tarefas, prevê a ausência de diferenças intrínsecas entre indivíduos e uma distribuição de tarefas que resulta de interações simples entre operários que comunicam informações sobre o número de operários que estão ativos ou inativos para uma dada tarefa. As interações entre operários movem o sistema para um ponto de referência estável, em que há um equilíbrio de operários ativos e inativos para cada tarefa.

3. TRABALHOS

3.1. POLIMORFISMO DE CASTA DA LINHA ÁPTERA DO CUPIM NEOTROPICAL *Nasutitermes corniger* (MOTSCHULSKY) (ISOPTERA, TERMITIDAE)

RESUMO

As sociedades de cupins são estruturadas por indivíduos que podem ser agrupados em castas e ínstaes. O desenvolvimento dos ínstaes na maioria das espécies ocorre em padrões irregulares, e às vezes se distinguem de sistemas de subcastas físicas que originam soldados e operários polimórficos. Neste trabalho foi caracterizada a diversidade morfológica das castas da linha áptera em *Nasutitermes corniger*. Uma colônia de *N. corniger* foi coletada a cada três meses entre maio de 2011 e fevereiro de 2012 (N=4). Amostras de indivíduos do ninho foram separadas em três grupos morfológicos: estágios larvais, operários e soldados. Uma análise morfométrica foi realizada em cada grupo em base a: 1) largura da cabeça, e comprimento de 2) metatibia, 3) antena e 4) tórax. Os dados foram submetidos à análise discriminante para confirmar os diferentes tipos morfológicos de cada grupo. A linha áptera de *N. corniger* é composta de um primeiro instar larval e dois segundos ínstaes larvais, um pequeno e outro grande. O padrão da casta operário em *N. corniger* resultou similar ao de outras espécies do gênero, pois após a primeira muda ocorre bifurcação dando origem a

duas linhas de desenvolvimento. Três ínstaes se originam na linha menor e quatro na linha maior. Na casta soldado foram identificados dois tipos de pré-soldados e dois soldados.

ABSTRACT

Termite societies are structured by individuals that can be grouped into castes and instars. In most species the instars development happens in irregular patterns and sometimes morphological subcastes systems give rise to polymorphic soldiers and workers. In this study, we describe the morphological diversity of apterous castes in *Nasutitermes corniger*. One colonies of *N. corniger* was collected every three months between May 2011 and February 2012. Samples of nest's individual were taken and separated into groups: larval stages, workers and soldiers. A morphometric analysis was performed on individuals from each group based on: 1) head width, 2) metatibia, 3) antenna and 4) thorax length. The data were submitted to discriminant analysis to confirm the morphological class inside each group. The apterous line of *N. corniger* is composed of one first larval instar and two second larval instar, one small and the other one larger. The pattern of worker caste was similar to other *Nasutitermes* species, because after the first molt a bifurcation happens giving rise to two development lines. The larger line gives rise to four workers instars and the lower line to three. The soldier caste contains two morphological classes of presoldiers and two others of soldiers.

INTRODUÇÃO

A formação de castas em insetos sociais é um mecanismo central na regulação das interações interindividuais. O sistema de castas não possui um padrão geral de desenvolvimento e varia de acordo com a ordem, a família e o gênero. Em algumas espécies pode ainda ser distinguido um sistema de subcastas morfológicas que dá origem às castas de soldados e operários polimórficas, (Oster e Wilson, 1978; Roisin, 2000).

Os cupins, também conhecidos como térmitas, representam um dos maiores grupos de insetos sociais. A estrutura da sociedade de cupins está constituída por indivíduos que podem ser agrupados em castas e estágios de desenvolvimento (Roisin, 2000).

No sistema de castas da família Termitidae, ocorre uma bifurcação depois do primeiro estágio de desenvolvimento que dá origem a duas linhas, uma áptera e outra ninfal com brotos alares. A linha áptera após um ou dois estágios larvais dá origem à casta operário. Posteriormente, indivíduos da casta operário dão origem à casta soldado. Por outro lado a linha ninfal dá origem aos alados após cinco instares ninfais (Moura et al., 2010; Roisin, 1992, 1996). Em algumas espécies do gênero *Nasutitermes* tem sido verificado que após a primeira muda da linha áptera ocorre uma nova bifurcação que dá origem a duas linhas de operários. Machos vestigiais dão origem a operários menores e fêmeas vestigiais a operários maiores, o qual caracteriza dimorfismo sexual (Noirot, 1955; Roisin e Pasteels, 1986).

O cupim arborícola *Nasutitermes corniger* é uma espécie com ampla distribuição geográfica no continente americano, que ocorre desde México até o norte da Argentina (Constantino, 2002; Torales, 2002) em planícies, restingas e florestas (Abreu et al., 2002; Vasconcellos et al., 2005). Nas florestas é principalmente abundante em florestas secundárias com algum grau de perturbação. Devido à alta plasticidade alimentar este cupim pode se alimentar de madeira de diferentes espécies, dura, mole, úmida ou seca (Abreu et al., 2002; Reis e Canello, 2007). A importância econômica deste cupim tem aumentado nos últimos anos pelo crescente número de relatos que o caracterizam como

praga urbana na América do Sul (Bandeira et al., 1998; Constantino, 2002; Gazal et al., 2012).

A ocorrência de polimorfismo na casta operário de *N. corniger* já foi relatada, mas o número de instares ainda não foi determinado (Thorne, 1984). Na casta soldado, são comumente descritos dois tipos morfológicos, um menor e um maior, e presume-se que estes sejam originários de duas linhas diferentes da casta operário (Costa-Leonardo, 2002). Segundo McMahan (1970), a casta operário tem pelo menos dois instares na linha menor e três na linha maior, no entanto, nenhum estudo biométrico foi realizado para comprovar esta afirmação.

Uma das chaves para entender o funcionamento da sociedade de insetos é alcançar uma profunda compreensão da sua organização social. Apesar da sua crescente importância, não existem ainda no cupim *N. corniger*, estudos que caracterizem a diversidade morfológica de indivíduos nas castas soldado e operário. A compreensão desse fenômeno permitirá avaliar o potencial de interações destes indivíduos na estrutura social dos cupins. Além disso, possibilitará um melhor entendimento do seu papel na dinâmica comportamental da sociedade. Neste trabalho, foi determinada a diversidade morfológica de indivíduos da linha áptera de *N. corniger*.

MATERIAL E MÉTODOS

Cupins. Ninhos maduros de *N. corniger*, com presença de alados foram coletados a cada três meses, entre maio de 2011 a fevereiro de 2012, no município de Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro (21°45'S; 41°19'L). Quatro ninhos trazidos do campo foram levados ao laboratório, colocados em caixas de vidro e mantidos em uma sala a 27±5 °C, 85±10 % e 14 horas de fotoperíodo (Gazal et al., 2010). Após 24 horas um quarto do volume de cada ninho foi separado e seccionado em dez partes, cinco das quais foram separadas em bandejas plásticas. Aproximadamente 500 indivíduos de cada bandeja foram colocados em caixas plásticas e levados ao congelador para diminuir a atividade

e facilitar a identificação. Imediatamente os indivíduos foram separados mediante apreciação visual nos seguintes grupos: indivíduos em estágio larval (imaturos sem pigmentação, nem brotos alares e nem morfologia de soldado), soldados (indivíduos com naso proeminente na cabeça) e operários (indivíduos com algum grau de pigmentação, sem sinais de brotos alares e nem morfologia de soldado) (Roisin, 2000). Os indivíduos de cada um dos grupos citados acima foram novamente separados em subgrupos de indivíduos em base a diferenças de tamanho e grau de pigmentação da cabeça estabelecida mediante apreciação visual pelo mesmo observador. Amostras de 100 indivíduos de cada subgrupo foram colocadas em tubos de 10 ml contendo uma solução de formol, álcool e ácido acético em uma proporção de 1:3:1 durante 24 horas e logo foram transferidas para álcool 70 %.

Morfometria. Indivíduos das distintas classes morfológicas (N=40 indivíduos) de cada casta foram observados em microscópio estereoscópico com ocular micrométrica e mediu-se: (1) largura máxima da cápsula cefálica e comprimento de (2) metatibia, (3) antena e (4) tórax (McMahan e Watson, 1975; Noirot, 1955). Microfotografias foram realizadas de cada grupo e o número e a forma dos segmentos antenais foram determinados. As variáveis morfométricas dos subgrupos foram submetidas à análise discriminante de exclusão regressiva “backward stepwise” para confirmar probabilisticamente a existência dos diferentes tipos morfológicos identificados mediante apreciação visual ao interior dos grupos (larvas, operários e soldados).

RESULTADOS

Na classificação de tipos morfológicos mediante apreciação visual foram encontrados: três tipos morfológicos de larvas, sete de operários (três de operários menores e quatro de operários maiores), e quatro soldados (dois destes considerados pré-soldados pela falta de pigmentação). Os diferentes estágios e os respectivos dados morfométricos são dados na tabela 1. A diversidade encontrada não variou entre os ninhos amostrados ao longo do período de experimentação.

Tabela 1. Número de segmentos antenais e intervalo e média (em parênteses) das medições dos estádios da linha áptera em *Nasutitermes corniger* (em milímetros).

Estágio	Segmentos antenais	Largura da cabeça	Comprimento da metatibia	Comprimento da antena	Comprimento do tórax
Larva 1 (L1)	12	0,45-0,49 (0,46)	0,25-0,28 (0,27)	0,49-0,58 (0,53)	0,12-0,21 (0,17)
Larva pequena 2 (Lp2)	13	0,66-0,78 (0,71)	0,55-0,61 (0,71)	0,82-0,90 (0,87)	0,10-0,31 (0,28)
Larva grande 2 (Lg2)	13	0,76-0,90 (0,81)	0,57-0,67 (0,63)	0,91-0,97 (0,96)	0,30-0,39 (0,35)
Operário pequeno 1 (Op1)	14	0,87-0,99 (0,94)	0,85-0,93 (0,89)	0,93-1,02 (0,98)	0,28-0,45 (0,37)
Operário pequeno 2 (Op2)	14	0,90-1,03 (0,99)	0,91-1,02 (0,97)	1,03-1,14 (1,09)	0,37-0,69 (0,51)
Operário pequeno 3 (Op3)	14	0,96-1,12 (1,01)	0,97-1,11 (1,06)	1,14-1,35 (1,20)	0,42-0,64 (0,55)
Operário grande 1 (Og1)	14	1,11-1,21 (1,17)	0,94-1,05 (0,99)	1,06-1,17 (1,10)	0,33-0,52 (0,42)
Operário grande 2 (Og2)	14	1,20-1,32 (1,25)	1,08-1,17 (1,13)	1,21-1,30 (1,25)	0,42-0,67 (0,54)
Operário grande 3 (Og3)	14	1,24-1,42 (1,30)	1,17-1,29 (1,22)	1,29-1,50 (1,38)	0,58-0,79 (0,67)
Operário grande 4 (Og4)	14	1,23-1,42 (1,29)	1,20-1,36 (1,31)	1,47-1,62 (1,54)	0,66-0,84 (0,75)
Pré-soldado pequeno (PSp)	13-14	0,67-0,87 (0,80)	0,87-1,05 (0,95)	1,38-1,48 (1,42)	0,49-0,60 (0,55)
Pré-soldado grande (PSg)	13-14	0,82-0,91 (0,87)	1,05-1,18 (1,14)	1,35-1,65 (1,51)	0,52-0,82 (0,72)
Soldado pequeno (Sp)	13	0,88-1,03 (0,95)	1,05-1,23 (1,15)	1,42-1,65 (1,56)	0,37-0,70 (0,61)
Soldado grande (Sg)	13	0,99-1,18 (1,08)	1,24-1,39 (1,30)	1,59-1,84 (1,73)	0,54-0,82 (0,72)

Larvas. Três estágios larvais foram identificados mediante apreciação visual (Fig. 1). Na observação das amostras em microscópio permitiu-se estabelecer que o primeiro estágio ou larva 1 (L1) possui 12 segmentos antenais com os segmentos 3, 4 e 5 muito pequenos. Após, ocorre uma divisão que dá origem a dois novos estágios. Um corresponde a uma larva pequena (Lp2), o outro a uma larva grande (Lg2). Ambos os estágios possuem 13 segmentos antenais.

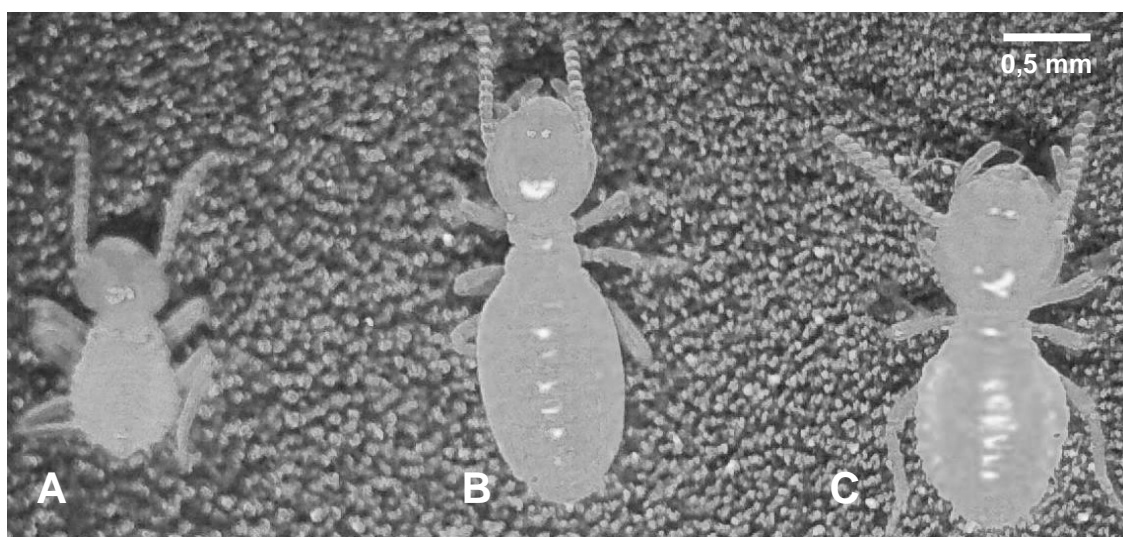


Figura 1. Larvas de *Nasutitermes corniger*. (A) larva de primeiro instar, (B) larva de segundo instar pequena, (C) larva de segundo instar grande.

A análise discriminante dos dados morfométricos indicou diferenças significativas entre os estágios identificados previamente confirmando a classificação feita mediante apreciação visual ($F=382,17$; $p<0,001$, Fig. 2). A largura da cabeça foi excluída da análise devido à baixa contribuição para a significância. A principal variável na primeira função discriminante foi comprimento de antena e na segunda função comprimento de tórax e metatíbia.

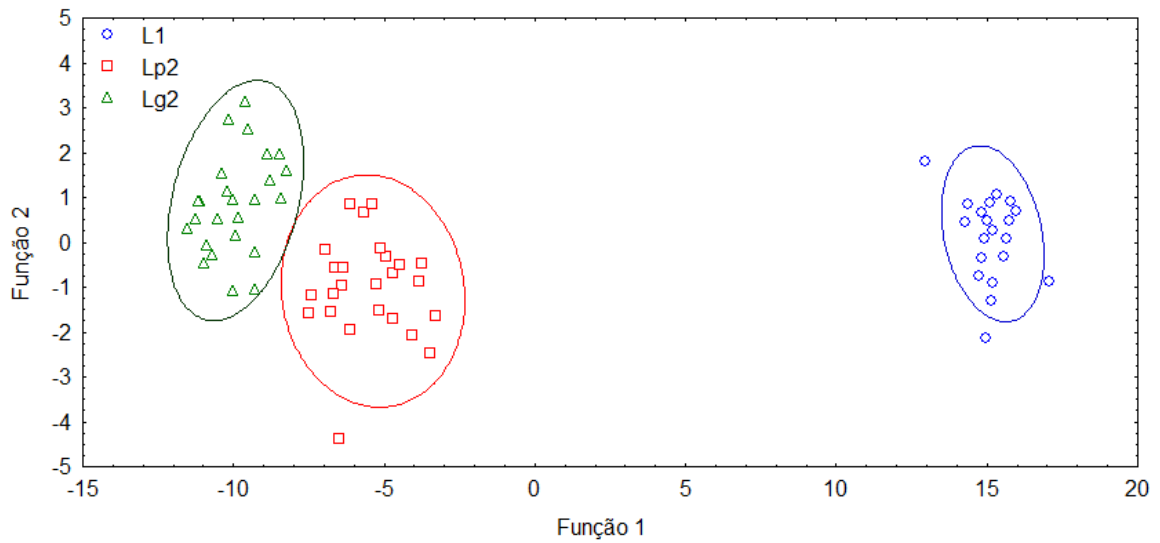


Figura 2. Análise discriminante das distribuições dos dados morfométricos (largura de cabeça e comprimentos de metatibia, antena e tórax) dos estágios larvais de *Nasutitermes corniger*. L1 primeiro instar larval; Lp2, Lg2 segundo instar larval pequeno e grande. As elipses indicam o nível de confiança ($p < 0,001$).

