



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA**  
**CURSO DE BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**CÁTILA REGINA SILVA**

**EFEITO DA PROPORÇÃO DE SOLDADOS NA PERCEPÇÃO DE PISTAS DE RISCO**  
**DURANTE A SELEÇÃO DE RECURSOS EM CUPINS**

**RECIFE**  
**2023**

CÁTILA REGINA SILVA

**EFEITO DA PROPORÇÃO DE SOLDADOS NA PERCEPÇÃO DE PISTAS DE RISCO  
DURANTE A SELEÇÃO DE RECURSOS EM CUPINS**

Monografia apresentada à coordenação do curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal Rural de Pernambuco, sob orientação do professor Dr<sup>o</sup>. Paulo Fellipe Cristaldo e co-orientação da Ma. Aline do Nascimento Filgueira Silva, como requisito para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, de acordo com as exigências.

RECIFE

2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação  
Universidade Federal Rural de Pernambuco Sistema  
Integrado de Bibliotecas  
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

---

S586e Silva, Cátia Regina  
Efeito da proporção de soldados na percepção de pistas de risco durante a seleção de recursos em cupins / Cátia Regina Silva. - 2023.  
37 f. : il.

Orientador: Paulo Felipe Cristaldo.  
Coorientadora: Aline do Nascimento Filgueira Silva.  
Inclui referências.

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal Rural de Pernambuco,  
Bacharelado em Ciências Biológicas, Recife, 2023.

1. forrageio. 2. ecologia. 3. uso do habitat. 4. informações sociais. I. Cristaldo, Paulo Felipe, orient. II. Silva, Aline do Nascimento Filgueira, coorient. III. Título

CDD 574

---

CÁTILA REGINA SILVA

**EFEITO DA PROPORÇÃO DE SOLDADOS NA PERCEPÇÃO DE PISTAS DE RISCO DURANTE A SELEÇÃO DE RECURSOS EM CUPINS**

Monografia apresentada à coordenação do curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal Rural de Pernambuco, sob orientação do professor Dr. Paulo Fellipe Cristaldo e co-orientação da Ma. Aline do Nascimento Filgueira Silva, como requisito para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas, de acordo com as exigências.

BANCA EXAMINADORA

---

Orientador: Prof Dr. Paulo Fellipe Cristaldo – UFRPE

---

Titular: Prof. Dr. Marcelo Henrique Santos Paiva - UFPE

---

Titular: Dr<sup>a</sup> Roberta Ramos Coelho - UFRPE

---

Suplente: Prof<sup>a</sup>. Daniele Regina Parizotto - UFRPE

RECIFE

2023

## AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais, Fabiula e Germano, que sempre me incentivaram nos estudos, contribuindo para que o sonho da faculdade se tornasse realidade. Aos meus irmãos, Henrique e Camila, por compreenderem minha ausência pelo tempo dedicado aos estudos.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco pela oportunidade, por tudo que eu pude aprender e viver nesta instituição.

Ao professor Dr. Paulo Fellipe Cristaldo por ter me acolhido tão cedo em seu laboratório e me ensinado tudo que sei hoje sobre como fazer ciência. Obrigada pela orientação, pela paciência e disponibilidade.

Ao meu porto seguro e amor da vida, Lucas. Obrigada por sempre me incentivar, por me apoiar nessa fase tão importante, por ser minha felicidade e calma em meio a tantas tempestades. Que o nosso companheirismo seja eterno.

Ao meu grande amigo Agelson, que esteve comigo nesta caminhada desde o início da graduação. Obrigada pela amizade, suporte, cuidado, conselhos e momentos de muita risada.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Insetos (LabEcoln) por todo apoio, companheirismo, momentos de aprendizado, auxílio nos experimentos e por todos os momentos alegres que cada um me proporcionou. Agradeço especialmente aos amigos Aline e Renan pela amizade que construímos juntos, o apoio de vocês foi essencial nesta jornada.

## RESUMO

Na natureza, os animais enfrentam situações complexas na busca e escolha de recursos alimentares, que podem vir acompanhadas de interações negativas, fazendo com que os organismos precisem avaliar os benefícios e custos durante o forrageio. Neste processo, os animais utilizam informações (privadas ou sociais) obtidas no ambiente, sendo esta percepção ainda mais sofisticada em insetos sociais, onde as tomadas de decisões são feitas de forma coletiva. No presente estudo, avaliamos o efeito da proporção de soldados na percepção da mudança de intensidade de pistas de risco durante a seleção de recursos alimentares em *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae). Para isso, testamos a hipótese de que o aumento da proporção de soldados em grupos de *N. corniger* aumenta a capacidade de percepção da mudança de pistas de risco durante a seleção de recursos alimentares. Inicialmente, experimentos em campo foram conduzidos a fim de verificar as espécies de formigas que mais predavam os cupins para utilizarmos os sinais químicos deste predador como pistas de risco. Em seguida, bioensaios de seleção de recursos com chance de escolha foram realizados em laboratório a fim de avaliar a escolha dos grupos de 30 cupins em diferentes proporções de soldados (0 a 100%) por recursos com diferentes intensidades de pistas de risco (4  $\mu$ L - baixa ou 20  $\mu$ L - alta), onde os recursos foram alternados de posição após 19h do início do experimento. Um experimento controle foi realizado sem a troca dos recursos entre as arenas. De um modo geral, nossos resultados demonstraram que a presença da casta de soldados possui um papel essencial na percepção de pistas de risco, onde o aumento de sua proporção desencadeia uma maior percepção de pistas de risco durante a seleção de recursos alimentares. Este mecanismo pode influenciar de forma significativa a compreensão das diferentes funções que o soldado pode ter dentro do ninho, a evolução desta casta, o padrão de uso de habitat e o forrageamento dos cupins.

**Palavras-chave:** forrageio, ecologia, uso do habitat, informações sociais

## ABSTRACT

In nature, animals face complex situations in the search and choice of food resources, which may be accompanied by negative interactions, requiring organisms to evaluate the benefits and costs during foraging. In this process, animals use information (private or social) obtained from the environment, and this perception is even more sophisticated in social insects, where decision-making is done collectively. In the present study, we evaluated the effect of the proportion of soldiers on the perception of the change in intensity of risk cues during the selection of food resources in *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae). To do so, we tested the hypothesis that increasing the proportion of soldiers in groups of *N. corniger* increases the ability to perceive changes in risk cues during the selection of food resources. Initially, field experiments were conducted to verify the ant species that preyed the most on termites so that we could use the chemical signals of this predator as risk cues. Next, free-choice resource selection bioassays were carried out in the laboratory to evaluate the choice of groups of 30 termites in different soldier proportions (0 to 100%) for resources with different intensities of risk cues (4  $\mu$ L - low or 20  $\mu$ L - high), where the resources were alternated after 19h from the beginning of the experiment. A control experiment was performed without exchanging resources between arenas. In general, our results demonstrated that the presence of the soldier caste plays an essential role in the perception of risk cues, where an increase in its proportion triggers a greater perception of risk cues during the selection of food resources. This mechanism can significantly influence the understanding of the different functions that the soldier can have within the nest, the evolution of this caste, the pattern of habitat use, and the foraging of termites.

