



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

LAURA SABRINA DE ARAÚJO SILVA

**RESPOSTA DINÂMICA A PISTAS QUÍMICAS DE PREDACÃO EM UM
CUPIM NASUTO: EFEITO DA PROPORÇÃO DE SOLDADOS**

RECIFE

2025

LAURA SABRINA DE ARAÚJO SILVA

**RESPOSTA DINÂMICA A PISTAS QUÍMICAS DE PREDACÃO EM UM
CUPIM NASUTO: EFEITO DA PROPORÇÃO DE SOLDADOS**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Bacharelado
em Ciências Biológicas da Universidade
Federal de Rural de Pernambuco, como
requisito para obtenção do título de
Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: Dr. Paulo Fellipe Cristaldo

Coorientadora: Me. Aline do Nascimento
Filgueira Silva

Recife

2025

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Bibliotecária Suely Manzi – CRB/4 - 809

S586r Silva, Laura Sabrina de Araujo
Resposta dinâmica a pistas químicas de predação em um cupim
Nasuto: efeito da proporção de soldados / Laura Sabrina de Araujo
Silva. – 2025.
29 f.: il.

Orientador: Paulo Fellipe Cristaldo.
Coorientadora: Aline do Nascimento Filgueira Silva.
Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências
Biológicas) – Universidade Federal Rural de Pernambuco,
Departamento de Biologia, Recife, BR-PE, 2025.
Inclui bibliografia.

1. Cupim 2. Ecologia química 3. Comportamento de
forrageamento animal I. Cristaldo, Paulo Fellipe, orient. II. Silva,
Aline do Nascimento Filgueira, coorient. III. Título

CDD 574

LAURA SABRINA DE ARAÚJO SILVA

**RESPOSTA DINÂMICA A PISTAS QUÍMICAS DE PREDACÃO EM UM
CUPIM NASUTO: EFEITO DA PROPORÇÃO DE SOLDADOS**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Curso de Bacharelado
em Ciências Biológicas da
Universidade Federal de Rural de
Pernambuco, como requisito para
obtenção do título de Bacharel em
Ciências Biológicas.

Aprovado em: 01/08/2025

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Paulo Fellipe Cristaldo (Orientador)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof^a. Dr^a. Ana Carolina Borges Lins e Silva (Examinadora Interna)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Dr^a. Larissa Freitas Ferreira (Examinadora Externa)

Recife

2025

AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha mãe Ana, que me incentivou por todo o tempo e investiu para que meu sonho de estudar em uma faculdade se tornasse realidade. Ao meu querido pai, César, que desde sempre acreditou em mim e teve a alegria de ver esta realização, mesmo que hoje não possa estar aqui para comemorar comigo - seu amor e confiança permanecem como alicerce que me fortalece a cada dia, lembrando-me que sou capaz de seguir adiante, mesmo sem seu abraço e carinho. Aos meus irmãos, Jéssica e Guilherme, e à minha querida avó Nilda, que transformaram minha ausência em compreensão e cada reencontro em motivação. Seu amor incondicional, apoio constante e alegria me fortaleceram em cada etapa dessa jornada.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco pela oportunidade e por todo o auxílio e aprendizado que eu pude adquirir nesta instituição.

Ao professor, Dr. Paulo Fellipe Cristaldo, pela paciência, disponibilidade e apoio técnico e científico durante minhas pesquisas por toda a graduação. Sua orientação foi fundamental para meu desenvolvimento acadêmico.

Ao amor da minha vida, Marcus. Obrigada por se manter presente, pelo incentivo e apoio que me proporcionou mesmo entrando na minha vida na metade da graduação. Obrigada por ser meu porto seguro, por segurar na minha mão e me manter firme até o final dessa jornada. Que nosso amor e companheirismo seja eterno.

Às minhas amigas, Gabi, Lidya e Thaís, e ao meu amigo Lázaro, que estiverem presentes desde o primeiro dia de aula. Obrigada por cada experiência, amizade, suporte e momentos de muita alegria que ajudaram a me manter firme por toda caminhada. Agradeço também às minhas amigas de Carpina, Kalinca, Regina, Luanna e Eduarda, por todo apoio e incentivo.

Aos meus colegas do LabEcoln por todo auxílio nos experimentos, aprendizado, momentos de risadas e experiências. Agradeço especificamente à minha amiga e coorientadora Aline, por todo o conhecimento, suporte e amizade. Seu apoio foi de extrema importância nesta caminhada.

RESUMO

A seleção de recursos alimentares por cupins é influenciada pela disponibilidade, valor nutricional e riscos associados, como por exemplo, a presença de predadores. Em *Nasutitermitinae*, cerca de 30% dos indivíduos da colônia pertencem à casta de defesa (soldados), os quais desempenham funções variadas. Em *Nasutitermes corniger*, uma alta proporção de soldados permite a exploração eficiente em ambientes heterogêneos, mesmo sob risco, priorizando fontes com alto retorno energético e baixo custo para a colônia. O objetivo deste estudo foi analisar o efeito da proporção de soldados de *N. corniger* na percepção de pistas químicas de predador. Estudos preliminares de experimentos em campo determinaram a formiga predadora de cupins, sendo esta *Pheidole sp.*, visando a aplicação de seus sinais químicos como indicadores de risco. Em seguida, no laboratório, bioensaios manipulativos de seleção de recursos foram realizados, acondicionando 30 indivíduos de *N. corniger*, com diferentes proporções de soldados, em arenas contendo recursos de iscas de cana-de-açúcar em diferentes intensidades de risco (baixo [4 µL] e alto [20 µL]), recurso + hexano e arena vazia, onde os recursos foram alternados após 18h30min do início do experimento. Um experimento controle foi realizado sem a troca dos recursos entre as arenas. Os resultados indicam que a proporção de soldados em *N. corniger* modula a resposta mediante à percepção de risco durante a seleção de recursos. Ademais, arenas com alta proporção de soldados resultaram na ocupação integral das arenas laterais e na exploração ativa das opções disponíveis; além de reduzir a resposta dinâmica às fontes mais seguras. Assim, os soldados desempenham um papel fundamental na resposta ao risco, eficiência na busca por alimento e uso do habitat, equilibrando segurança e exploração de recursos.