Operários. Visualmente foram identificadas sete classes de operários que podem ser agrupados em duas linhas pelo tamanho da cabeça, uma linha maior de operários grandes (Og), e outra menor de operários pequenos (Op). Na linha maior se identificaram quatro classes de operários (Og1, Og2, Og3 e Og4) e na menor três (Op1, Op2 e Op3). A figura 3 mostra o grau crescente de esclerotização da cabeça dos diferentes tipos morfológicos identificados.

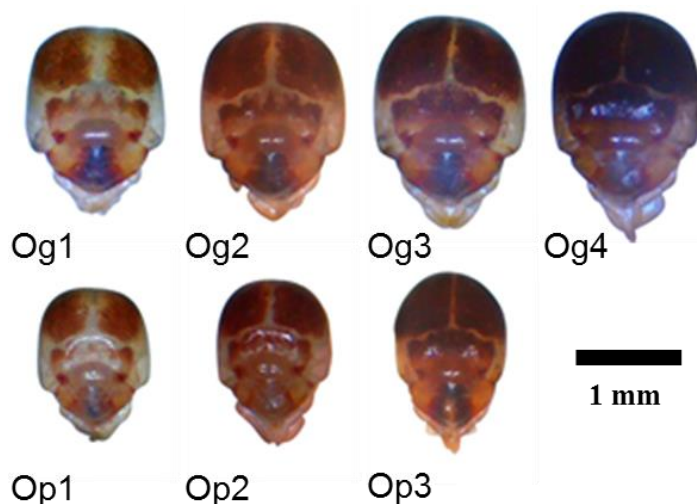


Figura 3. Nível de esclerotização da cabeça dos sete tipos morfológicos de operários identificados em ninhos de *Nasutitermes corniger*. *Og1 a Og4* operários grandes, estágios 1 a 4; *Op1 a Op3* operários pequenos, estágios 1 a 3.

Todos os indivíduos da casta operário possuem 14 segmentos na antena. No entanto, o terceiro segmento antenal é mais curto e parece fusionado ao quarto segmento em *Og1* e *Op1* (Fig. 4 a, e). No segundo estágio dos operários (*Og2* e *Op2*) o 3° e o 4° segmento são mais alongados (Fig. 4 b, f). Nos outros estágios (*Og3*, *Og4* e *Op3*) o comprimento destes segmentos é ainda maior (Fig. 4 c, d, g).

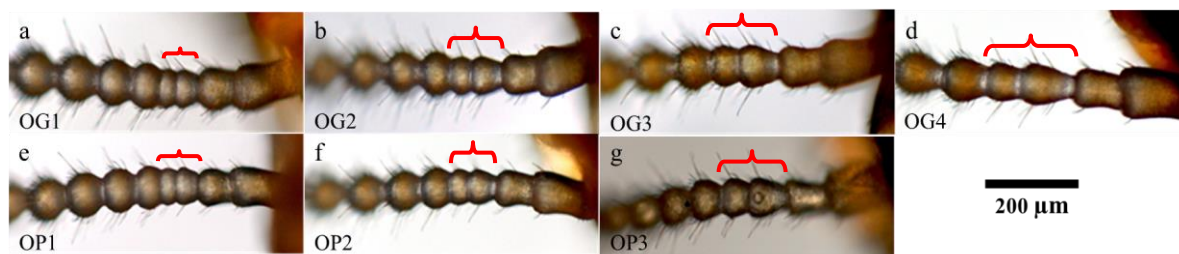


Figura 4. Base da antena de operários de *Nasutitermes corniger*. Comprimento do 3° e 4° segmento aumenta nos estágios de desenvolvimento mais avançados (marcados em vermelho). Estágios 1 a 4 de operários grandes (*Og1 a Og4*); estágios 1 a 3 de operários pequenos (*Op1 a Op3*).

A análise discriminante confirmou a separação dos diferentes estágios da casta operário identificados inicialmente mediante apreciação visual ($F=199,51$; $p<0,001$, Fig. 5). Entretanto, uma pequena sobreposição ocorreu entre Op3 e Op2. As quatro variáveis permaneceram no modelo e explicaram 99 % de variação (Wilks' Lambda: 0,00149). Na primeira função discriminante o comprimento de metatibia (correlação 71 %) foi a variável que mais contribuiu para a diferença entre grupos e largura da cabeça foi a variável mais importante na segunda função (correlação 85 %).

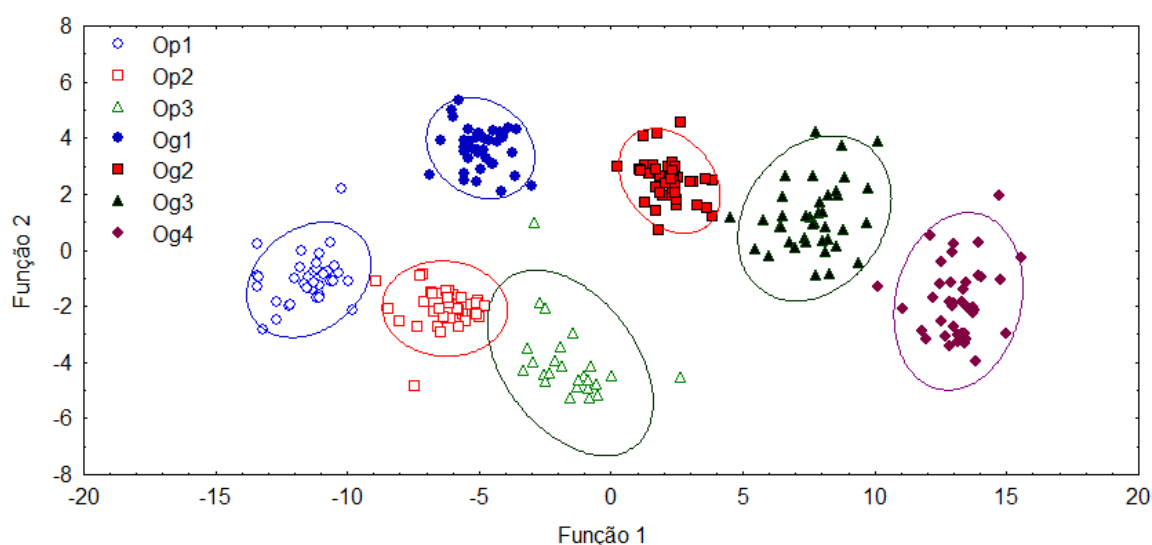


Figura 5. Análise discriminante das distribuições dos dados morfométricos (largura de cabeça e comprimentos de metatibia, antena e tórax) dos distintos tipos morfológicos da casta operária de *Nasutitermes corniger* identificados previamente mediante apreciação visual. Operários pequenos, estágios 1 a 3 (Op1 a Op3); operários grandes, estágios 1 a 4 (Og1 a Og4). As elipses indicam o nível de confiança ($p<0.001$).

Soldados. Foram identificadas quatro classes de indivíduos (Fig. 6). Dois foram pré-soldados (Fig. 6 A, B), caracterizados pela ausência de pigmentação no corpo e dois foram soldados (Fig. 6 C, D), por apresentar forte esclerotização no corpo. O tamanho dos soldados apresentou alta variabilidade, mas foi determinada a existência de um soldado maior e outro menor. Também identificou-se um pré-soldado menor e outro maior.

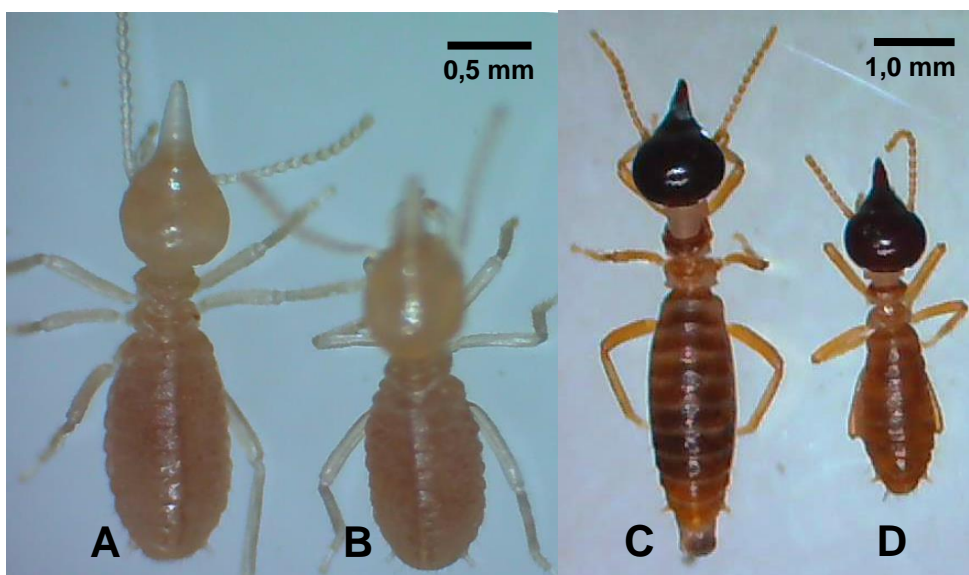


Figura 6. Pré-soldados e soldados de *Nasutitermes corniger*. (A) Pré-soldado grande, (B) pré-soldados pequeno, (C) soldado grande, (D) soldado pequeno.

A análise discriminante dos dados morfométricos indicou diferença significativa entre tipos morfológicos e explicou mais de 99% da variação (Wilks' Lambda: 0,047 aprox., $F=69,62$, $P<0,0001$) (Fig. 7). Largura da cabeça e comprimento de metatibia foram as variáveis de maior contribuição para a significância na primeira função discriminante e comprimento de tórax na segunda função. Uma clara separação pode ser observada entre pré-soldados e soldados grandes, mas há uma superposição entre soldados pequenos e os outros três grupos (Fig. 7).

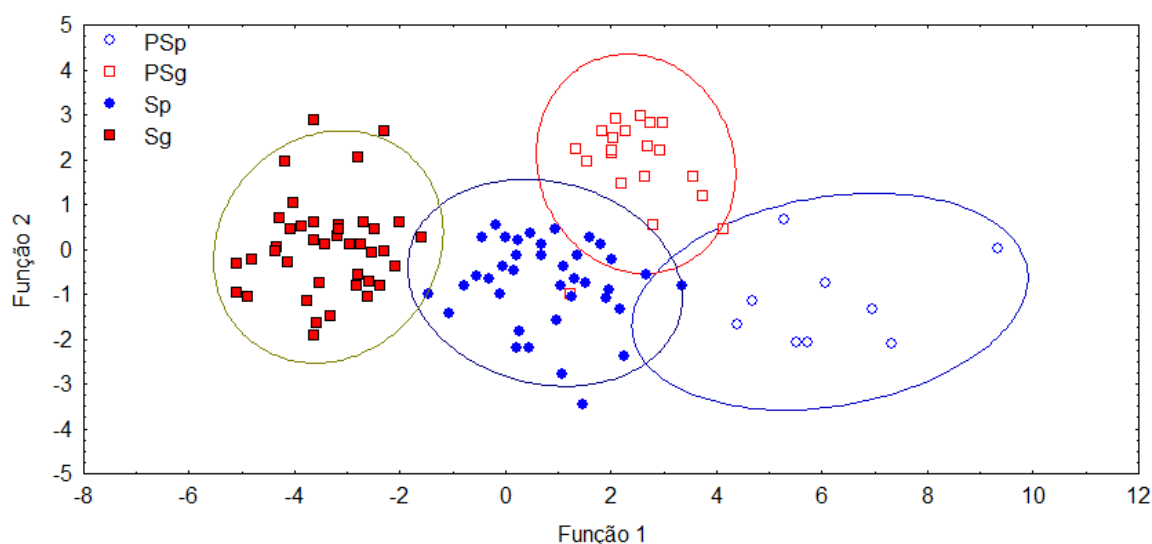


Figura 7. Análise discriminante dos dados morfométricos (largura de cabeça e comprimentos de metatibia, antena e tórax) de soldados e pré-soldados de *Nasutitermes corniger*. Pré-soldados pequeno (*PSp*) e grande, (*PSg*) e soldados pequeno (*Sp*) e grande (*Sg*). As elipses indicam o nível de confiança ($p < 0.001$).

DISCUSSÃO

A bifurcação que ocorreu em indivíduos do primeiro instar da linha áptera que deu origem a duas linhas de desenvolvimento no segundo instar já foi relatada para outras espécies do gênero (Noirot, 1955; McMahan e Watson, 1975; Roisin e Pasteels, 1987; Hojo et al., 2004). O resultado das análises morfométricas permite inferir que a linha menor de operários chega até um terceiro estágio e que a linha maior chega até um quarto. Esse padrão de desenvolvimento resulta similar ao descrito para *Nasutitermes arborum* (Noirot, 1955) e *Nasutitermes novarumhebridarum* (Roisin e Pasteels, 1987), mas nestes casos só foram identificados dois estágios na linha menor e quatro na maior. Do mesmo modo, *Nasutitermes exitiosus* e *Nasutitermes princeps* possuem também duas linhas de desenvolvimento, mas com dois e cinco estágios na linha menor e maior, respectivamente. (McMahan e Watson, 1975; Roisin e Pasteels, 1986).

Os diferentes estágios descritos neste trabalho estiveram presentes em todas as colônias utilizadas no experimento. Isto indica que a existência de nenhum deles seria sazonal. Entretanto, de um ponto de vista quantitativo pode sim existir variação sazonal, pois, alguns dos tipos morfológicos (ex. Op3 e presoldados) foram escassos em alguns ninhos.

Pela grande variabilidade de tamanho deste grupo, pré-soldados poderiam ter origem de vários estágios de operários. Entretanto, neste trabalho não foi determinado qual estágio de operário dá origem a cada tipo de pré-soldados e conseqüentemente a cada tipo de soldado. Em *N. exitiosus* os pré-soldados se originam do primeiro estágio de operário (Op1 e Og1), mas o segundo estágio da linha menor (Op2) também pode dar origem a estes (McMahan e Watson, 1975). Nas espécies *Nasutitermes polygynus*, *N. princeps*, *N. novarumhebridarum* (Roisin e Pasteels, 1985, 1986, 1987), *N. arborum* e *Nasutitermes maculiventris* (Noirot, 1955) os pré-soldados se originam dos dois primeiros estágios da linha menor de operários (Op1 e Op2), porém em *N. princeps*, não há certeza quanto à origem dos pré-soldados grandes. Em *N. corniger* verifica-se que os pré-soldados possuem 13 segmentos na antena, mas, alguns deles podem ter até 14 segmentos, isto foi também constatado em *N. exitiosus* (McMahan e Watson, 1975). Como em *N. corniger* os operários sempre possuem 14 segmentos, e aqueles pré-soldados com quatorze segmentos antenais possuem o 14º segmento menor que os outros, é provável que os pré-soldados com 14 segmentos sejam indivíduos de transição que finalmente perdem o 14º segmento dando origem aos soldados que possuem apenas 13 segmentos.

