

BENEFÍCIO DE VIVER EM SOCIEDADE: EFEITO DA FACILITAÇÃO E DO
CONTEXTO SOCIAL NA RESPOSTA DE *Nasutitermes corniger* (MOTSCHULSKY)
(TERMITIDAE: NASUTITERMITINAE) AO INSETICIDA IMIDACLOPRIDO

por

SARA YURI MEDEIROS WATANABE

(Sob Orientação do Professor Paulo Fellipe Cristaldo – UFRPE)

RESUMO

O surgimento e a manutenção da eussocialidade nos insetos é uma questão que intriga a ciência há muito tempo. Por que e como um indivíduo renuncia ao seu sucesso reprodutivo para auxiliar no sucesso reprodutivo de outros? Nos últimos anos, uma série de estudos demonstraram que o surgimento e a manutenção da eussocialidade em insetos estão ligados aos benefícios de se viver em grupo. A eussocialidade pode contribuir com aumento na defesa, no forrageio e na sobrevivência em situações de estresse (privação de alimento, infecção de patógenos ou até mesmo envenenamento por inseticida). Embora estudos tenham demonstrado os benefícios da vida em grupo, tais estudos foram realizados apenas com operários, sem levar em consideração o possível o papel dos soldados (ou seja, o contexto social). Sendo assim, o objetivo desta dissertação foi avaliar o efeito da facilitação social (tamanho do grupo) e do contexto social (presença de soldados) na exposição de doses subletais do inseticida imidacloprido em *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Termitidae: Nasutitermitinae). Em geral, os resultados demonstraram que a sobrevivência dos grupos de cupins aumenta linearmente com o tamanho do grupo e que a presença de soldados aumenta a sobrevivência apenas em grupos expostos ao inseticida comparados com grupos sem soldados. Desta forma, o

presente trabalho mostra a importância dos soldados de *N. corniger* na tolerância ao inseticida estudado, contribuindo para novas perspectivas no controle de *N. corniger* e acrescentando uma nova função a esta casta nas colônias de cupins.

PALAVRAS-CHAVE: cupins, ecologia aplicada, soldado, sobrevivência, praga urbana.

BENEFIT OF LIVING IN SOCIETY: EFFECT OF SOCIAL FACILITATION AND
SOCIAL CONTEXT ON THE RESPONSE OF *Nasutitermes corniger*
(MOTSCHULSKY) TO IMIDACLOPRIDE INSECTICIDE

por

SARA YURI MEDEIROS WATANABE

(Sob Orientação do Professor Paulo Fellipe Cristaldo – UFRPE)

ABSTRACT

The emergence and maintenance of eusociality in insects is a question that has intrigued scientists for a long time. Why and how does an individual give up its reproductive success to help in the reproductive success of others? In the last few years, a series of studies have been shown that the response to the emergence and maintenance of eusociality in insects is related to the benefits of living in groups. The eusociality can contribute to increase defense, foraging and survival in situations of stress (*i.e.*, starvation, pathogen infection or even insecticide poisoning). Although several studies have been demonstrated the benefits of living in group, such studies were performed only with workers, without considering the possible role of soldiers (*i.e.*, social context). Therefore, the objective of dissertation was to evaluate the effect of social facilitation (group size) and social context (presence of soldiers) on the exposure of sublethal doses of the insecticide imidacloprid in *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Termitidae: Nasutitermitinae). In general, our results showed that the survival of termite groups increases linearly with the size of the group and that the presence of soldiers increases survival in groups exposed to the insecticide compared to groups without soldiers. Thus, the present work shows the importance of *N. corniger* soldiers in insecticide tolerance,

contributing to new perspectives in the control of this group and adding a new function of this caste in termites.

KEY WORDS: termite, applied ecology, soldier, survival, urban pest.

BENEFÍCIO DE VIVER EM SOCIEDADE: EFEITO DA FACILITAÇÃO E DO
CONTEXTO SOCIAL NA RESPOSTA DE *Nasutitermes corniger* (MOTSCHULSKY)
(TERMITIDAE: NASUTITERMITINAE) AO INSETICIDA IMIDACLOPRIDO

POR

SARA YURI MEDEIROS WATANABE

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia,
da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção
do grau de Mestre em Entomologia.