Palavras chaves: tomada de decisão, forrageio, informação social

ABSTRACT

The selection of food resources by termites is influenced by availability, nutritional value, and risks, such as the presence of predators. In Nasutitermitinae, around 30% of individuals from colonies are defensive caste (soldiers), which performs different functions. In *Nasutitermes corniger*, a high proportion of soldiers allows an efficient exploration of heterogeneous environments, even under risk, prioritizing sources with high energy return and low cost to the colony. The objective of this study was to analyze the effect of the proportion of *N. corniger* soldiers on the perception of chemical predator cues. Preliminary study of field experiments identified the predatory ant of termites, *Pheidole* sp., aiming to apply its chemical cues as risk indicators. Then, in the laboratory, manipulative bioassays of resource selection were performed, placing 30 individuals of *N. corniger* with different proportions of soldiers in arenas containing sugarcane bait resources in different risk intensities (low [4 μ L] and high [20 μ L]), resource + hexane, and empty arena, where the resources were alternated 18h30min after the begging of the experiment. A control experiment was performed without switch the resources among arenas. The results indicate that the proportion of soldiers in *N. corniger* modulates the response through risk perception during resource selection. Furthermore, arenas with high proportion of soldiers resulted in full occupation of the side arenas and active exploration of available options, in addition to reducing the dynamic response to safer sources. Thus, soldiers play a key role in mediating the response to risk, efficiency in foraging, and habitat use, balancing safety and resource exploration.

Key words: decision-making, foraging, social information

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 01** – Diagrama experimental: O experimento utilizou arenas com um pote central (30 cupins - variando de 0% a 100% soldados) conectado a quatro potes laterais contendo: (1) alimento+solvente (controle), (2) alimento+4 μ L pista de predador, (3) alimento+20 μ L pista de predador, e (4) arena vazia. Após 18h, quantificou-se a distribuição dos cupins, seguida de alternância das arenas após 30 minutos. Um grupo controle manteve as arenas fixas.....18
- FIGURA 02** – Efeito da proporção de soldados de *Nasutitermes corniger* na ocupação de recursos alimentares: (A) número de arenas ocupadas simultaneamente antes e após troca de posições; (B) proporção de indivíduos ativamente explorando os recursos. Dados comparam condições com e sem pistas químicas de predador.....21
- FIGURA 03** – Redirecionamento de *N. corniger* para recursos seguros em função da proporção de soldados. Linha pontilhada (rosa): grupos com alternância de arenas após 18h. Linha contínua (azul): controle sem alternância. Dados mostram preferência por ambientes sem risco de predação.....22

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	10
2. MATERIAL E MÉTODOS	14
2.1. ÁREA DE ESTUDO E DECLARAÇÃO ÉTICA.....	14
2.2. COLETA E MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS DE CUPINS E IDENTIFICAÇÃO.....	14
2.3. EXTRATO E PREPARAÇÃO DAS PISTAS DE RISCO.....	14
2.4. DESIGN EXPERIMENTAL.....	15
2.5. OCUPAÇÃO SIMULTÂNEA, EXPLORAÇÃO DOS RECURSOS E RESPOSTA DINÂMICA: COMO CALCULAMOS?.....	16
2.6. ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	20
3. RESULTADOS.....	21
4. DISCUSSÃO	23
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	26

INTRODUÇÃO

Ambientes naturais são sistemas complexos compostos por habitats heterogêneos, com diferentes graus de conectividade, que permitem o deslocamento de organismos em busca de recursos essenciais (Fukami & Wardle, 2005). A viabilidade desses habitats varia, e para espécies que habitam paisagens fragmentadas, a capacidade de detectar e acessar recursos a distâncias adequadas é crucial para sua sobrevivência e reprodução (Schooley & Wiens, 2003). Diante de mudanças ambientais - naturais ou antrópicas - os animais avaliam custos e benefícios associados ao uso de um local, decidindo entre permanecer ou buscar novos recursos (Fukami & Wardle, 2005).

Nesse contexto, recursos, como alimento, água e espaço, são elementos essenciais para o crescimento populacional (Relyea, 2021). Contudo, sua disponibilidade pode ser limitada devido ao consumo, reduzindo as reservas no ecossistema (Begon & Townsend, 2023). Além disso, muitas espécies desenvolvem preferências alimentares baseadas na abundância e no valor nutricional dos recursos, priorizando aqueles que oferecem maior eficiência energética em relação ao esforço despendido para obtê-los (Begon & Townsend, 2023). Essa otimização no uso dos recursos está diretamente relacionada à Teoria do Forrageamento Ótimo (OFT), a qual propõe que os animais maximizam o ganho energético ao selecionar alimentos, utilizando memória e avaliação de opções para tomar decisões eficientes (Stephens & Krebs, 1986; Begon & Townsend, 2023). Além disso, informações obtidas individualmente ou socialmente influenciam esse processo, uma vez que a informação social pode reduzir custos e incertezas, aumentando a eficiência na descoberta de recursos e evitando predadores ou competidores (Valone, 2007; Leadbeater & Chittka, 2009; Grueter & Leadbeater, 2014).

