

ANA PAULA ALBANO ARAÚJO

**REGULAÇÃO DE ÁREAS DE FORRAGEAMENTO E
ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES DE CUPINS**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de Doctor Scientiae.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2009

ANA PAULA ALBANO ARAÚJO

**REGULAÇÃO DE ÁREAS DE FORRAGEAMENTO E
ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES DE CUPINS**

Tese apresentada à Universidade Federal
de Viçosa, como parte das exigências do Pro-
grama de Pós-Graduação em Entomologia,
para obtenção do título de *Doctor Scientiae*

APROVADA: 13 de fevereiro de 2009.

Prof. Eraldo Rodrigues de Lima
(Co-orientador)

Prof. Reginaldo Constantino

Prof. Ronaldo Reis Junior

Prof. Simon Luke Elliot

Prof. Og Francisco Fonseca de Souza
Orientador

Aos meus pais.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade oferecida. À coordenação do Programa de Pós-graduação em Entomologia. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo fornecimento da bolsa que permitiu a realização deste curso.

Agradeço aos colegas do laboratório de Termitologia que colaboraram nas coletas de campo: Alessandra, Andrea, Carla, Cassiano, Daniela, Fernanda, Marcela, Paulo, Rodrigo e Teresa. Em especial agradeço à amizade e companheirismo da Fê e da Dani e também à convivência agradável com a Andrea, Ale, Cassiano e Paulo! Aos estagiários que passaram pelo laboratório, agradeço a colaboração nas coletas da tese ou por terem compartilhado comigo a execução de outros trabalhos: Josan, Juliana, Raul, Guilherme, José Hilário, Eliesse, Mariana, Simone, Jóber e Karine.

Ao Prof. Og, meus sinceros agradecimentos pela orientação e confiança! Durante esses seis anos de convivência aprendi muito com sua didática impecável e também com suas críticas! Muito obrigada!!!

Não posso deixar de expressar meus agradecimentos ao Ronaldo por se mostrar sempre disponível para sanar minhas dúvidas nas questões estatísticas. Também sou muita grata ao Prof. José Henrique, Iracenir e Danival pela grande colaboração com a identificação das formigas!

Meus agradecimentos aos membros da banca de qualificação: Angelo Pallini, Carlos Sperber, Eraldo e José Henrique. Aos que revisaram artigos e contribuíram com sugestões: Júlio Louzada, Rodrigo Krüger,

Ronaldo Reis-Jr. Ao Arne e ao Simon pelas discussões e revisão do inglês. Ao Reginaldo Constantino e ao Acioly pela confirmação da identificação dos cupins.

Aos professores da graduação e da pós que contribuíram para minha formação. Agradeço também aos funcionários da UFV, especialmente à D. Paula e Míriam pela disponibilidade e atenção.

A todos os colegas da Entomologia, principalmente à Jane, Lilian e Silma. Aos meus queridos amigos, que apesar da distância, estão sempre ao meu lado: Cláudia, Joana e Allysson!

Esta tese foi inteiramente desenvolvida com software livre (GNU-Linux/Debian, LATEX, XEmacs, Inkscape, R, OpenClipArt, entre outros). Agradeço às pessoas anônimas que tornaram isto possível!

Toda gratidão à minha família! Ao meus pais pelo exemplo de fé, força, dedicação e por me ensinar as coisas mais preciosas da vida... Obrigada mãe por me mostrar que é possível vencer as adversidades com força de vontade. Agradeço às minhas queridas irmãs Patrícia e Lu pelo amor e amizade. Ao pequenino Gustavo por encher nossa vida de alegria! Especialmente agradeço ao meu irmão Vinícius pela amizade e carinho e por estar literalmente ao meu lado durante toda essa jornada! Ao Leandro, pelo amor e paciência, por ter lido alguns trechos desta tese com rigor e carinho. Obrigada pela força! Com certeza vocês fizeram esta jornada muito mais simples! Também agradeço à família Bacci por sempre me receber de braços abertos! Amo muito todos vocês!!!

Enfim, agradeço àqueles que preocuparam-se verdadeiramente com o desenvolvimento desta tese e que torceram para que tudo desse certo. Muito obrigada a todos!!!

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE TABELAS	x
RESUMO	xii
ABSTRACT	xiv
1 Introdução Geral	1
1.1 Mecanismos decorrentes do aumento da oferta de recursos . .	3
1.1.1 Aumento da quantidade de recursos	3
1.1.2 Aumento da variedade/qualidade dos recursos	5
2 Implicações do forrageamento na estruturação das comunidades de cupins	8
2.1 Como as comunidades são estruturadas?	8
2.1.1 Fatores determinantes do forrageamento	11
2.2 Forrageamento dos cupins: evidências evolutivas	12
2.2.1 A origem dos cupins	12
2.2.2 Relação ninho-recurso e padrões de castas em cupins .	13
2.2.3 Utilização e processamento do recurso alimentar por cupins	15
2.2.4 O forrageamento dos cupins	17
3 Neotropical termite species richness declining as resource amount rises: food or enemy-free space constraints?	19
3.1 Abstract	20
3.2 Introduction	21
3.3 Material & Methods	23
3.4 Results	28
3.5 Discussion	35
4 A regulação da área de forrageamento dos cupins é determinada pela qualidade dos recursos?	38
4.1 Resumo	39
4.2 Introdução	40
4.3 Material & Métodos	43

4.3.1	Cupins	43
4.3.2	Desenho experimental	43
4.3.3	Análises estatísticas	46
4.4	Resultados	47
4.5	Discussão	52
5	Habitat quality modulating the use of space by termites (Insecta: Isoptera)	57
5.1	Abstract	58
5.2	Introduction	59
5.3	Material & Methods	63
5.3.1	Study area	63
5.3.2	Experimental design	63
5.3.3	Determination of habitat quality	64
5.3.4	Statistical analyses	65
5.4	Results	67
5.4.1	Collected species	67
5.4.2	Variation in the space use by termites	67
5.5	Discussion	72
6	Trophic controls delaying foraging by termites: reasons for the ground being brown?	75
6.1	Abstract	76
6.2	Introduction	77
6.2.1	Hypotheses	79
6.3	Material & Methods	80
6.3.1	Study site	80
6.3.2	Experimental procedure	80
6.3.3	Statistical analyses	82
6.3.4	Voucher specimens	84
6.4	Results	85
6.5	Discussion	91
6.5.1	The relative strength of trophic controls	92
6.5.2	Conclusion	94
7	Conclusões	96
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	98

LISTA DE FIGURAS

Página

1.1	Processos ecológicos determinando o tamanho da área de forrageamento e seu efeito na riqueza de espécies de cupins.	7
2.1	Fatores atuando sobre o indivíduo interferem no comportamento de forrageamento alterando as relações intra- e interespecíficas e conseqüentemente as dinâmicas de populações e comunidades. . .	10
3.1	Relationship between termite species richness (Insecta: Isoptera) and total amount of litter biomass ($F_{1,7}= 4.0785$, $P=0.04343$), in Ibitipoca State Park, in Southeastern Brazil. Each dot corresponds to the total number of termites species recorded in a given transect, regardless of their respective abundance. Litter biomass is given as g/m^2	32
3.2	Relationship between number of termite records (Insecta: Isoptera) and total amount of litter biomass ($F_{1,7}= 4.6359$, $P=0.03131$), in Ibitipoca State Park, in Southeastern Brazil. Each dot corresponds to the total number of times termites have been spotted in a given transect, regardless of their respective species identity. Litter biomass is given as g/m^2	33
4.1	Relação do comprimento total de túneis construídos pelos cupins sob diferentes concentrações de recurso, em condições de laboratório ($F_{1,88}= 34.279$ e $P < 0.001$). Cada ponto indica a média e erro padrão do comprimento total de túneis construídos por operários de 10 diferentes colônias. Distribuição de erros Normal.	48

4.2	Relação do número de túneis primários construídos pelos cupins sob diferentes concentrações de recurso, em condições de laboratório ($\chi^2_{1,88} = 12.073$ e $P = 0.001$). Cada ponto indica a média e o erro padrão do número total de túneis primários construídos por operários de 10 diferentes colônias. Distribuição de erros de Poisson.	49
4.3	Tempo de latência gasto para os cupins iniciarem o comportamento de construção de túneis em locais com diferentes concentrações de recursos ($\chi^2_{1,88} = 20.651$ e $P < 0.001$), sob condições de laboratório. Distribuição de erros Weibull.	50
4.4	Velocidade com que os cupins construíram túneis durante as primeiras 12h de observação em placas com diferentes concentrações de recursos ($\chi^2_{1,88} = 14.627$ e $P < 0.001$). Distribuição de erros Normal.	51
5.1	Hypothesis expected for the variation of the overlap of foraging areas according to the habitat quality. The curve represents the initial hypothesis, where it is expected to find higher overlap occurrence in the extreme points of the habitat quality. The circles indicate the size and the intensity of the overlap of foraging areas expected for each point in the graphic.	62
5.2	Effect of the availability of resources on the proportion of foraging area overlaps by different termite species (a) and abundance of termites (b). The abundance and proportion of termite foraging area overlap increased in places with low and high availability of resources; and low intensity is present in places with low resource availability. Viçosa-MG, Brazil.	71
6.1	Number of days ($\bar{x} \pm s.e.$) spent in the field until cellulosic baits are found having termites, as a function of bait quantity (single or triple bait) and status (with or without ants), for two consecutive seasons in the same year, in a grassland bordering an “Atlantic forest” relict in Southeastern Brazil. Differences between treatments are significant, see Table 6.3.	89

6.2	Pathways connecting the green world to the brown ground and back, combining reasonings of Hairston et al. (1960) and Murdoch (1966) for the green world, with hypotheses of Allison (2006) for the brown ground. See text for details.	90
-----	--	----

LISTA DE TABELAS

Página

- | | | |
|-----|--|----|
| 3.1 | Termite (morpho)species and respective subfamily and feeding guild, recorded at Ibitipoca State Park, in Southeastern Brazil. Guilds definition follow DeSouza & Brown (1994); Donovan et al. (2001); Davies (2002) as well as personal observations, and is presented in columns headed by the respective authority, to ease comparison of opinions. In the absence of definition at species level (<i>e.g.</i> , for morphospecies), guilds definition follows the most referred guild for the respective genus. The column headed as ‘this work’ presents the guild identity assumed here, whose criterion was the coincident opinion between at least two of the authorities presented in previous columns. ‘Intermediate’ feeders of DeSouza & Brown (1994) are considered similar to ‘soil/wood’ feeders of Donovan et al. (2001). Taxonomy follows Constantino (1999) and Constantino (2005) | 30 |
| 3.2 | Models tested to inspect the effects of resource quantity on termite parameters. <i>Logs</i> = volume of fallen logs, <i>Litter</i> = biomass of debris on soil surface, and <i>Clay</i> = soil’s clay content. Full models converge to a characteristic one-term equation, depending on the order at which <i>Litter</i> or <i>Logs</i> enter the model, and regardless whether <i>y</i> is taken as the number of termite species, or the number of termite records. * denotes inclusion of single terms plus all possible interactions. See Material & Methods for details. | 31 |
| 5.1 | Species of termites manually collected with the use of entomologic forceps in seven distinct areas, in the fall season of 2006 and 2007, in the municipality of Viçosa, Minas Gerais, Brazil. | 69 |

5.2	Regression analysis to test the effect of quality and quantity of resources on the proportion of foraging areas overlapped by different termites. The model was carried out with Binomial error, corrected for overdispersion. For more details, see section Material & Methods. ns= $P > 0.05$ and ***= $P < 0.01$	70
5.3	Regression analysis to test the effect of quality and quantity of resources on the abundance of termites. The model was carried out with Poisson error, corrected for overdispersion. For further details, see section Material & Methods. ns= $P > 0.05$; *= $P < 0.05$ and ***= $P < 0.01$	70
6.1	Termites (Insecta: Isoptera: Termitidae) recorded in cellulosic baits disposed in a grassland bordering an “Atlantic forest” relict in Southeastern Brazil. Diet types are based on the genus and are in accordance with Araújo et al. (2007). Soil feeders may sometimes be reported as “humivorous”.	86
6.2	Ant species (Hymenoptera: Formicidae) collected in cellulosic baits disposed to collect termites, in a grassland bordering an “Atlantic forest” relict in Southeastern Brazil. Trophic groups are based on Brown Jr. (2000). *denotes ants known to prey upon termites.	87
6.3	Analysis of deviance table for the survival model used to check whether resource traits would affect the promptness in which a bait is found having termites, more than time alone would do. Modelling proceeded under Weibull distribution; full details are given in the Material and Methods section.	91

RESUMO

ARAÚJO, Ana Paula A., D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2009. **Regulação de áreas de forrageamento e estruturação de comunidades de cupins.** Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-orientadores: Angelo Pallini Filho e Eraldo Rodrigues de Lima.

A utilização do hábitat pelos animais depende do balanço entre os custos e benefícios envolvidos durante o forrageamento, como disponibilidade de recursos e interações negativas. Os cupins (Insecta: Isoptera) são organismos detritívoros que apresentam grande importância econômica e ecológica. No entanto, ainda não são totalmente conhecidos os mecanismos que estruturam as comunidades destes insetos. Com o intuito de preencher parte desta lacuna, o objetivo desta tese foi verificar os fatores responsáveis pela variação na área de forrageamento dos cupins e como estes podem interferir na estruturação de suas comunidades. A questão central deste trabalho foi entender: Por que há variação na abundância e riqueza de cupins em diferentes locais? Para tentar responder esta pergunta foram testadas as seguintes hipóteses: i) a abundância e riqueza de espécies é maior em locais com maior disponibilidade de recursos; ii) cupins reduzem suas áreas de forrageamento à medida em que há aumento da oferta de recursos; iii) as áreas de forrageamento dos cupins apresentam picos de sobreposição nos pontos extremos de qualidade do hábitat (baixa e alta) e baixa sobreposição em locais de qualidade intermediária; e v) fatores *bottom-up* e *top-down* atraçam a decomposição de recursos porque cupins utilizam preferencialmente recursos em alta quantidade/qualidade e evitam recursos que conferem risco de predação. Nossos resultados mostraram que, ao contrário do previsto, houve uma redução na abundância e riqueza de cupins em locais com maior

disponibilidade de recursos. No entanto, conforme esperado, cupins reduziram o tamanho de suas áreas de forrageamento em locais com alta qualidade de recursos. Foram observados picos de sobreposição de áreas de forrageamento nos pontos extremos (inferior e superior) de qualidade de hábitat. Verificamos também que cupins selecionaram mais rapidamente recursos em maior quantidade e que não conferiam riscos de predação. Desta forma, pode-se concluir que cupins são seletivos quanto à utilização de locais de forrageamento e que apresentam flexibilidade comportamental em regular o tamanho de suas áreas de uso dependendo das variações ambientais. Esta flexibilidade pode explicar padrões de riqueza aparentemente contraditórios. Assim, o presente trabalho contribui com novos conhecimentos a respeito do forrageamento dos cupins e pode auxiliar no entendimento da estruturação das comunidades destes insetos.

ABSTRACT

ARAÚJO, Ana Paula A., D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2009. **Regulation of foraging areas and structuring of termite communities.** Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-advisers: Angelo Pallini Filho and Eraldo Rodrigues de Lima.

The use of habitats by animals depends on the balance of costs and benefits associated to foraging, like availability of resources and negative interactions. Termites (Insecta: Isoptera) are detritivorous organisms with great economic and ecological importance. However, the mechanisms that structure their communities are not completely known. So, the objective of this thesis was to study the factors that lead to the variation of termite foraging areas and how they can interfere in their community structure. The central question of this work was: Why is there variation in termite abundance and richness? To answer this question, the following hypotheses were tested: i) the abundance and richness of species are greater in sites with higher resource availability; ii) termites reduce their foraging areas as resource availability increases; iii) the overlapping peaks of the termite foraging areas occur in the extreme points of the habitat quality (low and high); and iv) bottom-up and top-down factors delay resource decomposition by termites because they prefer resources in high quality and quantity and avoid resources that offer predation risks. Results show a reduction of termite abundance and richness in places with abundance of resources. However, as it was expected, termites reduced the size of their foraging areas in high quality patches. Our results corroborate the hypothesis that there is more overlap of foraging areas in the extremes of the habitat quality. We also see that both bottom-up and top-down factors delay the use of resources by termites. They selected resources in high quantity and without predation

risk. Concluding, termites select their foraging areas and present a behavioral flexibility that allows them to regulate the size of their foraging areas according to the environmental conditions. This flexibility can explain the seemingly contradictory termite patterns of richness. This work can contribute for the understanding of termite foraging and community structure.

Capítulo 1

Introdução Geral

Os cupins são considerados os mais importantes macrodetritívoros das florestas tropicais porque participam ativamente da decomposição e ciclagem de nutrientes, contribuindo assim para o fluxo de energia e matéria nos ecossistemas (Back & Okwakol, 1997; Brussaard, 1998). Apesar do grande destaque dos cupins nesse contexto, poucos estudos têm enfatizado suas decisões de forrageamento, provavelmente devido ao seu hábito críptico. Com isso, pouco se sabe sobre os mecanismos que regulam a estruturação das comunidades destes insetos.

Padrões de riqueza são influenciados por fatores históricos e biogeográficos e por fatores locais como interações intra e interespecíficas. Essas pressões locais, sejam de origem biótica ou abiótica, atuam diretamente sobre as “decisões” individuais influenciando assim na extensão do espaço utilizado pelos organismos, como por exemplo para alimentação. O forrageamento consiste num processo espacial onde indivíduos delimitam uma área sobre a qual realizam a busca por recursos (Aikio, 2004). Alguns organismos, vivem limitados no entorno de um ninho, como ocorre com os cupins, e por isso podem sofrer mais intensamente os efeitos da variação da qualidade do hábitat. Por isto, as respostas destes animais à variação

ambiental podem ser rápidas, permitindo assim um maior entendimento dos mecanismos que regulam a diversidade local de espécies.

O objetivo desta tese foi analisar os principais fatores envolvidos na distribuição dos cupins no ambiente, considerando como a variação na disponibilidade de recursos e os riscos locais podem interferir no uso do espaço por estes insetos. Para isso, elaboramos hipóteses baseadas na suposição de que cupins apresentam regulam seu comportamento a fim de adotar diferentes estratégias de forrageamento dependendo das condições locais.

Esta tese foi dividida em 7 capítulos, sendo este o capítulo 1. O capítulo 2 apresenta uma revisão de literatura que visa proporcionar ao leitor um maior entendimento do estudo desenvolvido. Para isso, foi feita uma abordagem teórica sobre os fatores locais que regulam as comunidades e o forrageamento dos cupins. Também foram abordados os principais eventos ocorridos ao longo da evolução do forrageamento dos cupins. Os capítulos subseqüentes são os artigos desenvolvidos a partir de uma série de hipóteses elaboradas para o desenvolvimento desta tese (Fig. 1.1). O Cap. 3 consiste no artigo “Neotropical termite species richness declining as resource amount rises: food or enemy-free space constraints?”, que mostra como a comunidade de cupins responde ao aumento do suprimento de recursos. Este artigo nos surpreendeu com um resultado inesperado, que levantou uma grande questão: Por que nem sempre a abundância e riqueza de espécies respondem positivamente ao aumento da disponibilidade de recursos? Assim, este artigo inspirou uma série de hipóteses que foram testadas nos demais capítulos. O Cap. 4 apresenta o artigo “A regulação da área de forrageamento dos cupins é determinada pela qualidade dos recursos?”, no qual verificamos como as variações na qualidade do hábitat (abundância/escassez de recursos) podem alterar a ocupação de áreas por cupins. O próximo capítulo (5) é uma

expansão do anterior e mostra como a qualidade do hábitat, sob condições naturais, pode alterar o uso do espaço pelas comunidades de cupins. O Cap. 6, por sua vez, mostra como fatores *bottom-up* e *top-down* interferem nas chances de encontro e utilização de recursos por cupins. E, por fim, o capítulo 7 faz uma conclusão geral, sintetizando os principais resultados obtidos. A seção seguinte (1.1) explicita o fluxograma de hipóteses desta tese.

1.1 Mecanismos decorrentes do aumento da oferta de recursos

Teoricamente, o aumento na disponibilidade de recursos locais pode ocasionar: i) redução; ii) aumento ou iii) manutenção das áreas de forrageamento das colônias de cupins. A partir dessa variação da qualidade do hábitat diversos mecanismos podem ser desencadeados e interferir direta ou indiretamente na riqueza de espécies. Desta forma, as chances de registrar a abundância ou a riqueza de cupins em um determinado local podem estar relacionadas à regulação do tamanho de suas áreas de forrageamento (veja subseções abaixo e Fig. 1.1).

1.1.1 Aumento da quantidade de recursos

O aumento da disponibilidade de recursos em um local pode ocorrer de duas formas: i) aumento na quantidade de itens alimentares pré-existentes ou ii) aumento na variedade dos recursos.

O simples aumento na quantidade pode aumentar a distri-

buição espacial dos recursos tornando-os mais acessíveis, o que aumenta a chance de encontro do alimento pelos forrageadores. Uma vez que haja maior disponibilidade de recursos no entorno da colônia, espera-se que os cupins minimizem seu esforço de busca utilizando os itens dispostos nas proximidades do ninho. Desta forma, o aumento de recursos no local pode gerar uma redução da área de forrageamento das colônias.

Por sua vez, esta redução da área de forrageamento irá minimizar a competição por gerar um maior número de espaços vazios potencialmente disponíveis para novas colonizações, permitindo assim um aumento da riqueza local. Paralelamente, a retração da área de forrageamento das colônias propicia um alívio das interações negativas permitindo o crescimento das colônias locais. Em um momento posterior, o aumento do número de indivíduos poderá resultar em escassez de alimento e conseqüentemente em maior necessidade das colônias por recursos. Desta forma, este crescimento acarretará em um aumento na área de forrageamento das colônias, o que pode resultar em sobreposição de áreas por diferentes colônias de cupins e permitir aumento da riqueza local.