Estabelecer o grau de diversidade morfológica dos indivíduos de uma sociedade é um passo essencial para determinar o grau de complexidade das interações interindividuais que sustentam a estrutura social. Estudos deveriam ser empreendidos para determinar se os distintos tipos morfológicos identificados realizam tarefas diferenciadas na sociedade e se eles se distribuem de forma homogênea nas distintas regiões do ninho. A existência de polietismo permitiria entender as causas do alto grau de polimorfismo no interior das castas e explicar os possíveis mecanismos que regulam a formação dos distintos estágios de desenvolvimento. Elucidar estes aspectos é essencial para compreender a dinâmica comportamental da sociedade de cupins.

RESUMO E CONCLUSÕES

A linha áptera de *Nasutitermes corniger* apresentou vias de desenvolvimento com um primeiro instar larval, que dá origem a dois segundos instares larvais, um pequeno e outro grande originando uma bifurcação na linha de desenvolvimento. Presume-se que esses dois segundos instares dão origem às duas linhas de desenvolvimento da casta operário. A linha menor dá origem a operários pequenos e a maior a operários grandes. Na linha menor se identificam três instares e na linha maior quatro. Quatro tipos de indivíduos se identificam na casta soldado, dois foram pré-soldados e dois soldados. Cada classe de pré-soldados seria originária de uma das duas linhas de operários, e daria origem a um dos tipos de soldado.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu, R.L.S., Sales-Campos, C., Hanada, R.E., Vasconcellos, F.J., Freitas, J.A. (2002) Avaliação de danos por insetos em toras estocadas em indústrias madeireiras de Manaus, Amazonas, Brasil. *Revista Árvore*, 26 (6):789–796.
- Bandeira, A.G., Miranda, C.S., Vasconcellos, A. (1998) Danos causados por cupins em João Pessoa, Paraíba – Brasil. *In: Fontes, L.R., Berti Filho, E. (Eds.), Cupins: O desafio do conhecimento*. Piracicaba: FEALQ, p. 75–85.
- Constantino, R. (2002) The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. *Journal of Applied Entomology*, 126 (7-8):355–365.
- Costa-Leonardo, A.M. (2002) *Cupins-Praga: morfologia, biologia e controle*. Rio Claro: Divisa, 128p.
- Crozier, R.H., Pamilo, P. (1996) *Evolution of Social Insect Colonies: Sex Allocation and Kin Selection*. Oxford University Press, 320p.
- Gazal, V., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M. (2010) Wood Preference of *Nasutitermes corniger* (Isoptera : Termitidae). *Sociobiology*, 55 (1):433–444.

- Gazal, V., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M., Aguiar-Menezes, E.L., Menezes, E.B. (2012) Decayed Wood Affecting the Attraction of the Pest Arboretum Termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera:Termitidae) to Resource Foods. *Sociobiology*, 59:287–296.
- Hojo, M., Koshikawa, S., Matsumoto, T., Miura, T. (2004) Developmental pathways and plasticity of neuter castes in *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, 44 (2):433–441.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 732p.
- McMahan, E.A. (1970) Polyethism in workers of *Nasutitermes costalis* (Holmgren). *Insectes Sociaux*, 17 (2):113–120.
- McMahan, E.A., Watson, J.A.L. (1975) Non-reproductive castes and their development in *Nasutitermes exitiosus* (Hill) (Isoptera). *Insectes Sociaux*, 22 (2):183–197.
- Moura, F.M.S., Vasconcellos, A., Silva, N.B., Bandeira, A.G. (2010) Caste development systems of the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 58 (2):169–175.
- Noirot, C. (1955) *Recherches sur le polymorphisme des termites supérieures: ("Termitidae")...* Paris: Masson et Cie.
- Oster, G.F., Wilson, E.O. (1978) *Caste and ecology in the social insects*. Princeton: Princeton University Press, 352p.
- Reis, Y.T., Canello, E.M. (2007) Riqueza de cupins (Insecta, Isoptera) em áreas de Mata Atlântica primária e secundária do sudeste da Bahia. *Iheringia. Série Zoologia*, 97 (3):229–234.
- Roisin, Y. (1996) Castes in humivorous and litter-dwelling neotropical nasute termites (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 43 (4):375–389.
- Roisin, Y. (1992) Development of non-reproductive castes in the neotropical termite genera *Cornitermes*, *Embiratermes* and *Rhynchotermes* (Isoptera, Nasutitermitinae). *Insectes Sociaux*, 39 (3):313–324.
- Roisin, Y. (2000) Diversity and evolution of caste patterns. In: Abe, T., Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 95–119.
- Roisin, Y., Pasteels, J.M. (1985) A new *Nasutitermes* species from New Guinea (Isoptera: Termitidae). *Indo Malayan Zoology*, 2:325–330.

- Roisin, Y., Pasteels, J.M. (1986) Differentiation of worker-derived intercastes and precocious imagoes after queen removal in the Neo-Guinean termite *Nasutitermes princeps* (Desneux). *Journal of Morphology*, 189 (3):281–293.
- Roisin, Y., Pasteels, J.M. (1987) Caste developmental potentialities in the termite *Nasutitermes novarumhebridarum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 44 (3):277–287.
- Thorne, B.L. (1984) Polygyny in the Neotropical termite *Nasutitermes corniger*. Life history consequences of queen mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14 (2):117–136.
- Torales, G.J. (2002) Termites as structural pests in Argentina. *Sociobiology*, 40 (1):191–206.
- Vasconcellos, A., Mélo, A.C.S., Segundo, E.M.V., Bandeira, A.G. (2005). Cupins de duas florestas de restinga do nordeste brasileiro. *Iheringia. Série Zoologia*, 95 (2):127–131.
- Wilson, E.O. (1971). *The Insect Societies*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 560p.

3.2 POLIETISMO ASSOCIADO AO POLIMORFISMO NA CASTA
OPERÁRIO E SOLDADO DE *Nasutitermes corniger* (MOTSCHULSKY)
(ISOPTERA, TERMITIDAE)

RESUMO

No cupim *Nasutitermes corniger* a casta soldado é dimórfica e a operário polimórfica. Na casta soldado se distinguem um soldado grande (Sg) e outro pequeno (Sp) e na casta operário há sete, três tipos de operários pequenos (Op1, Op2 e Op3) e quatro grandes (Og1, Og2, Og3 e Og4). Neste trabalho, procura-se determinar se existe divisão de tarefas entre tipos morfológicos destas castas. No primeiro experimento ninhos coletados no campo foram divididos e amostras de cupins foram coletadas para estabelecer a proporção de indivíduos dos distintos tipos morfológicos no ninho. No segundo experimento, quantificou-se o número de indivíduos de cada tipo morfológico que participou em atividades de forrageamento e foi comparado ao número destes existentes no ninho. Na casta soldado foram realizados testes na fase de: exploração inicial e defesa da trilha. Na casta operário os testes de: recrutamento inicial; recrutamento em massa e formação da trilha de fezes. Verificou-se que os Sp têm uma participação dominante nas tarefas de exploração inicial e defesa da trilha e que a proporção Sp/Sg nessas atividades foi significativamente diferente da proporção Sp/Sg no ninho. A porcentagem de Og4 e Og3 foi mais alta que outras classes no recrutamento inicial e em massa. As proporções destes operários em relação ao de outras classes participando nestas atividades foram significativamente diferentes das proporções destes no ninho. Na formação da trilha de fezes a porcentagem de Op2 foi significativamente mais alta que a dos outros operários e a proporção Op2/outras também foi significativamente diferente da constatada no ninho. A diferença entre proporções esperadas e observadas constatadas nos diferentes testes indica alteração da probabilidade de ocorrência do evento

comportamental em algumas classes morfológicas que comprova a existência de polietismo na casta operário e soldado associado à morfologia em *N. corniger*.

ABSTRACT

The soldier caste of *Nasutitermes corniger* is dimorphic and the worker caste polymorphic. In the soldier caste a large soldier (Ls) and a small one (Ss) are distinguished. In the worker caste there are seven morphological types, three smaller (Sw1, Sw2, Sw3) and four larger (Lw1, Lw2, Lw3, Lw4). In this work, we aimed to determine if division of labor take place between different class of workers and soldiers. In the first experiment nests were divided and proportions of different morphological types in the nest were established from samples. In the second experiment the number of individuals of each morphological type participating in some foraging activities was compared with the number of this individuals living in a nest. In the soldier caste were performed the tests: initial exploration and defense of the trail. In the worker caste the tests: initial recruitment, massive recruitment and formation of the feces trail. It was found that the Ss have a dominant role during initial exploration and defense of the trail. The ratio Ss/Ls in these activities was significantly different from the proportion Ss/Ls in the nest. The percentages of Lw3 and Lw4 were higher than those of the other classes in initial and massive recruitment. The proportions of Lw3 and Lw4/other classes in these activities were significantly different from the same proportions in the nest. In the feces trail making the percentage of Sw2 was higher than the other kind of workers and the proportion Sw2/others was also significantly different from that observed in the nest. The differences determined between expected and observed proportions show a change of probability for some behavioral events that proves polyethism associated with morphology in *N. corniger*.

INTRODUÇÃO

A eussocialidade em insetos é caracterizada pela sobreposição de duas ou mais gerações, cuidado da prole e divisão de trabalho. (Wilson, 1971; Hölldobler e Wilson, 1990; Roisin, 2000). Esta última característica pressupõe que apenas alguns indivíduos da colônia participam da reprodução enquanto outros realizam tarefas diversas, mas, não menos importantes para a sobrevivência da colônia (Crozier e Pamilo, 1996). A divisão de trabalho é frequentemente responsável pela ocorrência de castas morfológicas como consequência da especialização de funções (Oster e Wilson, 1978). Castas morfológicas podem ser observadas em muitas espécies da família Formicidae, na ordem Hymenoptera, e na maioria das espécies da ordem Isoptera, que geralmente constituem sociedades populosas e complexas (Hölldobler e Wilson, 1990; Roisin, 2000; Howard e Thorne, 2011).

Na ordem Hymenoptera a divisão de trabalho ou polietismo está geralmente associada a diferenças na morfologia ou na idade dos indivíduos (Oster e Wilson, 1978). O polietismo em base a idade, ou temporal, foi muito estudado em abelhas e formigas (Hölldobler e Wilson, 1990; Robinson, 1992). O padrão geral que emerge desses estudos é que indivíduos jovens tendem a permanecer dentro do ninho executando funções de manutenção e cuidado da cria, enquanto que os velhos participam de atividades ao exterior do ninho (Oster e Wilson, 1978).

Na ordem Isoptera não há relatos de polietismo na casta operário de cupins inferiores (Rosengaus e Traniello, 1993; Crosland et al., 1997; Crosland et al., 2004). Entretanto, em cupins superiores (Termitidae) um padrão comportamental de divisão de tarefas similar ao de himenópteros pode ser verificado (Hinze e Leuthold, 1999; Konate et al., 2000; Traniello e Leuthold, 2000; Hinze et al., 2002). Estes cupins apresentam geralmente colônias populosas, com ninhos de arquitetura complexa e forrageiam em locais distantes do ninho. Alguns autores consideram estas características como promotoras da divisão de trabalho em base à idade (Higashi et al., 1991; Rosengaus e Traniello, 1993; Roisin e Korb, 2011).

Em *N. corniger* as castas soldado e operário realizam atividades específicas no processo de forrageamento de alimento determinando uma divisão de tarefas entre castas. Em uma primeira fase, a exploração de uma nova área de forrageamento é efetuada pelos soldados que saem do ninho em grupos de 2 a 5 indivíduos e se dirigem em várias direções. Quando alimento é encontrado eles retornam deixando uma trilha de feromônio. Em uma segunda fase, denominada de recrutamento inicial, outros soldados seguidos pelos primeiros operários se orientam à nova fonte de alimento e reforçam a trilha química no seu retorno. Na terceira fase acontece o recrutamento em massa de operários que é identificada pela ocorrência de trilhas com essencialmente grande número de operários que se dirigem em tandem a fonte alimentar (Traniello, 1981; Costa-Leonardo, 2002; Gazal et al., 2010). A quarta fase do processo de forrageamento se inicia quando operários que se dirigem em massa ao alimento realizam uma intensa deposição de fezes na trilha. Finalmente uma quinta fase é identificada quando um grande número de soldados alinham-se em ambos os lados da trilha com seus nasos orientados para o exterior formando duas linhas defensivas (Traniello, 1981; Gazal et al., 2010).

Além da diversidade morfológica entre castas, em *N. corniger* existe uma diversidade morfológica dentro das castas operário e soldado. Esta surge como consequência dos distintos estágios e das linhas de desenvolvimento que existem. No entanto, até recentemente o número de tipos morfológicos relatado na literatura para a casta operário (McMahan, 1970) e soldado (Costa-Leonardo, 2002) não tinha sido apoiado por análises morfométricas. Em um estudo recente onde vários ninhos foram dissecados e amostras de indivíduos das distintas classes morfológicas foram amostrados, mensurados e quantificados permitiu determinar que a casta operário conta com sete classes de operários, agrupados em uma linha de operários pequenos (Op1, Op2 e Op3) e uma linha de operários grandes (Og1, Og2, Og3 e Og4). Entanto que a casta soldado apresenta dimorfismo, com um tipo de soldado pequeno (Sp) e outro grande (Sg) (Capítulo 1).

Neste trabalho, procurou-se determinar se a existência dos distintos tipos morfológicos da casta operário e da casta soldado de *N. corniger* está associada à divisão de tarefas. Em distintas fases do comportamento de forrageamento pode ser constatado que indivíduos de distintas classes morfológicas das castas

operário e soldado, participam de certas atividades. Mediante experimentos nos quais se promova a ocorrência dessas distintas fases do comportamento de forrageamento se determinará se a proporção de indivíduos de distintas classes da casta operário e soldado é similar a proporção destes mesmos indivíduos existentes no ninho. Um desvio da probabilidade destas proporções indicará a existência de especialização de tarefas.

MATERIAL E MÉTODOS

Cupins

Colônias adultas de *N. corniger* com presença de alados foram coletadas no município de Campos dos Goytacazes-RJ, e transportadas para o laboratório onde foram mantidas a 25 ± 5 °C, $85 \pm 5\%$ UR e 14 horas de fotoperíodo. Cada ninho foi acondicionado no interior de uma cuba de vidro (50x40x60 cm) sobre uma capa de 10 cm de areia esterilizada umedecida. As cubas contendo os ninhos foram conectadas a uma arena de forrageamento (30x30x5 cm) por meio de um tubo de silicone ($\varnothing=8$ mm). Madeira de *Eucalyptus grandis* foi disponibilizada como alimento (Gazal et al., 2012).

Os experimentos foram realizados em três períodos de testes entre maio de 2011 a abril de 2012.

Experimento 1: classes morfológicas nas castas soldado e operário

Um ninho de *N. corniger* foi coletado no campo a cada 4 meses. Cada ninho foi levado ao laboratório e mantido em repouso durante 24 h a 48 h para estabilizar o comportamento da colônia no novo ambiente. Depois, o ninho foi sacrificado ao ser dividido em oito seções. Duas dessas seções com abundante número de indivíduos foram subdivididas em 10 partes de tamanho similar e colocadas individualmente em bandejas plásticas (25x40 cm). A metade dessas bandejas, escolhidas aleatoriamente foi levada para um refrigerador onde permaneceram por cerca de 30 min para reduzir a locomoção dos cupins. Amostras de aproximadamente 200 indivíduos foram retiradas de cada uma das

cinco bandejas ($N \cong 2.000$). Os cupins foram separados por castas (operário e soldado) e logo classificados de acordo com as classes morfológicas descritas no Capítulo 1. A identificação dos indivíduos por classe foi realizada mediante apreciação visual do tamanho do corpo e da pigmentação da cabeça. Quando houve dúvidas na classificação procedeu-se a uma avaliação morfométrica com ajuda de microscópio estereoscópico (ver Capítulo 1).

Análise estatística

A porcentagem observada de cada tipo morfológico nos distintos ninhos amostrados foi comparada mediante uma análise de Kruskal Wallis para estabelecer se houve diferença entre ninhos ou de época, pois, os três ninhos utilizados para tomar as amostras de cupins foram coletados a cada quatro meses entre maio de 2011 a abril de 2012.