No entanto, segundo alguns modelos teóricos, a informação social não pode ser usada de forma aleatória, pois eles indicam que é preciso adotar estratégias flexíveis para decidir quando usar as informações adquiridas por outros indivíduos (Kendal *et al.* 2005). De modo geral, os indivíduos priorizam informações obtidas por experiência própria, mas recorrem a informação social quando o custo é alto ou existem incertezas. Em outras palavras, tendem a

ignorar a informação social quando a experiência individual é relevante e confiável, enquanto a exploram quando a experiência pessoal é difícil de obter, quando são pouco confiáveis e quando há incertezas sobre a melhor decisão (Kendal *et al.* 2005). Além disso, diante de variações ambientais, os indivíduos ajustam seu comportamento com base na estimativa precisa de parâmetros ecológicos relevantes, o que lhes permite responder de forma mais eficaz às demandas de ambientes dinâmicos (Dall *et al.*, 2005).

As informações obtidas durante o forrageamento podem ser privadas (adquiridas pela interação direta do indivíduo com o ambiente/recurso) ou sociais (obtidas através da observação de outros indivíduos ou de pistas indiretas deixadas no ambiente) (Valone 2007; Leadbeater & Chittka 2009). Essas informações adquiridas socialmente consistem em ações comportamentais previamente filtradas por processos de aprendizagem individual, nos quais comportamentos mais eficientes são consolidados (Rendell *et al.*, 2010). Ao copiar esses comportamentos otimizados, os indivíduos obtêm vantagem adaptativa, evitando riscos, gastos de energia e erros associados à experimentação direta (Rendell *et al.*, 2010).

Diferentemente de organismos solitários, os insetos sociais, como os cupins (Blattodea: Isoptera), tomam decisões coletivas durante o forrageamento (Cristaldo *et al.*, 2016; Czaczkes *et al.*, 2015). Essa decisão coletiva permite que o grupo responda de forma mais eficiente e adaptativa a ambientes complexos e dinâmicos, ajustando rapidamente sua exploração de acordo com a disponibilidade de recursos e a presença de riscos (Sumpter, 2006). Em cupins, essa coordenação envolve operários e soldados em papéis distintos, mas complementares, onde sinais químicos de trilha, alarmes e toques táteis contribuem para o consenso coletivo na seleção de caminhos e fontes alimentares (Reid *et al.*, 2015).

Alguns estudos sugerem que a alocação diferencial de indivíduos entre castas em insetos sociais é modulada por pressões ecológicas - como intensidade de predação ou competição interespecífica - visando otimizar a eficiência da colônia (Wilson, 1985). Em *Pheidole pallidula* (Hymenoptera: Formicidae), colônias sob alta pressão competitiva apresentaram aumento

significativo na proporção de soldados após 21 dias de exposição, demonstrando ajuste adaptativo (Passera *et al.*, 1996). Em cupins do gênero *Reticulitermes*, a diferenciação de castas resulta de uma interação complexa entre fatores genéticos (Hayashi *et al.*, 2007; Kitade *et al.*, 2011) e ambientais (Korb & Hartfelder, 2008; Lo *et al.*, 2009). Em cupins, esses fatores permitem o ajuste dinâmico das proporções de castas em resposta a: (i) condições de estresse ecológico, como a disponibilidade de recursos e variações sazonais (Korb & Katrantzis, 2004) e (ii) regulação social mediada por feromônios da rainha (Matsuura *et al.*, 2010).

Na subfamília Nasutitermitinae, a casta de soldado possui um papel central no forrageamento, sendo os primeiros a serem recrutados para novas fontes de alimento e responsáveis por comunicar sua localização aos operários por meio de trilhas de feromônios (Traniello, 1981; Almeida *et al.*, 2016). Além disso, regulam a dinâmica de busca por alimentos, tomando decisões rápidas para minimizar riscos de predação (Traniello & Leuthold, 2000; Sacramento *et al.*, 2020). Essa capacidade de tomada de decisão está intimamente relacionada com suas respostas comportamentais sofisticadas, como demonstrado por Cristaldo *et al.* (2015). Observando um sistema de comunicação de alarme altamente eficiente, com respostas dose-dependente e capacidade de diferenciar níveis de ameaças (Cristaldo *et al.*, 2015).

Em paralelo, estudos com *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) demonstram que uma maior proporção de soldados pode aumentar a eficiência em ambientes dinâmicos, ainda que represente um custo energético (Almeida *et al.*, 2016; Sacramento *et al.*, 2020). Essa espécie prioriza grandes quantidades de alimento, mesmo sob risco, redirecionando-se para locais mais seguros quando necessário (Silva *et al.*, 2024). No entanto, ainda há lacunas sobre como a percepção de risco é modulada quando os cupins enfrentam recursos de diferentes qualidades nutricionais e níveis de ameaça.

Neste estudo, investigamos como a proporção de soldados influencia a resposta à percepção de risco e a seleção de recursos em cupins, contribuindo para o entendimento das estratégias decisórias em ambientes heterogêneos e sob pressão de predação. Especificamente, testamos a hipótese de que o

aumento da proporção de soldados de *N. corniger* modula a resposta à percepção da mudança e intensidade de sinais químicos de predação e ambientes dinâmicos. De maneira geral, nossos resultados podem fornecer um melhor entendimento sobre os processos evolutivos relacionados à ocupação de habitats, à dinâmica de forrageamento e ao papel adaptativo da casta de soldados em cupins.

METODOLOGIA

2.1. Área de estudo e declaração ética

O presente estudo foi realizado no Laboratório de Ecologia de Insetos do Departamento de Agronomia da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) - campus SEDE (8°04'03"S, 34°55'00"O), localizado no município de Recife, Pernambuco, Brasil. De acordo com a classificação de Köppen, o clima da área de estudo é do tipo 'Ams' (tropical úmido), com temperatura média anual de 25°C e precipitação média anual entre 1.000 e 2.200mm (Clima - Portal Embrapa).