**Key-words:** foraging, ecology, habitat use, social information

## LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 01.** Esquema do experimento em campo para a seleção de formigas predadoras de cupins composto por três quadrantes de 1m<sup>2</sup> separados por 1m. Foram colocadas oito iscas de operários de *Nasutitermes corniger*, onde foram coletadas as formigas que os predaram, numa observação de 40 minutos por quadrante ..... 19
- FIGURA 02.** Efeito da pista de risco extraídas de formigas predadoras *Pheidole* sp. (dados em vermelho) e *Megalomyrmex* sp. na proporção de cupins de *Nasutitermes corniger* redirecionados para a arena controle (*eixo y*) após uma, três e cinco horas de alternância das arenas (*eixo x*).....23
- FIGURA 03.** Esquema do experimento em campo composto por três quadrantes de 1m<sup>2</sup> separados por 1m. Foram colocadas oito iscas de operários de *Nasutitermes corniger*, onde foram coletadas as formigas que os predaram, numa observação de 40 minutos por quadrante .....24
- FIGURA 04.** Efeito da proporção de soldados (*eixo x<sub>1</sub>*) em iscas com baixa e alta intensidade de pista de risco (*eixo x<sub>2</sub>*) na proporção de cupins nas iscas (*eixo y*) após uma (A, D), três (B, E) e cinco horas (C, F) do início dos bioensaios. Os dados em azul se referem a baixa intensidade das pistas de risco; os dados em vermelho se referem a alta intensidade das pistas de risco. Os gráficos A, B, C tratam-se do tratamento com troca entre os recursos; os gráficos D, E, F tratam-se do controle sem troca entre os recursos.....29



## LISTA DE TABELAS

- TABELA 01.** Efeito da proporção de soldados no grupo (S), da intensidade da pista de risco (I) e da interação (S:I) entre esses fatores na proporção de cupins em iscas de cana-de-açúcar durante os bioensaios comportamentais .....21
- TABELA 02.** Lista de morfoespécies de formigas encontrados predando iscas de cupins *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) no experimento em campo .....28

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>12</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>16</b>
2.1. ÁREA DE ESTUDO, COLETA E MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS.....	16
2.2. PISTA DE RISCO: ESCOLHA E PREPARAÇÃO.....	16
2.3. DESIGN EXPERIMENTAL.....	19
2.4. ANÁLISES ESTATÍSTICAS .....	25
<b>3. RESULTADOS.....</b>	<b>26</b>
<b>4. DISCUSSÃO .....</b>	<b>31</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>34</b>

**A proporção de soldados modula a percepção da intensidade do risco durante a seleção de recursos alimentares em *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae)?<sup>1</sup>**

Cátia Regina Silva<sup>a</sup>, Aline do Nascimento Filgueira Silva<sup>a,b</sup>, Renan Edson Campelo dos Santos<sup>a</sup>, Thiago Henrique Cavalcanti de Mendonça<sup>a,b</sup>, Helter Eduard Vasconcelos Lima<sup>a</sup>, Sara Yuri Medeiros Watanabe<sup>a,b</sup> & Paulo Fellipe Cristaldo<sup>a,b,\*</sup>

<sup>a</sup> Laboratório de Ecologia de Insetos, Departamento de Agronomia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.

<sup>b</sup> Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Departamento de Agronomia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil.

\* Autor correspondente: Paulo F. Cristaldo. Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco, Brasil. e-mail: [paulo.cristaldo@ufrpe.br](mailto:paulo.cristaldo@ufrpe.br)

---

<sup>1</sup> Manuscrito de acordo com as normas da revista *Behavioural Processes*

## 1. INTRODUÇÃO

A busca e a escolha de recursos alimentares são comportamentos cruciais que possuem impactos significativos na história de vida dos organismos (Bloom 2012). A taxa de aquisição de energia para qualquer organismo depende basicamente dos recursos alimentares selecionados durante o forrageio (Boggs 2009); o que conseqüentemente afeta a energia alocada para a sobrevivência e reprodução (Cristaldo et al. 2018). Sendo assim, espera-se que os animais otimizem seu potencial reprodutivo selecionando recursos alimentares que proporcionem alto aporte energético com baixo custo.

A teoria do forrageamento ótimo (OFT; do inglês *'optimal foraging theory'*) prevê que os animais enfrentam decisões simples em escolher itens alimentares que maximizam os retornos líquidos de energia (Stephens & Krebs 1986). Na natureza, porém, os animais enfrentam situações complexas, onde a busca de recursos pode ser acompanhada por interações negativas, como por exemplo, a competição e a predação (Lima & Dill 1990, Silva et al. 2021). Além disso, a quantidade e qualidade de alimento também influenciam na tomada de decisões para que os indivíduos avaliem com eficiência os benefícios e custos envolvidos na seleção e exploração dos recursos alimentares.

Os forrageadores, em busca de recursos alimentares, podem fazer uso de informações do ambiente a fim de otimizar sua capacidade de selecionar os recursos adequados, reduzindo assim custos e tempo de busca por recurso (Dall et al. 2005). As informações obtidas no ambiente podem ser privadas, que são adquiridas por meio da interação direta do forrageador com o ambiente e/ou o recurso alimentar; ou informações sociais, que são adquiridas observando outros indivíduos (sejam eles da mesma espécie ou não) ou ainda com suas pistas

deixadas no ambiente (Valone 2007; Leadbeater & Chittka 2009). O uso de informações sociais, durante o forrageamento, é uma estratégia que economiza energia se comparada com as informações privadas (Grüter & Leadbeater 2014), pois os animais podem identificar indivíduos bem-sucedidos e aprender com eles (Kendal et al. 2005, 2009). Além disso, os forrageadores podem se beneficiar alocando uma proporção do seu tempo para explorar e monitorar fontes de alimentos alternativos que estão disponíveis no ambiente (Latty & Beekman 2013).

Em insetos sociais (formigas, abelhas, vespas e cupins), diferente dos organismos solitários, a tomada de decisão durante a seleção de recurso é feita de forma coletiva, com informações que podem ser privadas ou sociais (Cristaldo et al. 2016 a,b; Czaczkes et al. 2015 a), e que são passadas entre os muitos indivíduos presentes no processo de forrageio. A grande maioria dos insetos sociais são forrageadores de sítio-central, o que os impede de alterarem as áreas de forrageio quando o local não se encontra mais favorável. Sendo assim, a alocação da exploração do recurso por insetos sociais em ambientes dinâmicos requer uma ação coordenada entre os indivíduos informados sobre o recurso alimentar e os demais indivíduos.

Os cupins (Blattodea: Isoptera) são insetos eussociais que se alimentam de matéria orgânica morta em diferentes estágios de humificação (Donovan et al. 2001). Ao longo da filogenia dos cupins – *das espécies basais às derivadas* - diferentes estratégias de forrageamento são observadas. Nas espécies basais (*i.e.* Kalotermitidae), o recurso alimentar é o local de nidificação. Por outro lado, nas espécies derivadas (*i.e.* Termitidae), existe uma separação total entre local de nidificação e o recurso alimentar, que é obtido ao redor do ninho (Abe 1987; Legendre et al. 2008). A busca por recursos alimentares fora do ninho requer mais

energia das colônias. De fato, essas espécies possuem um sistema sofisticado para se comunicar sobre a quantidade e qualidade dos alimentos (Evans et al. 2007; Araújo et al. 2017; Sacramento et al. 2020; Silva et al. 2022) e os possíveis riscos com competidores e/ou predadores (Traniello 1981; Evans et al. 2009; Ferreira et al. 2018; Silva et al. 2021). Além disso, há um maior investimento no número de operários no forrageamento e uma maior participação da casta de soldados no processo de forrageio (Almeida et al. 2016).