RECIFE – PE

Fevereiro – 2022

BENEFÍCIO DE VIVER EM SOCIEDADE: EFEITO DA FACILITAÇÃO E DO
CONTEXTO SOCIAL NA RESPOSTA DE *Nasutitermes corniger* (MOTSCHULSKY)
(TERMITIDAE: NASUTITERMITINAE) AO INSETICIDA IMIDACLOPRIDO

POR

SARA YURI MEDEIROS WATANABE

Comitê de Orientação:

Paulo Fellipe Cristaldo – UFRPE

Ana Paula Albano Araújo - UFS

Og Francisco Fonseca de Souza – UFV

BENEFÍCIO DE VIVER EM SOCIEDADE: EFEITO DA FACILITAÇÃO E DO
CONTEXTO SOCIAL NA RESPOSTA DE *Nasutitermes corniger* (MOTSCHULSKY)
(TERMITIDAE: NASUTITERMITINAE) AO INSETICIDA IMIDACLOPRIDO

POR

SARA YURI MEDEIROS WATANABE

Banca Examinadora:

Paulo Fellipe Cristaldo – UFRPE

Daniela Faria Florencio – UFERSA

Juliana Toledo Lima – UEMS

Sara Yuri Medeiros Watanabe
Mestre em Entomologia

Prof. Paulo F. Cristaldo –UFRPE
Orientador

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal Rural de Pernambuco e ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia pela oportunidade de crescimento profissional e ambiente de trabalho concedido para a realização deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de mestrado (130934/2020-8).

Ao meu orientador, Paulo Fellipe Cristaldo, por me oferecer esta oportunidade de entrar no mundo da pesquisa científica, por me ensinar a engatinhar nesse novo mundo, pela orientação e dedicação, por sempre apontar meus deslizes e me ajudar a enxergar minhas deficiências de forma ética e profissional. Foram dois anos em que eu aprendi muito e cresci muito. Você foi indispensável. Muito obrigada!

Aos meus coorientadores, Ana Paula A. Araújo e Og DeSouza, por estarem sempre disponíveis e ajudar de todas as formas possíveis.

Aos amigos que o Laboratório de Insetos Sinantrópicos - UFRPE me concedeu e que estavam sempre disponíveis para me ajudar quando precisei: Larissa, Aline, Renan, Cátia, Helter, Marília, Lucas e Thiago.

À minha família pelo apoio incondicional, por me ajudar a cuidar do meu filho quando não puder estar perto e que apesar de todas as dificuldades nunca me deixaram desistir. Por estarem sempre esperando meu retorno e por estarem sempre orgulhosos de mim, independente do resultado. Vocês são minha fonte de vontade de lutar, amo vocês.

Ao meu filho, que apesar de ser novo, me compreendeu quando tive que viajar para estudar e passar muito tempo fora.

À Deus por me mostrar que desistir nunca é o caminho. Obrigada senhor.

SUMÁRIO

	Página
AGRADECIMENTOS.....	viii
CAPÍTULOS	
1 INTRODUÇÃO GERAL	01
Cupins: Taxonomia e aspectos biológicos	01
Comunicação e comportamentos coletivos em cupins: papel na colônia .	05
Facilitação e Contexto Social.....	08
O <i>status</i> de pragas em cupins	11
<i>Nasutitermes corniger</i> (Motschulsky) (Termitidae: Nasutitermitinae)	14
LITERATURA CITADA.....	15
2 GROUP SIZE AND SOLDIERS AFFECTING TOLERANCE TO NEONICOTINOID INSECTICIDE IN A NASUTE TERMITE SPECIES	26
ABSTRACT.....	27
RESUMO	28
INTRODUCTION	29
MATERIAL AND METHODS	31
RESULTS	33
DISCUSSION	34
ACKNOWLEDGMENT.....	38
REFERENCES.....	38
SUPPLEMENTARY MATERIAL.....	48

3	CONSIDERAÇÕES FINAIS	52
---	----------------------------	----

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO GERAL

Cupins: taxonomia e aspectos biológicos

Cupins são insetos eussociais pertencentes a ordem Blattodea, subordem Termitoidea (Inward *et al.* 2007). Os estudos mais recentes registraram aproximadamente 3000 espécies de cupins que estão distribuídas em nove famílias (Krishna *et al.* 2013, Constantino 2020), estando presentes em quase todos os ambientes terrestres (Grassé 1986, Krishna *et al.* 2013). Nos neotrópicos são conhecidas atualmente 615 espécies vivas de cupins que se distribuem pelas famílias Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae, Stolotermitidae e Termitidae (Constantino 2020). No Brasil, já foram catalogadas 349 espécies de cupins (Constantino 2020). No entanto, estima-se que este valor esteja subestimado devido à baixa amostragem em algumas regiões (Constantino & Acioli 2006, Vasconcellos & Ernesto 2015).