As coletas dos ninhos de *N. corniger* foram realizadas entre novembro e dezembro de 2024. A autorização para coleta de cupins foi emitida pelo ICMBio-IBAMA (nº 47652). Não são exigidas autorizações específicas para os estudos descritos, realizados em laboratório com uma espécie não ameaçada ou protegida.

2.2. Coleta, manutenção das colônias de cupins e identificação

Colônias ativas de *N. corniger* foram coletadas de ninhos arborícolas, no campus SEDE da UFRPE, com auxílio de picaretas e pás de jardim. Todas as colônias foram transportadas para o Laboratório de Ecologia de Insetos, onde foram armazenados separadamente em caixas organizadoras plásticas (50 cm de diâmetro x 20 cm de altura) e mantidos em condições controladas (25±2 °C, UR 70±5%, escuro) até a realização dos bioensaios comportamentais. Ao todo, foram coletadas 06 (seis) colônias de *N. corniger*.

A identificação dos cupins foi realizada até o nível de espécie com base na literatura específica (Constantino, 2002) e por comparação com amostras da coleção do Laboratório, onde os vouchers foram depositados.

2.3. Extração da pista química do predador

Extratos de corpo inteiro da formiga *Pheidole* sp1. foram utilizados como pista química de predador. A escolha da espécie de formiga predadora ocorreu por meio de estudos preliminares, em que essa espécie apresentou maior frequência de predação de iscas de cupins em campo e deterrência dos cupins a pista química em laboratório (Silva *et al.* em preparação).

A preparação e extração da pista química do predador foi realizada seguindo protocolo proposta por Cristaldo *et al.* (2014, 2016a). Resumidamente, as operárias de *Pheidole* sp1. foram submersas em solvente hexano (2 µL/operária) durante 24 horas a 4 °C. Em seguida, o extrato concentrado foi transferido para outro recipiente e uma nova alíquota de hexano foi adicionada até atingir o volume inicial. Os extratos finais foram armazenados a -20 °C até a realização dos bioensaios comportamentais. Ao todo foram realizados extratos de 2.750 operárias que foram coletadas na entrada de seus ninhos (N= 5).

Para a quantificação de formigas/equivalentes presentes nos extratos, o volume final do extrato foi dividido pela quantidade de formigas presentes nos extratos (µL de extrato equivalente a uma formiga). Para a realização dos bioensaios, dois níveis de pista de predação foram utilizados: (1) quatro formigas equivalentes (baixa pista de predação) e (2) 20 formigas equivalentes (alta pista de predação).

2.4. Design experimental

Bioensaios de múltipla escolha foram realizados em laboratório a fim de avaliar como diferentes proporções de soldados influenciam a resposta de *N. corniger* a pistas químicas de predação e a seleção de recursos. Os bioensaios foram conduzidos em arenas experimentais seguindo procedimentos descritos por Silva *et al.* (2024).

As arenas experimentais consistirão em um pote de plástico (250 mL) central conectado por meio de mangueira transparente (7 mm de diâmetro e 5 cm de comprimento) a outros quatro potes de plásticos nas extremidades. No pote central foram acondicionados 30 indivíduos de *N. corniger* com diferentes proporções de soldados, totalizando 11 tratamentos (0%, 10%, 20%, 30%, 40%,

50%, 60%, 70%, 80%, 90% e 100% de soldados) (Fig. 1). Nas arenas laterais, os grupos de *N. corniger* tinham as seguintes possibilidades de escolha: (1) arena vazia (controle branco); (2) arena com recurso e com solvente hexano (controle solvente); (3) arena com recurso e baixa pista do predador; e (4) arena com recurso e alta pista do predador (Fig. 1). O recurso utilizado foi 20g de cana-de-açúcar e os extratos de pista do predador foram aplicados no topo do recurso com auxílio de uma pipeta de precisão. Após 18 horas do início dos experimentos, o número de cupins em cada pote lateral foi quantificado. Em seguida, após 30 minutos, os potes foram invertidos e as mangueiras foram substituídas por novas, a fim de evitar possível influência de feromônios de trilha. A contagem final dos cupins em cada arena foi feita 30 minutos após a troca, completando 19 horas de experimento (Fig. 1). Um experimento similar foi realizado sem alternância dos potes laterais após 18:30 h de experimento, servindo como controle (Fig. 1).

Para cada colônia foi realizado uma repetição por proporção de soldado e com e sem alternância das arenas, totalizando 132 unidades amostrais.

2.5. Ocupação simultânea, exploração dos recursos e resposta dinâmica: como calculamos?

Para calcular o número de ocupações simultâneas das arenas antes e após a alternância das arenas, realizamos a média do número de arenas com a presença de indivíduos de *N. corniger* por colônia para cada proporção de soldados. Assim, um valor médio de 4,0 indica que todas as arenas laterais estavam sendo ocupadas por pelo menos um indivíduo de *N. corniger*. Por outro lado, um valor de 1,0 indica que apenas uma arena lateral estava sendo ocupada por *N. corniger*.

A proporção de indivíduos explorando os recursos nas arenas foi calculado levando em consideração a média por colônia do número de indivíduos presentes nas arenas dividido pelo número total de indivíduos na arena. Desta forma, um valor de 1,0 indica que todos os indivíduos presentes na arena central estavam explorando as arenas laterais. Por outro lado, um valor de 0,0 indica

que nenhum indivíduo presente na arena central estava explorando as arenas laterais. Os cálculos do número de ocupações simultâneas das arenas e da proporção de indivíduos explorando os recursos foram calculados apenas para o bioensaio com alternância de recursos após 18 h do início dos experimentos.

Nossa hipótese prediz uma relação negativa entre a proporção de soldados de *N. corniger* e a habilidade dos cupins em redirecionar o grupo para fontes de recursos alimentares sem pista química de predação. Portanto, quanto maior a proporção de soldados no grupo menor seria a capacidade dos cupins em se redirecionar para recurso sem a pista de predação. Essa habilidade de redirecionamento foi medida pela resposta dinâmica do grupo.