Em espécies da subfamília *Nasutitermitinae*, por exemplo, os soldados possuem um papel fundamental no forrageio, contribuindo significativamente na fase inicial, sendo os primeiros indivíduos recrutados em grande número (Traniello 1981; Almeida et al. 2016). De acordo com Traniello & Leuthold (2000), os soldados ainda podem comunicar aos operários a localização dos alimentos. Recentemente, Sacramento et al. (2020) demonstraram que uma maior proporção de soldados em *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Termitidae, *Nasutitermitinae*) desencadeia uma maior percepção de mudanças na quantidade do recurso, direcionando o forrageamento para recursos em maior quantidade. Os soldados podem representar até 30% de indivíduos presentes em colônias de *Nasutitermitinae* (Haverty 1977; Prestwich 1984), porém, as condições ecológicas podem alterar esta proporção (Howard & Haverty 1981, Noirot & Darlington 2000). Portanto, é provável que a proporção de soldados também afete a percepção dos riscos durante o forrageamento.

Os cupins do gênero *Nasutitermes* apresentam a maior diversidade dentro dos Isoptera (Legendre et al. 2008). As espécies desse gênero são especializadas em uma ampla variedade de recursos alimentares, sendo encontrados em quase todo tipo de vegetação (Boulogne et al. 2017). A espécie *N. corniger* é uma das mais

abundantes e amplamente distribuídas nos neotrópicos, ocorrendo desde o sudeste do México até o norte da Argentina (Scheffrahn et al., 2005). *Nasutitermes corniger* é reconhecida como praga de elevada importância e alta capacidade de adaptação aos ambientes urbanos (Constantino et al. 2002a; Boulogne et al. 2017). Esta espécie causa prejuízos principalmente em edificações devido ao consumo de madeira sendo considerada como uma das mais importantes pragas estruturais do Novo Mundo (Fontes & Milano, 2002; Boulogne et al. 2017).

No presente estudo, avaliamos o efeito da proporção de soldados na percepção da mudança de intensidade de pistas de risco durante a seleção de recursos alimentares em *N. corniger*. Especificamente, testamos a hipótese de que o aumento da proporção de soldados em grupos de *N. corniger* aumenta a capacidade de percepção da mudança de pistas de risco durante a seleção de recursos alimentares. De um modo geral, nossos resultados podem contribuir para uma melhor compreensão da evolução do uso do habitat, forrageamento e da casta de soldados em cupins.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1. Área de estudo, coleta e manutenção das colônias de cupins**

As colônias de *N. corniger* utilizadas nos bioensaios comportamentais foram coletadas de ninhos arborícolas no campus SEDE da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) (8°04'03"S, 34°55'00"O), localizado município de Recife, Pernambuco, Nordeste do Brasil. A área de estudo possui clima “*subtropical úmida ou sub-úmida*” (Aw), onde a temperatura média anual da área de estudo é de 25,8 °C e com precipitação média de 1804 mm (Clima, 2022). As coletas das colônias de *N. corniger* foram realizadas durante os meses de outubro e novembro de 2022.

Fragmentos das colônias de *N. corniger* foram coletadas com auxílio de picareta e pá de jardins e armazenadas em caixas plásticas (50 cm de diâmetro x 20 cm de altura) no Laboratório de Ecologia de Insetos da UFRPE. No laboratório, as colônias foram mantidas por, no máximo, 24 horas antes da realização dos bioensaios. Ao todo, foram coletadas 10 colônias de *N. corniger*.

Os cupins foram individualmente identificados à nível de espécie, seguindo literatura específica (Constantino, 2002) e por comparação com amostras presentes na coleção do Laboratório de Ecologia de Insetos, onde os vouchers foram depositados.

### **2.2. Pistas de risco: escolha e preparação**

Experimentos de campo e em laboratório foram conduzidos a fim de selecionar a espécie de formiga predadora a ser utilizada como pista de risco. Inicialmente, em campo, realizamos um teste de predação de iscas de cupins com o objetivo de



selecionar as espécies de formigas predadoras mais frequente. Em seguida, no laboratório, testamos o efeito das pistas químicas das espécies na deterrência de grupos de *N. corniger* durante a seleção de recursos alimentares.

Os experimentos em campo foram realizados em sete diferentes fragmentos de mata no *campus* SEDE da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) durante os meses de agosto a setembro de 2022. A escolha dos fragmentos de mata ocorreu após visita prévia aos locais. Em cada fragmento, três quadrantes de 1m<sup>2</sup> cada, com distância de 1 metro entre eles, foram demarcados, totalizando 21 quadrantes em todo o experimento. Em cada quadrante, oito iscas de operários de *N. corniger* colados em palitos foram colocadas ao redor do quadrante com distância padronizada entre as iscas, seguindo metodologia proposta por Oliveira (1997) (Fig. 01). Após a instalação das iscas, o tempo em que formigas localizaram e atacaram as iscas de cupins foi quantificado durante 40 min. Ao todo, 24 iscas de cupins foram utilizadas em cada fragmento de mata e 168 iscas no total.

As formigas que predaram as iscas de cupins foram coletadas manualmente com pinças e com o auxílio de potes para posterior identificação com bibliografias especializadas (Baccaro et al. 2016). Ao todo, as iscas de cupins foram predadas por 12 morfoespécies de formigas pertencentes a nove gêneros e duas subfamílias (Tab. 01). Dentre essas morfoespécies, *Pheidole* sp.1 e *Megalomyrmex* sp.1 foram as espécies com maior frequência de predação das iscas de cupins. Sendo assim, essas duas morfoespécies foram selecionadas para serem testados no laboratório como pistas de risco.

Para verificar a deterrência dos sinais químicos de corpo das morfoespécies de formigas predadoras selecionadas no experimento de campo, bioensaios de seleção

de recurso foram realizados com grupos de *N. corniger* na sua proporção natural (i.e. 30% de soldados). Os bioensaios de seleção de recurso foram realizados em pote de plástico (250 mL) conectado por mangueira transparente (7 mm  $\varnothing$  e 5 cm de comprimento) a outros dois potes em suas extremidades. Um total de 30 indivíduos de *N. corniger* (21 operários e 9 soldados) foram acondicionados na arena central. Nas arenas laterais, foram acondicionadas iscas de cana-de-açúcar (20g), sendo uma com 10 $\mu$ L da pista de risco de uma das morfoespécies (*Pheidole* sp.1 ou *Megalomyrmex* sp.1) e a outra apenas com a cana não tratada (controle). Após 12 horas do início do bioensaio, a oferta de recurso com e sem a pista de risco foi alternada entre as arenas laterais. O número de indivíduos em cada lado da arena foi contado 30 min. antes da troca e após uma, três e cinco horas da troca dos recursos entre as arenas.

A deterrência das pistas de risco foi considerada dividindo o número de cupins presente na isca controle após a troca dividido pelo número de cupins presente na isca controle 30 min. antes da troca. Foram realizadas três repetições por colônia de *N. corniger* ( $N=3$ ) para cada tipo de pista de risco (*Pheidole* sp.1 e *Megalomyrmex* sp.1), totalizando 18 bioensaios.

Os sinais químicos do corpo da formiga predadora generalista *Pheidole* sp., foram utilizados no bioensaio comportamental como pista de risco. A escolha dos sinais químicos do corpo dessa espécie como pista de risco ocorreu por apresentar maior frequência de predação e por desencadear deterrência nos grupos de cupins nos experimentos prévios (ver fig. 02).