Outro possível efeito do aumento da quantidade de itens alimentares é o favorecimento do estabelecimento de outros organismos, inclusive novos competidores ou predadores. Nesta situação, o aumento da disponibilidade de recursos pode posteriormente gerar custos. Frente ao aumento destas interações negativas espera-se dois possíveis resultados: i) perda imediata de indivíduos, o que pode implicar em redução da riqueza de espécies; e/ou ii) adoção de estratégias pelos cupins para minimizar os custos de forragearem no local. A predação tem sido considerada fator-chave de mortalidade dos cupins. Em locais onde há alta incidência de predadores espera-se que cupins escondam-se no tempo e/ou no espaço. Para isso,

duas estratégias podem ser esperadas: as colônias podem i) aumentar sua distribuição espacialmente ou ii) abandonar locais. Se o aumento da distribuição dos cupins resultar na sobreposição de áreas de forrageamento, pode haver redução no risco individual de predação. Já o abandono de locais pode ocorrer quando os cupins alternam a utilização de itens alimentares em diferentes locais ao longo do tempo ou simplesmente alteram o horário de busca por recursos alimentares. Nestes dois casos, os cupins tornar-se-iam menos previsíveis no ambiente, implicando em redução das chances de encontrar inimigos. Estas estratégias teriam um efeito imediato na manutenção da riqueza local.

Dentre as estratégias possivelmente adotadas pelos cupins para a redução da competição pode-se citar: o abandono de locais e também a defesa de um território. De fato, a ocorrência de espécies territorialistas é documentada para a comunidade de cupins (Adams & Levings, 1987; Levings & Adams, 1984). Quando há defesa de um território, os cupins mantêm uma área de forrageamento fixa podendo impedir o estabelecimento de novos colonizadores, contribuindo assim para a manutenção da riqueza local de espécies.

1.1.2 Aumento da variedade/qualidade dos recursos

Um dos efeitos imediatos do aumento da variedade de recursos locais é permitir a ocorrência de grupos funcionais distintos, aumentando assim a riqueza de espécies. Como os cupins alimentam-se ao longo de um gradiente de humificação, a existência de tipos distintos de recursos pode favorecer a ocorrência de diferentes guildas alimentares (Donovan et al., 2001). No entanto, quando o aumento da variedade de recursos é acompanhada por uma redução paralela em outro recurso essencial que já ocorria no local an-

teriormente, pode haver perda de indivíduos devido à escassez de nutrientes limitantes.

Uma vez que indivíduos são perdidos pode haver redução no tamanho das populações. Em outros casos, a perda de indivíduos pode ser mais drástica resultando em diminuição da riqueza local, seja devido: i) a eliminação de populações inteiras; ii) ao aumento das restrições demográficas como a endogamia; ou iii) à maior susceptibilidade aos eventos estocásticos.

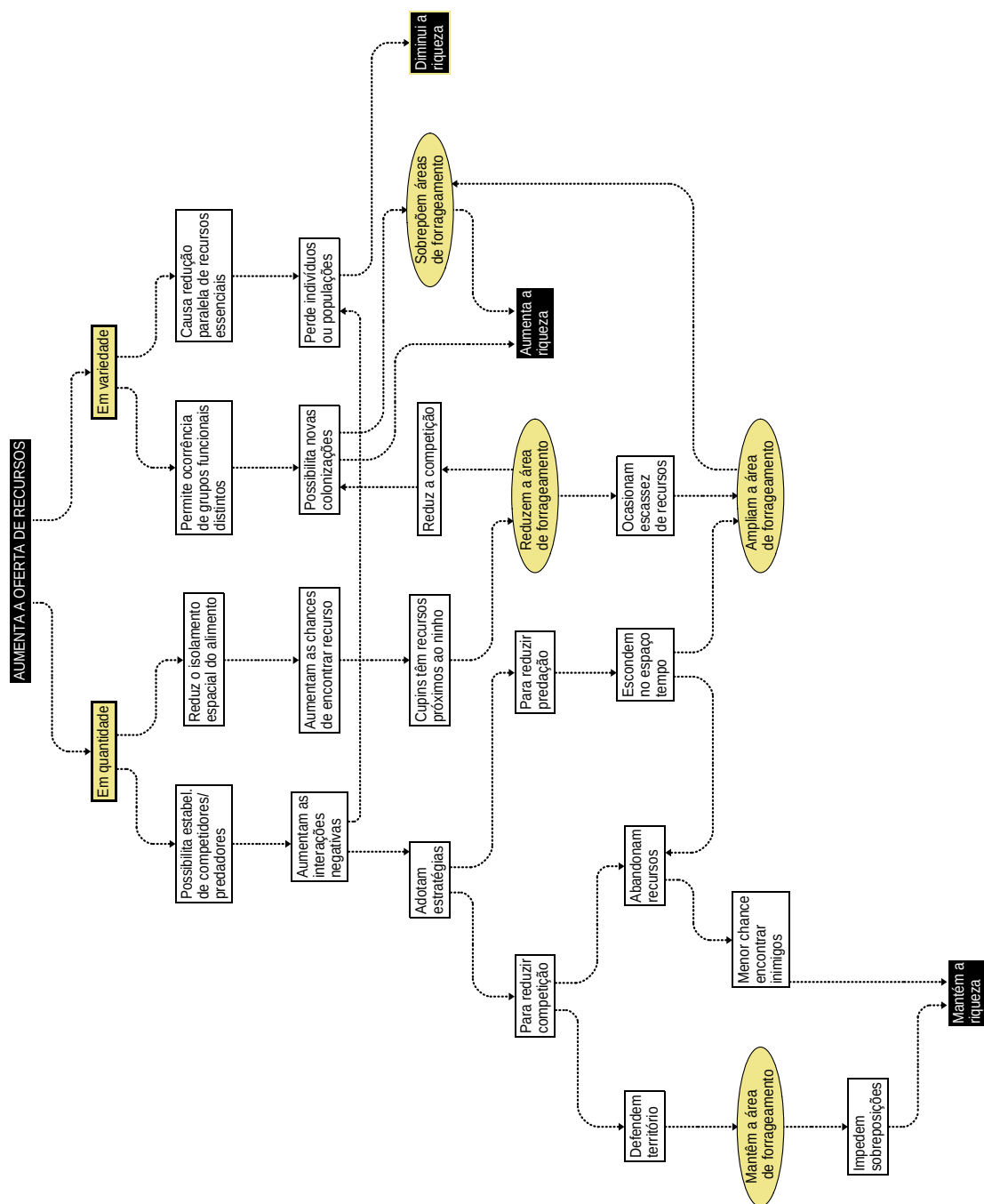


Figura 1.1: Processos ecológicos determinando o tamanho da área de forrageamento e seu efeito na riqueza de espécies de cupins.

Capítulo 2

Implicações do forrageamento na estruturação das comunidades de cupins

2.1 Como as comunidades são estruturadas?

Comunidades são populações de espécies que ocorrem juntas no espaço e no tempo. O estudo da ecologia de comunidades visa definir padrões de distribuição dos organismos e entender como estes são determinados pelas interações entre espécies e o ambiente abiótico (Begon et al., 2006). Comunidades não são estruturadas por um único processo, mas por uma mistura de forças. No entanto, a importância relativa de cada uma destas forças pode se alternar no espaço e no tempo. A variação na diversidade de espécies pode ocorrer ao longo de diferentes escalas, gradientes ou condições espaço-temporais (Gaston, 2000). Em escala local, os padrões de

riqueza podem ser resultantes da disponibilidade de recurso alimentar (Cornell, 1993), das interações (Srivastava, 1999) e da resposta comportamental das espécies frente às pressões ambientais. Desta forma, o resultado destes fatores pode determinar a coexistência ou a exclusão competitiva local.

A busca pelo entendimento da organização e estrutura das comunidades teve seu início com Hutchinson (1959), com a definição do termo “nicho ecológico”: conjunto de condições e recursos, incluindo inimigos naturais e tempo, no qual o crescimento e reprodução dos indivíduos são possíveis. Segundo Hutchinson (1959) espécies que possuem o mesmo nicho ecológico não podem coexistir porque competem pelos mesmos recursos e o melhor competidor é capaz de excluir os demais (Princípio da exclusão competitiva). A partir daí, vários trabalhos tentaram identificar os mecanismos que permitem a manutenção da diversidade de espécies em uma mesma região espacial (Chesson, 2000). Em outras palavras, começaram a questionar: Por que as espécies coexistem?

Mecanismos que permitem a coexistência das espécies dirigem a competição intraespecífica relativamente mais forte do que a competição interespecífica [Hipótese da segregação espacial, Pacala (1997)]. Para isso ocorrer, as espécies não podem se sobrepor totalmente quanto aos recursos que utilizam, ou seja, quanto menor o nível de sobreposição de nichos, maiores as chances de haver coexistência. Dessa forma, a competição teoricamente tende a separar as espécies competidoras espacialmente. A existência de *trade-offs* também consiste em uma das explicações para a coexistência de espécies (Tilman & Pacala, 1993; Chesson & Huntly, 1997). Estes *trade-offs* normalmente permitem que cada uma das espécies seja melhor competidora em um determinado recurso ou condição (ex. *trade-off* competição-colonização e crescimento-reprodução). A diferenciação das ha-

bilidades competitivas é possível em ambientes heterogêneos, onde as espécies tendem a diferir em relação à capacidade competitiva em diferentes frações do espaço disponível. Assim, a heterogeneidade de habitats pode permitir a manutenção, estabelecimento e ao mesmo tempo reduzir o contato entre espécies.

No entanto, além da competição, vários outros fatores atuam conjuntamente nos sistemas naturais fazendo com que as redes alimentares apresentem um caráter dinâmico. Assim, os indivíduos precisam constantemente responder à estas variações, o que pode ter consequências na sua distribuição espacial. Estas “decisões” por sua vez influenciam novamente as relações inter- e intraespecíficas, direcionando as dinâmicas de populações e comunidades (Fig. 2.1).

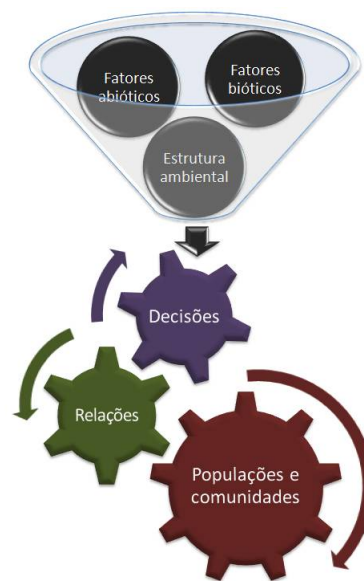


Figura 2.1: Fatores atuando sobre o indivíduo interferem no comportamento de forrageamento alterando as relações intra- e interespecíficas e consequentemente as dinâmicas de populações e comunidades.

2.1.1 Fatores determinantes do forrageamento

A forma como os animais exploram recursos no espaço e no tempo tem sido tema de grande debate na ecologia (Emlen, 1966; MacArthur & Pianka, 1966; Krebs & Davies, 1993). O comportamento de forrageamento de um animal pode incluir: busca, perseguição, captura e consumo de itens alimentares. Ou seja, o forrageamento consiste na escolha da dieta, de fragmentos no qual se alimentar e na alocação de tempo entre os locais de alimentação. Apesar de consistir em uma necessidade básica e aparentemente trivial, questões sobre tal comportamento ainda permanecem sem explicação.

Como os habitats naturais normalmente são heterogêneos (Forman, 1995; Tuck & Hassall, 2005) e apresentam variação sazonal nas condições e recursos, os animais tendem a alterar temporalmente a dimensão de suas áreas de uso. As decisões tomadas pelos animais durante o forrageamento podem ser direta ou indiretamente afetadas por fatores *top-down* ou *bottom-up*. O primeiro mecanismo (*top-down*) ocorre quando organismos de níveis tróficos superiores controlam as populações dos níveis tróficos inferiores. Já no segundo mecanismo, o consumidor é limitado pelo seu recurso, ou seja, pelo nível trófico inferior (*bottom-up*). Assim, existe uma dinâmica constante onde o aumento na disponibilidade de recursos em um nível trófico pode interferir diretamente nos níveis imediatamente acima ou abaixo deste, em um efeito cascata. Além desse efeito vertical ao longo da cadeia trófica, efeitos horizontais também são importantes fatores limitantes das populações (Gripenberg & Roslin, 2007), como por exemplo, a competição intra-guilda (Janssen et al., 1998). Todas estas pressões irão influenciar o balanço entre os custos e benefícios envolvidos na seleção de sítios de alimentação pelos animais (MacArthur & Pianka, 1966; Lima & Dill, 1990).

Espera-se portanto que indivíduos capazes de discriminar a qualidade de sítios alimentares e de adquirir informações sobre os riscos de predação locais possam ter vantagens seletivas por maximizarem sua sobrevivência e capacidade reprodutiva (Tuck & Hassall, 2005).

2.2 Forrageamento dos cupins: evidências evolutivas

2.2.1 A origem dos cupins

Todos os cupins possuem um complexo comportamento social por apresentarem simultaneamente: divisão de castas, sobreposição de gerações e assimetria reprodutiva (Wilson, 1971). A existência de diferentes níveis de complexidade social dentro de um mesmo táxon pode facilitar o entendimento de sua evolução. No entanto, como todos os representantes de Isoptera são eussociais, comparações dentro do grupo tornam-se difíceis e a análise da evolução dentro de Isoptera requer o estudo de seus ancestrais (Grandcolas & D’Haese, 2004). A origem dos cupins ainda é bastante debatida e controversa. Cupins são representantes da superordem Dictyoptera e formam um grupo monofilético juntamente com Blattaria e Mantodea. Embora existam controvérsias quanto às relações dentro destas ordens (Nalepa & Bandi, 2000; Eggleton, 2001), vários trabalhos indicam que o grupo mais primitivo de cupins - *Mastoterms* - seja um grupo irmão das baratas primitivas do gênero *Cryptocercus* (consumidoras de madeira). Então, Isoptera poderia ter como ancestrais baratas xilófagas que, assim como os cupins primitivos, formam ooteca internamente, apresentam comportamento de coprofagia e agregação, e possuem simbioses protistas das ordens Oxy-

monadida e Hypermastigida. Quase todos os protistas destes gêneros foram registrados apenas nos cupins e em *Cryptocercus*.

Mastotermitidae é considerado o grupo mais basal de cupins com o único representante *Mastotermes darwiniensis*. No entanto, existem desacordos quanto à relação de origem das outras famílias basais: Kalotermitidae, Hodotermitidae e Termopsidae. Já Termitidae é o grupo mais derivado e que apresenta a maior diversidade de cupins. Espécies desta última família apresentam uma ampla variedade de hábitos alimentares (guilda de solo, madeira, serapilheira e cultivadores de fungos) e de tipos de nidificação (hipogéicos, epigéicos e arborícolas) (veja Constantino, 1999).

2.2.2 Relação ninho-recurso e padrões de castas em cupins

Os diferentes táxons de cupins diferem no estilo de vida quanto à relação ninho-alimento e aos padrões de castas. Abe (1987) classificou 3 estilos de vida em cupins: i) aqueles em que o ninho é o próprio alimento (sítio-único); ii) os que possuem ninho e alimento separados, ou seja, precisam forragear à procura de alimento; e iii) os tipos intermediários, que consomem a madeira do próprio ninho mas também exploram e colonizam outras fontes alimentares. Espécies do tipo *i* não apresentam verdadeira casta de operários. Nestas colônias as tarefas são realizadas por indivíduos imaturos que permanecem totipotentes, ou seja, podem se desenvolver em imagos, reprodutivos neotênicos ou em soldados. Por isso, a ausência de verdadeiros operários pode conferir maior flexibilidade quando as condições tornam-se inapropriadas. Estes indivíduos totipotentes são chamados de “pseudergates” ou falsos operários e ocorrem nas famílias mais basais: Termopsidade, Kalotermitidae e em alguns Rhinotermitidae. Tais famílias apresentam colônias com longevidade limitada pelo tamanho de seu ninho

porque eles literalmente comem sua própria casa. Por contraste, espécies que apresentam separação completa entre ninho e alimento, possuem uma verdadeira casta de operários. Operários realizam tarefas específicas, como coleta de recursos, reparação do ninho e cuidados com a prole e ocorrem nas espécies mais derivadas de Isoptera (Korb, 2007).

A origem da casta de operários ainda permanece obscura. Myles (1999) levantou as seguintes questões: i) a pressão seletiva por forrageamento deu origem aos verdadeiros operários? ou ii) a origem desta casta precedeu e possibilitou o forrageamento? Na tentativa de desvendar estas questões, Rupf & Roisin (2008) estudaram uma espécie de Rhinotermitidae que apresenta estilo de vida intermediário - *Prorhinotermes inopinatus*. Eles mostraram que indivíduos dessa espécie realizam forrageamento externo ao ninho e que por isso, tal comportamento possa ter precedido a existência da verdadeira casta de operários.

Já a casta de soldados está presente desde os grupos mais basais de cupins, com exceção de alguns representantes de Apicotermittinae (Termitidae), que consiste em um dos grupos de cupins derivados. Acredita-se que a falta de soldados em Apicotermittinae neotropicais seja uma condição derivada (Noirot & Darlington, 2000). Nos grupos que apresentam soldados, estes diferem quanto ao sistema de defesa (químico, mecânico ou misto). Segundo Noirot (1990) o comportamento dos soldados é mais simplificado em relação às outras castas, uma vez que são especializados apenas na defesa do ninho. No entanto, alguns autores colocam em cheque a verdadeira função dos soldados nas colônias de cupins. Por exemplo, existem evidências de que o comportamento defensivo de operários e soldados podem não diferir. Roux & Korb (2004) verificaram que a remoção de soldados em colônias de *Cryptotermes secundus* não afetou a sobrevivência e o crescimento dos

indivíduos quando comparado com colônias que possuíam soldados. Por outro lado, em algumas espécies, o papel dos soldados parece ir além da função de defesa, onde estes indivíduos auxiliam na fase inicial de exploração de novas fontes alimentares (Traniello, 1981). Assim, em algumas espécies, a fase exploratória do forrageamento pode ser influenciada pelo número de soldados presentes. Esta capacidade dos soldados é considerada um evento recente ao longo da evolução de Isoptera (Noirot, 1990).

2.2.3 Utilização e processamento do recurso alimentar por cupins

A celulose, principal constituinte das paredes das células vegetais, é o recurso alimentar utilizado pelos cupins (Krishna & Weesner, 1969). Apesar de ser o composto orgânico mais abundante da terra, poucos organismos são capazes de utilizá-lo. Isto deve-se ao fato da celulose ser formada por moléculas de glicose unidas entre si linearmente pelas extremidades, o que forma um polímero com alta força de adesão. Desta forma, a celulose apresenta um caráter muito mais estrutural do que nutricional, o que impede sua utilização pela maioria dos organismos (Prins & Kreulen, 1991). Abe & Higashi (1991) inclusive consideraram que a celulose se assemelha a uma forma de defesa das plantas. A resistência da parede celular vegetal consiste no principal fator que retarda a decomposição dos resíduos orgânicos. A hidrólise desse polissacarídeo é o primeiro passo para a aquisição de glicose e conseqüente produção de energia.

Organismos capazes de utilizar a matéria orgânica morta são chamados de saprótrofos e podem ser divididos em duas classes: decompositores que são capazes de clivar a celulose (bactérias e fungos) e detritívoros. A capacidade de utilizar a celulose deve-se à produção de enzimas celulolíti-

cas próprias ou à associação com microorganismos decompositores. Ambas estratégias são observadas em cupins. Esses insetos normalmente são reconhecidos como detritívoros porque aceleram o processo de decomposição através da trituração de tecidos mortos e hidrolisam a celulose com a ação de simbiontes intestinais (Breznak & Brune, 1994). No entanto, esses insetos também podem ser considerados como decompositores, uma vez que muitas espécies apresentam potencial digestão de celulose através da produção de suas próprias celulasas.

A digestão da celulose nas famílias mais basais de cupins ocorre principalmente através da associação com protozoários simbióticos. Porém, espécies de Termitidae têm principalmente bactérias associadas no seu intestino posterior, podendo também apresentar protozoários, nesse caso amebas. Recentes evidências moleculares mostraram que espécies de *Nasutitermes* secretam celulase no intestino médio, onde bactérias simbióticas não fazem a degradação da celulose (Tokuda & Watanabe, 2007).

O papel dos protistas consiste em produzir acetato para o metabolismo tanto de cupins quanto de bactérias; e ainda fornecer H_2 e CO_2 para adicional metabolismo das bactérias (acetanogênese e metanogênese). O conhecimento do metabolismo das bactérias no intestino dos cupins ainda é fragmentado. Acredita-se que elas realizem acetanogênese, metanogênese e oxidação aeróbica de piruvato e acetato. No entanto, a maior certeza que se tem atualmente é de que as bactérias são fundamentais para a fixação do nitrogênio utilizado pelos cupins (Slaytor, 2000).

De fato, a fixação de N_2 por bactérias simbiotes é extremamente importante devido à deficiência de N na dieta dos cupins. Além disso, para aumentar a aquisição deste nutriente essencial, outras estratégias metabólicas e de forrageamento também são desenvolvidas: i) eliminação de

Carbono: redução da razão C/N antes da assimilação do alimento; ii) reciclagem do N do ácido úrico através da ação de bactérias uricolíticas; iii) conversão de fontes pobres em N em fontes mais nutritivas; e iv) seletiva utilização de fontes alimentares ricas em N (Higashi et al., 1990).