Os cupins podem ser divididos em dois grandes grupos: (i) cupins filogeneticamente basais (também chamados de ‘*cupins primitivos*’) e (ii) cupins filogeneticamente derivados (ou ‘*cupins superiores*’) (Engel *et al.* 2009). Os cupins das espécies filogeneticamente basais formam pequenas colônias com sistema de castas simples, no qual as castas possuem a capacidade de realizar mudas regressivas em resposta às condições ecológicas (Noirot & Pasteels 1987, Engel *et al.* 2009). Por outro lado, os cupins filogeneticamente derivados vivem em colônias populosas e possuem um sistema de castas bem definido (Engel *et al.* 2009). As castas em cupins são distintas morfolologicamente entre si, onde cada uma possui características morfológicas, fisiológicas e comportamentais que auxiliam no desenvolvimento das suas funções dentro da colônia (Krishna & Weesner 1969). Uma colônia de cupins é formada por castas

reprodutivas (casal real) e estéreis (operários e soldados). Os operários representam a casta mais numerosa dentro da colônia e são responsáveis pela construção, reparo, limpeza dos ninhos, assim como proteção e cuidados com ovos e indivíduos jovens, além da alimentação das demais castas (Grassé 1982).

Os soldados são morfofisiologicamente diferentes dos operários e são responsáveis principalmente pela proteção da colônia e dos operários durante atividades de forrageamento (Traniello 1981, Casarin *et al.* 2008, Almeida *et al.* 2016). Além de sua função primordial de defesa, os soldados, em grupos mais filogeneticamente derivados (por exemplo: *Nasutitermes*), também são capazes de aumentar a eficiência de exploração e busca de recursos (Sacramento *et al.* 2020). É importante destacar que a casta defensiva – soldados – surgiu de forma independente em diversas espécies eussociais (Hermann 1984) e apesar desta casta ter forte contribuição para defesa e sobrevivência de suas colônias, sua produção está ligada a altos custos e pode diminuir a produção de operários (Rivera-Marchand *et al.* 2008). Dessa forma, a quantidade de soldados nas colônias deve alcançar uma proporção ótima, de modo que ocorra a otimização de suas funções de acordo com as demandas defensivas do ambiente no qual a colônia está inserida (Ishikawa & Miura 2012). Sendo assim, espera-se que a proporção de soldados dentro das colônias de cupins varie de acordo com a espécie e as condições ecológicas. De fato, Harverty (1977) demonstrou que a proporção de soldados em 112 espécies de cupins é variável, sendo a proporção para o gênero *Nasutitermes* de aproximadamente 30% de soldados em uma colônia.

O casal reprodutor é formado pelo rei e pela rainha, que são responsáveis apenas pela reprodução (Krishna & Weenser 1969). Em algumas espécies, além dos reprodutores primários, estão presentes também os ‘reprodutores secundários’, que são indivíduos que

substituem os reprodutores primários após a sua morte ou senescência (Vargo & Husseneder 2010).

O ciclo de vida da colônia de cupim se inicia com a revoada dos novos reprodutores (chamados de alados). Os alados, após pousarem e perderem as asas, iniciam o processo de coorte sexual, no qual a fêmea libera feromônios sexuais que servem para a atração do macho. Após a aceitação da fêmea inicia a procura por um ambiente adequado para a nidificação (Nutting 1969, Vasconcellos 2003). A cópula ocorre somente após encontrar o local para nidificação e as primeiras posturas são realizadas dias ou semanas após o estabelecimento do ninho. No início da colônia, é o casal reprodutor que alimenta os imaturos ('ninfas') até se tornarem adultos. As primeiras gerações são geralmente formadas apenas por operários e posteriormente inicia a produção de soldados (Eggleton 2010). Os indivíduos reprodutores são formados apenas quando a colônia está madura, o que geralmente ocorre quando a colônia já está bem estabelecida e com alguns milhares de indivíduos em colônias de cupins derivados (Vasconcellos 2003)