Para a preparação dos extratos das pistas de risco, as formigas foram coletadas na entrada de seus ninhos ( $N=5$ ), armazenadas em potes plásticos e

levadas ao laboratório. A extração das pistas químicas foi realizada por meio da submersão de 2.750 operárias em solvente hexano (2  $\mu$ L/operário). Os extratos inicialmente foram mantidos a 4°C por 24 horas e após esse período, o extrato concentrado foi passado para outro vidro e uma nova alíquota de hexano foi acrescentada até completar o volume inicial. Os extratos foram mantidos no freezer até a realização dos bioensaios comportamentais (semelhante ao proposto por Cristaldo et al. 2014, 2016a).

### 2.3 Design experimental

Para verificar o efeito da proporção de soldados na percepção da intensidade da pista de risco durante a seleção de recursos em cupins, bioensaios manipulativos de seleção de recursos alimentares foram realizados em laboratório com grupos de *N. corniger*.

Os bioensaios foram realizados em arenas compostas por um pote de plástico (250 mL) conectado por mangueira transparente (7 mm  $\varnothing$  e 5 cm de comprimento) à dois potes de plástico em suas extremidades. Na arena central, 30 indivíduos de cupins foram acondicionados em tratamentos que variaram de 30 operários (0% de soldados) a 30 soldados (100% de soldados). Ao todo, 11 tratamentos foram estabelecidos: 0% (30 operários), 10% (27 operários e 3 soldados), 20% (24 operários e 6 soldados), 30% (21 operários e 9 soldados), 40% (18 operários e 12 soldados), 50% (15 operários e 15 soldados), 60% (12 operários e 18 soldados), 70% (9 operários e 21 soldados), 80% (6 operários e 24 soldados), 90% (3 operários e 27 soldados) e 100% (30 soldados). Em cada arena lateral foi acondicionado iscas de cana-de-açúcar (20 g) com duas intensidades de pistas de risco: baixa (4  $\mu$ L) e

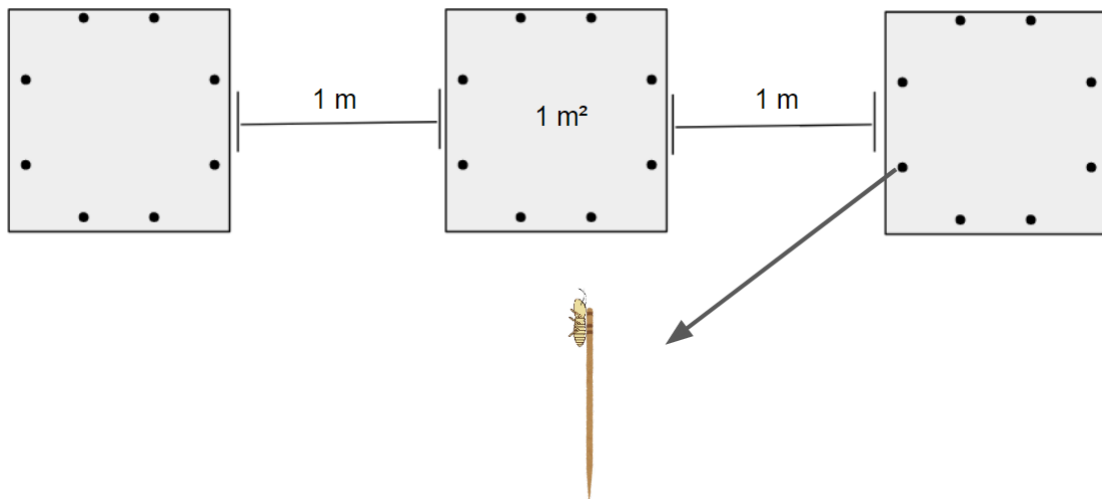
alta (20  $\mu$ L). Os grupos de cupins tiveram livre acesso entre as arenas contendo recursos com diferentes intensidades de pistas de risco nas iscas de cana-de-açúcar. Após 19 horas do início do experimento, a oferta de recurso com diferentes intensidades de pistas de risco (baixa e alta) foi alternada entre as arenas laterais e as mangueiras transparentes foram substituídas por novas nessa troca para que os cupins não seguissem nenhum feromônios de trilha (Fig. 03). Um experimento controle foi realizado sem a troca do recurso entre as arenas.

A eficiência dos cupins em perceber a mudança no recurso com diferentes intensidades de pistas de risco e o seu redirecionamento para a fonte de recurso menos custosa foi medida pela proporção de indivíduos que se redirecionaram para o recurso com baixa intensidade de pista de risco após uma, três e cinco horas da troca dos recursos (semelhante ao proposto por Sacramento et al. 2020).

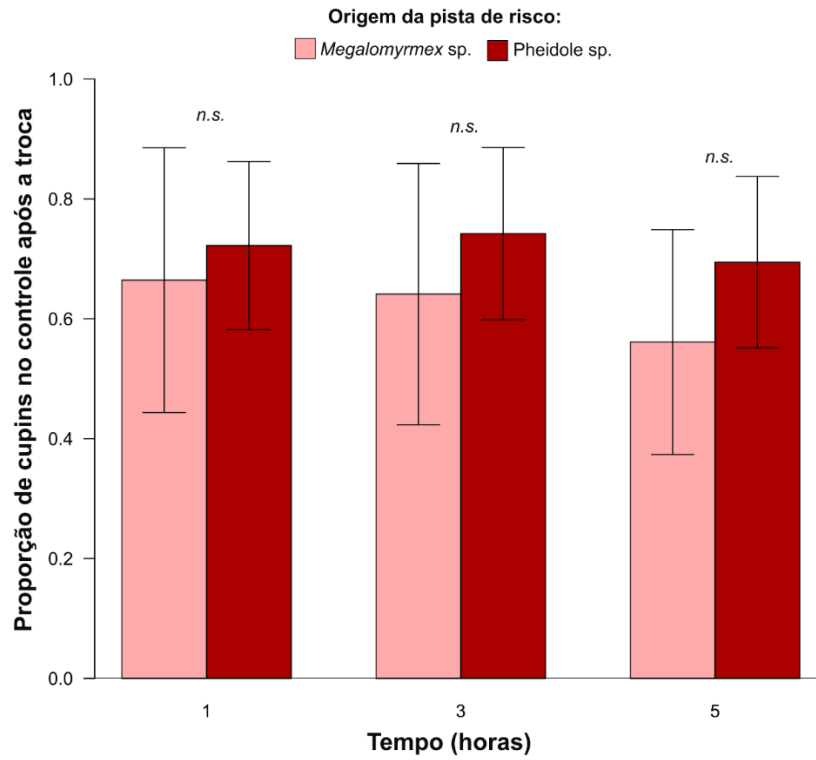
Foi realizada uma repetição por colônia ( $N=10$ ) para cada proporção de soldados e alternância da fonte de alimento (com e sem troca de fonte de alimento nas arenas), totalizando 220 bioensaios comportamentais.

**Tabela 01.** Lista de morfoespécies de formigas encontrados predando iscas de cupins *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) no experimento em campo.