2.2.4 O forrageamento dos cupins

Todos os cupins realizam forrageamento verdadeiramente coletivo (Korb & Lenz, 2004) através do recrutamento e orientação pela emissão de feromônios (Oster & Wilson, 1978; Andara et al., 2004). Durante a busca por recursos, alguns cupins podem forragear sobre a superfície do solo. No entanto, a maioria dos cupins constrói galerias abaixo do solo ou na sua superfície e em troncos de árvores. Estas galerias fazem a conexão entre o ninho e a fonte alimentar (Costa-Leonardo, 2002). A localização de fontes alimentares pode apresentar ampla variação entre as espécies de cupins devido aos seus diferentes estilos de vida. No entanto, acredita-se que a busca seja realizada principalmente através da percepção de temperatura e de teores de umidade no solo. Recursos dispostos no solo produzem um sombreamento térmico (Ettershank et al., 1980) na camada de solo subjacente. Quando esta sombra é detectada pelos cupins, inicia-se a construção de galerias secundárias que se dirigem até o recurso alimentar. Estímulos olfativos também são importantes, porém apenas quando os cupins encontram-se nas proximidades do alimento (Krishna & Weesner, 1969).

O comportamento de construção de galerias ou túneis por cupins tem sido muito estudado em laboratório. Nessas condições, tem-se observado que a construção da rede de túneis inicia-se com os túneis primários, dos quais irão partir os secundários, que são os mais numerosos durante a busca. Os túneis secundários também se ramificam em terciários

e quaternários, de forma a explorar uniformemente o ambiente. Já os túneis terciários e quaternários parecem interconectar fontes alimentares que são exploradas simultaneamente. Este tipo de ramificação parece minimizar o gasto energético na construção de túneis (Arab & Costa-Leonardo, 2005).

Cupins podem ser limitados por fatores abióticos como a umidade, temperatura e granulometria do solo, que influenciam diretamente no comportamento de ramificação de seus túneis (Arab & Costa-Leonardo, 2005). Apesar de serem conhecidos por seu potencial destruidor, os cupins são organismos seletivos quanto ao recurso consumido. Características como a palatabilidade, dureza (Evans et al., 2005) e concentração de nutrientes (Shellman-Reeve, 1994) são importantes na escolha do alimento. Recentemente, foi demonstrado que os cupins podem selecionar o tamanho do item alimentar através de sinais acústicos de vibração (Evans et al., 2005). Além disso, a seleção de locais com maior seguridade contra predadores também tem sido documentada (Gonçalves et al., 2005). Outro fator importante durante o estabelecimento dos cupins em um determinado item alimentar é a territorialidade exibida pelas colônias, que atua diretamente na dinâmica de populações e na distribuição dos organismos no espaço. Um aumento no território pode implicar em maior disponibilidade de alimento, mas também em maiores custos em defendê-lo. O tamanho de um território depende, portanto, do balanço entre os benefícios e os custos na manutenção do espaço (Both & Visser, 2003).

Embora sejam conhecidos muitos fatores que interferem na seleção de recursos por cupins, ainda pouco é compreendido sobre a distribuição das espécies e a estruturação das comunidades destes insetos.

Capítulo 3

Neotropical termite species richness
declining as resource amount rises:
food or enemy-free space
constraints?

Ana Paula A. Araújo, Carla Galbiati & Og DeSouza

Sociobiology. 2007. 49(3):93-106

3.1 Abstract

Understanding the way resource amount relates to species richness, and its underlying mechanisms, may help to unveil the role played by species demands and species interactions on ecosystem functioning and, hence, how biodiversity is regulated. With this in mind, we investigated the effects of increasing resource amount on termite species richness at a local scale, in a remnant of Brazilian Atlantic Rain Forest. Starting from a statistical model comprised by litter biomass, volume of fallen logs, and soil's clay content, we found a minimal adequate model revealing a negative relationship between termite species richness and litter biomass. Three hypotheses could explain such a negative relationship: as litter amount increased species numbers diminished because (i) another resource diminished; (ii) colonies retracted their foraging range, impairing sampling detection and hence producing pseudo-decrements in diversity; or (iii) predation risk increased. Hypotheses (i) and (ii) lack support because soil's clay content did not relate either to species richness nor to abundance, despite the fact that most termites recorded belonged to the soil-feeding guild. We argue in favour of hypothesis (iii), specially considering that ants –the main predators of termites– have been already reported to relate positively to litter amount in this environment.

3.2 Introduction

Among the mechanisms responsible for the regulation of species numbers at the local scale, the amount of available resources play a central role. The larger the amount of resources, the weaker the constraints for species establishment and maintenance, because (i) the environment supports larger numbers of individuals and hence species (Preston, 1962), and (ii) individuals need not fight for resources, which impairs competitive interactions from preventing species coexistence (Cornell & Lawton, 1992). Further increments in resource quantity, however, may affect negatively the number of coexisting species, providing intra/interspecific interactions are stressed or essential resources are diminished (Rosenzweig & Abramsky, 1993; Schmid, 2002). As a consequence, the relationship between species richness and resource quantity (and related measures) may assume a hump-shaped curve, but considerable controversy remains concerning the general form of curve, what organisms fit particular relationships, and what mechanisms produce the patterns (Mittelbach et al., 2001).

Specifically for termites, although resource availability has been long reckoned (sometimes only implicitly) as determinant of termite diversity and abundance (Attignon et al., 2005; Leponce et al., 1995), very few works explicitly tackled the issue of how does termite species number relate to increments in resource amount and/or productivity. Eggleton et al. (1994) rejected net primary productivity (NPP) as an explanation for termite generic diversity patterns, because, albeit finding a positive correlation

at a global scale, they found an apparent negative trend when main tropical regions were considered separately as biogeographical regions (the Neotropical, Ethiopian minus Madagascar, and Indo-Malayan). At a smaller geographical scale, Melo & Bandeira (2004) suggested that termite diversity and abundance seemed to be positively related to plant productivity in a resource-restricted semiarid scrub vegetational formation ('Caatinga') typical of Northeastern Brazil.

This scarcity of information, however, is not in accordance with the suitability of termites for studies focusing effects of resource offer on species diversity. Expanding the statement by DeSouza & Brown (1994) on termites as prime candidates for studies on habitat fragmentation, it seems that such insects (as well as detritivores in general) are also very suitable for studying resource-diversity patterns. That is because, being detritivores termites do not control directly the rate at which their resources are available nor do they restrict the ability of the resources to regenerate. Effects of resource offer on termite parameters would, therefore, be void of counter-effects of termites on resource production.

This paper, therefore, inspects the effects of increasing resource amount on termite species richness at a local scale, in a remnant of Brazilian Atlantic Rain Forest. We aim to establish the most probable pattern for the sites studied by investigating biological evidences supported by statistical inference. In addition, we discuss hypotheses for the mechanisms which could have led to the observed pattern, discarding the least likely ones.

3.3 Material & Methods

Terms definition

As pointed out by Mittelbach et al. (2001), difficulties involved in the study of energy-diversity relationships lie beyond the simple issues of curve shape, focused organism, and determinant mechanisms. Serious methodological discrepancies between published papers include delimitation of jargon (such as ‘productivity’ and ‘diversity’), as well as appropriateness of statistical procedures. Productivity is the rate at which energy flows in an ecosystem. It is not biomass, but a rate, properly expressed as joules per unit time per unit area (or volume) (Rosenzweig, 1995). Since our measures of resource availability do not include time, we will refer to them as resource amount rather than productivity, whether they are expressed as mass or volume. Diversity has been used in ecological literature as the amount and/or the proportion of species in a given local, whose measurements vary from simple species counts to elaborated indexes including number of individuals. We use here diversity as a synonym for species richness, and we measure it simply as species counts (that is, the number of species recorded at a given place). Because we use count data, statistical analyses can not assume symmetrical and normally distributed errors. We therefore apply Generalised Linear Modelling, a technique allowing to perform analyses analog to simple and multiple regressions which are explicitly conducted under a wide range of errors distribution, either normal or non-normal (Crawley, 2002).

Study site

The study was carried out at Ibitipoca State Park, in the municipality of Lima Duarte, Minas Gerais State, Southeastern Brazil. The Park is located between the plateaus of Itatiaia and Andrelândia ($21^{\circ} 40'$ to $21^{\circ} 43'$ S, and $43^{\circ} 52'$ to $43^{\circ} 54'$ W), with altitude varying from 1050 to 1784 m. The site is composed by high elevation meadows ('campo rupestre') and woodlands. Meadows hold primarily Gramineae and Cyperaceae in herbaceous stratum, with some scrub trees and shrubs. Woodlands are 'Atlantic', upper montana tropical rain forests, holding low stature trees (15-25 m) (Aragona & Seitz, 2001).

Sampling

Nine transects were marked within the Park. Eight subplots 1×2 m (length $\times$ width) were marked along each transect, keeping a gap of 9 m between subplots. Termite sampling was performed within these subplots, which summed a sampling surface of 16 m^2 . Sampling was performed by two people, each one inspecting a total of four subplots (8 m^2) in 1.5 h. No subplot has been inspected twice. Sampling effort was, therefore, $8/1.5 = 5.33 \text{ m}^2 \cdot \text{h}^{-1}$ per person. Termites were collected with the aid of entomological forceps, in litter, fallen logs and branches, throughout the whole surface of the subplot. In addition, one soil core was scanned in each subplot, to improve chances of finding termites. Sampling took place from 27 to 29 June 2003, at daylight from 0800 h. This is within the dry season (winter) in the region. Specimens were preserved in 80% alcohol, labelled, and subsequently identified to species (or morphospecies), mainly following Mathews (1977) and specific literature referred to by Constantino (1999). Termites collected were classified into guilds, following authorities referred

to in Table 3.1. Identifications were confirmed by comparison with the collection of the Termites Section of the Entomological Museum of the Federal University of Viçosa (MEUV), where voucher specimens were deposited.

In order to characterise each transect according to its resource quantity, litter biomass, volume of fallen logs, and clay content in the soil were recorded at the same subplots as termites. Such variables have been chosen due to their known effect on termite species richness and abundance DeSouza (1995); Davies (2002). Species richness here is taken as the number of termite species found in each transect. The number of termite records in each transect is taken as a surrogate for termite abundance, following Davies (2002).

Litter (amount of debris excluding fallen logs) from an area of 0.5×0.5 m within each subplot was collected, packed in paper bags and oven-dried at 70°C for 72 hours, being then weighted in a three-digits precision scale. Volume of all fallen logs (circumference exceeding 15 cm) found within the subplot was estimated by $\pi \cdot r^2 \cdot h$, where r is the log's radius and h is the log's length. The radius of irregular logs was taken as an average of radii measured along its length. One soil core ($15 \times 15 \times 2$ cm; width $\times$ depth $\times$ thickness) was extracted from each subplot, air dried and taken to the Laboratory of Soil Physics at the Federal University of Viçosa (UFV), where textural analyses proceeded. Soil particles (clay, silt, fine and coarse sand) were segregated by shaking for 10 min samples (10 g of soil) which spent the previous 16 h in NaOH 0.1 mol/L.

Quantity of resources was estimated by taking the amount of litter biomass ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$), volume of fallen logs ($\text{cm}^3 \cdot \text{m}^{-2}$), and clay content (g per 10 g of soil), summed across all subplots within a transect. Therefore, resource quantity for each transect was characterised by three independent

variables: total litter biomass, total volume of fallen logs, and total clay content.

Statistical Analyses

To investigate the relationship between termite species richness and resource quantity, we performed multiple regressions whose explanatory variables were the surrogates of resource quantity: litter biomass, volume of fallen logs, and clay content, for each transect. The same procedure was used to investigate the relationship between number of termite records (a surrogate for termite abundance) and resource quantity.

All the analyses were carried out using generalised linear modelling and Poisson errors with log link (Crawley, 2002), and were performed under R (R Development Core Team, 2005), followed by residual analyses to verify error distribution and the suitability of the models employed, including checks for overdispersion. Full models were built by including all explanatory variables and their interactions according to term complexity, starting from the simplest one. Model simplification was achieved by extracting non-significant terms ($P > 0.05$) from the model according to their respective complexity, starting from the most complex one. When two non-significant terms presented the same complexity, the one explaining less deviance was extracted first. Each term deletion was followed by an ANOVA with F test, in order to recalculate the deviance explained by remaining terms. In order to prevent misinterpretation arising from terms redundancy, six models have been built and tested, each model comprising all explanatory variables and interactions, but differing from the others by the order at which the variables have been included in the model (Table 3.2).

In addition, regressions inspected the existence of dependen-

cies between all possible pairs of explanatory variables (Litter $\times$ Clay; Litter $\times$ Logs; and Clay $\times$ Logs). Due to the nature of y-variables, such regressions have been performed by generalised linear modelling under normal distribution, followed by inspection of residuals.

3.4 Results

Termite species collected comprised 14 species and 11 genera, with most species from the soil feeding guild, even if one considers divergent opinions between authors when classifying termites according to feeding habit (Table 3.1).

All models describing the effects of resource quantity on termite richness converged to an equation comprising a single explanatory variable, which was either litter biomass or volume of fallen logs. The maintenance of either explanatory variable in the model depended on the order at which it has been included in the full model, which denounces redundant effects of litter biomass or volume of fallen logs on termite richness. Both minimum adequate models achieved ($y \sim Litter$ and $y \sim Logs$) described negative relationships to termite species richness (respectively, $F_{1,7}=4.0785$, $P=0.04343$; and $F_{1,7}=3.9190$, $P=0.04774$). Among these, litter biomass, however, seems more suitable to explain termite richness, since its model presents lower Akaike Information Criterion ($AIC=35.902$) than the one comprising volume of fallen logs ($AIC=36.062$) (Table 3.2, Figure 3.1).

A very similar result was presented by the models explaining the effects of resource quantity on number of termite records. The same convergence to a single term model was achieved, the same dependency on the term's entering order was observed. Both minimum adequate models ($y \sim Litter$ and $y \sim Logs$) described negative relationships to termite abundance (respectively, $F_{1,7}=4.6359$, $P=0.03131$; and $F_{1,7}=3.77$,

$P=0.05218$), although this last model was only barely significant. As before, litter biomass seems more suitable to explain termite abundance, since its model presents lower AIC ($= 43.125$) than the one comprising volume of fallen logs (AIC= 43.990). (Table 3.2, Figure 3.2).

Tabela 3.1: Termite (morpho)species and respective subfamily and feeding guild, recorded at Ibitipoca State Park, in Southern Brazil. Guilds definition follow DeSouza & Brown (1994); Donovan et al. (2001); Davies (2002) as well as personal observations, and is presented in columns headed by the respective authority, to ease comparison of opinions. In the absence of definition at species level (*e.g.*, for morphospecies), guilds definition follows the most referred guild for the respective genus. The column headed as ‘this work’ presents the guild identity assumed here, whose criterion was the coincident opinion between at least two of the authorities presented in previous columns. ‘Intermediate’ feeders of DeSouza & Brown (1994) are considered similar to ‘soil/wood’ feeders of Donovan et al. (2001). Taxonomy follows Constantino (1999) and Constantino (2005)

Termitidae species or morphospecies	Davies	DeSouza & Brown	Donovan et al.	this work
Apicotermitinae:				
<i>Anoplotermes</i> sp. 1	soil	soil	soil	soil
<i>Anoplotermes</i> sp. 2	soil	soil	soil	soil
<i>Anoplotermes</i> sp. 3	soil	soil	soil	soil
<i>Grigiotermes</i> sp. 1	-	-	soil	soil
<i>Grigiotermes</i> sp. 2	-	-	soil	soil
Nasutitermitinae:				
<i>Araujotermes caissara</i> Fontes	soil	intermediate	-	soil
<i>Armitermes cf holmgreni</i> Snyder	soil	-	soil/wood	soil
<i>Atlantitermes cf ibiritiguara</i> Fontes	soil	soil	-	soil
<i>Cornitermes cumulans</i> (Kollar)	wood	litter/wood	litter/wood	litter/wood
<i>Diversitermes diversimiles</i> (Silvestri)	-	-	-	litter
<i>Nasutitermes</i> sp. 1	wood	litter/wood	wood	wood
Termitinae:				
<i>Dentispicotermes conjunctus</i> Araujo	soil	-	soil	soil
<i>Neocapritermes</i> sp. 1	soil	intermediate	-	soil/wood
<i>Termes</i> sp. 1	soil	intermediate	soil/wood	soil

Tabela 3.2: Models tested to inspect the effects of resource quantity on termite parameters. *Logs*= volume of fallen logs, *Litter*= biomass of debris on soil surface, and *Clay*= soil's clay content. Full models converge to a characteristic one-term equation, depending on the order at which *Litter* or *Logs* enter the model, and regardless whether y is taken as the number of termite species, or the number of termite records. * denotes inclusion of single terms plus all possible interactions. See Material & Methods for details.

Full model	Minimum adequate model
$y \sim \textit{Litter} * \textit{Clay} * \textit{Logs}$	$y \sim \textit{Litter}$
$y \sim \textit{Litter} * \textit{Logs} * \textit{Clay}$	
$y \sim \textit{Clay} * \textit{Litter} * \textit{Logs}$	
$y \sim \textit{Logs} * \textit{Litter} * \textit{Clay}$	$y \sim \textit{Logs}$
$y \sim \textit{Logs} * \textit{Clay} * \textit{Litter}$	
$y \sim \textit{Clay} * \textit{Logs} * \textit{Litter}$	

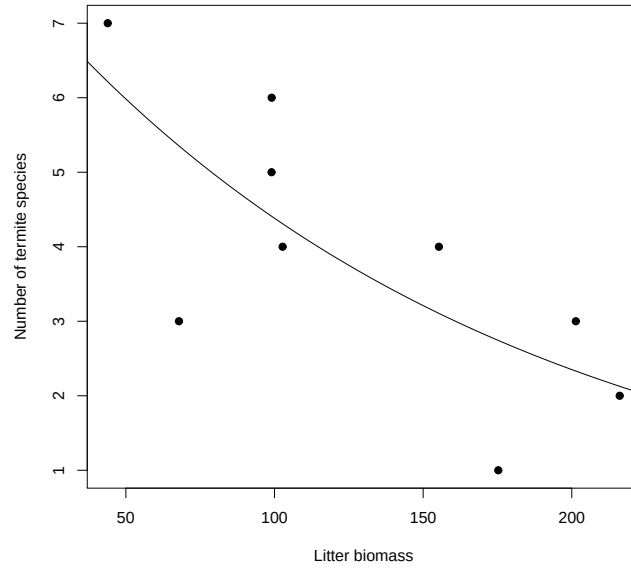


Figura 3.1: Relationship between termite species richness (Insecta: Isoptera) and total amount of litter biomass ($F_{1,7} = 4.0785$, $P = 0.04343$), in Ibitipoca State Park, in Southeastern Brazil. Each dot corresponds to the total number of termites species recorded in a given transect, regardless of their respective abundance. Litter biomass is given as g/m^2 .

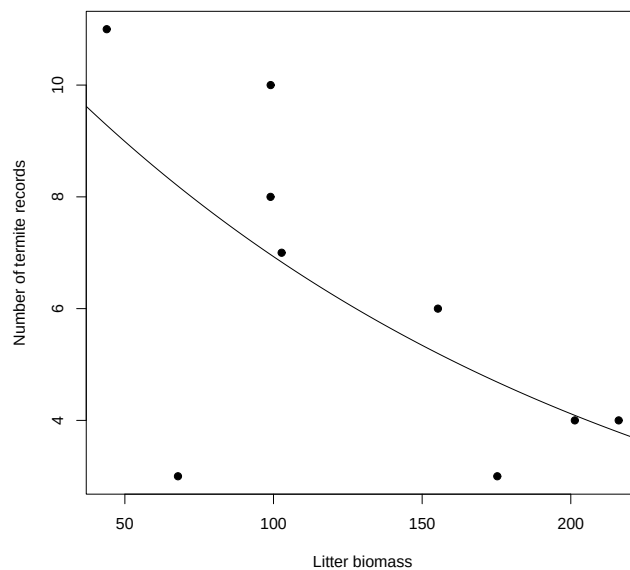


Figura 3.2: Relationship between number of termite records (Insecta: Isop-
tera) and total amount of litter biomass ($F_{1,7} = 4.6359$, $P = 0.03131$), in Ibiti-
poca State Park, in Southeastern Brazil. Each dot corresponds to the total
number of times termites have been spotted in a given transect, regardless
of their respective species identity. Litter biomass is given as g/m^2 .

Termite species richness presented a positive relationship with the number of termite records ($F_{1,7}=6.4859$, $P=0.01087$).

Some pairs of explanatory variables presented correlations independently from their effects on termite species richness. Litter biomass correlated negatively to clay content ($F_{1,7}=5.6208$, $P=0.04955$), and positively to volume of fallen logs ($F_{1,7}=18.523$, $P=0.00355$). Clay content, on its turn, did not correlate to volume of fallen logs ($F_{1,7}=1.4713$, $P=0.2645$).

3.5 Discussion

Contrarily to our expectations, resource quantity was negatively correlated to both termite species richness and termite abundance, a result which is not in accordance to a wide variety of hypotheses which predict that species richness and individuals abundance will increase with increasing resource and energy availability (Preston, 1962; Wright, 1983; Srivastava & Lawton, 1998, among others). Such an apparent paradoxical result, however, is not a novelty in ecology: it has been reported for plants and animals (including invertebrates), both terrestrial and aquatic (Mittelbach et al., 2001). Specifically for termites not much is known, but at least at global scale, productivity (as NPP) seems to correlate positively to the number of termite genera, while it presents an apparent negative correlation at the scale of biogeographical regions (Eggleton et al., 1994). At local scale, as it is the case of the present work, no direct measurement has been already taken for termites, as far as we are aware of.