A resposta dinâmica foi usada como um índice para avaliar a capacidade de redirecionamento dos grupos de *N. corniger* frente à mudança espacial das fontes de alimento. Essa variável foi calculada como a razão entre a proporção de cupins no recurso sem pista de predação após a alternância das arenas e a proporção de cupins nesse mesmo recurso antes da alternância. Valores próximos a 1 indicam estabilidade na escolha; valores superiores a 1 indicam redirecionamento efetivo para o recurso mais seguro, refletindo maior sensibilidade ao risco; e valores inferiores a 1 indicam menor capacidade de redirecionamento. Dessa forma, valores de resposta dinâmica altos indica um melhor desempenho. Por exemplo, uma resposta dinâmica de 1,20 indica que o grupo aumentou a alocação no recurso seguro após a alternância, enquanto um valor de 0,06 representa queda acentuada nesse comportamento. Essa métrica permite comparar o desempenho dos grupos com diferentes proporções de soldados quanto à sua flexibilidade comportamental frente a sinais de risco.

Figura 1. Diagrama esquemático do experimento comportamental. Os bioensaios foram realizados em arenas experimentais compostas por um pote de plástico (250 ml) central conectados por mangueira transparente em quatro potes de plástico (250 ml) nas extremidades. No pote de plástico central, um total de 30 indivíduos de *Nasutitermes corniger* foram acondicionados variando os tratamentos de apenas 30 operários (0% de soldados; controle) até apenas 30 soldados (100% de soldados). Os potes de

2.6 Análises Estatísticas

Os dados foram analisados no software R (R Development Core Team, 2024) por meio de Modelos Lineares Generalizados (GLM) seguido por Análise de Resíduos para verificar a adequabilidade do modelo e a distribuição dos erros empregada.

Para testar o efeito da proporção de soldados (eixo x_1) e do tempo (antes e depois da alternância nas arenas) (eixo x_2) no número de ocupações simultâneas das arenas (eixo y), os dados foram submetidos a Análise de Desvio (ANODEV), com distribuição de erro Gaussiana.

Para checar se a proporção de soldados (eixo x_1) e o tempo (antes e depois da alternância nas arenas) (eixo x_2) afetam a proporção de cupins *explorando* os recursos nas arenas (eixo y), os dados foram submetidos a ANODEV, com distribuição de erro Binomial, corrigido com quasiBinomial.

O efeito da proporção de soldados (eixo x_1), do tipo de bioensaio (sem e com alternância) (eixo x_2) e da interação entre esses dois fatores na resposta dinâmica (eixo y) foi analisado por meio de ANODEV, com distribuição Gaussiana.

RESULTADOS

3.1. Exploração de fontes alimentares sem e com pistas químicas do predador: ocupação simultânea e exploração

O número de arenas ocupadas simultaneamente foi significativamente afetado pela proporção de soldados de *N. corniger* no grupo (GLM; $F_{1,20} = 3,97$, $P = 0,03$) e pelo tempo (GLM; $F_{1,19} = 7,30$, $P = 0,01$). De um modo geral, o número de arenas ocupadas simultaneamente aumenta com a proporção de soldados no grupo; no entanto, esse aumento foi mais enunciado após a troca de posição das arenas (Fig. 2A), indicando que a presença de soldados favorece uma maior redistribuição e ocupação em ambientes alterados.

A proporção de indivíduos explorando os recursos nas arenas foi afetada significativamente pela proporção de soldados no grupo (GLM; $F_{1,20} = 4,75$, $P = 0,04$). Mas não apresentou efeito significativo em função do tempo (GLM; $F_{1,19} = 0,07$, $P = 0,79$). Assim como observado na ocupação simultânea, a proporção de indivíduos explorando essas arenas aumenta com a proporção de soldados no grupo (Fig.2B), independentemente da alternância dos recursos.

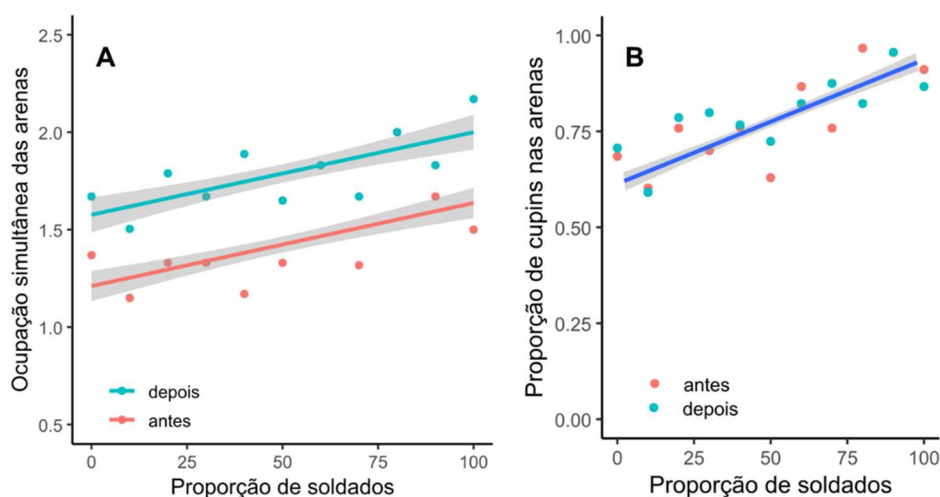


Figura 2. Efeito da proporção de soldados de *Nasutitermes corniger*. (A) o número de arenas ocupadas simultaneamente antes e depois da troca de posição dos recursos, e (B) a proporção de indivíduos explorando os recursos, com e sem presença de pistas químicas de predação.