Os ninhos de cupins (ou cupinzeiros) podem ser classificados de acordo com sua característica estrutural (Noirot 1970), sendo: (i) peça única ("*one-piece*" ou "*single-piece*"), (ii) intermediário e (iii) separado (Abe 1987). Os ninhos do tipo "*one-piece*" estão presentes nas espécies de cupins filogeneticamente basais (por exemplo: Termopsidae, Kalotermitidae e alguns Rhinotermitidae) (Noirot & Darlington 2000). No ninho do tipo peça única, as características de crescimento e longevidade da colônia são delimitadas pela peça de madeira escolhida no início da nidificação e não há separação entre o local de nidificação e o recurso. Nos ninhos de tipo intermediário, as colônias se encontram tanto dentro do recurso como ao redor destes, sem uma separação bem definida entre ninho e recurso. Esse tipo de ninho é comum na maioria das espécies de Rhinotermitidae. Os ninhos do tipo separado estão presentes em Termitidae e se

caracterizam pela separação total entre ninho e recurso. Os ninhos do tipo separado podem ser encontrados em cima de árvores (arborícolas), acima (epígeos) ou abaixo do solo (subterrâneo ou hipógeo) (Vasconcellos 2003).

O tipo de nidificação mais basal dos cupins consiste na colonização de peças de madeira “*one-piece*”, que com o decorrer da evolução do grupo foi diferenciando a posição entre ninho e recurso (Abe 1987, Noirot & Darlington 2000). Essa distinção entre ninho e recurso se deve ao surgimento de uma casta de operário verdadeiro, inexistente em cupins filogeneticamente basais, cuja função é realizada pelos “*falsos operários*” (ou “*pseudergates*”). Os *pseudergates* foram definidos inicialmente como indivíduos capazes de se desviar da rota direta (ovo – alado) através de mudas “*regressivas*” – *sensu stricto* (Grassé & Noirot 1947); e posteriormente, como trabalhadores imaturos totipotentes capazes de se diferenciar em outras castas – *sensu lato* – de acordo com a condição ecológica da colônia (por exemplo, escassez de recurso) (Luscher 1952, Noirot & Pasteels 1987). A separação total entre ninho e recurso também desencadeou um aumento na proporção de soldados na colônia (Noirot & Darlington, 2000, Sacramento *et al.* 2020).

Os cupins se alimentam de material a base de celulose em diferentes graus de decomposição, como por exemplo materiais vegetais (Lee & Wood 1971, Lima & Costa-Leonardo 2007) e compostos de origem animal (fezes e carcaças) (La Fage & Nutting 1978, Radek 1999). A digestão ocorre principalmente por meio da associação com microrganismos (protozoários e bactérias) presentes no intestino dos cupins (Ibrahim & Adebote 2012). No entanto, algumas espécies filogeneticamente derivadas (por exemplo, *Nasutitermes*) já são capazes de produzir enzimas sem o auxílio de microrganismos (Warnecke *et al.* 2007, Lima *et al.* 2014). Entre os indivíduos da colônia a alimentação ocorre por meio de trofalaxia. A trofalaxia pode ocorrer de forma estomodeal (operários regurgitam o alimento na cavidade bucal do companheiro do ninho) ou proctodeal (o

companheiro do ninho se alimenta das excretas liberada pelo operário) (Nalepa 1994, Grassé 1949).

Comunicação e comportamentos coletivos em cupins: papel na colônia

A transição da nidificação do tipo “peças únicas” para o tipo “separados” foi acompanhada por uma série de adaptações que resultaram em um eficiente sistema de comunicação e uma gama de comportamentos coletivos complexos (Bagnères & Hanus 2015).

Os cupins são, em sua maioria, indivíduos cegos e possuem diferentes mecanismos de comunicação que variam desde sinais acústicos até sinais químicos (Costa-Leonardo & Haifig 2010). Os sinais acústicos consistem em movimentos vibratórios corporais que podem ser longitudinais (sacudir), verticais (bater a cabeça nos tuneis e substratos do ninho) ou ainda em zig-zag (Howse 1965). Os sinais acústicos são geralmente realizados em resposta a um distúrbio na colônia; ao perceber o distúrbio, o cupim pode executar uma oscilação longitudinal e recuar, ao detectar outro indivíduo da colônia o mesmo executa o zig-zag para empurrar o companheiro. Em ambas as situações, os cupins recrutados (soldados em sua maioria) seguem até o local de distúrbio (Bagnères & Hanus 2015). Os movimentos longitudinais tendem a ser mais basais; movimento de bater a cabeça é exibido apenas por cupins filogeneticamente derivados e essa ação é realizada quando há fortes distúrbios no ninho (Hertel *et al.* 2011). Além de informar sobre distúrbios na colônia, os sinais vibratórios também podem informar sobre possíveis infecções no ninho por patógenos (Rosengaus *et al.* 1998), bem como a qualidade do alimento (Evans *et al.* 2005), ou ainda sobre a presença de competidores (Evans *et al.* 2009, Ferreira *et al.* 2018) e inquilinos (Cristaldo *et al.* 2016).