Parallelling decrements in one resource as another increases has been already reported to modulate negative relationships between species richness and resource amount. Plant communities, for instance, experience reductions in species richness as soil resources rise because the consequent increment in plant size promotes a decline in light availability in the understorey, thereby impairing survival and establishment of seedlings (Stevens & Carson, 2002). In the present work, litter biomass correlated negatively to clay content and positively to volume of fallen logs, indicating

a possible key to the solution of our paradox. That is, soil-feeding termites would get locally extinct in litter- or wood-rich sites simply because those are the places where clay content was low. If this was the case, we should have observed a positive relationship between species richness and clay content, specially considering that most of the termites collected belong to the soil-feeding guild. However, clay content did not correlate to species richness, even when it has been included as the first term in the model –hence having the chance to grab most of its deviance (Table 3.2). Resource constraints, therefore, can not be said to have ruled species richness in this work.

Arousal of negative interactions as resource rises may occur, for instance, when resource increment favours some species (e.g., superior competitors or even predators) which prevent the establishment/maintenance of other species. Competition, at least in the form of territoriality, has been already shown for termites, which are able to fiercely defend their territories, preventing the establishment of another termite colony. Whereas such a behaviour is well documented for termites inhabiting harsh environments, such as mangroves (Adams & Levings, 1987) and deserts (Jones & Trosset, 1991), no field data is available for environments presenting less obvious constraints, such as the woodlands studied here. In lab conditions, termites tend to build less and shorter tunnels when in presence of abundant resources (Hedlund & Henderson, 1999; Campora & Grace, 2001; Arab & Costa-Leonardo, 2005; Gallagher & Jones, 2005). If this would also occur in the field, rather than a negative (competitive) interaction, we would simply observe a retraction in foraging range, with consequent increment of micro-sites having no termites and, therefore, an increment in the probability of not finding termites at a given subplot within the sampled transect. Resource-rich sites, therefore, would present not only less species

but also less termite records, as it was the case here (Figure 3.1 and 3.2). It is tempting to accept such a hypothesis as a valid explanation for our results. We refrain from doing this simply because most of the termites here collected are soil-feeders, being therefore unlikely to use litter as their main food.

Another class of negative interactions arising from resource increment is predation or, more generally, decrements in enemy-free space. Among termite enemies, ants are the main invertebrate group of predators occurring in litter (Novotny et al., 1999). Moreover, ant species richness is known to correlate positively with litter biomass in Atlantic Forest (Campos et al., 2003), the same vegetational formation as the sites under study here. Providing that ants prey heavily on termites (Hölldobler & Wilson, 1990), and that predatory ants strongly limit termite activity (Gonçalves et al., 2005), it is plausible to suspect that increments in litter biomass observed here could have favoured ant diversity and abundance, diminishing termite richness in those sites. Accordingly, Attignon et al. (2005) argued that the release from predation by ants, along with a better litter resource base, might have been responsible for an expressive two-fold increment in termite records in teak plantations compared with semi-deciduous forest in West-Africa.

Concluding, the observed negative relationship between termite species richness and resource amount seems to have not occurred as a consequence of scarcity of limiting resources, nor due to foraging range adjustments. Rather, we hypothesise that increments in litter amount have favoured the establishment of termite enemies (such as ants) in resource-rich sites, thereby diminishing termite abundance with consequential reduction on termite species richness. We warn, however, that manipulative experiments should be done before pushing this hypothesis any further.

Capítulo 4

A regulação da área de
forrageamento dos cupins é
determinada pela qualidade dos
recursos?

4.1 Resumo

A expansão da área de forrageamento dos organismos depende da relação entre os custos e benefícios envolvidos na utilização dos recursos. A distribuição dos cupins no ambiente nem sempre apresenta um padrão claro. Neste trabalho, testamos a hipótese de que os cupins reduzem a área utilizada para forrageamento à medida em que há aumento na disponibilidade de recursos. Para isso, simulamos em laboratório o aumento da qualidade do recurso oferecido aos cupins, aumentando a porcentagem de N no substrato utilizado para forrageamento. Para cada qualidade de recurso foram feitas 10 repetições utilizando-se 9 diferentes colônias de *Cornitermes cumulans*. Foram feitas observações durante 48h. Análises de regressão foram utilizadas para testar a relação do comprimento total, do número de túneis construídos e da velocidade de construção dos túneis (variáveis y) com a % de N (x). Análise de sobrevivência foi utilizada para medir o tempo gasto para iniciar a construção dos túneis em diferentes % de N. Nossos resultados mostram que à medida que se aumenta a qualidade do recurso existe uma diminuição no comprimento, no número de túneis primários e na velocidade com que estes são construídos pelos cupins. O tempo gasto para iniciar a construção dos túneis foi significativamente maior em locais com a máxima % de N. Cupins parecem regular a extensão de sua área de forrageamento em consequência da disponibilidade de recursos escavando mais intensamente em locais de baixa qualidade. Assim, estes resultados indicam que a regulação das áreas de forrageamento dos cupins parece ser resultante da avaliação dos custos e benefícios envolvidos na utilização dos habitats.

4.2 Introdução

O aumento da disponibilidade de recursos alimentares é um dos principais mecanismos responsáveis pela regulação do número de espécies em escala local. Locais com maior disponibilidade de recursos podem permitir a coexistência de diferentes espécies uma vez que seu estabelecimento e manutenção são facilitados. Isto ocorre porque locais com abundância de recursos podem suportar maior número de indivíduos e, conseqüentemente de espécies; (Preston, 1962) e ainda promover redução das interações competitivas (Cornell & Lawton, 1992). No entanto, a forma como os cupins respondem à oferta de recursos nem sempre apresenta um padrão claro em condições naturais. Relação inversa entre a diversidade de cupins e a quantidade de recursos foi observada em fragmentos de mata, onde foi encontrada menor ocorrência de cupins em locais com alta biomassa de serapilheira quando comparados aos locais com baixa biomassa (Araújo et al., 2007) (veja Cap. 3).

Alguns mecanismos foram propostos por Araújo et al. (2007) para explicar tal relação negativa entre a disponibilidade de recursos e a diversidade de cupins. Estes autores consideraram que quando houve aumento na disponibilidade de recursos, pode ter ocorrido: i) diminuição paralela na quantidade de um recurso essencial; ii) retração da área de forrageamento limitando a detecção amostral; e iii) aumento no risco de predação local. Embora considerando que todas as três hipóteses fossem plausíveis, os autores ressaltaram que testes manipulativos fossem realizados a fim de confirmar

tais evidências.

Existem indícios na literatura de que a hipótese (ii) seja válida para os cupins. Esta hipótese considera que em locais com alta abundância de recursos, os cupins podem reduzir a extensão de sua área de forrageamento, uma vez que podem obter alimento suficiente sem necessitar gastar energia na procura por itens alimentares distantes. Desta forma, este mecanismo poderia resultar em menores chances de encontro de cupins em locais onde há alta disponibilidade de alimento. Testes anteriores realizados em arenas já verificaram a relação entre o comportamento de forrageamento dos cupins e a disponibilidade de alimento. Operários de *Coptotermes formosanus* construíram túneis primários e secundários mais longos e um maior número de túneis secundários e terciários quando forragearam em fontes alimentares de pequeno volume comparado às fontes abundantes (Hedlund & Henderson, 1999). *Reticulitermes flavipes* também construiu túneis secundários mais longos em situações de ausência de alimento (Gallagher & Jones, 2005). Da mesma forma, *Heterotermes tenuis* construiu menor número de túneis primários e secundários quando o alimento estava presente (Arab & Costa-Leonardo, 2005). Apesar da grande contribuição desses trabalhos para o entendimento do forrageamento dos cupins, nenhum deles testou explicitamente como o aumento da qualidade do recurso, como por exemplo o aumento no suprimento de um nutriente naturalmente limitante na dieta, pode interferir nas decisões de forrageamento dos cupins.

Além dos cupins, outros organismos coloniais também parecem apresentar essa flexibilidade comportamental quanto à alteração da extensão da área de forrageamento em relação à disponibilidade de recursos. Por exemplo, *Bombus terrestris* (Hymenoptera: Apidae) modifica seu forrageamento em relação à extensão da escala de recursos, gastando um

menor tempo de viagem onde o recurso é abundante (Westphal et al., 2006). Este padrão também já foi demonstrado para formigas, visto que estas preferem utilizar fontes alimentares próximas ao ninho quando há abundância de recursos (Brown & Gordon, 2000). Já para vespas sociais, a densidade de presas tem sido considerada um fator crucial na escolha do sítio alimentar (Richter, 2000).

O objetivo do presente trabalho foi testar a hipótese de que quando há aumento da disponibilidade de recursos, *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Termitidae) reduz proporcionalmente sua área de forrageamento. Para isso, foi simulado em laboratório, o aumento contínuo da quantidade de um recurso essencial - o Nitrogênio - que representou um aumento na qualidade do recurso para os cupins. Posteriormente, foi medido o número e a extensão dos túneis construídos pelos cupins, o tempo de latência gasto para iniciar este comportamento e a velocidade de construção em diferentes situações de disponibilidade de recurso. Com isso, foi verificado se cupins podem regular sua área de forrageamento como consequência da disponibilidade de recursos locais. Os resultados deste trabalho fornecem subsídios para o entendimento dos mecanismos responsáveis pelos padrões de distribuição dos cupins no ambiente.

4.3 Material & Métodos

4.3.1 Cupins

O experimento foi realizado utilizando-se operários e soldados adultos de *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Termitidae). *Cornitermes* possui espécies Neotropicais que ocorrem em diversos habitats, incluindo florestas, cerrados e ambientes modificados tais como pastos e jardins. Esses organismos são classificados como guilda intermediária (wood-litter) (DeSouza & Brown, 1994) e comumente alimentam-se em iscas de esterco (*dados não publicados*), grama morta e plantas herbáceas (DeSouza et al., 2001). Constroem ninhos epígeos e túneis subterrâneos para procurar recursos.

Neste trabalho os cupins foram coletados diretamente de fragmentos de ninhos com o auxílio de pás em 10 diferentes colônias, no município de Viçosa, estado de Minas Gerais, Brasil. Fragmentos dos ninhos foram levados para o laboratório onde os indivíduos foram separados com o auxílio de pinças entomológicas. O experimento foi realizado entre dezembro/2006 e fevereiro/2007 em laboratório, sob condições controladas.

4.3.2 Desenho experimental

Para verificar se os cupins reduzem a extensão dos túneis construídos como resposta ao aumento da disponibilidade de recursos, foram criadas diferentes concentrações de recursos em placas de Petri e medida a extensão dos túneis construídos pelos cupins ao longo do tempo. Para

isso, uma mistura com diferentes proporções de substrato (solo) + recurso (esterco) foi depositada na tampa de placas de Petri de 15cm de diâmetro.

Para padronizar a granulometria do substrato e do recurso, estes foram peneirados separadamente, criando-se um intervalo homogêneo de tamanho de partículas entre 0,25 e 0,5mm. Posteriormente, este material foi colocado em estufa de secagem a 80 °C, por um período de 72h. A quantidade total da mistura depositada em cada placa (volume = 100) foi previamente umedecida com água destilada (25mL) e homogeneizada. Em cada placa aumentou-se o volume de recurso (0, 12.5, 25, 37.5, 50, 62.5, 75, 87.5 e 100 vol.) em relação ao substrato, de forma que os 9 tratamentos variaram desde uma ausência na disponibilidade de recursos (vol. de esterco=0 e vol. de solo=100) até uma alta disponibilidade de recursos nas placas (vol. de esterco=100 e vol. de solo=0).

Após as placas estarem cobertas com a mistura, no centro destas foram feitos buracos de 3cm de diâmetro para os cupins serem liberados. O fundo destes buracos foi forrado com uma fina camada da mistura para aumentar a superfície de atrito e facilitar a locomoção dos cupins. Como é conhecido que o forrageamento dos cupins pode ser influenciado pelo grau de compactação do substrato (Tucker et al., 2004), a compactação da mistura foi padronizada colocando-se em cada placa um peso de 3Kg ajustado às dimensões das mesmas, durante 5 min.

Para cada concentração recurso x substrato foram feitas 10 repetições utilizando-se diferentes colônias de *C. cumulans*, totalizando 90 medições. Os cupins coletados foram deixados em sala climatizada (25 °C) sem alimentação, por um período de 2h antes da realização dos testes. Dez cupins (9 operários e um soldado) foram liberados no centro de cada uma das placas e estas foram fechadas colocando-se o fundo da placa sobre a tampa

contendo a mistura e os cupins. O vidro da placa ficou totalmente em contato com a mistura de forma que o deslocamento dos cupins pudesse ser realizado apenas através da escavação de túneis e não através do caminhar na superfície, permitindo assim a medição da área utilizada pelos mesmos.

A observação do comportamento de construção dos túneis pelos cupins foi feita por um período de 48 horas, sendo medidos o número e comprimento dos túneis a cada 2 horas, durante as primeiras 12 horas após a montagem do experimento. A partir daí, foram feitas uma observação após 24h e outra após 48h do início do experimento. Em cada observação foram contabilizados o número de túneis primários e suas ramificações, os quais foram medidos separadamente para acompanhar sua expansão individual. A área de forrageamento foi considerada como o somatório do comprimento total de todos os túneis primários e suas ramificações. Quando os cupins alcançaram a borda das placas as observações foram finalizadas; caso contrário, as observações prosseguiram até completar as 48h. Isto foi feito porque uma vez na borda, os cupins tendem a contornar a placa seguindo sua estrutura (Pitts-Singer & Forschler, 2000), o que poderia interferir na medição do caminhar orientado simplesmente pela disponibilidade de recursos. Além disso, como as placas não tiveram suas bordas vedadas para permitir uma ventilação mínima, os cupins puderam escapar das placas quando chegaram à sua borda.

As amostras de solo e esterco foram encaminhadas para análises do teor de Carbono e Nitrogênio total no Laboratório de Matéria Orgânica da Universidade Federal de Viçosa.

4.3.3 Análises estatísticas

Foram feitas análises de regressão linear para testar a relação do comprimento total dos túneis (y) com a disponibilidade de recurso (teor de N) (x) utilizando-se distribuição de erros Normal. Também foi testada a relação entre o número total de túneis primários construídos pelos cupins (y) e a quantidade de N, sendo neste caso utilizada distribuição de erros de Poisson.

Para verificar se o tempo gasto (h) para iniciar a construção de túneis (período de latência) tem relação com a disponibilidade de recursos depositada como substrato para os cupins, foi feita uma análise de sobrevivência utilizando-se distribuição Weibull. A variável resposta foi a proporção de placas em que o comportamento foi iniciado e a variável explicativa o tempo (x_1) e a porcentagem de N (x_2). Para isso, as diferentes concentrações de N foram categorizadas e entraram como co-variáveis no modelo.

Uma vez iniciado o caminhar, foi medido se a velocidade de construção de túneis (y) reduz em locais com maior porcentagem de N (x). Neste teste foram consideradas apenas as observações realizadas nas primeiras 12h, uma vez que consistiram em medidas periodicamente contínuas. Utilizou-se análise de regressão linear com distribuição de erros de Poisson.

Todos os modelos foram testados através do software R (R Development Core Team, 2005) e foram seguidos pela análise de resíduos a fim de verificar a aceitabilidade dos modelos utilizados e ocorrência de sobredispersão. A simplificação dos modelos procedeu através da retirada das variáveis não-significativas, sendo extraídas primeiro aquelas de menor deviance.

4.4 Resultados

O teor de C e N do material utilizado nas placas correspondeu a 28.98 e 1.77 no esterco ($C/N = 16.37$) e 2.62 e 0.06 no solo ($C/N = 43.66$), respectivamente. Desta forma, o aumento da quantidade de recursos utilizado nas arenas de forrageamento foi acompanhado também pelo incremento na qualidade deste, uma vez que houve aumento na quantidade de N e conseqüentemente, redução na razão C/N.

Em todas as análises os cupins apresentaram uma tendência em reduzir a extensão da área de forrageamento com o aumento da qualidade do recurso. Houve uma relação negativa entre o comprimento total dos túneis construídos pelos cupins e a disponibilidade de N ($F_{1,88} = 34.279$ e $P < 0.001$) (Fig. 4.1).

De forma semelhante, o número de túneis primários construídos apresentou uma redução significativa quando os cupins forragearam em locais com maior quantidade de N ($\chi^2_{1,88} = 12.073$ e $P < 0.001$) (Fig. 4.2). Poucos túneis secundários (ramificações a partir dos túneis primários) foram construídos (8% dos casos), sendo estes mais evidentes nas placas que apresentaram as três mais baixas quantidades de N.

Os cupins gastaram um maior período de latência, medido como o tempo gasto para iniciarem a construção dos túneis, nas placas com maior abundância de N (100% esterco, $N = 1.77$) quando comparado às demais concentrações de recursos ($\chi^2_{3,87} =$ e $P < 0.001$) (Fig. 4.3). Não houve diferença significativa entre o tempo gasto para início da construção

entre as placas que tinham de 0 a 75% de esterco ($N = 0.06$ a 1.55) ($\chi^2_{3,87} =$ e $P = 0.159$) e estas categorias foram agrupadas em um único tratamento (Fig. 4.3).

Após o início do caminhamento, a velocidade de construção dos túneis nas primeiras 12 horas de observação diminuiu à medida em que houve aumento da %N ($F_{1,88} = 14.624$ e $P < 0.001$) (Fig. 4.4).

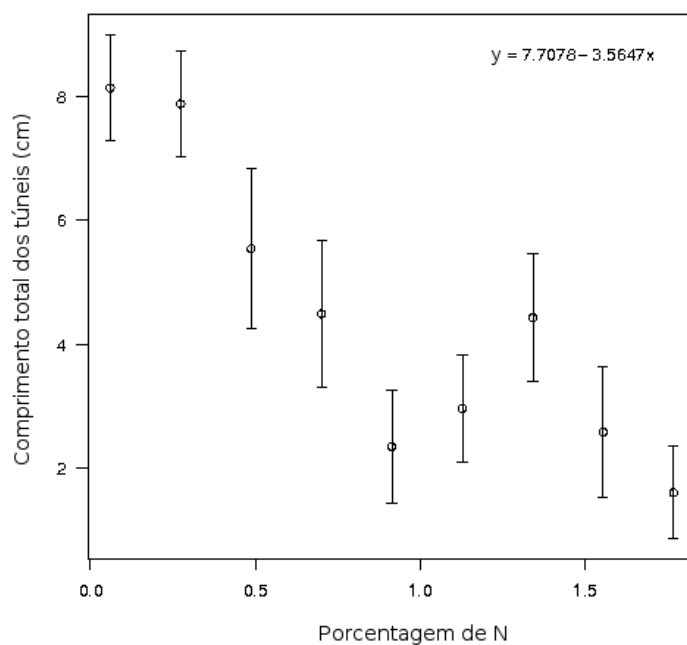


Figura 4.1: Relação do comprimento total de túneis construídos pelos cupins sob diferentes concentrações de recurso, em condições de laboratório ($F_{1,88} = 34.279$ e $P < 0.001$). Cada ponto indica a média e erro padrão do comprimento total de túneis construídos por operários de 10 diferentes colônias. Distribuição de erros Normal.

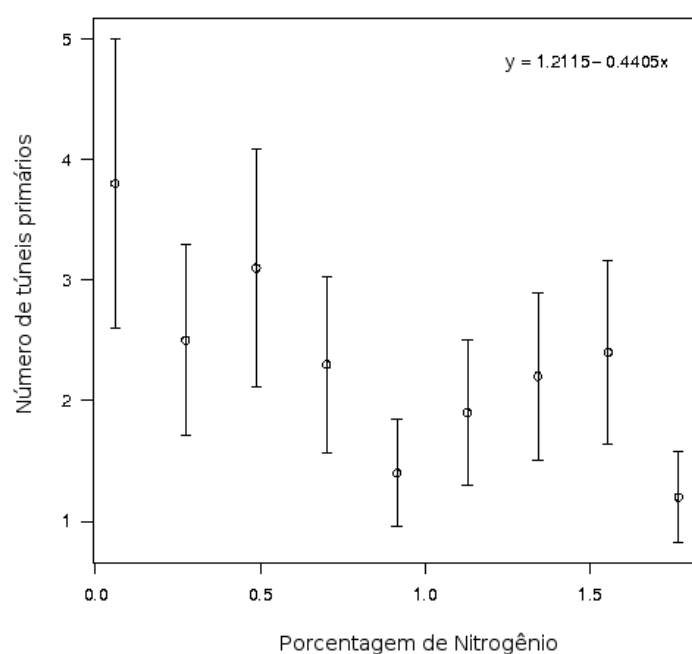


Figura 4.2: Relação do número de túneis primários construídos pelos cupins sob diferentes concentrações de recurso, em condições de laboratório ($\chi^2_{1,88} = 12.073$ e $P = 0.001$). Cada ponto indica a média e o erro padrão do número total de túneis primários construídos por operários de 10 diferentes colônias. Distribuição de erros de Poisson.

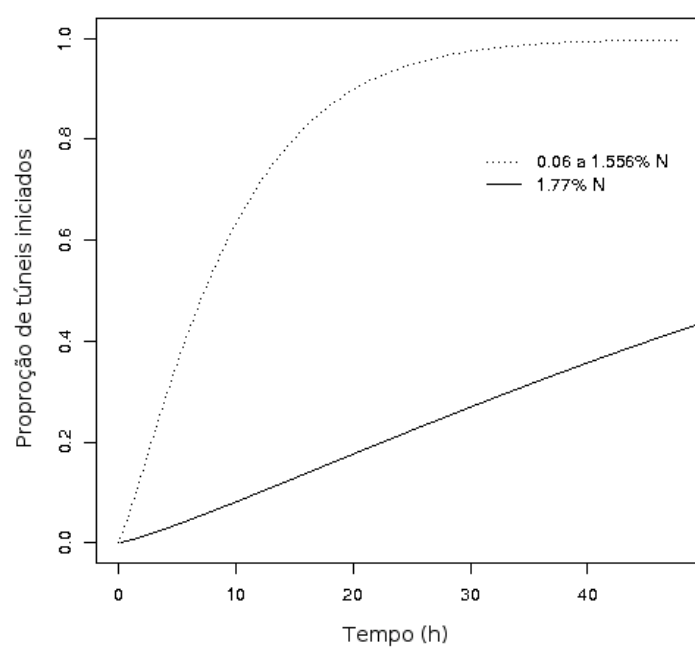


Figura 4.3: Tempo de latência gasto para os cupins iniciarem o comportamento de construção de túneis em locais com diferentes concentrações de recursos ($\chi^2_{1,88} = 20.651$ e $P < 0.001$), sob condições de laboratório. Distribuição de erros Weibull.