3.2. Resposta dinâmica: a capacidade de redirecionamento dos indivíduos de *N. corniger* para fontes de recurso mais seguras é afetada pela proporção de soldados?

A resposta dinâmica de *N. corniger* (proporção de indivíduos se redirecionando para fontes de recursos alimentares mais seguras) foi significativamente afetada pela proporção de soldados (GLM; $F_{1,20} = 21,21$, $P = 0,0002$), pela troca de recursos (GLM; $F_{1,19} = 6,22$, $P = 0,02$) e pela interação entre esses dois fatores (GLM; $F_{1,18} = 13,15$, $P = 0,001$). Nos grupos controle (sem troca das arenas), a alocação dos indivíduos para o recurso seguro permaneceu constante com o aumento da proporção de soldados. No entanto, nos grupos em que houve alternância entre os recursos, um padrão diferente foi observado: aumentos na proporção de soldados resultaram em uma redução na resposta dinâmica (Fig. 3). Isso indica que, sob mudança espacial, grupos com mais soldados mantêm sua preferência inicial, demonstrando menor flexibilidade ou menor necessidade de redirecionamento diante do risco

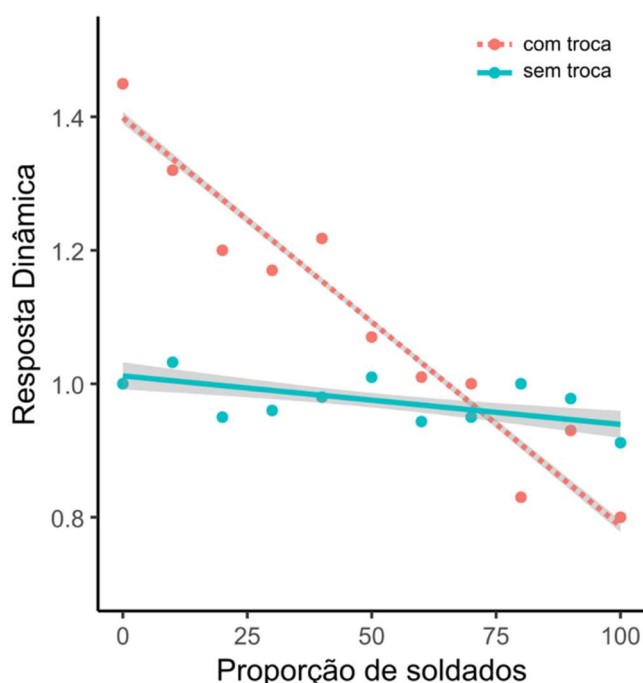


Figura 3. Efeito da proporção de soldados no redirecionamento de indivíduos de *Nasutitermes corniger* para fontes de recursos alimentares mais seguras. A reta com troca (pontilhado rosa) indica as arenas onde os recursos alimentares sem e com pista do predador foram alterados após 18h do início do experimento. A linha contínua azul representa o controle.

DISCUSSÃO

A capacidade de explorar o ambiente de maneira eficiente é um dos principais motivos do sucesso ecológico dos cupins e outros insetos eussociais. No presente estudo, demonstramos o papel essencial da casta dos soldados em cupins na percepção de pistas químicas de predação durante a seleção de recursos alimentares. Os resultados obtidos indicam que a proporção de soldados em grupos de *N. corniger* exerce um papel determinante sobre o comportamento de seleção e ocupação de recursos alimentares, afetando tanto o número de arenas ocupadas simultaneamente (Fig. 2A) quanto a proporção de indivíduos envolvidos na exploração (Fig. 2B). Além disso, a proporção de soldados afeta significativamente a capacidade de redirecionamento do grupo após a alternância das fontes alimentares com e sem pistas de predação (Fig. 3).

Diferente do que ocorre em himenópteros sociais, em Isoptera, a casta de soldados possui adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais para a defesa da colônia. Por muito tempo, a literatura termitológica atribuiu apenas a atividade de defesa do ninho a esta casta, sendo muitas vezes considerada como um “custo” para a colônia por não atuarem em outras atividades essenciais e dependerem troficamente dos operários (Haverty, 1977). No entanto, estudos demonstraram que o papel dos soldados vai além da defesa do ninho, atuando diretamente na tomada de decisão coletiva durante o forrageio (Almeida *et al.*, 2018; Sacramento *et al.*, 2020) até mesmo no aumento da imunidade social após a infecção por um entomopatógeno (Ferreira *et al.*, 2023) ou ainda aumentado a tolerância a inseticidas (Watanabe *et al.*, 2023; de Mendonça *et al.*, 2023).

Neste contexto, os resultados apresentados aqui adicionam uma nova função aos soldados: aumento da eficiência na seleção de recursos em ambientes potencialmente perigosos. De fato, a evolução das adaptações dos soldados bem como a alta proporção dessa casta em espécies forrageadoras de sítio-central já havia sido associada com riscos de predação durante o forrageio (Traniello, 1981); porém, sem ser empiricamente testada.

No presente estudo, os grupos com maior proporção de soldados apresentaram uma maior ocupação simultânea das fontes de recursos

alimentares, o que indica que a presença da casta defensiva promove uma maior “confiança” e, conseqüentemente, uma maior expansão da atividade de forrageamento. Em contextos de risco, a presença de soldados pode gerar uma sensação de segurança, promovendo um efeito “amortecedor” da casta defensiva, em que os operários continuam explorando áreas inicialmente ocupadas mesmo quando estas se tornam menos seguras, confiando na proteção oferecida pelos soldados.