Como não foi encontrada diferença entre ninhos (ou épocas) uma Anova Kruskal Wallis seguida de um teste de comparação múltipla de Bonferroni foi realizada com os dados dos três ninhos para comparar a porcentagem de indivíduos das distintas classes morfológicas existentes no ninho e estabelecer assim uma hierarquia quanto à importância relativa de cada tipo morfológico em cada casta.

Experimento 2: divisão de trabalho

Todos os testes deste experimento se repetiram com 20 ninhos em três períodos de quatro meses entre maio de 2011 a abril de 2012. No primeiro e segundo período foram feitos testes com 7 ninhos e no terceiro com 6 ninhos totalizando as 20 repetições.

Casta soldado

Os dois tipos de pré-soldados que foram identificados nos testes do Capítulo 1 não foram considerados nos testes de divisão de trabalho, pois estes indivíduos não foram encontrados no exterior do ninho.

Teste 1. Exploração inicial. Um ninho coletado no campo e acondicionado no laboratório foi conectado a uma arena de forrageamento. Quando os cupins iniciaram atividades de forrageamento (geralmente no dia seguinte), o fluxo de cupins foi interrompido por alguns minutos obstruindo o tubo conector com

algodão mineral. Imediatamente, a arena de forrageamento foi substituída por outra de idênticas características contendo uma peça de madeira de *E. grandis* (5x5x2 cm). Posteriormente, o acesso dos cupins à nova arena foi permitido desobstruindo o tubo de acesso. Os primeiros vinte soldados que contataram o alimento e retornavam ao ninho foram capturados com ajuda de um sugador antes destes tomarem contato com outros indivíduos. O tipo morfológico de cada indivíduo foi identificado e determinou-se a proporção de soldados pequenos (Sp) e grandes (Sg) executando esta tarefa.

Teste 2. Defesa da trilha. Um ninho foi conectado a uma arena de forrageamento contendo uma peça de madeira de *E. grandis* (5x5x2 cm). Após a trilha de forrageamento estar estabelecida (aproximadamente 24 h depois), vinte soldados que formaram parte da linha defensiva em ambos os flancos da trilha foram capturados com ajuda de um sugador, de uma seção de 10 cm de trilha previamente estabelecida. A proporção de Sp e Sg que participou desta atividade foi determinada.

Casta operário

Teste 3. Recrutamento inicial. Uma colônia conectada à arena de forrageamento teve o fluxo de cupins interrompido e a arena foi substituída por outra de idênticas características contendo uma peça de madeira de *E. grandis* (5x5x2 cm). Posteriormente, o acesso dos cupins à nova arena foi permitido. Os primeiros 50 operários a contatar a fonte foram capturados e a proporção de indivíduos dos distintos tipos morfológicos (Op1, Op2, Op3, Og1, Og2, Og3 e Og4) foi determinada.

Teste 4. Recrutamento em massa. Uma colônia teve interrompido o fluxo de cupins à arena de forrageamento e esta foi substituída por outra de idênticas características, mas, contendo uma peça de madeira de *E. grandis* (5x5x2 cm) no final de uma rampa de 10x4 cm revestida com papel filtro. O acesso dos cupins a nova arena foi permitido e o seu comportamento foi observado. No momento em que se verificou a ocorrência de recrutamento em massa (operários locomovendo em tandem em direção ao alimento) foi retirada a tira de papel que revestia a rampa. Os cupins presentes nesta foram colocados em uma placa de Petri e registrou-se o número de indivíduos de cada tipo morfológico da casta operário. A porcentagem de indivíduos de cada classe morfológica foi estabelecida.

Teste 5. Elaboração da trilha física de fezes. Um ninho teve o fluxo interrompido à arena de forrageamento e este foi redirecionado a outra arena de similares características contendo uma peça de madeira de *E. grandis* (5x5x2 cm). Quando o recrutamento em massa deu início e se observou deposição constante de fezes cinquenta operários foram coletados da trilha.

A coleta dos indivíduos foi realizada em um intervalo de 5 minutos, retirando dez operários de cinco segmentos de trilha (5 cm de comprimento cada um) determinados previamente na trilha (n=50). O início da formação da trilha física foi identificado pela intensa deposição de fezes que aconteceu no início da fase de recrutamento em massa. Somente foram coletados operários que depositaram fezes na trilha. A porcentagem de indivíduos dos distintos tipos morfológicos que participaram desta fase do comportamento de forrageamento foi estabelecida.

Análise estatística

As porcentagens de indivíduos dos distintos tipos morfológicos de ambas as castas que participaram nas distintas fases do comportamento de forrageamento foram comparadas mediante um Anova de Kruskal Wallis seguido de um teste de comparação múltipla de Bonferroni. A proporção de indivíduos das classes mais abundantes em relação às demais classes em cada uma das atividades avaliadas foi comparada mediante teste χ^2 com a mesma proporção de indivíduos estabelecida nos ninhos de *N. corniger* no experimento 1.

RESULTADOS

Experimento 1: Classes morfológicas nas castas soldado e operário

Nos três ninhos amostrados foram encontrados todos os tipos morfológicos da casta operário e soldado descritos no capítulo 1.

Na casta soldado a porcentagem de Sp foi significativamente maior que a de Sg (Kruskal Wallis= 12,8, $gl=1$, $N=9$, $p<0,001$; Fig. 1) e não houve diferença entre os ninhos amostrados (Teste Kruskal Wallis, Tab.1).

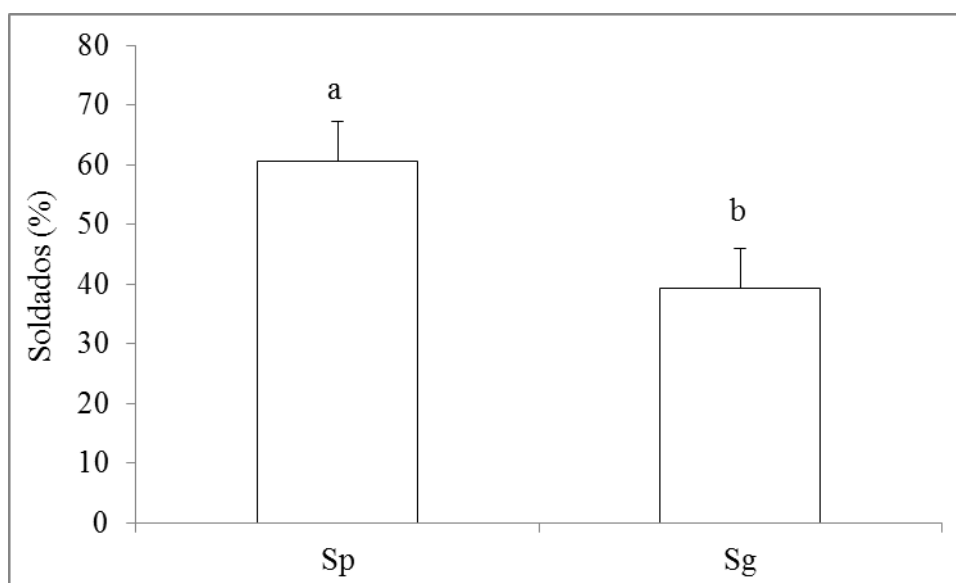


Figura 1. Porcentagem de soldados pequenos (Sp) e grandes (Sg) encontrados em ninhos de *Nasutitermes corniger* (N=3). Letras diferentes indicam significância pelo Teste de Kruskal Wallis, $p < 0,001$.

Tabela 1. Porcentagem (média \pm ep) de soldados pequenos (Sp) e grandes (Sg) encontrados em ninhos de *Nasutitermes corniger*. Teste Kruskal Wallis, N=3, p =probabilidade de diferença significativa entre ninhos. n : total de soldados amostrados por colônia nas três repetições.

Soldados			
Ninho	Sp	Sg	n
1	64,3 \pm 3,5	35,7 \pm 3,5	368
2	63,3 \pm 7,9	36,7 \pm 7,9	308
3	54,3 \pm 3,1	45,7 \pm 3,1	425
Média (%)	60,6 \pm 6,6	39,4 \pm 6,6	367
p	0,11	0,11	

A porcentagem de operários grandes (indivíduos da linha maior: Og1, Og2, Og3 e Og4) foi superior (59,5 \pm 13,0) à de operários pequenos (Op1, Op2 e Op3) 40,5 \pm 7,9 % (Tab. 2).

Tabela 2. Porcentagem (média±ep) de operários das distintas classes morfológicas encontrados em ninhos de *Nasutitermes corniger*. Op1 a Op3 operários pequenos, Og1 a Og4 operários grandes. Teste Kruskal Wallis, N= 3, p=probabilidade de diferença significativa entre ninhos. n: total de operários amostrados por ninho nas três repetições.

Ninho	Classes de operários							n
	Op1	Op2	Op3	Og1	Og2	Og3	Og4	
1	22,0 ± 1,9	11,8 ± 0,5	1,3 ± 0,6	22,8 ± 5,6	20,7 ± 1,7	12,0 ± 3,2	9,1 ± 2,0	871
2	36,2 ± 8,6	7,3 ± 1,0	1,4 ± 0,1	24,0 ± 3,3	18,2 ± 6,0	7,3 ± 1,6	5,6 ± 2,8	1314
3	30,8 ± 4,4	7,0 ± 1,6	2,4 ± 0,5	27,1 ± 2,6	16,6 ± 1,0	11,6 ± 0,5	4,5 ± 0,5	1532
Média (%)	130,4 ± 7,8	8,3 ± 2,5	1,8 ± 0,7	25,0 ± 4,0	18,2 ± 3,6	10,2 ± 2,9	6,1 ± 2,7	1239
p	0,06	0,07	0,12	0,59	0,29	0,12	0,10	

A porcentagem de indivíduos dos distintos tipos morfológicos diferiu significativamente (Kruskal Wallis=55,6, $g/6$, $N=9$, $p<0,001$; Fig. 2) e foi estabelecida uma clara hierarquia que se observa constante em todos os ninhos: Op1, Og1, Og2, Og3, Op2, Og4 e Op3, cujas porcentagens não variaram significativamente entre ninhos (Teste Kruskal Wallis, Tab. 2).

Os indivíduos dos primeiros estágios de ambas as linhas de operários, Op1 e Og1, foram os mais abundantes. Logo observa-se que a porcentagem de indivíduos de cada instar em relação ao total de indivíduos no ninho diminui progressivamente nos instares mais avançados. Essa redução é muito mais acentuada na linha de operários menores. Os Op1 pelo menos duplicam em número os Op2, que por sua vez triplicaram os Op3. Já na linha maior não se observa esse decréscimo tão acentuado, pois os Og1 representam em média apenas 28 % mais indivíduos que Og2, e somente na passagem de Og2 para Og3 a redução é mais acentuada com uma redução de quase 56 % no número de indivíduos.

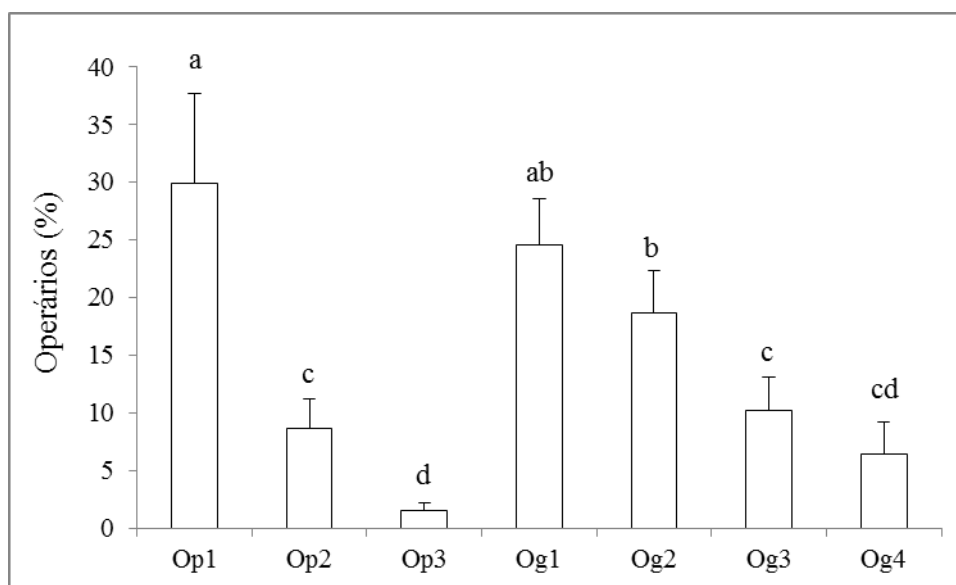


Figura 2. Porcentagem de operários das sete classes morfológicas identificadas em ninhos de *Nasutitermes corniger*. Op1 a Op3 operários pequenos, Og1 a Og4 operários grandes. Teste de Kruskal Wallis, $p<0,001$, $N=9$. Letras diferentes indicam significância pelo teste Bonferroni $p<0,05$.

Experimento 2: divisão de trabalho

Casta soldado

Teste 1. Exploração inicial. Ambos os tipos de soldados participaram na exploração inicial da nova área de forrageamento, mas a porcentagem de Sp (88%) foi significativamente maior que a de Sg (12%) (Kruskal Wallis=29,3; $g/1$; $p<0,001$).

Apesar que do fato de a porcentagem de Sp ser maior que a dos Sg tanto no ninho quanto na fase de exploração a proporção de Sp/Sg que exploraram novas áreas (88 vs. 12 %) foi significativamente diferente do que a proporção destes no ninho (61 vs. 39 %) ($\chi^2=19,2$; $g/1$; $p<0,001$; Fig. 3).

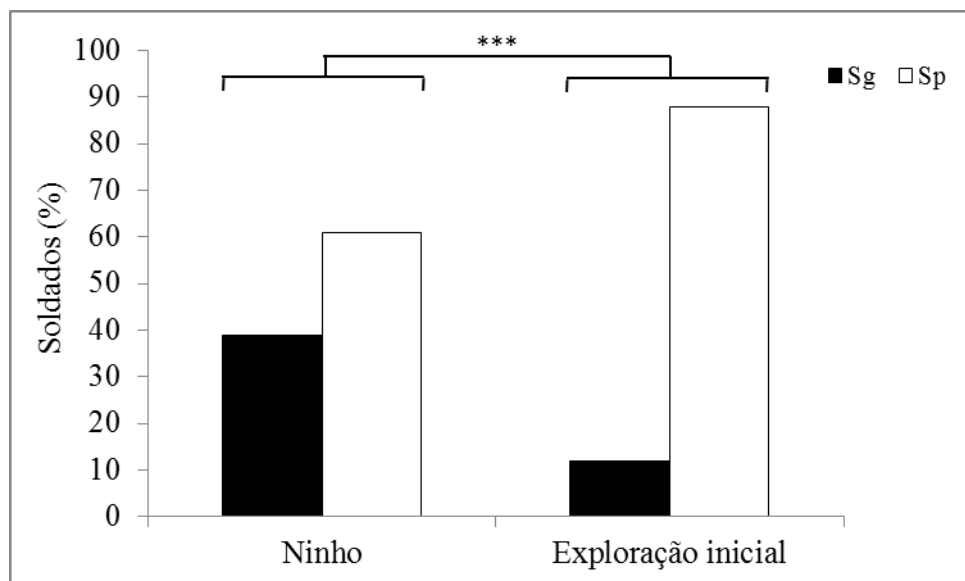


Figura 3. Porcentagem de soldados grandes (Sg) e pequenos (Sp) existentes em ninhos de *Nasutitermes corniger* e que participaram da exploração inicial de uma nova área de forrageamento. *** Indica diferença significativa pelo Teste χ^2 $p<0,001$,

Teste 2. Defesa da trilha. As duas classes de soldados participaram da formação da linha defensiva na trilha de forrageamento. No entanto, a porcentagem de Sp foi significativamente maior que a do Sg (Kruskal Wallis=29,5; $g=1$; $p<0,001$). Ao comparar as proporções Sp/Sg observadas na linha defensiva da trilha (87 % vs. 13 %) com a do ninho (61 % vs. 39 %) constatou-se novamente diferença significativa devido a uma maior porcentagem de Sp participando da defesa da trilha ($\chi^2=17,6$; $g=1$; $p<0,001$; Fig. 4).