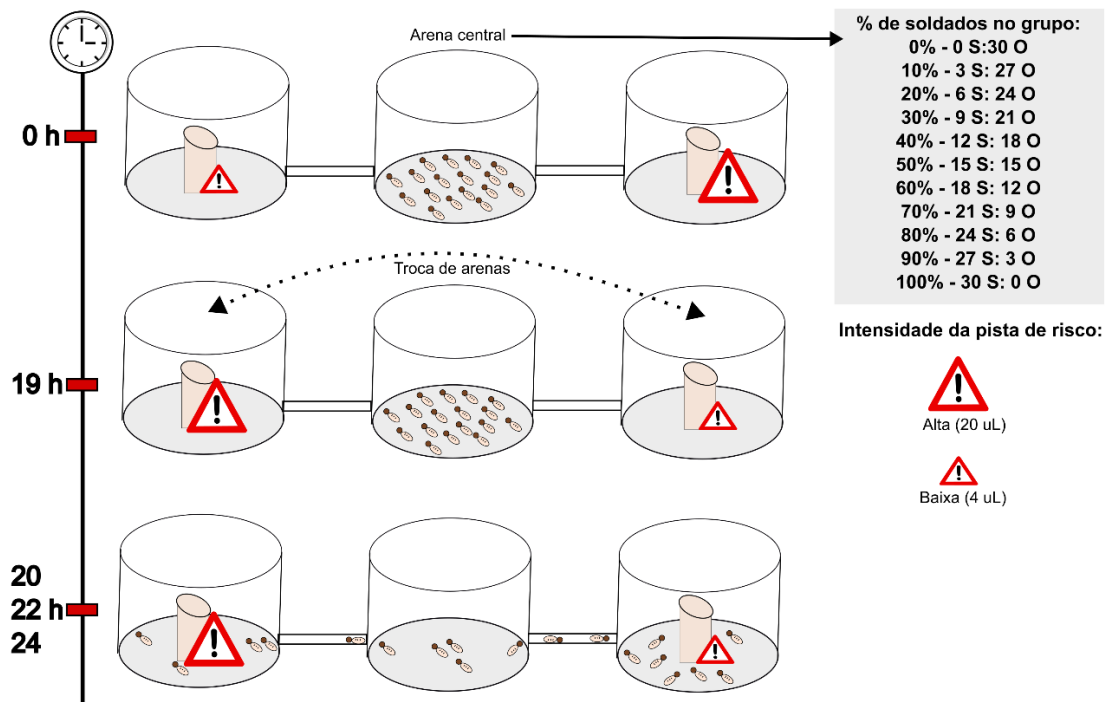
<b>Local</b>	<b>Morfoespécie</b>	<b>Subfamília</b>	<b>Frequência</b>
8°01'09.0"S 34°56'43.0"O	<i>Camponotus</i> sp.1	Formicinae	2
	<i>Megalomyrmex</i> sp.1	Myrmicinae	12
	<i>Pheidole</i> sp.1	Myrmicinae	37
8°01'12.0"S 34°56'45.0"O	<i>Megalomyrmex</i> sp.1	Myrmicinae	5
	<i>Monomorium</i> sp.1	Myrmicinae	1
	<i>Pheidole</i> sp. 2	Myrmicinae	6
8°01'13.0"S 34°56'46.0"O	<i>Pheidole</i> sp. 2	Myrmicinae	5
8°01'02.4"S 34°56'45.3"O	<i>Nylanderia</i> sp.1	Formicinae	5
	<i>Pheidole</i> sp.1	Myrmicinae	5
	<i>Pogonomyrmex</i> sp.1	Myrmicinae	4
8°00'55.1"S 34°57'03.2"O	<i>Nylanderia</i> sp.1	Formicinae	5
	<i>Pheidole</i> sp.1	Myrmicinae	34
8°00'44.9"S 34°57'04.2"O	<i>Brachymyrmex</i> sp. 1	Myrmicinae	1
	<i>Pheidole</i> sp.1	Myrmicinae	40
	<i>Pogonomyrmex</i> sp. 2	Myrmicinae	1
8°01'06.7"S 34°56'57.3"O	<i>Megalomyrmex</i> sp.2	Myrmicinae	1
	<i>Paratrechina</i> sp.1	Myrmicinae	1
	<i>Pheidole</i> sp.1	Myrmicinae	24
	<i>Solenopsis</i> sp.1	Myrmicinae	1



**Figura 01.** Esquema do experimento em campo para a seleção de formigas predadoras de *Nasutitermes corniger*.



**Figura 02.** Efeito da pista de risco extraídas de formigas predadoras *Pheidole* sp. (dados em vermelho) e *Megalomyrmex* sp. na proporção de cupins de *Nasutitermes corniger* redirecionados para a arena controle (*eixo y*) após uma, três e cinco horas de alternância das arenas (*eixo x*).



**Figura 03.** Diagrama esquemático dos bioensaios comportamentais avaliando se a proporção de soldado no grupo de cupins interfere na capacidade de percepção à mudança na intensidade da pista de risco nos recursos.



## 2.4. Análises Estatísticas

Para saber com qual formiga trabalhar, os dados foram analisados por meio de Modelos Lineares Generalizados no software R (R Development Team, 2019). Uma análise independente foi realizada para cada tempo amostrado (uma, três e cinco horas).

Nos experimentos comportamentais, os dados foram analisados no software R utilizando Modelos Lineares Generalizados (GLMs), seguidos de Análise de Resíduo a fim de verificar a adequabilidade do modelo e a distribuição de erros utilizada. Em todos os modelos, o valor médio de cada colônia testada em cada proporção de soldados foi utilizado como uma repetição verdadeira.

Para verificar se a proporção de indivíduos de cupins ( $y$ -var) foi afetada pela proporção de soldados de cupins nos grupos ( $x_1$ -var) e a intensidade do sinal (baixo ou alto) ( $x_2$ -var), os dados foram submetidos à Análise de Covariância (ANCOVA) com distribuição de dados Normal. A variável resposta ( $y$ -var) foi calculada para cada proporção de soldados, considerando a média das dez colônias, e foi utilizada como repetição verdadeira. Uma análise independente foi realizada para cada tempo amostrado (uma, três e cinco horas) e para arenas com e sem alternância das fontes de alimento.

### 3. RESULTADOS

A proporção de indivíduos redirecionados para a arena controle não foi afetada significativamente pela origem da pista de risco (*Pheidole* sp. ou *Megalomyrmex* sp) ( $F_{1,51} = 13,86$ ,  $P = 0,49$ ) e pelo tempo amostrado (uma, três ou cinco horas) ( $F_{1,52} = 13,99$ ,  $P = 0,70$ ). Em todos os tempos amostrados, as pistas de risco extraídas de *Pheidole* sp. 1 e *Megalomyrmex* sp. 1 apresentaram deterrência semelhante aos grupos de *N. corniger* (Fig. 02). Sendo assim, *Pheidole* sp.1 foi selecionada para ser utilizada como pista de risco nos experimentos principais por ter sido a morfoespécie que apresentou maior frequência de predação nos experimentos em campo (ver Tab. 01).