Teoricamente, isso se conecta à ideia de “feedback positivo coletivo” em decisões descentralizadas (Sumpter, 2006), onde alguns indivíduos exercem funções que modulam a resposta coletiva sem necessariamente liderar, influenciando a estabilidade ou a flexibilidade do comportamento do grupo. Resultados semelhantes foram descritos em *Reticulitermes flavipes* (Termitoidea: Rhinotermitidae), em que a presença de soldados atuou com um “amortecimento social” aos efeitos da presença de sinais químicos de competidores (Tian *et al.*, 2017).

Outro aspecto relevante é a influência do tempo na troca de arenas sobre a ocupação simultânea. Após a alteração das arenas, o aumento no número de arenas ocupadas foi maior nos grupos com maior proporção de soldados, indicando uma maior capacidade desses grupos de reorganizar e redistribuir seus companheiros de ninho após mudanças no ambiente. Esse comportamento pode estar relacionado a uma maior flexibilidade comportamental na presença dos soldados, funcionando como principais agentes da tomada de decisão frente a novos estímulos ou riscos. Em outras palavras, os soldados permitem que os operários explorem áreas que, de outra forma, seriam evitadas. De fato, Sacramento *et al.* (2020) já observaram que um aumento na proporção de soldados de *N. corniger* desencadeia uma maior ocupação de arenas com alta quantidade de recursos alimentares.

A ausência de seleção de arenas vazias, mesmo sob risco, reforça que *N. corniger* integra múltiplas fontes de informação (recursos, pistas químicas, memória espacial), um mecanismo análogo ao observado em abelhas (Grueter & Leadbeater, 2014). Essa capacidade multimodal explica sua eficiência em habitats fragmentados, onde a combinação de avaliação de risco (via soldados)

e sensibilidade nutricional permite explorar recursos com segurança (Fukami & Wardle, 2005), além de sustentar o sucesso ecológico de Nasutitermitinae em ambientes tropicais dinâmicos (Eggleson, 2000).

Em síntese, os resultados evidenciam o papel crucial dos soldados na regulação do comportamento de *N. corniger*, atuando como mediadores tanto na avaliação de riscos quanto na otimização do forrageamento. A influência desta casta se manifesta na preferência por ambientes mais seguros e na eficiência da exploração de recursos, demonstrando sua importância na proteção da colônia e na economia energética do grupo. Estes achados destacam a complexidade das interações entre castas durante a tomada de decisões coletivas, onde o equilíbrio entre segurança e eficiência alimentar é fundamental para o sucesso da colônia. A atuação dos soldados se mostra assim essencial não apenas para a defesa, mas envolve também modulação da percepção de risco, decisão coletiva e adaptação a ambientes dinâmicos, aspectos fundamentais para a persistência desses insetos em ecossistemas tropicais.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, C. S. et al. Combined foraging strategies and soldier behaviour in *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae). *Behavioural Processes*, v. 126, p. 76-81, 2016. DOI: [10.1016/j.beproc.2016.03.006](https://doi.org/10.1016/j.beproc.2016.03.006).
- AQUILONI, L.; TRICARICO, E. Social Recognition in Invertebrates. Cham: Springer International Publishing, 2015.
- BAGNÈRES, A.-G.; HANUS, R. Comunicação e regulação social em cupins. In: BEGON, M.; TOWNSEND, C. R. Ecologia: de indivíduos a ecossistemas. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2023. E-book.
- BIGNELL, David E.; EGGLETON, Paul. Termites in ecosystems. In: Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 363-387. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_17
- CONSTANTINO, R. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. *Journal of Applied Entomology*, v. 126, n. 7-8, p. 355-365, 2002. DOI: [10.1046/j.1439-0418.2002.00670.x](https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2002.00670.x).
- CRISTALDO, P. F. et al. Mutual use of trail-following chemical cues by a termite host and its inquiline. *PLoS One*, v. 9, n. 1, p. e85315, 2014. DOI: [10.1371/journal.pone.0085315](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085315).
- CRISTALDO, P. F. et al. Resource availability influences aggression and response to chemical cues in the Neotropical termite *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 70, n. 8, p. 1257-1265, 2016. DOI: [10.1007/s00265-016-2134-y](https://doi.org/10.1007/s00265-016-2134-y).
- CRISTALDO, P. F. et al. Heterospecific detection of host alarm cues by an inquiline termite species (Blattodea: Isoptera: Termitidae). *Animal Behaviour*, v. 120, p. 43-49, 2016. DOI: [10.1016/j.anbehav.2016.07.025](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.07.025).
- CRISTALDO, P. F. et al. The role of resource density on energy allocation in the neotropical termite *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Neotropical Entomology*, v. 47, n. 3, p. 329-335, 2018. DOI: [10.1007/s13744-017-0525-z](https://doi.org/10.1007/s13744-017-0525-z).
- CZACZKES, T. J.; GRÜTER, C.; RATNIEKS, F. L. W. Trail pheromones: an integrative view of their role in social insect colony organization. *Annual Review of Entomology*, v. 60, p. 581-599, 2015. DOI: [10.1146/annurev-ento-010814-020627](https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020627).
- DALL, Sasha R. X. et al. Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 20, n. 4, p. 187-193, 2005. DOI: [10.1016/j.tree.2005.01.010](https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.010)

DE MENDONÇA, T. H. et al. How to perceive the insecticide? The Neotropical termite *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) triggers alert behavior after exposure to imidacloprid. *Behavioural Processes*, v. 209, p. 104887, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2023.104887>.

DO SACRAMENTO, J. J. M. et al. Soldiers of the termite *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) increase the ability to exploit food resources. *Behavioural Processes*, v. 181, p. 104272, 2020. DOI: [10.1016/j.beproc.2020.104272](https://doi.org/10.1016/j.beproc.2020.104272).

FERREIRA L. F. et al., Caste composition contributes to improve the social immunity in a nasute termite species exposed to entomopathogenic fungus. *Ecological entomology*, v. 48, n. 6, p. 775–784, 5 set. 2023. DOI: <https://doi.org/10.1111/een.13274>.