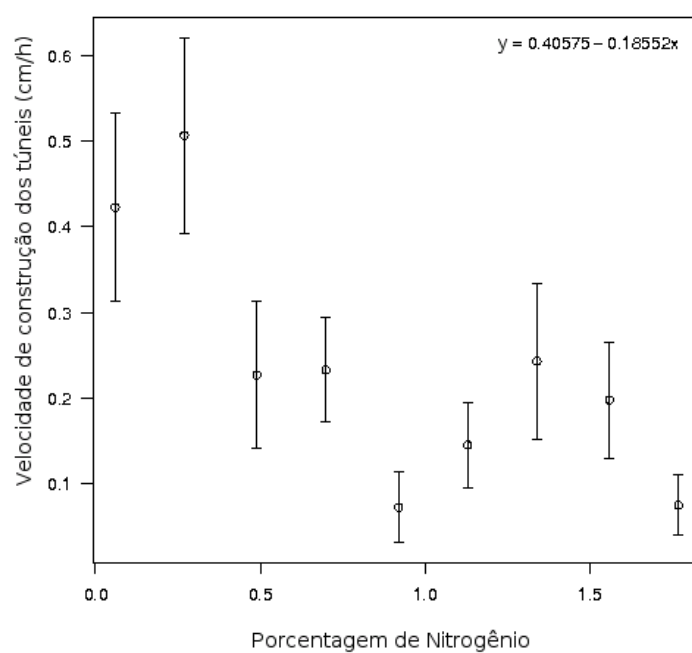


Figura 4.4: Velocidade com que os cupins construíram túneis durante as primeiras 12h de observação em placas com diferentes concentrações de recursos ($\chi^2_{1,88} = 14.627$ e $P < 0.001$). Distribuição de erros Normal.

4.5 Discussão

Uma das formas de otimizar o forrageamento é balancear a relação custo-benefício, reduzindo a energia gasta durante a busca e manipulação do recurso em relação à quantidade de energia obtida pela alimentação (Krebs & Davies, 1993; MacArthur & Pianka, 1966). Nossos resultados mostram que, de uma forma geral, *C. cumulans* reduziu a busca por recursos quando o benefício local foi elevado, uma vez que a extensão da área de forrageamento foi negativamente relacionada com o aumento da disponibilidade de recursos.

C. cumulans foi capaz de regular sua área de uso dependendo da qualidade do recurso local, construindo maior número e extensão de túneis (Figs. 4.1 e 4.2) onde o recurso essencial estava escasso. Além disso, nestas condições, a construção dos túneis iniciou-se mais rapidamente (Fig. 4.3) e os túneis foram construídos em maior velocidade (Fig. 4.4). Estes resultados evidenciam que quando há baixa disponibilidade de recurso, os cupins intensificam sua busca por alimentos ampliando suas áreas de uso. Por outro lado, podem permanecer por mais tempo em locais energeticamente favoráveis utilizando pequenas áreas de forrageamento. Dessa forma, esses resultados suportam a hipótese levantada para explicar a relação negativa entre a diversidade de cupins e o aumento da quantidade de recursos (Araújo et al., 2007).

Durante a busca e reconhecimento de recursos, os cupins podem fazer marcação de trilhas (Andara et al., 2004) e de recursos com fe-

romônios (Reinhard et al., 1997) e ainda, são capazes de discriminar a quantidade de recursos através de sinais de vibração acústica (Evans et al., 2005). Embora esse procedimento ainda não seja inteiramente conhecido, acredita-se que através desse mecanismo os cupins tomam decisões de forrageamento dependendo das condições locais. De fato, esses insetos são alimentadores seletivos e adotam estratégias para contornar o problema da elevada relação C/N de suas dietas. Cupins podem, por exemplo, eliminar o excesso de C ingerido ou consumir seletivamente alimentos mais ricos em N (Higashi et al., 1990). Existem relatos de que cupins podem preferir fontes ricas em N durante a escolha de sítios de nidificação (Waller & La Fage, 1987; Miura & Matsumoto, 1998; Curtis & Waller, 1998; Lima et al., 2006). Em *Zootermopsis nevadensis* foi observado um aumento em seu potencial reprodutivo através da seleção de troncos de árvores com câmbios mais ricos em N (Shellman-Reeve, 1994). Já *Coptotermes gestroi* parece ser capaz de selecionar preferencialmente solos mais ricos durante a fundação de ninhos (Lima et al., 2006).

Esta preferência por fontes alimentares ricas também foi observada durante o forrageamento dos cupins. *Longipeditermes longipes* alimenta-se seletivamente na camada de serapilheira com mais baixa relação C/N (Miura & Matsumoto, 1998). No entanto, grande parte dos estudos sobre comportamento de forrageamento dos cupins foram realizados em laboratório. A maioria destes, foi feito com espécies da família Rhinotermitidae e encontrou a mesma tendência observada no presente estudo para *C. cumulans*. De uma forma geral, operários de *C. formosanus*, *H. tenuis* e *R. flavipes* reduziram a extensão de túneis construídos na presença de alimento (Hedlund & Henderson, 1999; Arab & Costa-Leonardo, 2005; Gallagher & Jones, 2005).

No entanto, não é claro se esta resposta dos cupins pode ocorrer de fato através da avaliação do recurso e das condições locais ou se pode ser meramente o resultado de um processo de auto-organização, ou ainda, uma combinação dos dois fatores. Processos auto-organizados permitem que interações simples entre indivíduos produzam comportamentos coletivos altamente estruturados. Um exemplo já evidenciado para formigas é a seleção de trilhas mais curtas durante o forrageamento (Bonabeau et al., 1997). Para o resultado encontrado no presente estudo, pode-se hipotetizar um mecanismo que envolve dois fatores: i) quando os recursos são abundantes no entorno do ninho, cupins os encontram rapidamente e fazem sua avaliação (prova) liberando feromônios, o que atrai novos indivíduos para esta fonte. Esta situação resulta na construção de poucos túneis. ii) se estes mesmos recursos apresentam um alto status nutricional, os cupins saciam-se rapidamente e retornam ao ninho para recrutarem novos operários sem precisar caminhar grandes distâncias. Como resultado, os túneis construídos são curtos. Assim, em ambas situações há redução na área utilizada pelos cupins devido ao efeito sinérgico da avaliação da qualidade do recurso e do desecadeamento do processo de auto-organização, através da liberação de feromônios. Dessa forma, esses mecanismos poderiam operar em conjunto e promover uma resposta comportamental flexível, capaz de regular a área de forrageamento dos cupins em habitats de diferentes qualidade.

A despeito da falta de consenso sobre os mecanismos que determinam as decisões de forrageamento, existem evidências a favor do efeito da disponibilidade de recursos sobre as estratégias de forrageamento em diversos taxa. Isópodas decompositores, que são fortemente limitados pelo conteúdo de nitrogênio de suas dietas, caminham mais lentamente e gastam mais tempo alimentando-se em recursos de alta qualidade (Tuck &

Hassal, 2004). Para forrageadores de grande mobilidade, como ursos, a disponibilidade de recursos também tem sido considerado um importante fator responsável por modular a extensão de suas áreas de uso e o nível no qual estas se sobrepõem. Segundo McLoughlin et al. (2000), locais com quantidades extremas de recursos (limites inferior e superior) podem apresentar alta sobreposição de áreas de forrageamento. Já em níveis intermediários de disponibilidade de recursos, os animais podem exibir comportamento territorialista em defender seu espaço e pouca ou nenhuma sobreposição de áreas de forrageamento pode ser observada nestas condições.

Da mesma forma, o aumento da construção de túneis pelos cupins em locais de baixa disponibilidade de alimento pode levar à sobreposição de espaço entre diferentes colônias. Esta situação pode representar um primeiro passo para o estabelecimento de competição sob condições de escassez de recursos. De fato, competição de interferência, na forma de territorialidade, tem sido observada em cupins no mangue. Espécies arborícolas de *Nasutitermes nigriceps* e *N. corniger* possuem restrição de espaço devido às inundações constantes e necessitam da estrutura física das árvores do mangue (raízes aéreas) para fazer conexões entre locais de forrageamento. As áreas de forrageamento dessas espécies são defendidas intra- e interespecificamente e apresentam espaços defendidos entre territórios, nos quais nenhuma espécie ocorre (Levings & Adams, 1984; Adams & Levings, 1987). Da mesma forma, Leponce et al. (1997) verificaram a existência de grandes áreas desocupadas por outros cupins no entorno dos ninhos de *N. princeps* em plantações de coco e notaram uma relação negativa entre a presença de *N. princeps* e *Microcerotermes biroi*. Esses autores sugerem que *N. princeps* exclui possíveis competidores a fim de garantir acesso a novos recursos alimentares. Embora os resultados do presente trabalho não confirmem a

existência de competição, eles podem explicar o mecanismo pelo qual a competição pode ter sido desencadeada nos trabalhos citados acima.

A extrapolação da interpretação destes resultados para situações naturais merece atenção. Deve-se ressaltar que estudos de forrageamento em campo devem considerar mais do que o simples ganho eficiente de energia (Schneider, 1984), mas também outros fatores como o risco de predação e a interferência entre espécies. Nossos resultados podem auxiliar no entendimento dos mecanismos responsáveis pela exploração do ambiente pelos cupins. Além disso, podem também explicar casos de relação negativa entre riqueza de espécies e disponibilidade de recursos encontrados não apenas para cupins como também para outros organismos.

Capítulo 5

Habitat quality modulating the use
of space by termites (Insecta:
Isoptera)

5.1 Abstract

Natural environments are generally formed by patches of different qualities, and organisms tend to respond to such a variation when foraging. In this work was investigated the hypothesis that the overlap of the space used for foraging by termites increases in both, lower and upper extremes of the habitat quality. It was expected that in low quality places, termites expand their areas in order to obtain enough resources. In high quality places, termites would reduce their searching areas, since they achieve the necessary energy for their maintenance in a relatively smaller space. In both situations, foraging areas may overlap either because energy (i) can not be spared or (ii) is not further enhanced, by territorialist behaviour. However, in patches of intermediate quality, overlap is impaired because costs of expelling intruders are met by energy thereby acquired. Habitat quality was measured in the field through the interaction between the quantity and the quality of resources. The number of termite samples and the amount of local resources were quantified. The proportion of samples containing more than one species was taken as a surrogate for the overlap of the foraging areas by termites. There were high abundance and overlap in the extremes of low and high habitat quality and low abundance and overlap in locals with intermediate quality. This study demonstrate that termites overlaps their foraging areas when there is reduction or increase in habitat quality. These results suggest that termites respond to the balance between costs and benefits during foraging.

5.2 Introduction

Natural environments are generally formed by patches presenting different quality regarding the availability of resources, presence of natural enemies and abiotic conditions. Organisms, then, tend to adjust foraging strategies to respond to such a variation, which leads to changes in localization, size and form of their areas of use (Börger et al., 2008). It is usually recognized that the size of the necessary area for an individual to achieve enough energy for survival and reproduction in a specific period of time [home range, (Burt, 1943)] depends on the distribution of limiting resources in the environment. Mitchell & Powell (2004) proposed that home ranges are not the simple sum of the animal movement, but a result of the balance between the costs of acquisition and the benefits achieved with the use of resources. Mitchell & Powell (2004) hypothesized that animals might select patches to satisfy a minimum resource threshold needed for survival or reproduction and so minimize their area of use. Accordingly, some models and empiric evidence have indicated a negative relation between the size of the home range and the availability of resources in mammals [Saitoh (1991); McLoughlin et al. (2000); Mitchell & Powell (2007)] and birds [Carpenter & MacMillen (1976); Hixon et al. (1983); Powers & McKee (1994)]. McLoughlin et al. (2000) proposed a nonlinear model to explain such a pattern for vertebrates. Under high densities of resources, the area used tends to be small, because it is not necessary great searching efforts to acquire enough energy for the maintenance of individuals. In such conditions, individuals

may tolerate overlaps in their foraging areas because energy, being in its upper limit, can not be enhanced by territorialist behaviour. In places with intermediate quality, individuals need to expand their searching areas and territories in order to defend limiting resources, which thus prevents area overlaps. In the other extreme point, under low density of resources, individuals need to expand their searching areas to acquire the minimum necessary resources for their survival. In this case, large home ranges may overlap spatially because the costs to defend large areas are impracticable. Specifically for animals that forage in groups, responses to habitat quality may be particularly evident, because sharing of information by cooperative individuals may speed up pattern formation. In addition, patterns may be easier to be spotted because several cooperating individuals, rather than a single solitary one, are simultaneously involved. The best example of this kind of foragers, maybe, can be found among eusocial insects (mainly: all termites, all ants, and some bees and wasps) (Beekman & Lew, 2008; Oster & Wilson, 1978).

Eusocial insects in general, and termites in particular have their search limited around the nest, where all their foraging events start and end (Brown & Gordon, 2000; Kotler et al., 1999). For these animals, foraging costs increase as they go far from the nest, because time and energy are spent and proneness to predation may be increased (Chase, 1998). Therefore, if such organisms would adjust foraging as an answer to habitat quality, they would widen their areas of use only when the energy achieved near the nest is not enough for their maintenance.

Despite foraging on cellulose, an extremely abundant food, termites need to adopt strategies to overcome the high C/N relation of their diets (Higashi et al., 1990) and that is why they are selective as to the

use of resources (Shellman-Reeve, 1994; Evans et al., 2005; Lima et al., 2006; Evans & Gleeson, 2006b). Besides, the search for resources by these insects is a costly process, due to their need to dig tunnels to explore the environment. So, it is reasonable to suppose that termites colonies may adjust their foraging area, as a compromise between their resource demands and the cost of digging out tunnels to get access to such resources. As a corollary, overlaps of their foraging areas should be tolerated at places where defence of territory is not needed or not feasible; respectively high and low resource quality areas.

Hence, in this paper we tested how variations in habitat quality affect the use of space by termites. Here, habitat quality is defined by balance between the amount and nutritional value of potential resources. Specifically, we checked whether there was an increment of the overlap of termites' foraging areas in places presenting extremes of quality (Fig. 5.1).

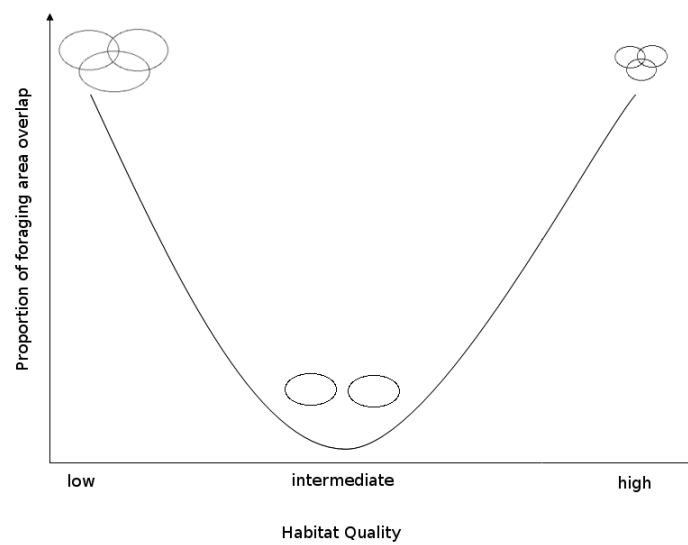


Figura 5.1: Hypothesis expected for the variation of the overlap of foraging areas according to the habitat quality. The curve represents the initial hypothesis, where it is expected to find higher overlap occurrence in the extreme points of the habitat quality. The circles indicate the size and the intensity of the overlap of foraging areas expected for each point in the graphic.

5.3 Material & Methods

5.3.1 Study area

The collections were carried out in seven forest fragments in the municipality of Viçosa, state of Minas Gerais, southeastern Brazil (20 °C 45'S, 42 °C 50'W). In April 2006 (fall season), four fragments were sampled and in April/May 2007 (fall season), other three fragments were sampled. The average temperature and the accumulated precipitation during the period of study were 20.7 °C and 56mm in 2006; and 19.3 °C and 58mm in 2007. The annual average temperature and the annual accumulated precipitation were 20.1 °C and 1,188.8mm in 2006; and 16 °C and 987.3mm in 2007. The regions' native vegetation is formed by the Seasonal Semidecidual Montana Forest (Veloso et al., 1991) belonging to the Mata Atlântica Bioma, which was dramatically altered with the development agrosilvopecuary activities and the expansion of urban nuclei. Nowadays, the landscape is dominated by pasture and cultivation areas, with some remains of the forest and an expressive quantity of secondary forest fragments at different ages of regeneration.

5.3.2 Experimental design

Eigth grids ($4 \times 4\text{m}$) were demarked 15m apart inside each of the seven fragments, hence totalling 56 grids and 896m^2 . Estimates of

habitat quality and of overlap of termite foraging areas were taken inside each of the grids. Habitat quality here is defined by factors that include amount of litter available on the soil surface (g/m^2) and the C/N content of the soil immediately below. High quality habitats would be those presenting higher amounts of litter and soil with favourable (i.e, lower) C/N. The occurrence of two or more termite species in a sample was taken as a surrogate of foraging overlap.

5.3.3 Determination of habitat quality

In the center of each grid an area of $0.5 \times 0.5m$ was delimited, where all the surface litter was collected. Litter collected was sieved in mesh number 6 (opening diameter = 3.35mm) and recovered by floatation, being submersed in a mixture of water and caustic soda (NaOH 2.5%) to allow the precipitation of the soil (adapted from Mendonça & Matos 2005). For the thicker litter all the soil fragments were removed manually. All the samples of litter were oven-dried at for three days until they achieved a constant weight, as measured by a two digit precision scale. Soil samples ($10 \times 10 \times 10cm$) were collected right below this litter layer, and taken to the Laboratory of Soil Analysis of the Federal University of Viçosa (UFV), where total carbon and nitrogen content were quantified.

Termite sampling was always performed at daylight, from 10:00 to 15:00h, in every potential resource (fallen logs, soil, etc; see below) occurring inside grids. Each grid ($4 \times 4m$) was subdivided in four sub-grids ($2 \times 2m$) to ease standardization of termite sampling. Collecting effort followed Jones & Eggleton (2000): each subgrid ($2 \times 2m$) took 24 min to be inspected by a single collector (0.16m/min.collector). Termites were manually collected with entomologic forceps. In all the cases, the search was

carried out inside the items considered as potential resources, each termite sample being extracted out of a volume of approximately $10 \times 10 \times 10$ cm. Since it is known that most part of the termite fauna of the region comprises soil foragers, the first collection trials were performed in the soil. For such, five excavations were made in each sub-grid (20 holes/grid) one approximately 30 cm from each of the vertices and one in the center of each sub-grid. Then termites were searched in epigeic nests or potential resources such as litter, tree base, fallen logs and trunks of alive and dead trees occurring within the grid. Species were preserved in alcohol 80%, labeled and later identified to species (or morphospecies). The identifications were performed according to Mathews (1977), Constantino (1999) and through comparisons with samples of the Termite Section of the Entomological Museum of the UFV, where voucher specimens were deposited. The proportion of samples with more than one termite species (the ratio between the number of samples with more than one termite species/ number of total samples in each forest) was considered as an indicator of the overlap of termite foraging areas.

5.3.4 Statistical analyses

All the analyses were carried out in R (R Development Core Team, 2005) using generalized linear modelling (GLM), followed by residual analyses to verify error distribution and the suitability for the models employed, including checks for overdispersion. Model simplification was achieved extracting non-significant terms ($P > 0.05$) from the model according to their respective complexity, starting from the most complex one. When two non-significant terms presented the same complexity, the one explaining less deviance was extracted first. Each term deletion was followed by an analysis of deviance with Chi-squared test, in order to recalculate the deviance

explained by remaining terms (Crawley, 2002). Each forest was taken as a repetition in every analysis. To do so, the readings from the eight grids inside a single forest were averaged, producing a single number for each of the variables under concern. To test how the proportion of foraging overlaps varies with resource quantity and quality, the data were submitted to a GLM with Binomial errors, corrected for overdispersion. To build the statistical model, the response variable was the proportion of foraging overlaps (y = number of samples with more than one specie/ total number of termite samples) in each forest, and the explanatory variables were the C/N ratio of the soil (x_1 = resource nutritional quality), the litter biomass (g/m^2) (x_2 = quantity of resources) and the interaction among these factors. To test whether the abundance of termites increased in places with higher resource quantity and quality the data were submitted to a GLM with Poisson errors corrected for overdispersion. To build the statistical model, the response variable (y) was the mean of the number of termite samples and the explanatory variables were the same as above.

5.4 Results

5.4.1 Collected species

787 samples of termites were collected, of which 213 presented more than one termite species. The collections resulted in 28 species and 18 genera of termites, all of them from Termitidae (Table 5.1). Most of the species found were soil feeders (84.6%). The Apicotermitinae was the most abundant subfamily in the samples, representing 62.8% of the total. The other sampled species comprised wood and litter feeders.

5.4.2 Variation in the space use by termites

Out of the total number of samples of termites, 29.2% contained more than one species, indicating overlap of foraging areas. The number of species involved in each overlap record varied from two to four. All the species were found at least once in overlap with others, except *Anoplotermes* sp.3, *Anoplotermes* sp.8 and *Labiotermes* sp.1, which were sampled just once and alone. Apicotermitinae species were the most frequently found in overlaps (48.12%), followed by the Termitinae (27.25%) and Nasutitermitinae (24.62%).