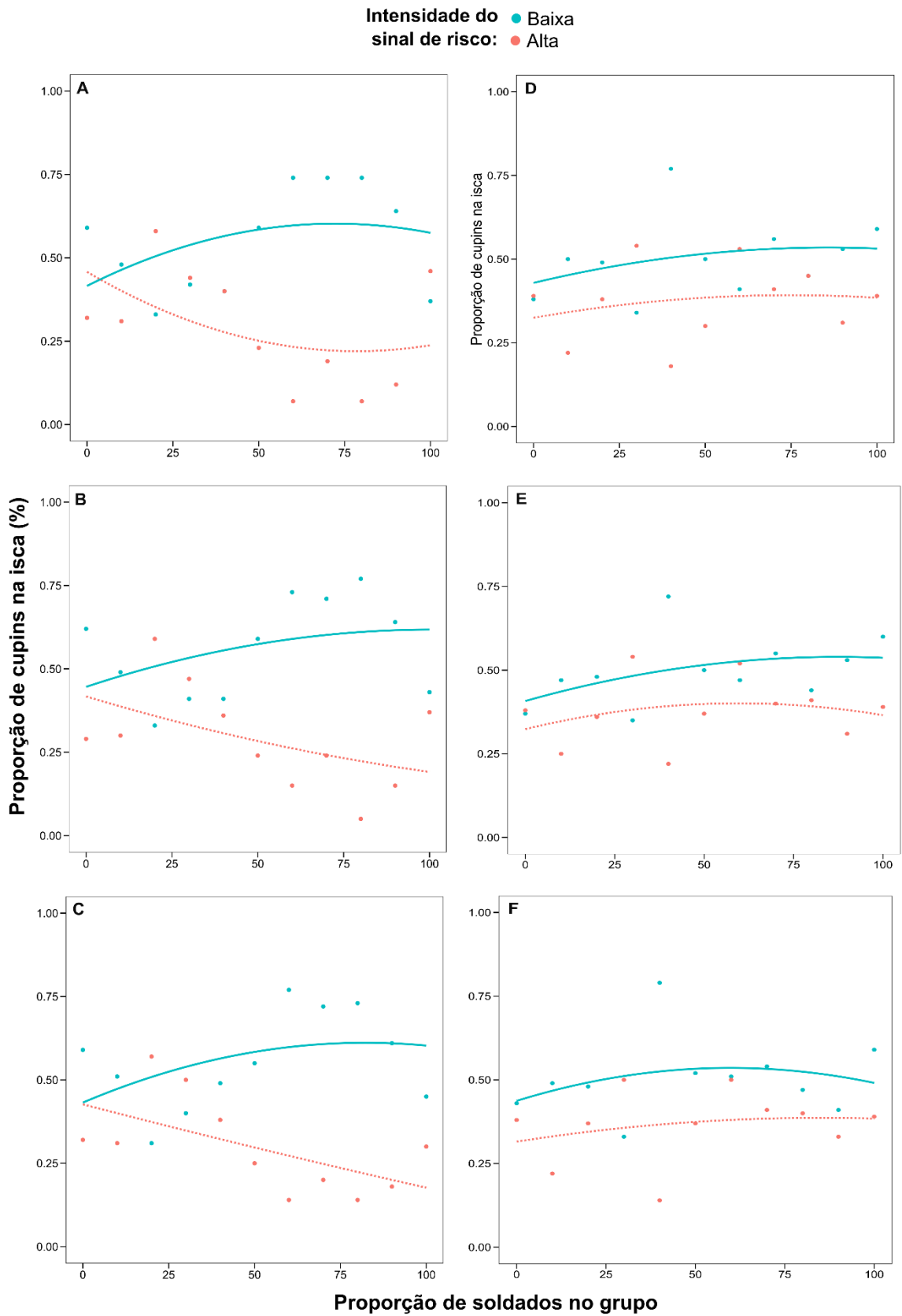
Nas arenas com alternância dos recursos alimentares com diferentes intensidades de pistas de risco, a proporção de indivíduos foi significativamente afetada pela interação entre a proporção de soldados no grupo e a intensidade da pista de risco (baixo ou alto), em todos os tempos amostrados (uma, três e cinco horas) (Tab. 02). Após 1 hora da alternância das arenas, grupos de *N. corniger* sem soldados estão presentes em maior proporção nas arenas com alta pista de risco comparado com arenas com baixa pista de risco. No entanto, à medida que aumenta a proporção de soldados nos grupos, há um aumento na proporção de cupins nas arenas com baixa pista de risco comparado com arenas com alta pista de risco (Fig. 4A). Esse padrão se mantém após três e cinco horas da alternância (Tab. 02), com um aumento na proporção de cupins em iscas com baixa pista de risco e, conseqüentemente, uma diminuição na proporção de cupins em iscas com alta pista de risco (Fig. 4B-4C).

Por outro lado, nas arenas sem alternância das fontes de recurso alimentares, a proporção de indivíduos foi significativamente afetada apenas pela intensidade da pista de risco (baixa ou alta), em todos os tempos amostrados (uma, três e cinco horas) (Tab. 02). De um modo geral, independente da proporção de soldados, existe uma maior proporção de cupins em iscas com baixa pista de risco comparado com iscas de cana-de-açúcar com alta pista de risco (Fig. 4D-4F).

**Tabela 02.** Efeito da proporção de soldados no grupo (S), da intensidade da pista de risco (I) e da interação (S:I) entre esses fatores na proporção de cupins em iscas de cana-de-açúcar durante os bioensaios comportamentais.

Fonte	1 h.						3 h						5 h					
	<i>g.l.</i>	DR	<i>g.l.</i> <i>R</i>	D	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>g.l.</i>	DR	<i>g.l.</i> <i>R</i>	D	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>g.l.</i>	DR	<i>g.l.</i> <i>R</i>	D	<i>F</i>	<i>P</i>
<b>COM ALTERNÂNCIA DOS RECURSOS ALIMENTARES</b>																		
<b>1 HORA</b>																		
NULL			21	0,90					21	0,84					21	0,77		
sold (S)	1	0,02	20	0,90	0,08	0,77	1	0,01	20	0,84	0,07	0,78	1	0,01	20	0,77	0,20	0,65
intensidade (I)	1	0,36	19	0,53	14,70	0,001	1	0,38	19	0,45	18,71	0,0004	1	0,36	19	0,40	21,52	0,002
S:I	1	0,07	18	0,45	3,14	0,02	1	0,08	18	0,37	4,21	0,04	1	0,09	18	0,30	5,72	0,02
<b>SEM ALTERNÂNCIA DOS RECURSOS ALIMENTARES</b>																		
<b>1 HORA</b>																		
NULL			21	0,35					21	0,28				21	0,35			
sold (S)	1	0,01	20	0,34	1,04	0,32	1	0,01	20	0,26	1,59	0,22	1	0,01	20	0,35	0,61	0,44
intensidade (I)	1	0,09	19	0,25	6,57	0,01	1	0,08	19	0,18	7,99	0,01	1	0,10	19	0,24	8,11	0,01
S:I	1	0,001	18	0,25	0,07	0,79	1	0,004	18	0,18	0,41	0,52	1	0,01	18	0,24	0,009	0,92

Modelagem Linear Generalizada com distribuição de erros Normal



**Figura 04.** Efeito da proporção de soldados (*eixo  $x_1$* ) em iscas com baixa e alta intensidade de pista de risco (*eixo  $x_2$* ) na proporção de cupins nas iscas (*eixo  $y$* ) após

uma (A, D), três (B, E) e cinco horas (C, F) do início dos bioensaios. Os dados em azul se referem a baixa intensidade das pistas de risco; os dados em vermelho se referem a alta intensidade das pistas de risco. Os gráficos A, B, C tratam-se do tratamento com troca entre os recursos; os gráficos D, E, F tratam-se do controle sem troca entre os recursos.

#### 4. DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstraram que, de um modo geral, a presença da casta de soldado possui um papel essencial na percepção de pistas de risco durante a seleção de recursos alimentares e que o aumento da proporção de soldados desencadeia uma maior percepção da intensidade de risco, redirecionando os indivíduos para o recurso alimentar menos custoso, ou seja, com baixa intensidade de pista de risco.