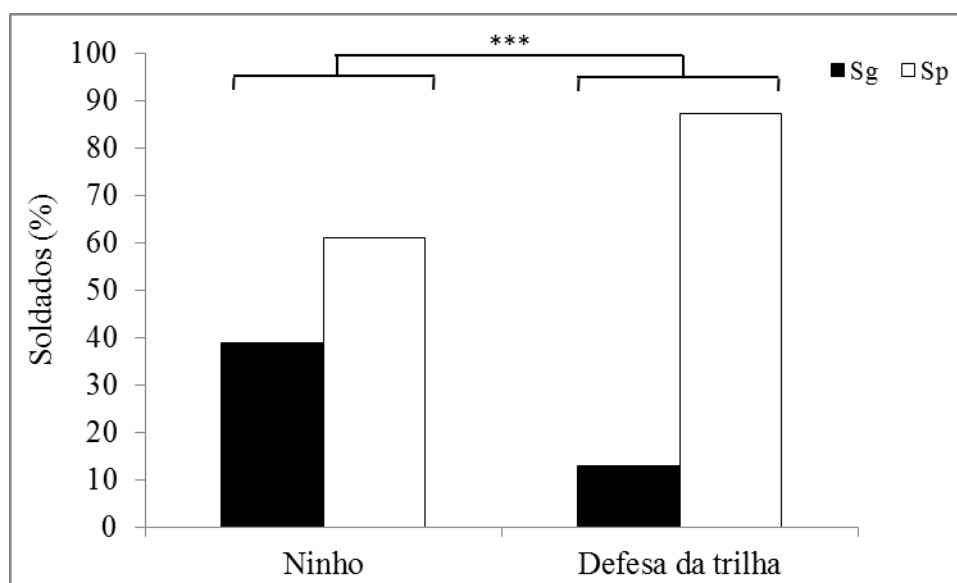


Figura 4. Porcentagens de soldados grandes (Sg) e pequenos (Sp) que foram encontrados em ninhos de *Nasutitermes corniger* e que foram encontrados participando da linha de defesa da trilha de forrageamento. *** Indica diferença significativa pelo Teste χ^2 $p<0,001$.

Na tabela 3 são apresentadas as proporções de Sp/Sg registradas nos testes de exploração e de defesa da trilha de cada ninho. Pode ser constatada a repetitividade coincidindo em todos os casos com o resultado global. Pode ser constatado que somente no teste de exploração inicial com o ninho 11 o resultado não foi concordante pois, a porcentagem de Sp foi menor a de Sg. Em todos os outros testes (39) houve sempre proporções de Sp/Sg com porcentagem de Sp maiores às observadas no ninho (61 vs. 39 %, Tab. 1).

Tabela 3. Porcentagens de soldados pequenos (Sp) e grandes (Sg) que participaram da exploração inicial e da defesa da trilha de 20 ninhos de *Nasutitermes corniger*.

Ninhos	Sp/Sg (%)	
	Exploração inicial	Defesa da trilha
1	95/ 5	85/15
2	85/15	95/ 5
3	100/ 0	70/30
4	95/ 5	70/30
5	90/10	95/ 5
6	85/15	100/ 0
7	95/ 5	100/ 0
8	95/ 5	100/ 0
9	85/15	90/10
10	70/30	95/ 5
11	40/60	85/15
12	100/ 0	80/20
13	95/ 5	85/15
14	100/0	90/10
15	95/ 5	85/15
16	85/15	80/20
17	100/0	95/ 5
18	90/10	80/20
19	70/30	85/15
20	90/10	80/20

Casta Operário

A tabela 4 apresenta a porcentagem de indivíduos dos distintos tipos morfológicos da casta operário determinada no ninho e participando do recrutamento inicial, recrutamento em massa e da formação da trilha de fezes.

Teste 3. Recrutamento inicial. Todas as classes de operários participaram do recrutamento inicial (Tab. 4), mas, o número de indivíduos diferiu significativamente entre classes (Kruskal Wallis=103,4; $g=6$, $p<0,001$; Fig. 5). A classe de operários que participou mais ativamente desta atividade foi a Og4 com $44,2\pm 3,2$ % dos indivíduos (Fig. 6), apesar de que ela representa apenas 6 % do total de operários no ninho. A classe Og3 com $30,5\pm 2,7$ % foi a segunda em importância, tanto que no ninho é a quarta com apenas $10,3\pm 3,0$ %. Estas duas classes juntas representaram aproximadamente 75 % dos operários quando no ninho não superam 16 % (tab. 4).

Tabela 4. Porcentagem de indivíduos das sete classes de operário encontradas em ninhos de *Nasutitermes corniger* (N=3) e em distintas fases do comportamento de forrageamento: recrutamento inicial, recrutamento em massa e formação da trilha de fezes (N=20). *Op1 a Op3* operários pequenos, *Og1 a Og4* operários grandes.

Local ou fase de forrageamento	Op1	Op2	Op3	Og1	Og2	Og3	Og4
Ninho	29,7	8,7	1,7	24,6	18,5	10,3	6,4
Recrutamento inicial	1,3	8,2	2,2	1,7	11,9	30,5	44,2
Recrutamento em massa	13,6	14,9	1,6	8,7	19,6	20,2	21,4
Trilha de fezes	15,6	32,4	2,4	8,4	26,6	10,5	4,1

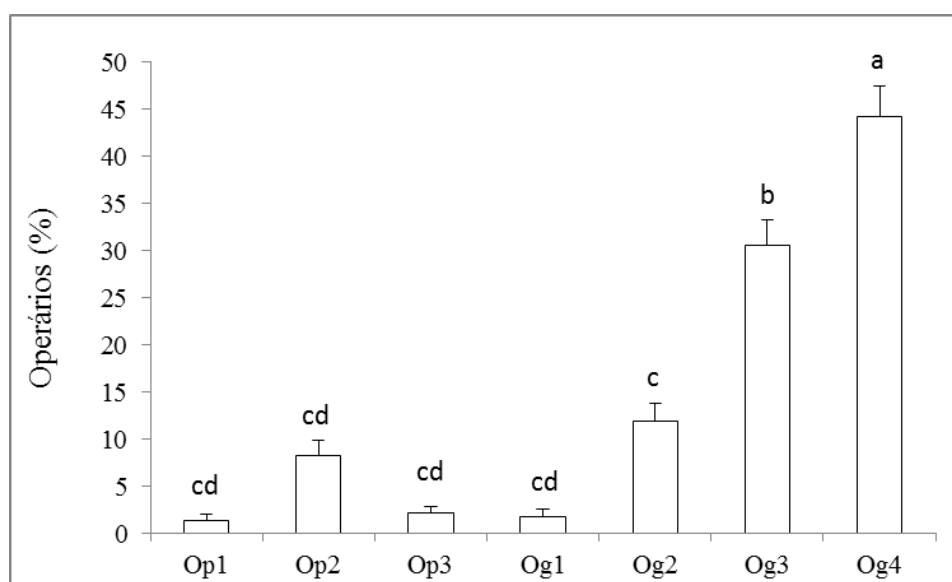


Figura 5. Porcentagem de operários de *Nasutitermes corniger* que participaram do recrutamento inicial a uma nova fonte alimentar. *Op1 a Op3* operários pequenos, *Og1 a Og4* operários grandes. Teste Kruskal Wallis, $p < 0,001$, $N = 20$. Letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste de comparação múltipla de Bonferroni $p < 0,05$.

Ao comparar a proporção de indivíduos de *Og3*/demais classes de operários (305/695) e *Og4*/demais classes de operários no recrutamento inicial (442/558) com a proporção destes no ninho (*Og3*/demais classes: 379/3338 e *Og4*/demais classes: 226/3491) constatou-se diferença significativa (*Og3*: $\chi^2 = 12,5$; $g = 1$; $p < 0,001$ e *Og4*: $\chi^2 = 38,5$; $g = 1$; $p < 0,001$; Fig. 6 e 7).

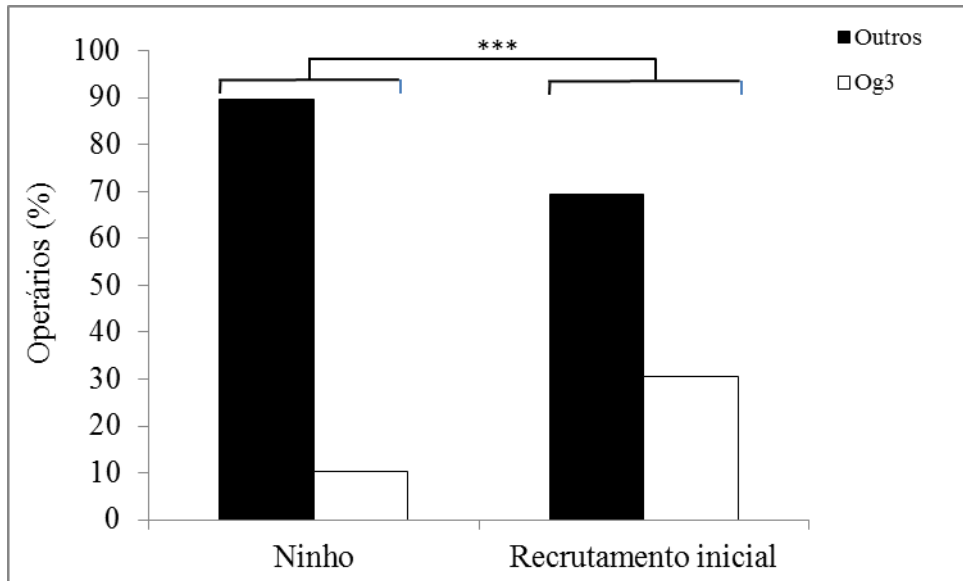


Figura 6. Porcentagens de indivíduos da classe Og3 e das demais classes de operários encontradas em ninhos de *Nasutitermes corniger* e que participaram do recrutamento inicial a uma fonte alimentar. Og3 (operário grande 3), Outros (operários pequenos Op1, Op2 e Op3 e operários grandes Og1, Og2 e Og4). *** Indica diferença significativa pelo Teste χ^2 $p < 0,001$.

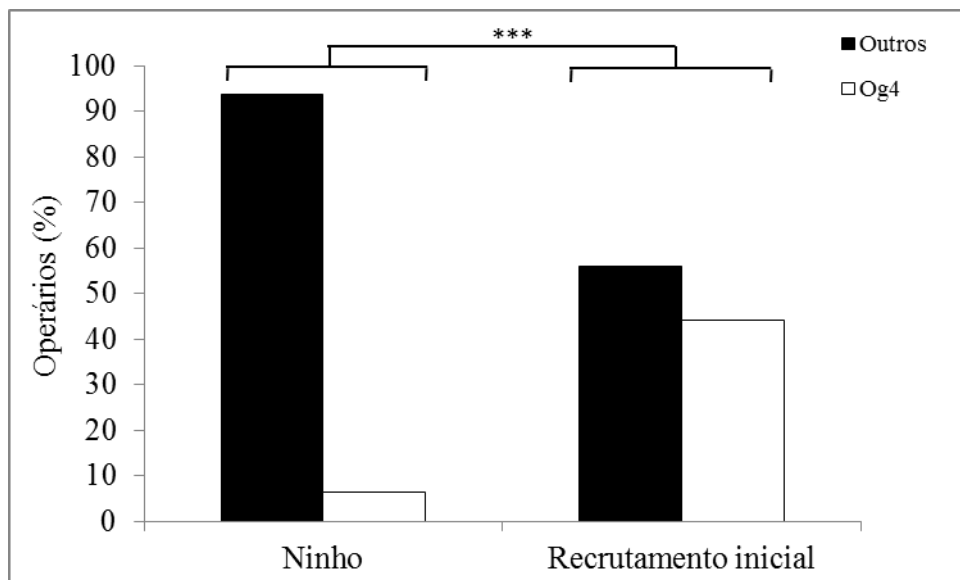


Figura 7. Porcentagens de indivíduos da classe Og4 e das demais classes de operários encontradas em ninhos de *Nasutitermes corniger* e que participaram do recrutamento inicial a uma nova fonte alimentar. Og4 (operário grande 4), Outros (operários pequenos Op1, Op2 e Op3 e operários grandes Og1, Og2 e Og3). *** Indica diferença significativa pelo Teste χ^2 $p < 0,001$.

Teste 4. Recrutamento em massa. Todas as classes de operários participaram do recrutamento em massa (Tab. 4), mas, houve diferença significativa no número de indivíduos das distintas classes (Kruskal Wallis=61,8; $g=6$, $p<0,001$). Os indivíduos dos estágios Og4, Og3, Og2 e Op2 foram mais numerosos (Fig. 8)

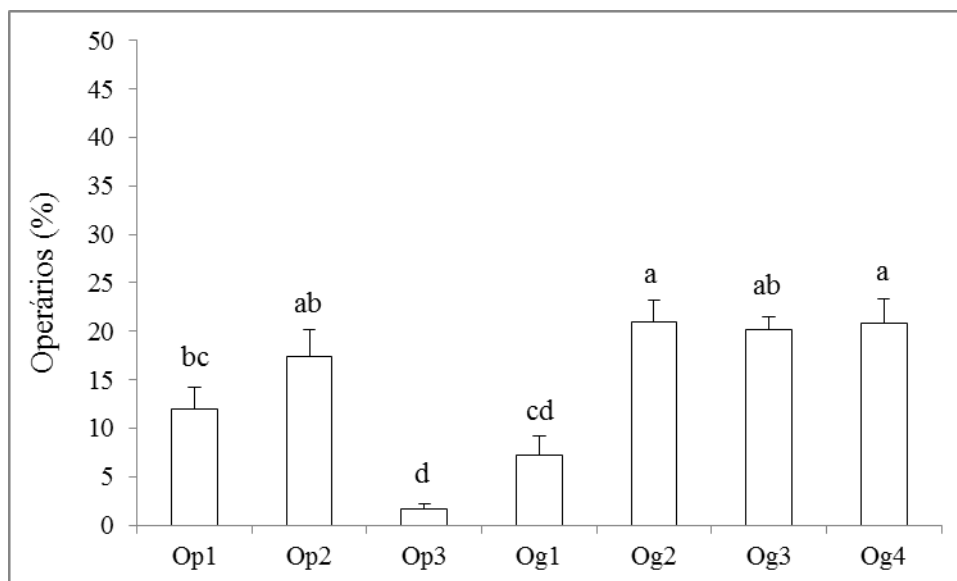


Figura 8. Porcentagem de operários das distintas classes morfológicas de *Nasutitermes corniger* que participaram do recrutamento em massa a uma nova fonte alimentar. Op1 a Op3 operários pequenos, Og1 a Og4 operários grandes. Kruskal Wallis, $p<0,001$, $N=20$. Letras diferentes indicam diferença significativa pelo teste de comparação múltipla de Bonferroni $p<0,05$.

Ao comparar a proporção Og4/demais classes de operários (176/647) registrada durante o recrutamento em massa com a proporção destes no ninho (226/3491) constatou-se diferença significativa ($\chi^2=9,63$; $g=1$; $p<0,05$; Fig. 9). Diferença similar ($\chi^2=3,92$; $g=1$; $p<0,05$; Fig. 10) foi constatada em igual comparação para a classe Og3 vs. A soma de indivíduos das outras classes morfológicas (166/657 vs. 379/3338 no recrutamento em massa e no ninho, respectivamente).