Os feromônios são os principais sinais utilizados pelos cupins, sendo estes responsáveis por diferentes tarefas dentro da colônia (Costa-Leonardo & Haifig 2010, Cristaldo 2018). Durante a defesa, os feromônios de alarme são essenciais e agem auxiliando na coordenação e defesa da colônia (Ahmad *et al.* 2018). Invasões e/ou violações por predadores ao ninho desencadeiam a liberação dos feromônios de alarme, os quais recrutam os soldados para o ponto de distúrbio e os operários tendem a fugir do local (Roisin *et al.* 1990, Costa-Leonardo & Haifig 2013). O feromônio de alarme é secretado e liberado pela glândula frontal presente apenas na casta dos soldados (Costa-Leonardo & Haifig 2013). Recentemente, Cristaldo *et al.* (2015) demonstraram que a resposta ao feromônio de alarme em cupins parece ser multimodal e que indica aos companheiros do ninho sobre a gravidade da perturbação na colônia com a integração dos sinais acústicos com os sinais químicos. Acredita-se que o surgimento do feromônio de alarme apenas nos grupos com tipo de ninho separado está relacionado com a pressão de predação e competição do forrageio fora do ninho (Cristaldo 2018).

O forrageamento dos cupins sempre se inicia com a deposição dos feromônios de trilha, os quais são responsáveis por estimular ações de recrutamento e orientação em busca das fontes de alimento (Hall & Traniello 1985, Costa-Leonardo 2008). Os feromônios de trilha são secretados e liberados pela glândula esternal presente em operários e soldados. Os cupins filogeneticamente basais que não requerem este tipo de mecanismo. Entretanto, podem utilizar compostos excretados pela glândula esternal na colonização de peças de madeira próximas à sua colônia (Bordereau & Pasteels 2011, Cristaldo 2018). De acordo com Traniello & Leuthold (2000), os feromônios de trilha podem ter efeitos transitivos e persistentes durante o processo de forrageamento, sendo estes responsáveis por diferentes fases organizacionais. O período de duração da trilha serve como parâmetro para a caracterização da função que a mesma exerce (Bordereau &

Pasteels 2011). Em cupins filogeneticamente derivados, as estratégias de forrageamento são mais complexas e as tarefas realizadas podem divergir de acordo com a idade do operário (Watson & McMahan 1978).

Assim como em outros insetos sociais, o contato é em muitos casos essencial, como no reconhecimento social, no qual os compostos epicuticulares (hidrocarbonetos cuticulares) são reconhecidos por meio do contato pelas antenas (Ozaki *et al.* 2005, Bagnères & Hanus 2015). Cada colônia possui um conjunto (*'blend'*) de hidrocarbonetos cuticulares específico que varia de acordo com a casta e características da colônia (alimentação, microbiota intestinal e fatores ambientais) (Dronnet *et al.* 2006, Ahmad *et al.* 2018).

Os cupins possuem comportamentos coletivos que auxiliam na manutenção e comunicação dos indivíduos dentro da colônia. O *grooming* ou limpeza, é considerado um comportamento de defesa comportamental (Holldobler & Wilson 1990), podendo auxiliar na remoção de possíveis cargas microbianas parasitárias presentes (Eggleton 2010). O comportamento de limpeza pode ser dividido em *self-grooming* (autolimpeza) e *allogrooming* (limpeza que se realiza em um companheiro de ninho) (Holldobler & Wilson 1990). Outro comportamento é a antenação, que possui função de reconhecimento, possibilitando reconhecer os companheiros de ninho por meio dos hidrocarbonetos cuticulares presentes na cutícula dos cupins (Ozaki *et al.* 2005, Bagnères & Hanus 2015), assim como conídios entomopatogênicos que possam estar presentes na estrutura corpórea do inseto (Yanagawa *et al.* 2009).