A presença de espécies competidoras, predadoras e inimigos naturais podem impactar significativamente o uso dos recursos alimentares (Hassell & Southwood, 1978), sendo necessário que os indivíduos avaliem com eficiência os benefícios e os custos envolvidos na seleção e exploração de um recurso (Silva *et al.* 2021). Nos últimos anos, uma série de estudos verificaram o efeito da quantidade e qualidade dos recursos alimentares (*i.e.*, benefícios) na seleção de recurso e no comportamento de forrageio em cupins. A grande maioria das espécies de cupins estudadas demonstraram ser capazes de selecionar recursos com maiores benefícios, ou seja, em alta quantidade e/ou qualidade (Hedlund & Henderson 1999; Arab & Costa-Leonardo 2005; Gallagher & Jones 2005; Grace & Campora 2005; Evans *et al.* 2007; Inta *et al.* 2007; Lee & Su 2010; Araújo *et al.* 2011; Araújo *et al.* 2017; Almeida *et al.* 2018; Ferreira *et al.* 2018; Souza *et al.* 2018; Oberst *et al.* 2019). Possivelmente por muito tempo, os benefícios foram tidos como os principais moduladores do uso do habitat pelos cupins.

Por outro lado, o efeito dos custos durante a seleção de recurso e o forrageamento em cupins ainda é pouco explorado. A maioria dos relatos tratam de observações de campo que indicam uma redução no número de forrageadores na presença de espécies de formigas predadoras (DeSouza *et al.* 2009; Gonçalves *et*

al. 2005; Korb & Linsenmair 2002). No entanto, em um estudo recente com *N. corniger*, Silva et al. (*submetido*) estudaram o efeito combinado da quantidade de recurso (benefício) e de sinais de feromônio de alarme (custos) na seleção de recurso. De acordo com esses autores, a quantidade de alimento parece ser mais importante que a intensidade dos sinais de risco. Tal conclusão se baseou no fato de que qualquer intensidade de sinal de risco já indica um custo aos cupins. Desta forma, a escolha do recurso alimentar a ser explorado se baseia no benefício, ou seja, apenas selecionar recursos com alta quantidade independentemente se esse recurso apresenta baixo ou alto sinal de risco. Porém, o custo sozinho também deve ser considerado como modulador da seleção de recursos uma vez que os cupins são capazes de perceber a intensidade do risco.

Em nosso estudo, de fato, ao oferecermos aos grupos de cupins recursos apenas variando em seu custo, podemos observar o papel essencial do soldado na percepção de intensidade de pistas de risco na seleção de recursos alimentares. Quando os grupos de cupins foram submetidos a troca de arenas com diferentes intensidades de pistas de risco, a presença de soldado afetou significativamente a capacidade do grupo em se redirecionar para o recurso menos custoso. Além disso, com o aumento da proporção de soldados, os grupos de *N. corniger* se redirecionaram de forma gradativa ao recurso com baixa pista de risco. Esse resultado demonstra que sem variação no benefício, os custos modulam a seleção de recurso alimentar, podendo afetar o uso do habitat por esses insetos. Além disso, reforça o importante papel da casta de soldados na escolha do recurso em *N. corniger*.

Os soldados em cupins possuem modificações físicas para a defesa do ninho, mas, além de exercerem sua função primordial, eles também participam ativamente



do forrageamento. Em *N. aff. coxipoensis*, a casta dos soldados é a primeira a começar a forragear (Almeida et al. 2016), esta é uma tarefa adaptada para reduzir o risco de predação dos demais membros da colônia na fase inicial do forrageamento (Traniello, 1981). Além disso, os soldados possuem o papel de comunicar a localização do recurso aos operários (Traniello & Leuthold, 2000) e assim, consequentemente, otimizar a exploração aos recursos. Essa dualidade de função poderia impactar a tarefa principal dos soldados (ou seja, defesa), porém, isso parece não acontecer, uma vez que mesmo atuando na seleção de recurso e no forrageamento, os soldados ainda são capazes de realizar sua principal função de defesa.

O fato da casta de soldados serem troficamente dependentes dos operários poderia significar que o aumento na sua proporção dentro da colônia represente um “fardo” para as colônias de cupins (Sacramento *et al.* 2020). No entanto, o papel essencial dessa casta na seleção de recurso em Nasutitermitinae parece indicar um grande benefício para as colônias de cupins, uma vez que o sucesso das colônias parece estar diretamente relacionado com a eficiência de forrageio (Cristaldo et al. 2018). Desta forma, a manutenção de uma alta proporção de soldados em *N. corniger* pode ser compensada por uma maior eficiência na busca de fontes de alimento, principalmente em ambientes dinâmicos.

Concluindo, os resultados obtidos no presente estudo destacam a importância dos soldados na percepção de riscos, no forrageamento e na otimização durante a seleção de recursos em *N. corniger*. Tal mecanismo pode influenciar de maneira significativa a compreensão das diferentes funções que o soldado pode ter dentro do ninho, a evolução desta casta bem como os padrões de uso do habitat e o forrageamento dos cupins.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abe, T., 1987. Evolution of life types in termites. *Evolution and coadaptation in biotic communities*.
- Almeida, C. S., Cristaldo, P. F., Florencio, D. F., Cruz, N. G., Santos, A. A., Oliveira, A. P., Santana, A. S., Ribeiro, E. J. M., Lima, A. P. S., Bacci, L., Araújo, A. P., 2016. Combined foraging strategies and soldier behaviour in *Nasutitermes aff. coxipoensis* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae). *Behavioural processes*, 126, 76-81. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.03.006>
- Araújo, A. P. A., Cristaldo, P. F., Florencio, D. F., Araújo, F. S., DeSouza, O., 2017. Resource suitability modulating spatial co-occurrence of soil-forager termites (Blattodea: Termitoidea). *Austral Entomology*, 56(3), 235-243. <https://doi.org/10.1111/aen.12226>
- Baccaro, F. B., Feitosa, R. M., Fernandez, F., Fernandes, I. O., Izzo, T. J., de Souza, J. L., Solar, R., 2016. Formigas.
- Bloom, A. J., 2012. Integrated whole organism physiology. *Encyclopedia of theoretical ecology*. University of California Press, California, 376-381.
- Boggs, C. L., 2009. Understanding insect life histories and senescence through a resource allocation lens. *Functional Ecology*, 23(1), 27-37. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01527.x>
- Boulogne, I., Constantino, R., Amusant, N., Falkowski, M., Rodrigues, A. M., Houël, E., 2017. Ecology of termites from the genus *Nasutitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) and potential for science-based development of sustainable pest management programs. *Journal of Pest Science*, 90, 19-37. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0796-x>
- Constantino, R., 2002. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. *Journal of Applied Entomology*, 126(7-8), 355-365. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2002.00670.x>
- Cristaldo, P. F., DeSouza, O., Krasulova, J., Jirošová, A., Kutalová, K., Lima, E. R., Šobotník, J., Sillam-Dusses, D., 2014. Mutual use of trail-following chemical cues by a termite host and its inquiline. *PLoS One*, 9(1), e85315. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085315>
- Cristaldo, P. F., Araújo, A. P., Almeida, C. S., Cruz, N. G., Ribeiro, E. J., Rocha, M. L., DeSouza, O., Florencio, D. F., 2016. Resource availability influences aggression and response to chemical cues in the Neotropical termite *Nasutitermes aff. coxipoensis* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70, 1257-1265. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2134-y>
- Cristaldo, P. F., Rodrigues, V. B., Elliot, S. L., Araújo, A. P., DeSouza, O., 2016. Heterospecific detection of host alarm cues by an inquiline termite species (Blattodea: Isoptera: Termitidae). *Animal Behaviour*, 120, 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.07.025>
- Cristaldo, P. F., Almeida, C. S., Cruz, N. G., Ribeiro, E. J. M., Rocha, M. L. C., Santos, A. A., Santana, A. S., Araújo, A. P. A., 2018. The role of resource density on energy allocation in the neotropical termite *Nasutitermes aff. coxipoensis* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Neotropical entomology*, 47, 329-335. <https://doi.org/10.1007/s13744-017-0525-z>
- Czaczkas, T. J., Grüter, C., Ratnieks, F. L., 2015. Trail pheromones: an integrative view of their role in social insect colony organization. *Annual review of entomology*, 60, 581-599. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020627>