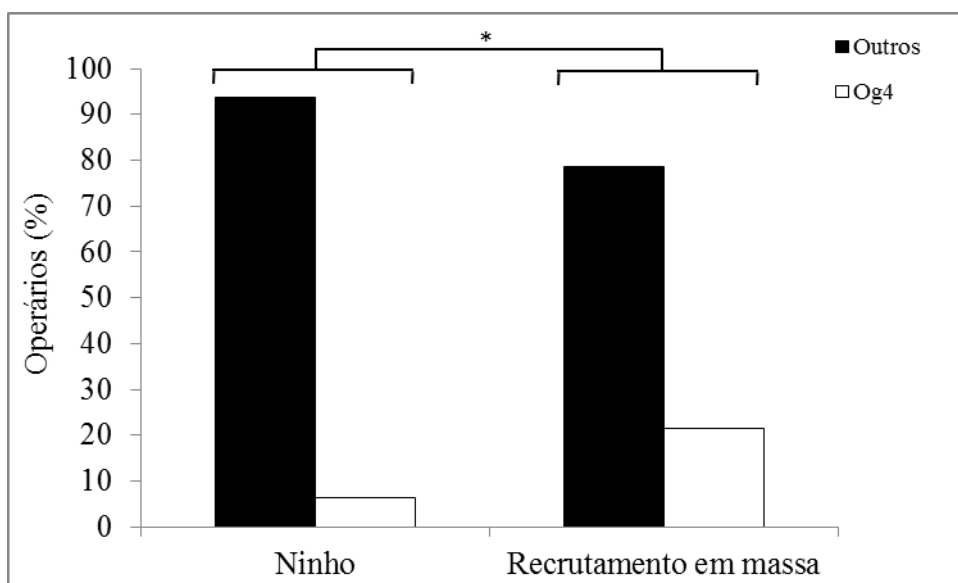


Figura 9. Porcentagens de indivíduos da classe Og4 e das outras classes de operários encontradas em ninhos de *Nasutitermes corniger* e que participaram do recrutamento em massa a uma fonte alimentar. Og4 (operário grande 4), Outros (operários pequenos Op1, Op2 e Op3 e operários grandes Og1, Og2 e Og3). * Indica diferença significativa pelo Teste χ^2 $p < 0,05$.

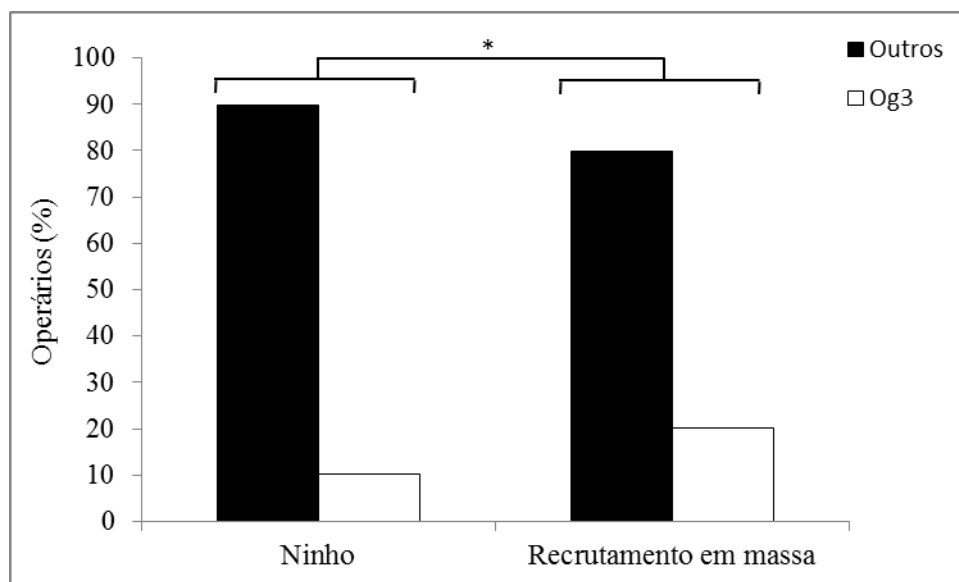


Figura 10. Porcentagem de indivíduos da classe Og3 e das outras classes de operários encontradas em ninhos de *Nasutitermes corniger* e que participaram do recrutamento em massa a uma fonte alimentar. Og3 (operário grande 3), Outros (operários pequenos Op1, Op2 e Op3 e operários grandes Og1, Og2 e Og4). * Indica diferença significativa pelo Teste χ^2 $p < 0,05$.

Teste 5. Elaboração da trilha de fezes. Todas as classes de operários participaram da elaboração da trilha, mas houve diferença significativa no número de indivíduos das distintas classes (Kruskal Wallis=74,0; gl=6, $p<0,001$). As classes com maior número de indivíduos foram Op2 (32 %) e Og2 (27 %), enquanto que no ninho estas não superam 9 % e 19 % do total de operários, respectivamente (Tab. 4, Fig. 11).

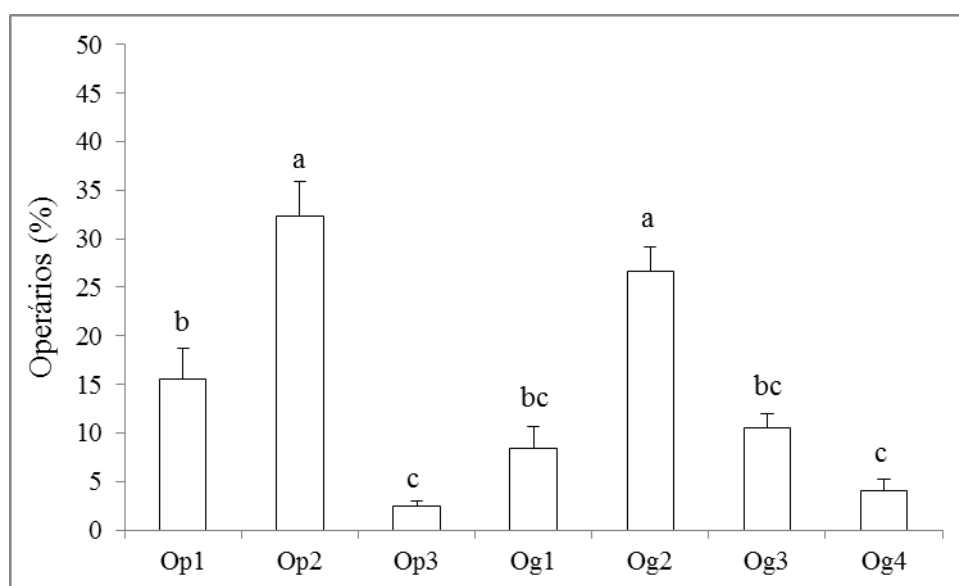


Figura 11. Porcentagem de operários das distintas classes morfológicas de *Nasutitermes corniger* que participaram da formação da trilha de fezes. Op1 a Op3 operários pequenos, Og1 a Og4 operários grandes. Teste de Kruskal Wallis, $p<0,001$, N=20). Letras diferentes indicam significância pelo teste Bonferroni $p<0,05$.

Ao comparar a proporção de indivíduos Op2/demais classes de operários que depositaram fezes na trilha (324/676) vs. a proporção desses indivíduos no ninho (309/3408) constatou-se diferença significativa ($\chi^2=16,2$; gl=1; $p<0,001$; Fig. 12).

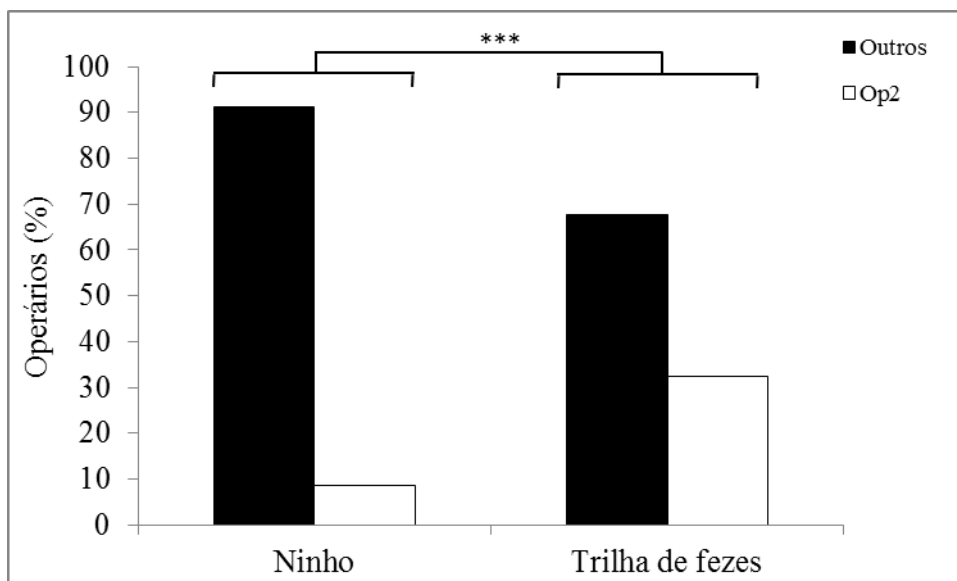


Figura 12. Porcentagens de indivíduos da classe Op2 e das outras classes de operários encontradas em ninhos de *Nasutitermes corniger* e participando da elaboração da trilha de fezes. Op2 (operário pequeno 2), Outros (operários pequenos Op1 e Op3 e operários grandes Og1, Og2 Og3 e Og4). *** Indica diferença significativa pelo Teste χ^2 $p < 0,001$.

Os operários das classes Op1 e Og1 que foram os mais numerosos no ninho tiveram uma participação pouco expressiva nas atividades relacionadas com forrageamento.

DISCUSSÃO

A divisão de trabalho pode ser entendida como a divisão de tarefas entre especialistas, favorecendo o desempenho global do sistema. O estudo da divisão de trabalho é relevante em diversas áreas, tais como economia, robótica e na biologia ocupa um lugar central na compreensão da evolução social (Duarte et al., 2011).

Os Sp representaram cerca de 90 % dos soldados que exploraram novas áreas de forrageamento e que defenderam trilhas apesar de que no ninho estes indivíduos representam apenas 60% dos soldados. A especialização de soldados em tarefas específicas já foi descrita em *Macrotermes ivorensis*. Entretanto, neste

caso a especialização foi discreta, pois apenas um tipo de soldado realizou uma determinada tarefa, pois, apenas os soldados menores são encontrados em trilhas de forrageamento (Grassé e Noirot, 1961). Do mesmo modo no cupim *Macrotermes barneyi*, soldados maiores atuam na guarda do ninho e túneis, enquanto que os menores escoltam operários nas saídas de forrageamento (Huang 2001 *apud* Wang et al., 2009).

Os indivíduos da casta operário das classes Og3 e Og4 representaram até 75 % dos operários recrutados no alimento, sendo que no ninho estas duas classes representaram menos de 17 % dos indivíduos. Do mesmo modo, Op2 e Og2 representaram quase 60% dos operários na formação da trilha de fezes quando no ninho não superaram 27 %. Paralelamente os operários mais numerosos no ninho (Op1 e Og1 com 54 %) tiveram uma participação abaixo de 24 % nas distintas atividades avaliadas. Deste modo constatou-se que vários tipos morfológicos de ambas as castas participaram nas atividades estudadas em proporção diferente às esperadas. Essa diferença de probabilidades (no ninho vs. em tarefas específicas) indica que alguns tipos morfológicos têm maior tendência a realizar certas tarefas e reflete uma especialização de funções, ou divisão de trabalho intracasta.

Em outras espécies do gênero *Nasutitermes* foram descritos exemplos de especialização de tarefas sugerindo uma vinculação do polietismo com a idade dos indivíduos. McMahan (1970) constatou que o reparo emergencial de ninhos de *N. costalis* é realizado majoritariamente pelos operários mais velhos (87,5 %), enquanto que a expansão é feita principalmente pelos mais novos (71,8 %). No entanto, neste caso não foram realizados estudos morfométricos para associar essa especialização com a morfologia do operário. Em *Nasutitermes exitosus*, operários mais velhos (Og5) foram mais abundantes durante o reparo do ninho (93,9 %) que na expansão (25,7 %) (McMahan, 1977). Em *Drepanotermes rubriceps* e *Drepanotermes perniger*, operários mais velhos participaram mais intensamente do reparo do ninho e do forrageamento que os jovens (Watson e McMahan, 1978). Em outras espécies como, *Macrotermes subhyalinus* e *Macrotermes bellicosus*, foi verificado que enquanto os mais velhos se ocupam do forrageamento, operários jovens estão envolvidos na alimentação de indivíduos das castas dependentes (Badertscher et al., 1983, Gerber et al., 1988; Hinze e Leuthold, 1999; Hinze et al., 2002). Deste modo, são vários os exemplos que

sugerem a existência de polietismo temporal com uma sugestiva maior participação de operários velhos nas atividades ao exterior do ninho ou com aparentes maiores riscos.

O polietismo constatado no interior da casta operário em diversas tarefas sugere alta plasticidade comportamental dos indivíduos, independente do seu estágio de desenvolvimento. A plasticidade comportamental de operários de cupins e suas consequências na eficiência da colônia é um aspecto ainda pouco estudado. Na espécie *N. exitiosus* operários podem mudar de tarefa, pois forrageadores coletados no alimento e construtores coletados de ninhos danificados realizaram a outra tarefa ao serem trocados de situação (Evans, 2006), entretanto nestes casos se desconhece as consequências de eventuais “desvios de funções” sobre a eficiência da colônia e dos mecanismos homeostáticos da colônia de cupins (Stuart, 1972). Mecanismos sensoriais diferenciados com diferentes limiares de resposta aos estímulos desencadeadores poderiam ser responsáveis por diferenças quantitativas de resposta comportamental de cada tipo morfológico (Robinson, 1992; Traniello e Rosengaus, 1997; Evans, 2006). Entretanto, existem diversos modelos explicativos da divisão de tarefas em insetos sociais que se baseiam em outros parâmetros além da sensibilidade a estímulos (Beshers e Fewell, 2001; Duarte et al., 2011). Em nossos experimentos constatamos que algumas das atividades no exterior do ninho foram realizadas majoritariamente pelos estágios mais avançados da casta operário. Essa predisposição a realizar tarefas no exterior do ninho vinculada ao estágio do operário poderia no caso de *N. corniger* se ajustar ao modelo teórico explicativo da divisão de trabalho intracasta chamado forrageamento de atividades “foraging for work” (Beshers e Fewell, 2001). Este modelo sugere que a probabilidade de realização de tarefas específicas por parte de uma categoria de indivíduos em uma casta estaria estreitamente relacionada à posição espacial destes indivíduos dentro do ninho (Tofts e Franks, 1992; Tofts, 1993). Os novos operários estariam em princípio localizados junto ao centro do ninho. Ao procurar atividades a serem realizadas nessa região do ninho, estes indivíduos teriam maiores chances de serem estimulados para realizar tarefas vinculadas com, por exemplo, cuidado e alimentação dos reprodutores ou de imaturos. À medida que novos operários são produzidos estes seriam forçados a se distanciar destes locais centrais em uma forma centrípeta e passariam a se

situar em locais onde outros estímulos vinculados a outras tarefas estariam sendo percebidos e assim respondidos (Tofts, 1993).

A presença de operários de estágios mais avançados em tarefas no exterior do ninho poderia também ser explicada por questões de índole energética. Uma divisão de tarefas que atribua maior risco a operários de estágios mais avançados poderia ser uma estratégia energeticamente vantajosa para a colônia. Estágios mais avançados, em consequência de indivíduos geralmente mais velhos (McMahan, 1979; Pasteels, 1965), possuem um tempo potencial de trabalho menor para sociedade que os indivíduos novos (Porter e Jorgensen, 1981). Este tipo de estratégia já foi sugerida para outras espécies de insetos eussociais. Na formiga *Pogonomyrmex owyheeii*, o forrageamento é realizado pela categoria de operárias mais velhas. Estes indivíduos, possuem menor biomassa, menos reservas energéticas e estão perto do fim de sua vida útil. Em caso de predação o prejuízo para a sociedade seria comparativamente menor ao perder estes indivíduos que ao perder indivíduos novos com elevado potencial de trabalho (Porter e Jorgensen, 1981).

Em nossos experimentos operários de todos os tipos morfológicos participaram da formação da trilha física de fezes, no entanto Op2 e Og2 foram mais abundantes. A participação de todos os tipos morfológicos de operários na formação da trilha de fezes como nas outras tarefas estudadas também se ajusta ao modelo de forrageamento de atividades pois, este modelo pressupõe a inexistência de variações intrínsecas na preferência de tarefas entre operários, favorecendo a realização de uma tarefa por qualquer categoria de indivíduo sempre que ele se encontre dentro da zona espacial onde a tarefa está sendo realizada (Tofts, 1993). Neste caso, algumas categorias de indivíduos possuem uma probabilidade maior de encontrar uma demanda de atividade específica, como seria o caso das Op2 e Og2 na formação da trilha de fezes. Como a maioria dos operários dos estágios mais avançados (Og3 e Og4) estariam distribuídos nas áreas mais externas, estes seriam rapidamente recrutados após a detecção de uma fonte de alimento. Deste modo, no momento da execução da seguinte atividade na sequência de fases do forrageamento os operários Op2 e Og2 estariam disponíveis em maior proporção que Og3 e Og4 para executar a tarefa de formação de trilhas de fezes.