The statistical interaction between the quality and quantity of resources explained not only the variation in the proportion of overlaps in foraging areas of termites but also the variation in the abundance of termites (Tables 5.2, 5.3). In general, there was an increase of overlap of areas and

abundance of termites at both extremes of habitat quality (low and high) and a reduction in places of intermediate quality, thus confirming our hypothesis (Fig. 5.2a-b). In high quality habitats (low C/N ratio and much litter), there was a peak of both, overlap of foraging areas and termite abundance. Similarly, this peak appears in places of low quality (high C/N ratio and little litter). However, points of intermediate habitat quality presented low overlap of their foraging areas and abundance of termites (Fig. 5.2a-b). The minimal statistical model achieved indicating that termites overlap area (equation 5.1) and termite abundance (equation 5.2) increased in both extremes of habitat quality can be estimated by equations:

$$y = \frac{\exp(-21.166940 + 1.354470 \cdot x_1 + 0.210783 \cdot x_2)}{1 + \exp(-21.166940 + 1.354470 \cdot x_1 + 0.210783 \cdot x_2)} \quad (5.1)$$

$$y = \exp(-4.496196 + 0.551737 \cdot x_1 + 0.79334 \cdot x_2 + 0.006105 \cdot x_1 \cdot x_2) \quad (5.2)$$

where x_1 is resource quality (soil C/N ratio) and x_2 is the resource quantity (litter biomass).

Tabela 5.1: Species of termites manually collected with the use of entomologic forceps in seven distinct areas, in the fall season of 2006 and 2007, in the municipality of Viçosa, Minas Gerais, Brazil.

Termitidae subfamilies	Species or morphospecies
Apicotermitinae	<i>Anoplotermes</i> sp.1
	<i>Anoplotermes</i> sp.2
	<i>Anoplotermes</i> sp.3
	<i>Anoplotermes</i> sp.4
	<i>Anoplotermes</i> sp.5
	<i>Anoplotermes</i> sp.6
	<i>Anoplotermes</i> sp.7
	<i>Anoplotermes</i> sp.8
	<i>Aparatermes abbreviatus</i> (Silvestri)
	<i>Grigiotermes</i> sp.
	<i>Ruptitermes silvestrii</i> (Emerson)
Nasutitermitinae	<i>Armitermes</i> sp.
	<i>Atlantitermes osborni</i> (Emerson)
	<i>Cornitermes cumulans</i> (Kollar)
	<i>Cyrelliotermes cupim</i> Fontes
	<i>Diversitermes castaniceps</i> (Holmgren)
	<i>Labiatermes</i> sp.
	<i>Nasutitermes jaraguae</i> (Holmgren)
	<i>Nasutitermes rotundatus</i> (Holmgren)
	<i>Nasutitermes</i> sp.1
	<i>Nasutitermes</i> sp.2
	<i>Procornitermes lespesii</i> (Mueller)
	<i>Subulitermes</i> sp.
	<i>Syntermes dirus</i> (Burmeister)
Termitinae	<i>Dentispicotermes cupiporanga</i> Bandeira & Cancellato
	<i>Dihoplotermes inusitatus</i> Araujo
	<i>Ibitermes curupira</i> Fontes
	<i>Neocapritermes opacus</i> (Hagen)
TOTAL	29

Tabela 5.2: Regression analysis to test the effect of quality and quantity of resources on the proportion of foraging areas overlapped by different termites. The model was carried out with Binomial error, corrected for overdispersion. For more details, see section Material & Methods. ns= $P > 0.05$ and ***= $P < 0.01$.

Source	gl	Variance	$P(> \chi^2)$	
Model	3	31.877	0.001	***
cn ratio (a)	1	4.639	0.117	ns
litter biomass (b)	1	1.159	0.433	ns
a:b	1	26.080	0.00019	***
Error	4			

Tabela 5.3: Regression analysis to test the effect of quality and quantity of resources on the abundance of termites. The model was carried out with Poisson error, corrected for overdispersion. For further details, see section Material & Methods. ns= $P > 0.05$; *= $P < 0.05$ and ***= $P < 0.01$.

Source	gl	Variance	$P(> \chi^2)$	
Model	3	9.6054	0.014	***
cn ratio (a)	1	1.0018	0.293	ns
litter biomass (b)	1	4.7255	0.022	*
a:b	1	3.8782	0.038	*
Error	4			

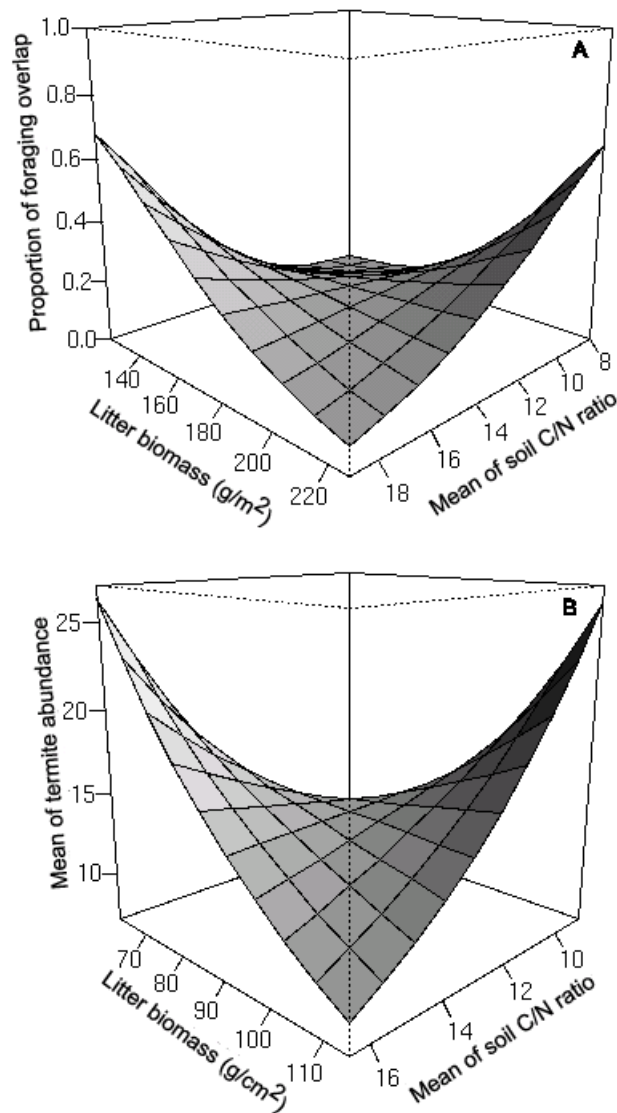


Figura 5.2: Effect of the availability of resources on the proportion of foraging area overlaps by different termite species (a) and abundance of termites (b). The abundance and proportion of termite foraging area overlap increased in places with low and high availability of resources; and low intensity is present in places with low resource availability. Viçosa-MG, Brazil.

5.5 Discussion

Our results showed that the overlap of termite foraging areas tended to peak in habitats presenting extremes of resource quality and quantity (Fig. 5.2-a, Table 5.2). Accordingly, this same pattern was observed for termite abundance (Fig. 5.2-b, Table 5.3). Such increments in low quality habitats may indicate that when termites were in unfavorable habitats, they widened their search for more viable resources, broadening their foraging areas in such a way that these areas overlapped each other. In doing so, termites would be detected by our sampling scheme almost everywhere, thereby conveying the impression that high termite abundance was attained in such places. Overlaps would be tolerated simply because the cost to defend foraging places can not be paid by resource scarcity. Similar negative relationship between termite abundance and resource offer has been already found (Araújo et al., 2007), and one of the hypothesized mechanisms was precisely the expansion of area of use evidenced here. This same overlap of foraging areas coupled with high abundance was observed in habitats with high availability of resources, indicating that termites would have occupied smaller areas and tolerated overlaps. This would happen if the increment of available resources allowed the establishment of new colonizers at the same time that it allowed resident termites to find viable resources closer to their colonies.

Interestingly, the above argument seems applicable to a wide range of organisms, from termites to vertebrates. Specifically for termites,

it is known that, in lab conditions, they tend to build longer tunnels, in a greater number and more quickly when they are submitted to low availability of resources. An opposite behavior (also in lab conditions) is observed under high availability of resources, when fewer and smaller tunnels are built (Hedlund & Henderson, 1999; Arab & Costa-Leonardo, 2005; Gallagher & Jones, 2005). So, it seems that termites do reject worse places and go on searching for more favorable sites thereby spending more time looking for resources in situations of low availability than of high availability of resources. This way, when they are placed in habitats of low quality, it is expected that termite colonies broaden their searching areas, which may result in the overlap of foraging areas, culminating in higher overlap in low quality places (Fig. 5.2).

In places of intermediate quality, where the costs tend to match the benefits, it is expected a reduction of overlaps because of the territorialist behavior to assure enough resources. Indeed, patterns of mosaic, like those observed in ants (Hölldobler & Wilson, 1990), in which the displacement of a species by another generates a fragmented distribution, were reported for some species of arboreal termites (Levings & Adams, 1984; Adams & Levings, 1987; Leponce et al., 1997). In these studies, the species did not overlap territories, leaving areas between the colonies or territorial limits which were not occupied by any of the species. Leponce et al. (1997) suggested that this behavior assures more access to resources when food density fluctuates in time or space. Therefore, in places where resources occur at intermediate levels, termites may not tolerate overlaps of foraging areas because resource quantity and quality (i) are enough to promote reduction of tunnels, and hence, foraging areas, and (ii) compensate for territorialist efforts.

As for vertebrates, patterns very similar to the ones observed here, were also verified. Brown bears, for instance, present the same kind of overlap dynamics depicted in Fig. 5.1. Again, the availability of resources has been pointed as responsible for modulating the localization and extension of their areas of use, as well as the level in which they overlap (McLoughlin et al., 2000). Actually, such a balance between costs and benefits in the attempt to maximize the energy achieved during foraging (Krebs & Davies, 1993; MacArthur & Pianka, 1966) has still been observed in a variety of taxa (Downes, 2001; Gentle & Golser, 2001; Arcis & Desor, 2003; Hutchings et al., 2006). It seems, therefore, that the pattern reported here may be of generalized nature, not restricted to termites.

Concluding, the present study shows that habitat quality may directly interfere in the space used by different termite species. It seems that termites regulated their areas of use in order to balance the benefits and costs of their foraging according to habitat quality. Such processes may be important regulators of the community structure and they may intensify the interactions among different species, not only of termites, but also other organisms. Further studies could analyze the effect of these elements on the coexistence of species and the nature of such interactions. In addition, we warn that studies on resource amount as determinants of termite abundance may achieve confounding results, because abundance may peak at both ends of the resource axis (Fig. 5.1).

Capítulo 6

Trophic controls delaying foraging by termites: reasons for the ground being brown?

Og DeSouza, Ana Paula A. Araújo & Ronaldo Reis Júnior

aceito para publicação na Bulletin of Entomological Research. 2008

6.1 Abstract

Why is the ground brown, when detritivores and decomposers have the numbers and ability to speed up the turnover of dark-coloured soil organic carbon? We consider this soil analogue to the ‘green world’ hypothesis measuring, in the field, how fast termites occupied cellulosic baits of varying quantity and quality, and how predation risks by ants affect such encounters. Single baits with ants were occupied by termites later than triple baits without ants, implying that termites may spend longer searching for suitable food than feeding on it, thereby delaying decomposition rates of both chosen and neglected items. Because termites’ feeding speeds up dissimilation of polymers by decomposers, such results may imply that bottom-up and top-down forces, ultimately, impair carbon processing and release from soil. We argue that the ground is brown partly because of delays imposed upon termites’ use of resources by bottom-up and top-down forces.

6.2 Introduction

The world is green, despite the astonishing abundance and diversity of herbivores with the capacity to consume all known plant tissues. Soon after Hairston et al. (1960) formally put forward hypotheses to explain why this is so, prolific debate populated ecological literature, and currently ecologists tend to agree (Begon et al., 2006) that the world is green not only because herbivores are limited by predators ('top-down' forces), but also because plants present effective chemical and physical defences that make them inedible by herbivores ('bottom-up' forces: Murdoch, 1966).

Expanding on Murdoch's ideas, Abe & Higashi (1991) brought detritivores and decomposers to the scene, proposing that the world is green because consumers are either able to feed on cytoplasm (most herbivores) or on cell wall (detritivores and decomposers), with a marked scarcity of destructive consumers, *i.e.* generalists feeding on both cell components. According to Abe & Higashi (1991), this scarcity of generalists, together with the abundance of cell-wall specialists, could be "[...]viewed as one cause preserving the green earth by reducing the consumption of the living part of plants while enhancing the decomposition of the dead part[...]" thereby speeding up the return of nutrients to the living part.

Detritivores and decomposers, in fact, shift the 'green world' puzzle one step down, to encompass the soil food web and a further enigma: the ground is brown. Why is it so, given the existence of detritivores and decomposers with the numbers and ability speed up the turnover of dark-

coloured soil organic carbon? Allison (2006) convincingly hypothesizes that the ground is brown because both bottom-up and top-down forces operate on detritivores and decomposers, impairing their effective processing of soil organic carbon (SOC) into carbon dioxide, hence keeping the ground brown because carbon is kept locked into soil.

Here, we explore such an idea using termites (Insecta: Isoptera) in a field experiment, investigating whether bottom-up and/or top-down forces can delay resource encounter (and hence, usage) by these insects. Our rationale is that such delays would prevent prompt release of CO_2 from organic matter to the atmosphere, thereby contributing to enhanced amounts of humic complexes which confer the dark appearance of the ground. We base our reasoning on the fact that termites play a key role in CO_2 release from dead organic matter in tropical soils. By feeding on the wide decomposing continuum from fresh litter to humus, termites can affect the entire dynamics of soil carbon, both, directly by digesting cellulose (Slaytor, 2000) and indirectly by breaking litter down thereby easing microbes' action on otherwise unexposed surfaces of litter items. Wood-feeding termites and their microbiota, for instance, can oxidise $\sim 99\%$ of the carbon they intake, releasing it mainly as CO_2 (Slaytor, 2000). Soil-feeding termites, meanwhile, are well known to feed on highly humified material and are even suspected to process complex polyaromatic components of soil organic matter (SOM) which have been previously modified by microorganisms (Brauman et al., 2000). In short, we argue here that one of the reasons for the ground being brown (in the tropics) is that trophic controls prevent termites from processing all available litter and humus, the remaining material being left to form impervious dark-coloured humic complexes in the soil.

6.2.1 Hypotheses

Being one of the few groups of animals whose main diet consists of cellulose, termites could be thought to experience no shortage of food. In addition, as they forage within tunnels, most termite foragers could be considered to be released from strong predation risks. The corollary of these hypotheses is that termites would not be constrained by food types and status, readily occupying the first item they find in the field. Unoccupied resources would exist simply because termite foragers have not found them yet. If this is so, food processing by termites is not constrained by either bottom-up or top-down forces, which stands as our null hypothesis. An alternative idea is that termite foraging, albeit time-dependent due to the need to build tunnels/galleries, is also affected by any trait that would make a resource more worthwhile to explore than a competing one. According to this view, resources in larger amounts, presenting more nutrients, and free from predation risks, would be the first to be occupied, providing evidence that trophic controls may contribute to delays in termite foraging and hence to the ground being brown.

6.3 Material & Methods

6.3.1 Study site

The experiment was carried out in the municipality of Coimbra (S 20°50.049' e W 42°47.452'; altitude 650 m above sea level), Minas Gerais State, Southeastern Brazil. The climate is wet subtropical, with a dry season between May and September, annual mean precipitation of 1400 mm and annual mean temperature of 19 °C (Valverde, 1958). The study area is a grassland neighboring a small fragment (7 ha) of Brazilian coastal rainforest (“Atlantic rainforest”), naturally separated from it by a 3 m wide stream, at the bottom of a valley. The experimental site presents a flat topography, and is visually homogeneous regarding vegetation and soil. Both grassland and forest are immersed in a matrix composed of a mosaic of implanted pastures and small-scale agricultural fields.

6.3.2 Experimental procedure

The experiment aimed to check how fast termites are found on feeding (cellulosic) resources of varying quantity and nutrient content (i.e, bottom-up effects), and how predation risks (top-down) affect such an encounter rate. Cellulosic baits (unbleached, unscented, uncolored, single ply toilet paper rolls 12 cm tall $\times$ 10 cm diameter, weighing 100 g) were used to mimic feeding resources. Such baits are well known to be promptly accepted and consumed by termites from all guilds in the field (Dawes-Gromadzki,

2003). Two 12×12 grids were set up. Baiting points within grids were placed 1 m apart, each point holding one of the four instances of a factorial combination of high or low resource quantity × high or low resource quality. These four treatments were placed systematically through the grid, such that every treatment neighbored all the others, from all possible locations, thereby assuring that each bait type had equal chances of being chosen by termites. Although such a grid design does not favour independence between bait locations, this interdependence was intentional, as it allows equal chances of termite “choice” (if it exists) for any bait type, as explained above. Baits on grid edges were not inspected; rather, they were installed to ensure that every baiting point was affected by the same number of neighboring baits (eight). Thus, the sampling area in each grid corresponded to 10×10 baits = 100 baiting points.

Variation in resource quantity was simulated by supplying a baiting point with a single bait or three side-by-side triangularly disposed baits. Two pieces of expanded polystyrene with the same size and weight as the paper roll were allocated beside single baits (mimicking a 3-bait station) to ensure that shading and pressure on the soil surface were the same at all points. This was intended to limit differences in ‘thermal shade’, which are known to affect food location by termites (Ettershank et al., 1980). Variation in resource quality was simulated by adding nitrogen to the baits, which was based on the fact that termites are known to seek nitrogen-rich resources in the field (Shellman-Reeve, 1994). This was achieved by ‘enriching’ baits with 100 mL of a 3% w/v water solution of NH_4NO_3 , as used by Curtis & Waller (1997) as the nitrogen source for termites in artificial diets. Baits which were not nitrogen-enriched, received 100 mL of water.

Every week, termites and ants were collected under baits with

the aid of entomological forceps. Baits were returned to their original location immediately after inspection/collection. Predation risks were estimated by recording the presence/absence of ants on the baits, since ants are known to be major predators of termites (e.g. Sheppe, 1970; Leal & Oliveira, 1995). A bait was classified as occupied only when it contained galleries and termites were actually found feeding on it. A bait was recorded as free from predation risk only if ants were never spotted on it throughout the whole experiment. Sampling took place in the warm-wet period of January to March 2004, from 8:00 to 12:00 h. The experiment was repeated, with a new set of baits, in the cool-dry period of April to June 2004, to allow for differences in seasonal patterns of foraging (Moura et al., 2006).

6.3.3 Statistical analyses

Data were taken as the number of days it took for termites to occupy baits, whether or not they were subsequently abandoned. For this, data were subjected to censored survival analysis with a Weibull distribution (Crawley, 2007), performed with `survival` package in R (R Development Core Team, 2006). Survival analysis, or failure time data analysis, means the statistical analysis of data where the response of interest is the time t from a well defined time origin to the occurrence of some given event (end-point) (Martinussen & Scheike, 2006). In our specific case, the time origin is the moment of bait installation in the field and the end-point is the first day termites were spotted on such a bait. The analysis aimed to inspect whether resource traits would affect the time elapsed until a bait was firstly spotted with termites. Here we are inspecting, therefore, the “survival” of a bait in the field; its “death” being considered to happen at the moment it was firstly found with termites. Similar uses of such an analysis for termites

(but not for baits) can be found in DeSouza et al. (2001) and Miramontes & DeSouza (1996).

The general model for this analysis followed the equation:

$$\log_e S(t) = -\mu^{-\alpha} \cdot t^\alpha \quad (6.1)$$

where $S(t)$ is the accumulated proportion of baits occupied until time t , the mean time μ is the time elapsed until 50% of the baits of a given resource type are found with termites, and α is the shape parameter for the survival curve. When $\alpha = 1$, the probability of finding a bait does not change as time elapses. If $\alpha < 1$ this probability reduces as time elapses, the converse happening when $\alpha > 1$.

Statistical analysis was used to check whether the resource traits, bait quantity (single or triple baits), bait quality (nitrogen added/not-added), and predation risk (absence/presence of ants), would affect the mean time, μ , spent until termites are found on the bait. The analysis began by estimating α for the whole dataset and proceeded with hypotheses testing. Under the null hypothesis for a given α , the mean time, μ , to find a bait does not differ between resource traits and, hence, time t alone explains $S(t)$. Alternatively, if resource traits affect bait encounter by termites, a typical μ can be calculated for each resource trait, and histograms can be plotted to ease visualisation of the differences between bait types. This would be taken as an evidence that its corresponding regulatory force (bottom-up or top-down) was in effect speeding up the decomposition process of some items at the expense of others, which would point to a contribution of this regulatory force to delay SOC processing and, ultimately, to the brown ground.

Modelling proceeded by building a full model, including all of the above parameters and their second and third order interactions, plus

a blocking term (“season”) to distinguish between the two runs of the experiment. To inspect redundancy of effects, various full models were created, composed of the same terms entered in a different order. Model simplification, was performed by backward term extraction, removing one term at a time. Terms returned to the model if their removal provoked a change of deviance with $P < 0.05$.

6.3.4 Voucher specimens

Specimens of ants and termites were preserved in 80% alcohol, labelled and subsequently identified to species or morphospecies as appropriated. Termite identifications followed the literature (Constantino, 1999, and papers therein), being subsequently confirmed by comparison with the collection of the Termite Section of the Entomological Museum (UFVB) of the Federal University of Viçosa (UFV) (<http://www.insecta.ufv.br/museum>) where voucher specimens were deposited. Further confirmation of termite identities was kindly provided by R. Constantino from the University of Brasilia and A.Acioli, from Federal University of Amazonas. Ants were identified by comparison with the collection of the Community Ecology Laboratory of UFV.