- Dall, S. R., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M., Stephens, D. W., 2005. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in ecology & evolution*, 20(4), 187-193. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.010>
- do Sacramento, J. J. M., Cristaldo, P. F., Santana, D. L., Cruz, J. S., dos Santos Oliveira, B. V., Dos Santos, A. T., Araújo, A. P. A., 2020. Soldiers of the termite *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) increase the ability to exploit food resources. *Behavioural Processes*, 181, 104272. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104272>
- Donovan, S. E., Eggleton, P., Bignell, D. E., 2001. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecological Entomology*, 26(4), 356-366. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00342.x>
- Evans T. A., Inta R, Lai J. C. S., Prueger S, Foo N. W., Fu E. W., Lenz M., 2009 Termites eavesdrop to avoid competitors. *Proc R Soc Lond B* 276:4035–4041. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1147>
- Evans, T. A., Inta, R., Lai, J. C. S., Lenz, M., 2007. Foraging vibration signals attract foragers and identify food size in the drywood termite, *Cryptotermes secundus*. *Insectes Sociaux*, 54, 374-382. <https://doi.org/10.1007/s00040-007-0958-1>
- Ferreira, D. V., Sacramento, J. J. M., Rocha, M. L. C., Cruz, J. S., Santana, D. L., Cristaldo, P. F., Araújo, A. P. A., 2018. Does distance among colonies and resource availability explain the intercolonial aggressiveness in *Nasutitermes* aff. *coxiopensis*?. *Neotropical entomology*, 47, 808-814. <https://doi.org/10.1007/s13744-018-0625-4>
- Fontes, L. R., Milano, S., 2002. Termites as an urban problem in South America. *Sociobiology*, 40(1), 103-152.
- Gonçalves, T. T., Reis Júnior, R., Souza, O. F. F. D., Ribeiro, S. P., 2005. Predation and interference competition between ants (Hymenoptera: Formicidae) and arboreal termites (Isoptera: Termitidae).
- Grueter, C., Leadbeater, E., 2014. Insights from insects about adaptive social information use. *Trends in ecology & evolution*, 29(3), 177-184. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.01.004>
- Hassell, M. P., Southwood, T. R. E., 1978. Foraging strategies of insects. *Annual review of ecology and systematics*, 9(1), 75-98. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.09.110178.000451>
- Haverty, M. I., 1977. The proportion of soldiers in termite colonies: a list and a bibliography. *Sociobiology*, 2(3), 199-216.
- Howard, R., Haverty, M. I., 1981. Seasonal variation in caste proportions of field colonies of *Reticulitermes flavipes* (Kollar). *Environmental Entomology*, 10(4), 546-549. <https://doi.org/10.1093/ee/10.4.546>
- Inta, R., Lai, J. C., Fu, E. W., Evans, T. A., 2007. Termites live in a material world: exploration of their ability to differentiate between food sources. *Journal of The Royal Society Interface*, 4(15), 735-744. <https://doi.org/10.1098/rsif.2007.0223>
- Kendal, R. L., Coolen, I., van Bergen, Y., Laland, K. N., 2005. Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning. *Advances in the Study of Behavior*, 35, 333-379. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(05\)35008-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(05)35008-X)
- Kendal, R. L., Coolen, I., Laland, K. N., 2009. 13 Adaptive Trade-offs in the Use of Social and Personal Information. *Cognitive ecology II*, 249-271.

- Latty, T., Beekman, M., 2013. Keeping track of changes: the performance of ant colonies in dynamic environments. *Animal Behaviour*, 85(3), 637-643. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.027>
- Leadbeater, E., Chittka, L., 2009. Social information use in foraging insects (pp. 135-146). CRC Press, Boca Raton, Fla, USA.
- Legendre, F., Whiting, M. F., Bordereau, C., Canello, E. M., Evans, T. A., Grandcolas, P., 2008. The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. *Molecular phylogenetics and evolution*, 48(2), 615-627. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.04.017>
- Lima, S. L., Dill, L. M., 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian journal of zoology*, 68(4), 619-640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lima, J. T., Costa-Leonardo, A. M., 2007. Recursos alimentares explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera). *Biota Neotropica*, 7, 243-250.
- Noirot, C., Darlington, J. P., 2000. Termite nests: architecture, regulation and defence. *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*, 121-139. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9>
- Oberst, S., Lai, J. C., Evans, T. A., 2019. Physical basis of vibrational behaviour: Channel properties, noise and excitation signal extraction. *Biotremology: Studying Vibrational Behavior*, 53-78. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-22293-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-22293-2_5)
- Oliveira, P. S., 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Functional ecology*, 11(3), 323-330. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1997.00087.x>
- Prestwich, G. D., 1984. Defense mechanisms of termites. *Annual review of entomology*, 29(1), 201-232. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.29.010184.001221>
- Scheffrahn, R. H., Krecek, J., Szalanski, A. L., Austin, J. W., 2005. Synonymy of neotropical arboreal termites *Nasutitermes corniger* and *N. costalis* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), with evidence from morphology, genetics, and biogeography. *Annals of the Entomological Society of America*, 98(3), 273-281. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2005\)098\[0273:SONATN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0273:SONATN]2.0.CO;2)
- Silva, A. N. F., Silva, C. R., Santos, R. E. C., Arce, C. C. M., Araújo, A. P. A., Cristaldo, P. F., 2021. Resource selection in nasute termite: The role of social information. *Ethology*, 127(3), 278-285. <https://doi.org/10.1111/eth.13125>
- Silva, A. F. N., Silva, C. R., Santos, R. E. C., Arce, C. C. M., Araújo, A. P. A., Cristaldo, P. F., 2022. The dilemma between colony growth and survival: an experiment on food resource selection with a nasute termite. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1723229/v1>
- Stephens, D. W., Krebs, J. R., 1986. Foraging theory (Vol. 6). Princeton university press.
- Team, R. Core. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>, 2019.
- Traniello, J. F., 1981. Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 78(3), 1976-1979. <https://doi.org/10.1073/pnas.78.3.1976>
- Traniello, J. F., Busher, C., 1985. Chemical regulation of polyethism during foraging in the neotropical termite *Nasutitermes costalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 11, 319-332. <https://doi.org/10.1007/BF01411418>

- Traniello, J. F., Leuthold, R. H., 2000. Behavior and ecology of foraging in termites. *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*, 141-168. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9\\_7](https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_7)
- Valone, T. J., 2007. From eavesdropping on performance to copying the behavior of others: a review of public information use. *Behavioral ecology and sociobiology*, 62, 1-14. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0439-6>
- Weesner, F. M., 1969. *Biology of Termites*, Vol. 1. New York and London: Academic.