A escassa presença de Op1 e Og1 nas atividades estudadas indica que esses indivíduos contribuem menos como força de trabalho da colônia. Porém, a baixa porcentagem desses operários nas atividades pode também estar relacionada a uma atuação mais intensa como operários de reserva ou pode estar relacionado a uma especialização destes em outras tarefas realizadas no interior da colônia, como acontece em ninhos de abelhas e formigas onde as categorias mais jovens se ocupam do cuidado da cria, rainha e limpeza do ninho (Wilson, 1983; Breed et al., 1990). Estas duas alternativas descritas acima também se enquadrariam no modelo explicativo de forrageamento de atividades (Tofts e Franks, 1992; Tofts, 1993). O polietismo encontrado em *N. corniger*, assim como o relatado para outras espécies de cupins estaria de igual modo associado em parte à idade dos indivíduos, pois instares mais avançados pressupõem indivíduos mais velhos. Contudo, fenômenos de homeostase da colônia de cupins podem alterar essa correlação instar-idade, e indivíduos de um instar poderiam ser mais novos que indivíduos de um instar precedente (Scharf et al., 2007). Assim, para afirmar a existência de polietismo temporal, um controle minucioso da idade dos indivíduos deveria ser realizado além da categorização dos indivíduos por instar. Por outro lado, controlar esse parâmetro é algo difícil de alcançar em testes realizados com ninhos como um todo (Pasteels, 1965; Oster e Wilson, 1978; McMahan, 1979).

Em himenópteros sociais somente o imago é ativo na realização de tarefas essenciais para o funcionamento da sociedade. Esta situação parece favorecer a ocorrência de polietismo temporal. Geralmente as atividades de alto risco que devem ser realizadas fora do ninho são executadas pelos indivíduos mais velhos (Oster e Wilson, 1978; Hölldobler e Wilson, 1990). Mas, algumas espécies de formigas na tribo Attini possuem castas operárias polimórficas e a especialização de funções está claramente associada à morfologia (Hughes e Goulson, 2001; Endringer et al., 2012), mas um polietismo temporal nestes casos também poderia coexistir. Apesar das diferenças entre cupins e Himenópteros sociais quanto aos sistemas de desenvolvimento os resultados encontrados neste trabalho não excluem a existência de um padrão de divisão de tarefas entre indivíduos da mesma casta similar ao de muitos himenópteros sociais no qual indivíduos mais velhos se dedicam a atividades de maior risco (Oster e Wilson, 1978). Por outro lado, nossos resultados nos permitem afirmar que em *N. corniger*

ocorre polietismo morfológico no interior das castas operário e soldado e somente experimentos delineados para tal fim permitiram determinar o peso real do componente idade na alteração da probabilidade do aparecimento de eventos comportamentais.

Neste trabalho, foi determinado que nos ninhos de *N. corniger* existem distintas classes morfológicas de indivíduos tanto na casta soldado quanto na operário que estas persistem ao longo do ano. Além disso, constatou-se que estas apresentam probabilidades diferenciadas para executar tarefas específicas, indicando a existência de divisão de tarefas ao interior destas castas. Para uma melhor compreensão da organização social dos ninhos de *N. corniger* e dos mecanismos que regulam a dinâmica comportamental deveriam ser empreendidos estudos focando outras atividades do comportamento social destes insetos. Além disso, estabelecer o grau de associação entre idade cronológica e sexo dos indivíduos com o desenvolvimento de certas tarefas permitiria uma mais clara compreensão da complexidade dos mecanismos que regulam o polietismo da colônia de *N. corniger* e dos estímulos que desencadeiam esses comportamentos.

RESUMO E CONCLUSÕES

Os dois tipos morfológicos da casta soldado e os sete da casta operário foram submetidos a testes comportamentais a fim de determinar se existe divisão de tarefas entre tipos morfológicos de cada casta. Verificou-se que os soldados menores têm uma participação dominante nas tarefas de exploração inicial e defesa da trilha e que a proporção Sp/Sg nessas atividades foi significativamente diferente dessa mesma proporção no ninho. O número de indivíduos dos instares mais avançados da linha maior de operários foi maior que o de indivíduos das outras classes no recrutamento e a proporção de indivíduos dessas duas classes foi significativamente diferente da proporção existente no ninho. Na formação da

trilha de fezes os operários menores do segundo estágio (Op2) foram mais abundantes que os outros e a proporção destes em relação às outras classes foi significativamente diferente da mesma proporção observada no ninho. Essa diferente probabilidade de ocorrência de indivíduos de algumas classes morfológicas em algumas atividades de forrageamento e no ninho comprova a existência de polietismo associado à morfologia em *N. corniger*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Badertscher, S., Gerber, C., Leuthold, R.H. (1983) Polyethism in food supply and processing in termite colonies of *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12 (2):115–119.
- Beshers, S.N., Fewell, J.H. (2001) Models of division of labor in social insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 46:413–40.
- Breed, M.D., Robinson, G.E., Page, R.E. (1990) Division of labor during honey bee colony defense. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27 (6):395–401.
- Costa-Leonardo, A.M. (2002) *Cupins-Praga: morfologia, biologia e controle*. Rio Claro: Divisa, 128p.
- Crosland, M., Lok, C., Wong, T., Shakarad, M., Traniello, J.F.A. (1997) Division of labour in a lower termite: the majority of tasks are performed by older workers. *Animal behaviour*, 54 (4):999–1012.
- Crosland, M.W.J., Traniello, J.F.A., Scheffrahn, R.H. (2004) Social organization in the drywood termite, *Cryptotermes cavifrons*: is there polyethism among instars? *Ethology Ecology & Evolution*, 16 (2):117–132.
- Crozier, R.H., Pamilo, P. (1996) *Evolution of Social Insect Colonies: Sex Allocation and Kin Selection*. Oxford University Press, 320p.
- Duarte, A., Weissing, F.J., Pen, I., Keller, L. (2011) An Evolutionary Perspective on Self-Organized Division of Labor in Social Insects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42:91-110.

- Endringer, F.B., Viana-Bailez, A.M., Bailez, O.E., Lima, V.L.S., Souza, J.H. (2012) Load Capacity of Workers of *Atta robusta* During Foraging (Hymenoptera :Formicidae). *Sociobiology*, 59 (3):1–10.
- Evans, T.A. (2006) Foraging and building in subterranean termites: task switchers or reserve labourers? *Insectes Sociaux*, 53 (1):56–64.
- Gazal, V., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M. (2010) Wood Preference of *Nasutitermes corniger* (Isoptera :Termitidae). *Sociobiology*, 55 (1):433–444.
- Gazal, V., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M., Aguiar-Menezes, E.L., Menezes, E.B. (2012) Decayed Wood Affecting the Attraction of the Pest Arboretum Termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera :Termitidae) to Resource Foods. *Sociobiology*, 59:287–296.
- Gerber, C., Badertscher, S., Leuthold, R.H. (1988) Polyethism in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera). *Insect Sociaux*, 35 (3):226–240.
- Grassé, P.P., Noirot, C. (1961) Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des Termites champignonnistes du genre *Bellicositermes* Emerson. *Insectes Sociaux*, 8 (4):311–359.
- Higashi, M., Yamamura, N., Abe, T., Burns, T.P. (1991) Why don't all termite species have a sterile worker caste? *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 246:25–29.
- Hinze, B., Crailsheim, K., Leuthold, R. H. (2002) Polyethism in food processing and social organisation in the nest of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 49 (1):31–37.
- Hinze, B., Leuthold, R.H. (1999) Age related polyethism and activity rhythms in the nest of the termite *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 46 (4):392–397.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 732p.
- Howard, K.J., Thorne, B.L. (2011) Eusocial evolution in termites and Hymenoptera. In: Bignell, D.E., Roisin, Y., Lo, N. (Eds.), *Biology of Termites: a Modern Synthesis*. Dordrecht: Springer, p. 97–132.
- Hughes, W.O.H., Goulson, D. (2001) Polyethism and the importance of context in the alarm reaction of the grass-cutting ant, *Atta capiguara*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49 (6):503–508.

- Jones, R.J. (1980) Gallery construction by *Nasutitermes Costalis*: Polyethism and the behavior of individuals. *Insect Sociaux*, 27 (1):5–28.
- Konate, S., Leuthold, R., Hari, M., Veivers, P. (2000) Colour variation and polyethism of the soldier caste in the termite *Macrotermes bellicosus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94 (1):51–55.
- McMahan, E.A. (1979) Temporal polyethism in the termites. *Sociobiology*, 4 (2):153–168.
- McMahan, E.A. (1970) Polyethism in workers of *Nasutitermes costalis* (Holmgren). *Insectes Sociaux*, 17 (2):113–120.
- McMahan, E.A. (1977) Mound repair and foraging polyethism in workers of *Nasutitermes exitiosus* (Hill): (Isoptera: Termitidae). *Insectes Sociaux*, 24 (2):225–232.
- Miura, T., Matsumoto, T. (1995) Worker polymorphism and division of labor in the foraging behavior of the black marching termite *Hospitalitermes medioflavus*, on Borneo Island. *Naturwissenschaften*, 82 (12):564–567.
- Miura, T., Matsumoto, T. (1998) Foraging organization of the open-air processional lichenfeeding termite *Hospitalitermes* (Isoptera, Termitidae) in Borneo. *Insectes Sociaux*, 45 (1):17–32.
- Oster, G.F., Wilson, E.O. (1978) *Caste and ecology in the social insects*. Princeton: Princeton University Press, 352p.
- Pasteels, J.M. (1965) Polyéthisme chez les ouvriers de *Nasutitermes Lujae* (Termitidae Isoptères). *Biol Gabonica*, 1:191–205.
- Porter, S.D., Jorgensen, C.D. (1981) Foragers of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyheei*: a disposable caste? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9 (4):247–256.
- Robinson, G.E. (1992) Regulation of division of labor in insect societies. *Annual review of entomology*, 37:637–65.
- Roisin, Y. (2000) Diversity and evolution of caste patterns. In: Abe, T. Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 95–119.
- Roisin, Y., Korb, J. (2011) Social organisation and the status of workers in termites. In: Bignell, D.E., Roisin, Y., Lo, N. (Eds.), *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Heidelberg: Springer Berlin / Heidelberg. p. 133–164.

- Rosengaus, R.B., Traniello, J.F.A. (1993) Temporal polyethism in incipient colonies of the primitive termite *Zootermopsis angusticollis*: A single multiage caste. *Journal of Insect Behavior*, 6 (2):237–252.
- Scharf, M.E., Buckspan, C.E., Grzymala, T.L., Zhou, X. (2007) Regulation of polyphenic caste differentiation in the termite *Reticulitermes flavipes* by interaction of intrinsic and extrinsic factors. *Journal of Experimental Biology*, 210 (24):4390–4398.
- Stuart, A.M. (1972) Behavioral Regulatory Mechanisms in the Social Homeostasis of Termites (Isoptera). *Integrative and Comparative Biology*, 12 (3):589–594.
- Tofts, C. (1993) Algorithms for task allocation in ants. (A study of temporal polyethism: Theory) *Bulletin of Mathematical Biology*, 55: 75–96.
- Tofts, C., Franks, N.R. (1992) Doing the right thing: ants, honeybees and naked mole-rats. *Trends Ecol. Evol.*, 7: 346-349.
- Traniello, J.F.A. (1981) Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite : Soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A*, 78 (3):1976–1979.
- Traniello, J.F.A., Rosengaus, R.B. (1997) Ecology, evolution and division of labour in social insects. *Animal Behaviour*, 53 (1):209–213.
- Traniello, J.F.A., Leuthold, R.H. (2000) Behavior and ecology of foraging termites. *In*: Abe, T. Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 141–168.
- Wang, Z., Mo, J., Lu, Y. (2009) Biology and Ecology of *Macrotermes barneyi* (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, 54 (3):777–785.
- Watson, J.A.L., McMahan, E.A. (1978) Polyethism in the australian harvester Termite *Drepanotermes* (Isoptera, Termitinae). *Insectes Sociaux*, 25 (1):53–62.
- Wilson, E.O. (1971) *The Insect Societies*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 560p.
- Wilson, E.O. (1983) Caste and Division of Labor in Leaf-Cutter Ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta): III. Ergonomic Resiliency in Foraging by *A. cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14 (1):47–54.

4. RESUMO E CONCLUSÕES

O desenvolvimento da linha áptera do cupim arborícola *N. corniger* é composta na fase larval por um primeiro instar e dois segundos instares larvais, um pequeno e outro grande que aparentemente dão origem a duas linhas de operários. A casta operário possui duas linhas de desenvolvimento uma menor e outra maior. Na linha menor foram identificados três instares e na linha maior quatro instares, dando deste modo origem a sete tipos morfológicos na casta operário. Este resultado demonstrou uma grande diversidade morfológica na casta operário. Na casta soldado foram caracterizados dois tipos de pré-soldados como indivíduos de transição entre a casta operário e soldado e dois tipos de soldados. Os dois tipos morfológicos de soldados e os sete de operários participaram de testes comportamentais que permitiram determinar a existência de divisão de tarefas entre tipos morfológicos ao interior da casta. Na casta soldado foi verificado que soldados menores são mais abundantes na atividade de exploração de um novo território e na defesa da trilha de forrageamento, o que indica uma especialização de funções em atividades realizadas no exterior do ninho. Operários de estágios mais avançados participaram em maior número que os outros estágios na fase de recrutamento de indivíduos ao alimento. Por outro lado, operários de estágios intermediários participaram mais intensamente que os de outros estágios na elaboração da trilha de fezes. Os estágios iniciais tiveram uma participação abaixo da esperada em todas as atividades observadas, indicando que atuam como força operária de reserva ou desempenham outras tarefas ao interior do ninho. Esse resultado permite afirmar que existe divisão de trabalho entre tipos morfológicos no interior das castas soldado e operário de *N. corniger* e que em ambos os casos está associado à morfologia dos indivíduos mas, não se descarta a existência de polietismo temporal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu, R.L.S., Sales-Campos, C., Hanada, R.E., Vasconcellos, F.J., Freitas, J.A. (2002) Avaliação de danos por insetos em toras estocadas em indústrias madeireiras de Manaus, Amazonas, Brasil. *Revista Árvore*, 26 (6):789–796.
- Arab, A., Issa, S. (2000) Breves observaciones sobre el comportamiento de forrajeo de dos especies de termitas (Termitidae: Nasutitermitinae) bajo condiciones de laboratorio. *Boletín de Entomología Venezolana N.S*, 15 (1):93-95.
- Badertscher, S., Gerber, C., Leuthold, R.H. (1983) Polyethism in food supply and processing in termite colonies of *Macrotermes subhyalinus* (Isoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 12 (2):115–119.
- Bandeira, A.G., Miranda, C.S., Vasconcellos, A. (1998) Danos causados por cupins em João Pessoa, Paraíba – Brasil. In: Fontes, L.R., Berti Filho, E. (Eds.), *Cupins: O desafio do conhecimento*. Piracicaba: FEALQ, p. 75–85.
- Bandeira, A.G., Vasconcellos, A., Silva, M.P., Constantino, R. (2003) Effects of habitat disturbance on the termite fauna in a highland humid forest in the Caatinga domain, Brazil. *Sociobiology*, 42 (1):117-127.
- Beshers, S.N., Fewell, J.H. (2001) Models of division of labor in social insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 46:413–40.
- Breed, M.D., Robinson, G.E., Page, R.E. (1990) Division of labor during honey bee colony defense. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27 (6):395–401.
- Bustamante, N.C.R., Martius, C. (1998) Nutritional preferences of wood-feeding termites inhabiting floodplain forests of the Amazon River, Brazil. *Acta Amazonica*, 28:301-307.
- Constantino, R. (1999) Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 40:387-448.