6.4 Results

In the first half of the study period (January to March 2004, end of wet-warm season), rainfall attained a daily average of 10.2 mm, dropping to 1.9 mm in the second half (April to June 2004, beginning of the cool-dry season). Daily mean temperatures were 22.0 °C and 18.7 °C respectively.

Termites collected comprised 10 species from seven genera and three subfamilies, all belonging to a single family (Termitidae) (Table 6.1). Among those, at least seven species feed on soil and on highly humified wood (Apicotermitinae and Termitinae) and three (Nasutitermitinae) feed on litter and wood at initial stages of decomposition.

Termites were easily spotted extracting fragments of the bait. Apicotermitinae termites frequently dug galleries on the lower end of the bait, whereas *Nasutitermes jaraguae* (Nasutitermitinae) conspicuously bore many galleries through the bait. Ants (Hymenoptera: Formicidae) comprised 10 species from nine genera and four subfamilies, among which eight species are predators, generalists, or omnivores and two species are fungus cultivators (Table 6.2). On several occasions ants were spotted preying on termites in the baits.

Tabela 6.1: Termites (Insecta: Isoptera: Termitidae) recorded in cellulosic baits disposed in a grassland bordering an “Atlantic forest” relict in Southeastern Brazil. Diet types are based on the genus and are in accordance with Araújo et al. (2007). Soil feeders may sometimes be reported as “humivorous”.

Subfamily & Species	Diet	Records
Apicotermitinae		
<i>Anoplotermes</i> sp. 1	soil	52
<i>Anoplotermes</i> sp. 2	soil	10
<i>Anoplotermes</i> sp. 3	soil	5
<i>Grigiotermes bequaerti</i> (Snyder & Emerson, 1949)	soil	15
<i>Ruptitermes xanthochiton</i> Mathews, 1977	soil	7
<i>Ruptitermes silvestrii</i> (Emerson, 1925)	soil	49
Nasutitermitinae		
<i>Cornitermes cumulans</i> (Kollar, 1832)	litter/wood	35
<i>Embiratermes heterotypus</i> (Silvestri, 1901)	soil/wood	3
<i>Nasutitermes jaraguae</i> (Homlgren, 1910)	wood	13
Termitinae		
<i>Neocapritermes opacus</i> (Hagen, 1858)	soil/wood	1
Total		190

Tabela 6.2: Ant species (Hymenoptera: Formicidae) collected in cellulosic baits disposed to collect termites, in a grassland bordering an “Atlantic forest” relict in Southeastern Brazil. Trophic groups are based on Brown Jr. (2000). *denotes ants known to prey upon termites.

Subfamily & Species	Trophic group
Ecitoninae	
<i>Labidus coecus</i>	predator*
Dolichoderinae	
<i>Linepithema</i> sp. 1	generalist
Myrmicinae	
<i>Cyphomyrmex</i> prox. <i>transversus</i>	fungus grower
<i>Mycocepurus goeldii</i>	fungus grower
<i>Pheidole</i> sp. 1	omnivore*
<i>Pheidole</i> sp. 2	omnivore*
<i>Solenopsis</i> sp. 1	omnivore*
Ponerinae	
<i>Hypoponera</i> sp. 1	generalist
<i>Odontomachus haematodus</i>	predator*
<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	predator*

The minimal statistical model achieved (equation 6.2) presented $\alpha = 1.26$, indicating that the probability of finding termites on a bait increased as time elapsed. That is, termites were not promptly spotted on the baits: they started to be found only after some initial time lag. This model also shows that some resource traits (but not their interactions) did modify the time needed until the bait was firstly spotted with termites. That is, all baits took some initial time lag to be occupied by termites, but for some bait types, such a time lag was shorter than for others. Therefore, we have evidence disproving our null hypothesis in favour of the alternative one, namely, that food types and status would constrain termite use of resources.

The time, μ , that baits of a given resource trait took to be occupied in the field by termites can be estimated by

$$\log_e \mu = 5.394 - 0.448 \cdot q + 0.470 \cdot r - 1.191 \cdot s \quad (6.2)$$

where s refers to the season when the data was collected, q is bait quantity, and r is predation risk (the resource traits referred to in the Material and Methods section). This μ value, when replaced in equation 6.1 above, gives the accumulated proportion $S(t)$ of baits found with termites after a given time t is elapsed. To calculate $\log_e \mu$ (and hence μ for each resource trait), it is sufficient to replace the value 0 or 1 in equation 6.2, respectively, for q = single or triple baits; r = ants absent or present; s = warm-wet or cool-dry.

As a general pattern (Fig. 6.1 and Table 6.3), resource use by termites was severely delayed during the warm-wet period, by low bait quantity, and by the presence of ants. Bait quality showed no significant effect, indicating that in the present case, nitrogen additions did not pose strong constraints on termite foraging. Baits took longer to be occupied in the first run of the experiment (warm-wet season) than in the subsequent period (cool-dry season). In both periods, single baits took longer to be occupied than triple baits. Accordingly, regardless of season and bait quantity, baits with ants took longer to be occupied by termites than baits without ants.

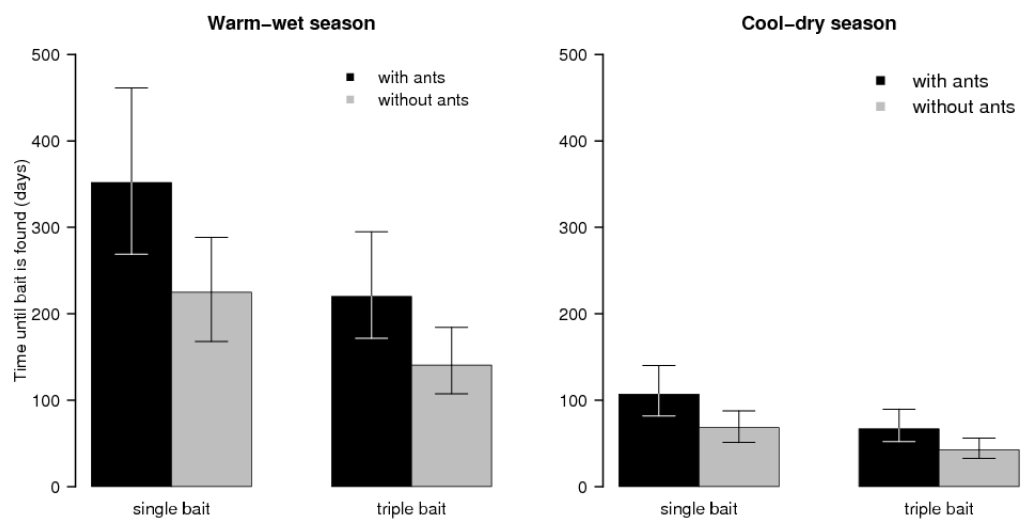


Figura 6.1: Number of days ($\bar{x} \pm s.e.$) spent in the field until cellulosic baits are found having termites, as a function of bait quantity (single or triple bait) and status (with or without ants), for two consecutive seasons in the same year, in a grassland bordering an “Atlantic forest” relict in Southeastern Brazil. Differences between treatments are significant, see Table 6.3.

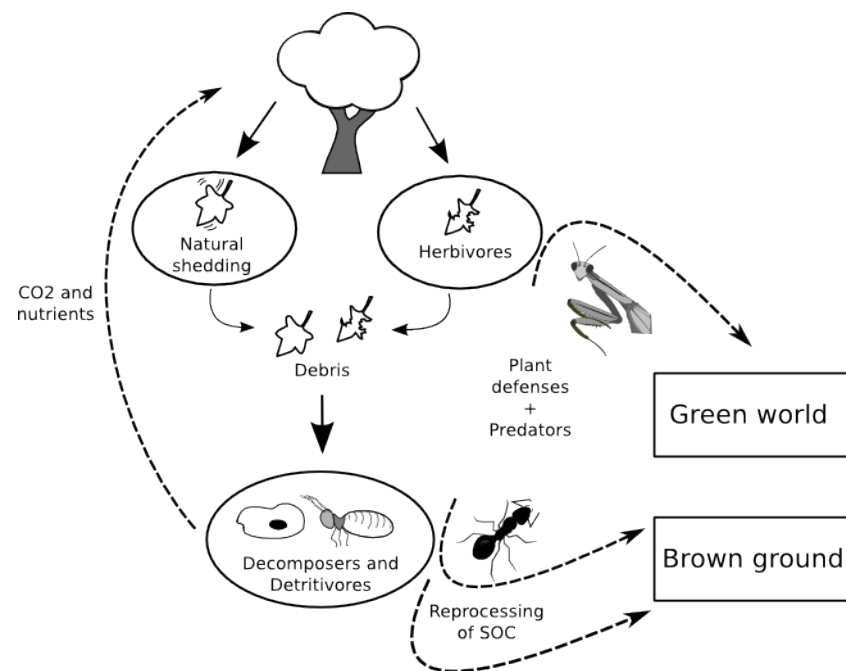


Figura 6.2: Pathways connecting the green world to the brown ground and back, combining reasonings of Hairston et al. (1960) and Murdoch (1966) for the green world, with hypotheses of Allison (2006) for the brown ground. See text for details.

Tabela 6.3: Analysis of deviance table for the survival model used to check whether resource traits would affect the promptness in which a bait is found having termites, more than time alone would do. Modelling proceeded under Weibull distribution; full details are given in the Material and Methods section.

Source	Df	Deviance	P($> \chi^2 $)	
Model	8	46.02945	2.34e-07	***
presence of ants (a)	1	1.02043	0.03829	*
bait quantity (b)	1	4.39519	0.02209	*
bait quality (c)	1	2.21461	0.06190	ns
season	1	35.65276	4.53e-09	***
a:b	1	1.87014	0.17146	ns
a:c	1	0.76917	0.38047	ns
b:c	1	0.00038	0.98443	ns
a:b:c	1	0.10677	0.74385	ns
Residual	190			
ns P>0.05; *P<0.05; ***P<0.01				

6.5 Discussion

Trophic control in soil food webs is receiving increased attention in recent years, because it is becoming evident that top-down and bottom-up forces belowground may severely impact aboveground dynamics (Moore et al., 2003). In fact, in temperate soils, whether carbon is kept in soil or released as CO_2 to the atmosphere will depend in large part on the interruption and/or delay of decomposer activity (Ekschmitt et al., 2008). Such activity depends on (i) bottom-up forces, represented by the quality of the substrate and the rate of its encounter by decomposers (Ekschmitt et al. 2005) and (ii) top-down controls upon microbes (Moore et al., 2003). Detritivores, in turn, may also impact carbon flux since their action accelerates the decomposition of soil carbon (Fox et al., 2006). It follows that the concurrent action of bottom-up and top-down controls upon detritivores and decomposers may delay litter and SOC processing, thereby contributing to the ground being brown (Allison, 2006).

While stressing the notion of detritivores and decomposers as crucial for the fate of carbon in tropical terrestrial ecosystems, our results seem to conform closely to the hypothesis above. Termites in the field were found occupying certain food types much earlier than others. More specifically: predation risks severely delayed bait occupation by termites and, under the same predation risk, the smaller the bait, the longer it took to be occupied (Table 6.3, Fig. 6.1). This could be driven by previous evaluation by termites of the value of exploring a given resource, and/or by predation

upon and removal of termites in ant-occupied baits. No matter the mechanism, a combination of top-down and bottom-up forces seems to be playing a key role in this process.

We argue that such results would pose trophic controls upon termites as an important bottleneck for the carbon cycle. After all, apart from releasing carbon directly as CO_2 (Slaytor, 2000) and exposing carbon to microbes by disassembling plant debris, termites also unlock carbon directly to the atmosphere as CH_4 (Martius et al., 1996), which emphasises their role as carbon processors in ecosystems. Besides being effective wood and litter processors, termites are also able to ingest mineral-containing soil horizons as well as highly humified organic litter material (Brauman et al., 2000), therefore promoting further processing of SOC. Therefore, by impairing the effective use of resources by termites, top-down and bottom-up forces would limit prompt transformation in CO_2 of all carbon that is available as dead organic matter, thereby enhancing the pools of humic complexes in the soil. That is, rather than readily exploring the first item they found in the field, termites would favour items that are larger and risk-free. As a consequence, carbon present in smaller or risky items remains locked in organic form in the soil, enhancing the pools of humic complexes rather than being released to the atmosphere. Such a reasoning is supported by the findings by Hedlund & Henderson (1999) that termites (in the laboratory) will vary their rate of consumption with the size of their food - i.e. they eat small food more slowly.

6.5.1 The relative strength of trophic controls

A closer look into the final statistical model (equation 6.2) reveals some interesting patterns, if we compare the impact of its numerical

estimates on the mean time (μ) taken to find termites on a bait. To ease comprehension, we invite the reader to check the reasoning below against 6.1 along with equation 6.2. Firstly, the effects of season were much more marked than the effects of bait quantity and predation risk, as season (s) contributed to 1.191 units to $\log_e \mu$, a value that is more than twice as big as the values for bait quantity, q , and predation risk, r . It is worth noting that the seasons here reported differed a lot in terms of rainfall (daily averages: 10.2 mm in warm-wet season and 1.9 mm in cool-dry season) but seemed similar in terms of temperature (daily mean temperatures: 22.0 °C and 18.7 °C respectively). In addition, we could not detect any visual differences in litter accumulation (hence, resource offer) between seasons. All this might indicate that what we saw as seasonal effects could be mostly attributable to rainfall, which is in line with previous findings by Jones & Gathrone-Hardy (1995) and Cabrera & Rust (1996) who reported that rainfall impairs termite activity. We warn, however, that this is mostly speculative, since the experiment was not aimed to inspect seasonal effects, and hence, no proper replication was set up for season.

The estimates for bait quantity and for predation risk (respectively, q and r in equation 6.2) present very similar values (0.448 and 0.470), denoting that their impact on the mean time to find a bait is of comparable magnitude, with predation risk being slightly more important than bait quantity. In other words, bottom-up and top-down effects seem to have operated with similar strengths. This is easily spotted in Fig. 6.1, where single-baits-without-ants and triple-baits-with-ants take about the same time to be found with termites, in both seasons. Such results are supported by previous reports which have shown that (i) termite foraging can be severely limited by predation risk from ants (Gonçalves et al., 2005),

(ii) termites abandon less and consume more larger baits as opposed to smaller ones (Evans & Gleeson, 2006a), or even that (iii) termites tend to explore longer food items which are not under predation risk (Korb & Linsenmair, 2002).

Surprisingly enough, bait quality (= nitrogen additions to the bait) did not affect the mean time until bait occupancy ($P = 0.0619$; Table 6.3) which could be related to the ability of termites to fix nitrogen (Yamada et al., 2006). Bait quality is indeed one of the types of bottom-up effects studied here and this lack of significance only stresses our point above that bottom-up and top-down effects would affect termites in a balanced way. That is, if both bottom-up effects (bait size and quality) significantly affected termites, this would imply in a relative weaker contribution of top-down forces (predation risk).

Perhaps more interestingly, the final statistical model did not include any interaction term, which implies in the independence of all factors studied. That is, despite differences between seasons, the general pattern does not change: termites seem to avoid smaller items that are under predation risk no matter the season (Fig. 6.1). This seems to reinforce the idea that while climate determines the intensity of foraging activity of termites, trophic controls are responsible for “fine tuning” such activities, determining where and how foraging would proceed.

6.5.2 Conclusion

The evidence gathered here for tropical soil food webs seems to support the idea that decomposers and detritivores in general and termites in particular, may connect the green world to the brown ground, as depicted in Fig. 6.2. As plants shed their dead parts naturally, decomposers

act upon them unlocking SOC and minerals. These would be ultimately reused by plants, thereby closing the cycle. Herbivores speed up the process, producing additional plant debris out of living plant tissue, far before natural shedding would do. However, delays are imposed in this process by predators (Hairston et al., 1960) and plant defences (Murdoch, 1966), which secure the failure of herbivores in destroying plants, and lead to the green world. Detritivores act upon such debris and speed up decomposition processes by breaking litter into smaller portions and exposing surfaces which, otherwise, would stay much longer out of the reach of decomposers. Termites take an important part of this process, due to their ability to process plant matter directly into CO_2 (as a decomposer would do), coupled with their well known action as detritivores. Again, as evidenced by our results, predators and food unsuitability delay the action of termites, establishing thereby an important bottleneck to the system. Such delays increase residence times of carbon in soil, hence contributing to the increment of pools of humic complexes, hence making the ground brown. Additionally, reprocessing of SOC into compounds impervious to enzymatic action of decomposers (including perhaps termites, especially soil-feeding ones), prevents SOC from re-entering soil food web, “making the ground more brown than the world is green (Allison, 2006)”.

Conclusões

1. Os resultados desta tese sugerem, de forma conjunta, que a regulação das áreas de forrageamento dos cupins pode ser resultante da avaliação dos custos e benefícios envolvidos na utilização do ambiente.
2. Cupins parecem alterar o tamanho de suas áreas de uso de acordo com a qualidade do hábitat. Em condições favoráveis (recursos em alta quantidade e qualidade) os cupins utilizam áreas de forrageamento pequenas, construindo poucos túneis e de pequeno tamanho. Por outro lado, em condições desfavoráveis (pouco recurso) estes insetos parecem buscar mais intensamente, ampliando assim o tamanho de suas áreas de forrageamento.
3. Essa flexibilidade em alterar o tamanho das áreas de uso interfere diretamente na densidade de cupins no ambiente e no quanto estes insetos toleram sobreposições locais. Em situações de baixa oferta de recursos, sobreposição parece ocorrer devido ao aumento da procura por recursos pelas colônias; enquanto em situações de alta oferta, sobreposições devem ocorrer porque o ambiente suporta mais colônias (maior capacidade suporte). Já em locais com oferta intermediária de recursos,

cupins parecem defender o recurso, evitando assim, sobreposição de espaço com outras colônias.

4. Desta forma espera-se encontrar alta abundância de cupins nos pontos extremos de qualidade do hábitat. No entanto, encontramos um resultado inesperado nesta tese: uma relação negativa entre diversidade de cupins e quantidade de recursos. A baixa abundância e riqueza de cupins observados em locais ricos, quando comparado aos locais com baixa disponibilidade de recursos, pode ser explicada pela redução da área de forrageamento dos cupins nos locais de alta oferta de alimento. Provavelmente, a redução de suas áreas não foi acompanhada por novas colonizações. Tal regulação pode ter produzido menor detecção de cupins durante o processo amostral. Além disso, fatores como o risco de predação também poderiam contribuir para a redução das chances de encontro de cupins nos habitats de alta qualidade.
5. Fatores *bottom-up* e *top-down* podem interferir no encontro e utilização de recursos pelos cupins, e conseqüentemente nas dinâmicas das teias alimentares acima e abaixo do solo. As chances de utilização de recursos por estes insetos aumentam onde há recursos em abundância e são reduzidas onde há risco de predação.
6. A seleção de recursos e a regulação das áreas de forrageamento podem contribuir para explicar os padrões de riqueza e abundância de cupins, assim como para o entendimento dos padrões de diversidade de outros organismos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABE, T. Evolution of life types in termites. In: KAWANO, S.; CORNELL, J.; HIDAKA, T., (Ed.), **Evolution and coadaptation in biotic communities**, University of Tokyo Press, 1987.
- ABE, T.; HIGASHI, M. Cellulose centered perspective on terrestrial community structure. **Oikos**, v.60, p.127–133, 1991.
- ADAMS, E. S.; LEVINGS, S. C. Territory size and population limits in mangrove termites. **Journal of Animal Ecology**, v.53, n.3, p.1069–1081, 1987.
- AIKIO, S. Competitive asymmetry, foraging area size and coexistence of annuals. **Oikos**, v.104, p.51–58, 2004.
- ALLISON, S. Brown ground: a soil carbon analogue for the green world hypothesis? **American Naturalist**, v.167, n.5, p.619–627, 2006.
- ANDARA, C.; ISSA, S.; JAFFÉ, K. Decision-making systems in recruitment to food for two Nasutitermitinae (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v.44, n.1, p.1–13, 2004.
- ARAB, A.; COSTA-LEONARDO, A. Effect of biotic and abiotic factors on the tunneling behavior of *Coptotermes gestroi* and *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Behavioural Processes**, v.70, p.32–40, 2005.
- ARAGONA, M.; SEITZ, E. Diet of the maned wolf, *Chrysocyon branchyurus* (Mammalia: Canidae), during wet and dry seasons at Ibitipoca State Park, Brazil. **Journal of Zoology**, v.254, p.131–136, 2001.

- ARAÚJO, A.; GALBIATI, C.; DESOZZA, O. Neotropical termite species (Isoptera) richness declining as resource amount rises: food or enemy-free space constraints? **Sociobiology**, v.49, p.93–106, 2007.
- ARCIS, V.; DESOR, D. Influence of environment structure and food availability on the foraging behaviour of the laboratory rat. **Behavioural Processes**, v.60, p.191–198, 2003.
- ATTIGNON, S.; LACHAT, T.; SINSIN, B.; NAGEL, P. Termite assemblages in a West-African semi-deciduous forest and teak plantations. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v.110, p.318–326, 2005.
- BACK, H. I. J.; OKWAKOL, M. N. J. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem functions in the tropics: the role of termites. **Applied Soil Ecology**, v.6, p.37–53, 1997.
- BEEKMAN, M.; LEW, J. Foraging in honeybees - when does it pay to dance? **Behavioral Ecology**, v.19, p.255–261, 2008.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C.; HARPER, J. **Ecology: from individuals to ecosystems**. 4. ed. Boston: Blackwell Scientific Publications, 2006.
- BONABEAU, E.; THERAULAZ, G.; DENEUBOURG, J.; ARON, S.; CAMAZINE, S. Self-organization in social insects. **Trends in Ecology and Evolution**, v.12, n.5, p.188–193, 1997.
- BOTH, C.; VISSER, M. Density dependence, territoriality, and divisibility of resources? from optimality models to population processes. **The American Naturalist**, v.161, n.2, p.326–336, 2003.
- BRAUMAN, A.; BIGNELL, D.; TAYASU, I. Soil-feeding termites: biology, microbial associations and digestive mechanisms. In: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M., (Ed.), **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**, Kluwer Academic Press, 2000.