FUKAMI, T.; WARDLE, D. A. Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 272, n. 1577, p. 2105-2115, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3277>

GRÜTER, Christoph; LEADBEATER, Ellouise. Insights from insects about adaptive social information use. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 29, n. 3, p. 177-184, 2014. DOI: [10.1016/j.tree.2014.01.004](https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.01.004).

GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. Insetos: fundamentos da entomologia. 5. ed. Rio de Janeiro: Roca, 2023.

HAVERTY, Michael I. The proportion of soldiers in termite colonies: a list and a bibliography (Isoptera). *Sociobiology*, v. 2, n. 3, p. 199-216, 1977.

HASSELL, Michael P.; SOUTHWOOD, T. Richard E. Foraging strategies of insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 9, p. 75-98, 1978. DOI: [10.1146/annurev.es.09.110178.000451](https://doi.org/10.1146/annurev.es.09.110178.000451).

HAYASHI, Y.; LO, N.; MIYATA, H.; KITADE, O. Sex-linked genetic influence on caste determination in a termite. *Science*, v. 318, n. 5852, p. 985-987, 2007. DOI: [10.1126/science.1146711](https://doi.org/10.1126/science.1146711).

HÖLLDOBLER, Bert; WILSON, Edward O. The ants. Cambridge: Harvard University Press, 1990.

KENDAL, Rachel L. et al. Trade-offs in the adaptive use of social and asocial learning. *Advances in the Study of Behavior*, v. 35, p. 333-379, 2005. DOI: [10.1016/S0065-3454\(05\)35008-X](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(05)35008-X).

KITADE, O. et al. Evidence for genetically influenced caste determination in phylogenetically diverse species of the termite genus *Reticulitermes*. *Biology Letters*, v. 7, n. 2, p. 257-260, 2011. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0856>

KORB, Judith; HARTFELDER, Klaus. Life history and development – a framework for understanding developmental plasticity in lower termites. *Biological Reviews*, v. 83, n. 3, p. 295-313, 2008. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00044.x>

LEADBEATER, Ellouise; CHITTKA, Lars. Social information use in foraging insects. Boca Raton: CRC Press, 2009.

LEE, Sang-Bin; SU, Nan-Yao. Foraging proportion of the Formosan subterranean termite workers and soldiers in relation to soil type. *Frontiers in Ecology and Evolution*, v. 11, p. 1091395, 2023. DOI: <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1091395>.

LO, N.; HAYASHI, Y.; KITADE, O. Should environmental caste determination be assumed for termites? *The American Naturalist*, v. 173, n. 6, p. 848-853, 2009. DOI: <https://doi.org/10.1086/598498>.

LUCAS, Christophe et al. When predator odour makes groups stronger: Effects on behavioural and chemical adaptations in two termite species. *Ecological Entomology*, v. 43, n. 4, p. 513-524, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1111/een.12529>.

MATSUURA, Kenji et al. Identification of a pheromone regulating caste differentiation in termites. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 107, n. 29, p. 12963-12968, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1004675107>.

PASSERA, L.; RONCIN, E.; KAUFMANN, B.; KELLER, L. Increased soldier production in ant colonies exposed to intraspecific competition. *Nature*, v. 379, n. 6567, p. 630-631, 1996. DOI: <https://doi.org/10.1038/379630a0>.

REID, Chris R. et al. Army ants dynamically adjust living bridges in response to a cost–benefit trade-off. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 112, n. 49, p. 15113-15118, 2015. DOI: [10.1073/pnas.1512241112](https://doi.org/10.1073/pnas.1512241112).

RELYEA, Rick; RICKLEFS, Robert. A economia da natureza. 8. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2021.

RENDELL, Luke et al. Why copy others? Insights from the social learning strategies tournament. *Science*, v. 328, n. 5975, p. 208-213, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1184719>.

SCHOOLEY, Robert L.; WIENS, John A. Finding habitat patches and directional connectivity. *Oikos*, v. 102, n. 3, p. 559-570, 2003. DOI: [10.1034/j.1600-0706.2003.12490.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12490.x).

SILVA, A. N. F. et al. Food quantity and the intensity of the alarm signal combine to modulate the resource selection in a termite species. *Behavioral Ecology*, v. 35, n. 1, 2024. DOI: <https://doi.org/10.1093/beheco/arad086>.

STEPHENS, David W.; KREBS, John R. Foraging theory. Princeton: Princeton University Press, 1986.

SUMPTER, David J. T. The principles of collective animal behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 361, n. 1465, p. 5-22, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1733>.

TIAN, Li et al. Social buffering in a eusocial invertebrate: termite soldiers reduce the lethal impact of competitor cues on workers. *Ecology*, v. 98, n. 4, p. 952-960, 2017. DOI: [10.1002/ecy.1746](https://doi.org/10.1002/ecy.1746).

TRANIELLO, J. F.; LEUTHOLD, R. H. Behavior and ecology of foraging in termites. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. p. 141–168, 2000. DOI: https://doi.org/10.1007/978-94-017-3223-9_7.

VALONE, Thomas J. From eavesdropping on performance to copying the behavior of others: a review of public information use. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 62, n. 1, p. 1-14, 2007. DOI: [10.1007/s00265-007-0439-6](https://doi.org/10.1007/s00265-007-0439-6).

WATANABE, S. Y. et al. It is not only group size: soldiers also modulate the tolerance to insecticide in termites (Blattodea: Isoptera). *Entomological Science*, v. 26, n. 2, e12546, 2023. DOI: <https://doi.org/10.1111/ens.12546>.

WILSON, Edward O. The sociogenesis of insect colonies. *Science*, v. 228, n. 4707, p. 1489-1495, 1985. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.228.4707.1489>.