- Constantino, R. (2000) Key to the soldiers of South American *Heterotermes tenuis* with a new species from Brasil (Isoptera: Rhinotermitidae). *Insect Systematics & Evolution*, 31:463-472.
- Constantino, R. (2002) The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. *Journal of Applied Entomology*, 126 (7-8):355–365.
- Cornelius, M.L., Grace, J.K., Ford, P.W., Davidson, B.S. (1995) Toxicity and repellency of semiochemicals extracted from a dolichoderine ant (Hymenoptera: Formicidae) to the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Environmental Entomology*, 24:1263-1269.
- Costa-Leonardo, A.M. (2002) *Cupins-Praga: morfologia, biologia e controle*. Rio Claro: Divisa, 128p.
- Crosland, M., Lok, C., Wong, T., Shakarad, M., Traniello, J.F.A. (1997) Division of labour in a lower termite: the majority of tasks are performed by older workers. *Animal behaviour*, 54 (4):999–1012.
- Crosland, M.W.J., Ren, S.X., Traniello, J.F.A. (1998) Division of labour among workers in the termite, *Reticulitermes fukienensis* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ethology*, 104:57-67.
- Crosland, M.W.J., Traniello, J.F.A. (1997) Behavioral plasticity in division of labor in the lower termite *Reticulitermes fukienensis*. *Naturwissenschaften*, 84:208-211.
- Crosland, M.W.J., Traniello, J.F.A., Scheffrahn, R.H. (2004) Social organization in the drywood termite, *Cryptotermes cavifrons*: is there polyethism among instars? *Ethology Ecology & Evolution*, 16 (2):117–132.
- Crozier, R.H., Pamilo, P. (1996) *Evolution of Social Insect Colonies: Sex Allocation and Kin Selection*. Oxford University Press, 320p.
- Duarte, A., Weissing, F.J., Pen, I., Keller, L. (2011) An Evolutionary Perspective on Self-Organized Division of Labor in Social Insects. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42:91-110.
- Endringer, F.B., Viana-Bailez, A.M., Bailez, O.E., Lima, V.L.S., Souza, J.H. (2012) Load Capacity of Workers of *Atta robusta* During Foraging (Hymenoptera:Formicidae). *Sociobiology*, 59 (3):1–10.
- Evans, T.A. (2006) Foraging and building in subterranean termites: task switchers or reserve labourers? *Insectes Sociaux*, 53 (1):56–64.

- Fujita, A., Shimizu, I., Abe, T. (2001) Distribution of lysozyme and protease, and amino acid concentration in the guts of a wood-feeding termite, *Reticulitermes speratus* (Kolbe): possible digestion of symbiont bacteria transferred by trophallaxis. *Physiological Entomology*, 26:116-123.
- Gazal, V., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M. (2010) Wood Preference of *Nasutitermes corniger* (Isoptera :Termitidae). *Sociobiology*, 55 (1):433–444.
- Gazal, V., Bailez, O., Viana-Bailez, A.M., Aguiar-Menezes, E.L., Menezes, E.B. (2012) Decayed Wood Affecting the Attraction of the Pest Arboretum Termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera :Termitidae) to Resource Foods. *Sociobiology*, 59:287–296.
- Gerber, C., Badertscher, S., Leuthold, R.H. (1988) Polyethism in *Macrotermes bellicosus* (Isoptera). *Insect Sociaux*, 35 (3):226–240.
- Grassé, P.P. (1949) Ordre des Isoptères ou termites. In: Grassé, P.P. (ed.) *Traité de zoologie*. Paris: Masson, v.9, p. 408-544.
- Grassé, P.P. (1982) *Termitologia*. Paris: Masson, v. 1, 676 p.
- Grassé, P.P., Noirot, C. (1961) Nouvelles recherches sur la systématique et l'éthologie des Termites champignonnistes du genre *Bellicositermes* Emerson. *Insectes Sociaux*, 8 (4):311–359.
- Higashi, M., Yamamura, N., Abe, T., Burns, T.P. (1991) Why don't all termite species have a sterile worker caste? *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 246:25–29.
- Hinze, B., Crailsheim, K., Leuthold, R. H. (2002) Polyethism in food processing and social organisation in the nest of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 49 (1):31–37.
- Hinze, B., Leuthold, R.H. (1999) Age related polyethism and activity rhythms in the nest of the termite *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 46 (4):392–397.
- Hojo, M., Koshikawa, S., Matsumoto, T., Miura, T. (2004) Developmental pathways and plasticity of neuter castes in *Nasutitermes takasagoensis* (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, 44 (2):433–441.
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. (1990) *The Ants*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 732p.

- Howard, K.J., Thorne, B.L. (2011) Eusocial evolution in termites and Hymenoptera. In: Bignell, D.E., Roisin, Y., Lo, N. (Eds.), *Biology of Termites: a Modern Synthesis*. Dordrecht: Springer, p. 97–132.
- Hughes, W.O.H., Goulson, D. (2001) Polyethism and the importance of context in the alarm reaction of the grass-cutting ant, *Atta capiguara*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49 (6):503–508.
- Issa, S., Jaffé, K. (1996) Aspectos ecológicos de *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Termitidae: Nasutitermitinae) en Barlovento (Edo. Miranda), Venezuela. *Boletín de Entomología Venezolana N.S.*, 11 (1):33-38.
- Iwata. R., Monden A., Yoshikawa T., Kikuchi T., Yamane A. (1999) Grooming and some other inter-individual behavioral actions in *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae), with reference to the frequency of each action among caste stages. *Sociobiology*, 34:45-64.
- Jones, R.J. (1980) Gallery construction by *Nasutitermes Costalis*: Polyethism and the behavior of individuals. *Insect Sociaux*, 27 (1):5–28.
- Konate, S., Leuthold, R., Hari, M., Veivers, P. (2000) Colour variation and polyethism of the soldier caste in the termite *Macrotermes bellicosus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 94 (1):51–55.
- Krishna, K., Weesner, F.M. (1969) *Biology of Termites*. New York and London: Academic, 598p.
- Lee, K.E., Wood, T.G. (1971) *Termites and Soils*. London and New York: Academic, 251p.
- Lewis, V.R. (1997) Alternative Control Strategies for Termites. *Journal of Agricultural Entomology*, 14:291-307.
- Machida, M., Kitade, O. Miura, T., Matsumoto, T. (2001) Nitrogen recycling through proctodeal trophallaxis in the Japanese damp-wood termite *Hodotermopsis japonica* (Isoptera, Termopsidae). *Insectes Sociaux*, 48: 52–56.
- Martius, C. (1994) Termite nests as structural elements of the Amazon floodplain forest. *Andrias*, 13:137-150.
- McMahan, E.A. (1970) Polyethism in workers of *Nasutitermes costalis* (Holmgren). *Insectes Sociaux*, 17 (2):113–120.

- McMahan, E.A. (1977) Mound repair and foraging polyethism in workers of *Nasutitermes exitiosus* (Hill): (Isoptera: Termitidae). *Insectes Sociaux*, 24 (2):225–232.
- McMahan, E.A. (1979) Temporal polyethism in the termites. *Sociobiology*, 4 (2):153–168.
- McMahan, E.A., Watson, J.A.L. (1975) Non-reproductive castes and their development in *Nasutitermes exitiosus* (Hill) (Isoptera). *Insectes Sociaux*, 22 (2):183–197.
- Miura, T. (2006) Caste development and division of labor in the processional nasute termite *Hospitalitermes medioflavus* in Borneo. *Tropics*, 15 (3):275-278.
- Miura, T., Matsumoto, T. (1995) Worker polymorphism and division of labor in the foraging behavior of the black marching termite *Hospitalitermes medioflavus*, on Borneo Island. *Naturwissenschaften*, 82 (12):564–567.
- Miura, T., Matsumoto, T. (1998) Foraging organization of the open-air processional lichenfeeding termite *Hospitalitermes* (Isoptera, Termitidae) in Borneo. *Insectes Sociaux*, 45 (1):17–32.
- Moura, F.M.S., Vasconcellos, A., Silva, N.B., Bandeira, A.G. (2010) Caste development systems of the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 58 (2):169–175.
- Nalepa, C.A. (1994) Nourishment and the origin of termite eusociality. *In*: Hunt, J.H., Nalepa, C.A. (eds.) *Nourishment and Evolution in Insect Society*. New Delhi: Oxford & IBH, p. 57-104.
- Nalepa, C.A., Bignell, D.E., Bandi, C. (2001) Detritivory, coprophagy and the evolution of digestive mutualisms in Dictyoptera. *Insectes Sociaux*, 48:194-201.
- Noirot, C. (1955) *Recherches sur le polymorphisme des termites supérieures: ("Termitidae")*... Paris: Masson et Cie.
- Noirot, C. (1969) Formation of castes in the higher termites. *In*: Krishna, K. e Weesner, F.M. (eds.), *Biology of termites*, v. 1, London: Academic Press, p. 311-350.
- Noirot, C. (1970) The nests of termites. *In*: Krishna, K., Weesner, F.M. (eds.), *Biology of termites*, v. 2. New York: Academic Press, p. 73-125.
- Oster, G.F., Wilson, E.O. (1978) *Caste and Ecology in Social Insects*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 352 p.

- Paes, J.B., Morais, V.M., Lima, C.R. (2002) Resistência das madeiras de Aroeira (*Myracrodruon urundeuva*), Cássia (*Senna siamea*) e Ipê (*Tabebuia impetiginosa*) a fungos e cupins xilófagos, em condições de laboratório. *Floresta e Ambiente*, 9 (1):135–144.
- Paes, J.B., Morais, V.M., Sobrinho, D.W.F., Bakke, O, A. (2003) Resistência natural de nove madeiras do semi-árido brasileiro a cupins subterrâneos, em ensaio de laboratório. *Revista Cerne*, 9 (1):36-47.
- Paes, J.B., Vital, B.R. (2000) Resistência natural da madeira de cinco espécies de eucalipto a cupins subterrâneos, em testes de laboratório. *Revista Árvore*, 24 (1):97-104.
- Pasteels, J.M. (1965) Polyethisme chez les ouvriers de *Nasutitermes lujae* (Termitidae, Isopteres). *Biol. Gabonica*, 1:191-205.
- Pearce, M.J., Waite, B.S. (1994) A list of termite genera (Isoptera) with comments on taxonomic changes and regional distribution. *Sociobiology*, 23:247-263.
- Porter, S.D., Jorgensen, C.D. (1981) Foragers of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyheei*: a disposable caste? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9 (4):247–256.
- Reis, Y.T., Cancellato, E.M. (2007) Riqueza de cupins (Insecta, Isoptera) em áreas de Mata Atlântica primária e secundária do sudeste da Bahia. *Iheringia. Série Zoologia*, 97 (3):229–234.
- Robinson, G.E. (1992) Regulation of division of labor in insect societies. *Annual Review of Entomology*, 37:637–665.
- Roisin, Y. (1992) Development of non-reproductive castes in the neotropical termite genera *Cornitermes*, *Embiratermes* and *Rhynchotermes* (Isoptera, Nasutitermitinae). *Insectes Sociaux*, 39 (3):313–324.
- Roisin, Y. (1996) Castes in humivorous and litter-dwelling neotropical nasute termites (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux*, 43 (4):375–389.
- Roisin, Y. (2000) Diversity and evolution of caste patterns. In: Abe, T. Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 95–119.
- Roisin, Y., Korb, J. (2011) Social organisation and the status of workers in termites. In: Bignell, D.E., Roisin, Y., Lo, N. (eds.), *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. Heidelberg: Springer Press, p. 133-164

- Roisin, Y., Pasteels, J.M. (1985) A new *Nasutitermes* species from New Guinea (Isoptera: Termitidae). *Indo Malayan Zoology*, 2:325–330.
- Roisin, Y., Pasteels, J.M. (1986) Differentiation of worker-derived intercastes and precocious imagoes after queen removal in the Neo-Guinean termite *Nasutitermes princeps* (Desneux). *Journal of Morphology*, 189 (3):281–293.
- Roisin, Y., Pasteels, J.M. (1987) Caste developmental potentialities in the termite *Nasutitermes novarumhebridarum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 44 (3):277–287.
- Rosengaus, R.B., Traniello, J.F.A. (1993) Temporal polyethism in incipient colonies of the primitive termite *Zootermopsis angusticollis*: A single multiage caste. *Journal of Insect Behavior*, 6 (2):237–252.
- Scharf, M.E., Buckspan, C.E., Grzymala, T.L., Zhou, X. (2007) Regulation of polyphenic caste differentiation in the termite *Reticulitermes flavipes* by interaction of intrinsic and extrinsic factors. *Journal of Experimental Biology*, 210 (24):4390–4398.
- Silva, V.S.G. (2008) Comportamento de forrageamento de *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae) e sua ocorrência em áreas urbanas. Tese de Doutorado. Campos dos Goytacazes – RJ, Universidade Estadual do Norte Fluminense – UENF, 108p.
- Stuart, A.M. (1972) Behavioral Regulatory Mechanisms in the Social Homeostasis of Termites (Isoptera). *Integrative and Comparative Biology*, 12 (3):589–594.
- Thorne, B.L. (1984) Polygyny in the Neotropical termite *Nasutitermes corniger*. Life history consequences of queen mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14 (2):117–136.
- Thorne, B.L. (1996) Termite terminology. *Sociobiology*, 28 (3):253-263.
- Thorne, B.L., Haverty, M.I. (2000) Nest growth and survivorship in three species of neotropical *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae). *Environmental Entomology*, 29 (2):256-264.
- Tofts, C. (1993) Algorithms for task allocation in ants. (A study of temporal polyethism: Theory) *Bulletin of Mathematical Biology*, 55: 75–96.
- Tofts, C., Franks, N.R. (1992) Doing the right thing: ants, honeybees and naked mole-rats. *Trends Ecol. Evol.*, 7: 346-349.
- Torales, G.J. (2002) Termites as structural pests in Argentina. *Sociobiology*, 40 (1):191–206.

- Traniello, J.F.A. (1981) Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: Soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 78 (3):1976–1979.
- Traniello, J.F.A., Leuthold, R.H. (2000) Behavior and ecology of foraging termites. *In: Abe, T. Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, p. 141–168.
- Traniello, J.F.A., Rosengaus, R.B. (1997) Ecology, evolution and division of labour in social insects. *Animal Behaviour*, 53 (1):209–213.
- Vasconcellos, A., Bandeira, A.G. (2006) Populational and reproductive status of a polycalic colony of *Nasutitermes corniger* (Isoptera, Termitidae) in the urban area of João Pessoa, NE Brazil. *Sociobiology*, 47 (1):165-174.
- Vasconcellos, A., Mélo, A.C.S., Segundo, E.M.V., Bandeira, A.G. (2005). Cupins de duas florestas de restinga do nordeste brasileiro. *Iheringia. Série Zoologia*, 95 (2):127–131.
- Wang, Z., Mo, J., Lu, Y. (2009) Biology and Ecology of *Macrotermes barneyi* (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, 54 (3):777–785.
- Watson, J.A.L., McMahan, E.A. (1978) Polyethism in the Australian harvester termite *Drepanotermes* (Isoptera, Termitinae). *Insectes Sociaux*, 25 (1):53–62.
- Watson, J.A.L., Ruyooka, D.B.A., Howick, C.D. (1978) The effect of caste composition on wood consumption in cultures of *Nasutitermes exitiosus* (Hill) (Isoptera: Termitidae) *Bulletin of Entomological Research*, 68:687-694.
- Wilson, E.O. (1971). *The Insect Societies*. Cambridge, MA: Harvard Univ. Press, 560p.
- Wilson, E.O. (1983) Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: *Atta*). III. Ergonomic resiliency in foraging by *A. cephalotes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14:47-54.
- Wilson, E.O. (1990). *Success and dominance in ecosystems : the case of the social insects*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Federal Republic of Germany, 104p.
- Wood, T.G., Sands, W.A. (1978) The role of termites in ecosystems. *In: Brian, M.V. (Ed.) Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 245-292.

- Yang, R.L., Su, N.Y., Bardunias, P. (2009) Individual task load in tunnel excavation by the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 102 (5):906-910.
- Zorzenon, F.J., Potenza, M.R. (1998) *Cupins: pragas em áreas urbanas*. São Paulo: Boletim Técnico do Instituto Biológico, n. 10, 40p.