- BREZNAK, J.; BRUNE, A. Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. **Annual Review of Entomology**, v.39, p.453–487, 1994.
- BROWN, M.; GORDON, D. How resources and encounter affect the distribution of foraging activity in a seed-harvesting ant. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.47, p.195–203, 2000.
- BROWN JR., W. Diversity of ants. In: AGOSTI, D.; MAJER, J.; ALONSO, L.; SCHULTZ, T., (Ed.), **Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity**, Smithsonian Institution Press, 5, 2000.
- BRUSSAARD, L. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. **Applied Soil Ecology**, v.9, p.123–135, 1998.
- BURT, W. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. **Journal of Mammalogy**, v.24, p.346–352, 1943.
- BÖRGER, L.; DALZIEL, B.; FRYXELL, J. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. **Ecology Letters**, v.11, p.1–14, 2008.
- CABRERA, B.; RUST, M. Behavioral responses to light and thermal gradients by the western drywood termite (Isoptera: Kalotermitidae). **Physiological and Chemical Ecology**, v.25, n.2, p.436–445, 1996.
- CAMPORA, C.; GRACE, J. Tunnel orientation and search pattern sequence of the formosan subterranean Termite (Isoptera: Rhinotermitidae). **Journal of Economic Entomology**, v.94, n.5, p.1193–1199, 2001.
- CAMPOS, R.; SHOEREDER, J.; SPERBER, C. Local determinants of species richness in litter ant communities (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, v.41, n.2, p.357–367, 2003.
- CARPENTER, F.; MACMILLEN, R. Threshold model of feeding territoriality and test with a Hawaiian honeycreeper. **Science**, v.194, p.634–642, 1976.

- CHASE, J. Central-place forager effects on food web dynamics and spatial pattern in northern California meadows. **Ecology**, v.79, p.1236–1245, 1998.
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review Ecological Systems**, v.144, n.954-977, 2000.
- CHESSON, P.; HUNTLY, N. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. **American Naturalist**, v.150, p.519–553, 1997.
- CONSTANTINO, R. Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v.40, n.25, p.387–448, 1999.
- CONSTANTINO, R. On-line termite database. [http:// www.unb.br /ib /zoo /docente /constant /catal/ catnew.html](http://www.unb.br/ib/zoo/docente/constant/catal/catnew.html). 31 de outubro, 2005.
- CORNELL, H.; LAWTON, J. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of Animal Ecology**, v.49, n.3, p.93–106, 1992.
- CORNELL, H. V. Unsaturated patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In: RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D., (Ed.), **Species diversity in ecological communities**, The University of Chicago press, 1993.
- COSTA-LEONARDO, A. **Cupins-praga - Morfologia, Biologia e Controle**. Rio Claro, São Paulo: Editora Rio Claro, 2002.
- CRAWLEY, M. **Statistical Computing: an introduction to data analysis using s-plus**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 2002.
- CRAWLEY, M. **The R book**. John Wiley and Sons, 2007.
- CURTIS, A. D.; WALLER, D. A. Variation in rates of nitrogen fixation in termites: response to dietary nitrogen in the field and laboratory. **Physiological Entomology**, v.22, p.303–309, 1997.

- CURTIS, A. D.; WALLER, D. A. Seasonal patterns of nitrogen fixation in termites. **Functional Ecology**, v.12, p.803–807, 1998.
- DAVIES, R. Feeding groups responses of a Neotropical termite assemblage to rain forest fragmentation. **Oecologia**, v.133, p.233–242, 2002.
- DAWES-GROMADZKI, T. Z. Sampling subterranean termite species diversity and activity in tropical savannas: an assessment of different bait choices. **Ecological Entomology**, v.28, p.397–404, 2003.
- DESOUZA, O. Efeitos da fragmentação de ecossistemas em comunidades de cupins. In: BERTI-FILHO, E., (Ed.), **Biologia e Controle de Cupins**, FEALQ, 1995.
- DESOUZA, O.; BROWN, V. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology**, v.10, p.197–206, 1994.
- DESOUZA, O.; MIRAMONTES, O.; SANTOS, C.; BERNARDO, D. Social facilitation affecting tolerance to poisoning in termites (Insecta, Isoptera). **Insectes Sociaux**, v.48, n.1, p.10–15, 2001.
- DONOVAN, S.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. **Entomological Entomology**, v.26, p.356–366, 2001.
- DOWNES, S. Trading heat and food for safety: costs of predator avoidance in a lizard sharon downes. **Ecology**, v.82, n.10, p.2870–2881, 2001.
- EGGLETON, P. Termites and trees: a review of recent advances in termite phylogenetics. **Insectes Sociaux**, v.48, p.187–193, 2001.
- EGGLETON, P.; WILLIAMS, P.; GASTON, K. Explaining global termite diversity: productivity or history? **Biodiversity Conservation**, v.3, p.318–330, 1994.
- EKSCHMITT, K.; KANDELER, E.; POLL, C.; BRUNE, A.; F, B.; FRIEDRICH, M.; G, G.; HARTMANN, A.; KASTNER, M.; MARHAN, S.; MILTNER, A.;

- SCHEU, S.; WOLTERS, V. Soil-carbon preservation through habitat constraints and biological limitations on decomposer activity. **Journal of Plant Nutrition and Soil Science**, v.171, n.1, p.27–35, 2008.
- EKSCHMITT, K.; M.Q., L.; VETTER, S.; FOX, O.; WOLTERS, V. Strategies used by soil biota to overcome soil organic matter stability - why is dead organic matter left over in the soil? **Geoderma**, v.128, n.1-2, p.167–176, 2005.
- EMLÉN, J. The role of time and energy in food preference. **The American Naturalist**, v.100, n.916, p.611–617, 1966.
- ETTERSHANK, G.; ETTERSHANK, J. A.; WHITFORD, W. Location of food sources by subterranean termites. **Environmental Entomology**, v.9, p.645–648, 1980.
- EVANS, T.; GLEESON, P. The effect of bait design on bait consumption in termites (Isoptera : Rhinotermitidae). **Bulletin of Entomological Research**, v.96, n.1, p.85–90, 2006a.
- EVANS, T.; GLEESON, P. The effect of bait design on bait consumption in termites (Isoptera: Rhinotermitidae). **Bulletin of Entomological Research**, v.96, n.1, p.85–90, 2006b.
- EVANS, T. A.; LAI, J.; TOLEDANO, E.; MACDOWAL, L.; RAKOTONARIVO, S.; LENZ, M. Termite access wood size by using vibrational signal. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.102, n.10, p.3732–3737, 2005.
- FORMAN, R. **Land mosaics: the ecology of landscapes and regions**. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- FOX, O.; VETTER, S.; EKSCHMITT, K.; WOLTERS, V. Soil fauna modifies the recalcitrance-persistence relationship of soil carbon pools. **Soil Biology and Biochemistry**, p.1353–1363, 2006.

- GALLAGHER, N.; JONES, S. Effects of resource availability on search tunnel construction by the eastern subterranean termites, *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Sociobiology**, v.45, n.3, p.1–12, 2005.
- GASTON, K. Global patterns in biodiversity. **Nature**, v.405, p.220–227, 2000.
- GENTLE, K.; GOLSER, A. Fat reserves and perceived predation risk in the great tit, *Parus major*. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v.268, p.487–491, 2001.
- GONÇALVES, T.; REIS-JR, R.; DESOUZA, O.; RIBEIRO, S. Predation and interference competition between ants (Hymenoptera: Formicidae) and arboreal termites (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v.46, n.2, p.409–419, 2005.
- GRANDCOLAS, P.; D'HAESE, C. The origin of a true worker caste in termites: mapping the real world on the phylogenetic tree. **Journal of Evolutionary Biology**, v.17, p.461–463, 2004.
- GRIPENBERG, S.; ROSLIN, T. Up or down in space? Uniting the bottom-up versus top-down paradigm and spatial ecology. **Oikos**, v.116, p.181–188, 2007.
- HAIRSTON, N.; SMITH, F.; SLOBODKIN, L. Community structure, population control and competition. **American Naturalist**, v.94, p.421–425, 1960.
- HEDLUND, J.; HENDERSON, G. Effect of available food size on search tunnel formation by the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). **Journal of Economical Entomology**, v.92, n.3, p.610–616, 1999.
- HIGASHI, M.; ABE, T.; BURNS, T. Carbon-nitrogen balance and termite ecology. **Proceedings of the Royal Society London B**, v.57, p.180–190, 1990.
- HIXON, M.; CARPENTER, F.; PATON, D. Territory area flower density and time budgeting constraints in hummingbirds: an experimental and theoretical analysis. **American Naturalist**, v.122, p.366–391, 1983.
- HÖLLDOBLER, B.; WILSON, E. **The Ants**. Havarty University Press, 1990.

- HUTCHINGS, M.; JUDGE, J.; GORDON, I.; ATHANASIADOU, S.; KYRIAZAKIS, I. Use of trade-off theory to advance understanding of herbivore-parasite interactions. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v.36, n.1, p.1–16, 2006.
- HUTCHINSON, G. Homage to Santa Rosalia; or, why are there so many kinds of animals. **American Naturalist**, v.93, p.145–159, 1959.
- INWARD, D.; BECCALONI, G.; EGGLETON, P. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. **Biology Letters**, v.3, p.331–335, 2007.
- JANSSEN, A.; PALLINI, A.; VENZON, M.; SABELIS, M. Behaviour and indirect interactions in food webs of plant-inhabiting arthropods. **Experimental & Applied Acarology**, v.22, p.497–521, 1998.
- JONES, D.; EGGLETON, P. Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. **Journal of Applied Ecology**, v.37, p.191–203, 2000.
- JONES, D.; GATHRONE-HARDY, F. Foraging activity of the processional termite *Hospitalitermes hospitalis*. **Insectes Sociaux**, v.42, n.4, p.359–369, 1995.
- JONES, S.; TROSSET, M. Interference competition in desert subterranean termites. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.61, p.83–90, 1991.
- KORB, J. Termites. **Journal of Current Biology**, v.17, p.R995–R999, 2007.
- KORB, J.; LENZ, M. Reproductive decision-making in the termite, *Cryptotermes secundus* (Kalotermitidae), under variable food conditions. **Behavioral Ecology**, v.15, n.3, p.309–395, 2004.
- KORB, J.; LINSSENMAIR, K. Evaluation of predation risk in the collectively foraging termite. **Insectes Sociaux**, v.49, n.3, p.264–269, 2002.
- KOTLER, B.; BROWN, J.; KNIGHT, M. Habitat and patch use by hyraxes: there's no place like home? **Ecology Letters**, v.2, p.82–88, 1999.

- KREBS, J.; DAVIES, N. **An Introduction to Behavioural Ecology**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1993.
- KRISHNA, K.; WEESNER, F. **Biology of Termites**. New York and London: Academic Press, 1969. 1v.
- LEAL, I.; OLIVEIRA, P. Behavioral ecology of the neotropical termite-hunting ant *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *marginata*: colony founding, group-raiding and migratory patterns. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.37, n.6, p.373–383, 1995.
- LEPONCE, M.; ROISIN, Y.; PASTEELS, J. Environmental influences on the arboreal nesting termite community in New Guinean coconut plantations. **Environmental Entomology**, v.24, p.1442–1452, 1995.
- LEPONCE, M.; ROISIN, Y.; PASTEELS, J. Structure and dynamics of the arboreal termite community in New Guinean coconut plantations. **Biotropica**, v.29, n.2, p.193–203, 1997.
- LEVINGS, S.; ADAMS, E. Intra- and interspecific territoriality in *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in Panamanian mangrove forest. **Journal of Animal Ecology**, v.53, p.705–714, 1984.
- LIMA, M.; GONÇALVES, T.; DESOUSA, O.; REIS-JR, R. Nesting site selection by *Coptotermes gestroi* (Insecta: Isoptera). **Sociobiology**, v.48, n.3, p.681–688, 2006.
- LIMA, S.; DILL, L. Behavioral decisions made under the risk of predation - a review and prospectus. **Canadian Journal of Zoology**, v.68, n.4, p.619–640, 1990.
- MACARTHUR, H.; PIANKA, E. On optimal use of a patchy environment. **American Naturalist**, v.100, p.603–609, 1966.
- MARTINUSSEN, T.; SCHEIKE, T. H. **Dynamic Regression Models for Survival Data**. Springer Science, 2006. 470p. Statistics for Biology and Health.

- MARTIUS, C.; FEARNside, P.; BANDEIRA, A.; WASSMANN, R. Deforestation and methane release from termites in Amazonia. **Chemosphere**, v.33, n.3, p.517–536, 1996.
- MATHEWS, A. G. A. **Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil**. Academia Brasileira de Ciências, 1977.
- MCLOUGHLIN, P.; FERGUSON, S.; MESSIER, F. Intraespecific variation in home range overlap with habitat quality: a comparison among brown bear populations. **Evolutionary Ecology**, v.14, p.39–60, 2000.
- MELO, A.; BANDEIRA, A. A qualitative and quantitative survey of termites (Isoptera) in an open shrubby Caatinga in Northeast Brazil. **Sociobiology**, v.44, p.707–716, 2004.
- MENDONÇA, S.; MATOS, E. **Matéria orgânica do solo: métodos de análises**. Viçosa: D&M Gráfica e Editora Ltda., 2005.
- MIRAMONTES, O.; DESOUSA, O. The nonlinear dynamics of survival and social facilitation in termites. **Journal of Theoretical Biology**, v.181, p.373–380, 1996.
- MITCHELL, M.; POWELL, R. A mechanistic home range model for optimal use of spatially distributed resources. **Ecological Modelling**, v.177, p.209–232, 2004.
- MITCHELL, M.; POWELL, R. Optimal use of resources structures home ranges and spatial distribution of black bears. **Animal Behaviour**, v.74, p.219–230, 2007.
- MITTELBAACH, G.; STEINER, C.; SCHNEINER, S.; GROSS, K.; REYNOLDS, H.; WAIDE, R.; WILLING, M.; DODSON, S.; GOUGH, L. What is the observed relationship between species richness and productivity? **Ecology**, v.82, n.9, p.2381–2396, 2001.

- MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Open-air litter foraging in the nasute termite *Longipeditermes longipes* (Isoptera: Termitidae). **Journal of Insect Behavior**, v.11, n.2, p.179–189, 1998.
- MOORE, J. C.; MCCANN, K.; SETÄLÄ, H.; DE RUITER, P. C. Top-down is bottom-up: does predation in the rhizosphere regulate aboveground dynamics? **Ecology**, v.84, n.4, p.846–857, 2003.
- MOURA, F.; VASCONCELLOS, A.; ARAÚJO, V.; BANDEIRA, A. Seasonality in foraging behaviour of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of northeastern Brazil. **Insectes Sociaux**, v.53, p.472–479, 2006.
- MURDOCH, W. “Community structure, population control, and competition”: a critique. **American Naturalist**, v.100, p.219–226, 1966.
- MYLES, T. Review of secondary reproduction in termites (Insecta: Isoptera) with comments on its role in termite ecology and social evolution. **Sociobiology**, v.33, p.1–91, 1999.
- NALEPA, C.; BANDI, C. Characterizing the ancestors: paedomorphosis and termite evolution. In: ABE, T.; BIGNELL, D.; HIGASHI, M., (Ed.), **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**, Kluwer Academic Press, 2000.
- NOIROT, C. La caste des soldats chez les termites: originalité, évolution actes des colloques. **Insectes Sociaux**, v.6, p.21–26, 1990.
- NOIROT, C.; DARLINGTON, P. Termite nests: architecture, regulation and defence. In: ABE, T.; BIGNELL, D.; HIGASHI, M., (Ed.), **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**, Kluwer Academic Press, 2000.
- NOVOTNY, V.; BASSET, J.; AUGA, J.; BOEN, W.; DAL, C.; DROZD, O.; KASBAL, M.; ISUA, B.; KUTIL, R.; MANUMBOR, M. Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: A search for enemy-free space and time. **Australian Journal of Ecology**, v.24, p.477–483, 1999.

- OSTER, G.; WILSON, E. **Caste and ecology in the social insects**. New Jersey: Princeton University Press, 1978. 248-311.p.
- PACALA, S. Dynamic of plant communities. In: CRAWLEY, M., (Ed.), **Plant Ecology**, Blackwell, 1997.
- PITTS-SINGER, T.; FORSCHLER, B. Influence of guidelines and passage ways on tunneling behavior of *Reticulitermes flavipes* (Kollar) and *R. virginicus* (Banks). **Journal of Insect Behavior**, v.13, p.273–290, 2000.
- POWERS, D.; MCKEE, T. The effect of food availability on time and energy expenditure of territorial and non-territorial hummingbirds. **Condor**, v.96, p.1064–1075, 1994.
- PRESTON, F. The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. **Ecology**, v.43, p.185–215, 1962.
- PRINS, R.; KREULEN, D. Comparative aspects of plant cell wall digestion in insects. **Animal Feed Science and Technology**, v.32, p.101–118, 1991.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, 2005.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2006.
- REINHARD, J.; HERTEL, H.; KAIB, M. Feeding stimulating signal in labial gland secretion of the subterranean termite *Reticulitermes flavipes*. **Journal of Chemical Ecology**, v.23, n.10, p.2371–2379, 1997.
- RICHTER, M. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. **Annual Review of Entomology**, v.45, p.121–150, 2000.
- ROSENZWEIG, M. **Species Diversity in Space and Time**. Great Britain: Cambridge University Press, 1995.

- ROSENZWEIG, M.; ABRAMSKY, Z. How are diversity and productivity related? In: RICKLEFS, R.; SCHLUTER, D., (Ed.), **Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives**, University of Chicago Press, 1993.
- ROUX, E.; KORB, J. Evolution of eusociality and the soldier caste in termites: a validation of the intrinsic benefit hypothesis. **Journal of Evolutionary Biology**, v.17, p.869–875, 2004.
- RUPF, T.; ROISIN, Y. Coming out of the woods: do termites need a specialized worker caste to search for new food sources? **Naturwissenschaften**, v.95, p.811–819, 2008.
- SAITOH, T. The effects and limits of territoriality on population regulation in grey red-backed voles, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. **Research on Population Ecology**, v.33, p.367–386, 1991.
- SCHMID, B. The species richness-productivity controversy. **Trends in Ecology & Evolution**, v.17, n.3, p.113–114, 2002.
- SCHNEIDER, K. Dominance, predation, and optimal foraging in white-throated sparrow flocks. **Ecology**, v.65, n.6, p.1820–1827, 1984.
- SHELLMAN-REEVE, J. Limited nutrients in a dampwood termite: nest preference, competition and cooperative nest defense. **Journal of Animal Ecology**, v.63, p.921–932, 1994.
- SHEPPE, W. Invertebrate predation on termites of the African savanna. **Insectes Sociaux**, v.3, p.205–218, 1970.
- SLAYTOR, M. Energy metabolism in termites and its gut microbiota. In: ABE, T.; BIGNELL, D.; HIGASHI, M., (Ed.), **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**, Kluwer Academic Press, 2000.
- SRIVASTAVA, D. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potential. **Journal of Animal Ecology**, v.1999, n.68, p.1–16, 1999.

- SRIVASTAVA, D.; LAWTON, J. Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. **American Naturalist**, v.152, p.510–529, 1998.
- STEVENS, M.; CARSON, W. Resource quantity, not resource heterogeneity, maintains plant diversity. **Ecology Letters**, v.5, p.420–426, 2002.
- TILMAN, D.; PACALA, S. The maintenance of species richness in plant communities. In: RICKLEFS, R.; SCHLUTER, D. (Ed.). **Species diversity in ecological communities**. University of Chicago Press, 1993. p.
- TOKUDA, G.; WATANABE, H. Hidden cellulases in termites: revision of an old hypothesis. **Biology letters**, v.3, p.336–339, 2007.
- TRANIELLO, J. Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.78, p.1976–1979, 1981.
- TUCK, J.; HASSAL, M. Foraging behaviour of *Armadillum vulgare* (Isopoda: Oniscidea) in heterogeneous environments. **Behaviour**, v.141, p.233–244, 2004.
- TUCK, J.; HASSALL, M. Locating food in a spatially heterogeneous environment: implications for fitness of the macrodecomposer *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v.58, p.545–551, 2005.
- TUCKER, C.; KOEHLER, P.; OI, F. Influence of soil compaction on tunnel network construction by the eastern subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). **Journal of Economic Entomology**, v.97, n.1, p.89–94, 2004.
- VALVERDE, O. O estudo regional da Zona da Mata de Minas Gerais. **Revista Brasileira de Geografia**, v.20, p.3–79, 1958.
- VELOSO, H.; RANGEL FILHO, A.; LIMA, J. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.

- WALLER, D.; LA FAGE, J. Nutritional Ecology of Termites. In: DR. FRANK SLANSKY JR AND FR, H, G., (Ed.), **Offsprings from nutrititonal ecology of insects, mites and spiders**, John Wiley & Sons, 1987.
- WESTPHAL, C.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Foraging trip duration of bumblebees in relation to landscape-wide resource availability. **Ecological Entomology**, v.31, p.389–394, 2006.
- WILSON, E. **The Insects Societies**. Havard University Press, 1971.
- WRIGHT, D. Species-energy theory: an extension of species-area theory. **Oikos**, v.41, p.496–506, 1983.
- YAMADA, A.; INOUE, T.; WIWATWITAYA, D.; OHKUMA, M.; KUDO, T.; SUGMOTO, A. Nitrogen fixation by termites in tropical forests, Thailand. **Ecosystems**, v.9, p.75–83, 2006.