A trofalaxia permite a troca e compartilhamento de doses não letais de patógenos, imunoproteínas (Traniello *et al.* 2002), como também podem transferir compostos tóxicos (Woodrow & Grace 2008). Os comportamentos agressivos podem ocorrer quando não há o reconhecimento de um companheiro de ninho (Bagnères & Hanus 2015), e sua causa

possivelmente deriva das interferências químicas, como inseticidas repelentes, que afetam o reconhecimento ou até mesmo provocam a não aceitação dos indivíduos infectados (Bacci *et al.* 2015).

Outra estratégia adotada pelos insetos sociais é o comportamento de facilitação social, bastante comum em cupins (Springhetti 1990). Diversos estudos demonstraram este comportamento como um mecanismo de defesa que auxilia na sobrevivência dos indivíduos da colônia durante situações de stress, como por exemplo: escassez de alimentos, doenças e envenenamento (Miramontes & De Souza 1996, Rosengaus *et al.* 1998, DeSouza *et al.* 2001, Santos *et al.* 2004).

Facilitação e contexto social

Os insetos sociais vivem em colônias e os indivíduos estão em contato direto constantemente. Essas interações frequentes atreladas com as condições demográficas dos ninhos podem tornar os insetos sociais mais vulneráveis à transmissão e à propagação das doenças sociais (Hamilton 1987, Schmid-Hempel 2011) e de contaminantes. Entretanto, embora o contato social entre os indivíduos aumente a transmissão de doenças e contaminantes, estes insetos desenvolveram diversos comportamentos complexos (Gao *et al.* 2011) que auxiliam na sobrevivência quando se deparam com situações de estresse (Miramontes & De Souza 1996, Rosengaus *et al.* 1998, DeSouza *et al.* 2001, Santos *et al.* 2004), como por exemplo, a facilitação social.

A facilitação social é definida como a formação de grupos nos quais os indivíduos apresentam padrões de comportamento comuns entre si e que são iniciados após identificar a presença ou ação de animais próximos ao ninho (Zajonc 1965, Clayton 1978, Wilson 1980, DeCastro 1995). A facilitação social dependente de fatores externos para que possa ser desencadeada (Wilson 1980, Miramontes & DeSouza 1996). Nos últimos

anos, vários estudos sobre os benefícios da facilitação em insetos sociais têm sido publicados. Em abelhas, formigas e cupins, estudos mostram a relação entre a sobrevivência e resistência de doenças (Rosengaus *et al.* 1998, Traniello *et al.* 2002, Shimizu & Yamaji 2003, Yanagawa & Shimizu 2006, Ugelvig & Cremer 2007, Cremer 2007, Wilson-Rich *et al.* 2009, Rosengaus *et al.* 2010, Gao *et al.* 2011).

Os insetos eussociais desenvolveram defesas coletivas para auxiliar no combate a doenças, parasitas e contaminantes como formas de imunidade social que podem ser medidas tanto por mecanismos comportamentais quanto celulares (Wilson-Rich *et al.* 2009). Como formas de comportamento profilático estão *grooming*, catação, evitação e secreções glandulares. De acordo com Wilson-Rich *et al.* (2009), essas formas de imunidade social – quaisquer mecanismos fisiológico ou comportamental que auxiliem nas defesas imunológicas sociais – podem ter seu custo aliviado por meio da facilitação social. Fefferman *et al.* (2006) demonstraram que o *allogrooming*, apesar de facilitar a transmissão de patógenos e/ou contaminantes, auxilia na redução de carga patogênica entre os indivíduos expostos. Alguns estudos também demonstraram o *grooming* como comportamento responsável por aumentar a sobrevivência em grupos de cupins (Traniello *et al.* 2002, Shimizu & Yamaji 2003, Yanagawa & Shimizu 2006).

Existem também estudos sobre as vantagens da facilitação social levando em consideração a capacidade desses grupos de resistir e sobreviver quando em situações de envenenamento (*i.e.*, substâncias tóxicas). Em cupins, a facilitação social parece ser responsável pelo aumento do tempo de sobrevivência de operários de *Cornitermes cumulans* Kollar (Termitidae: Syntermitinae) submetidos à aplicação de inseticidas (ver detalhes em DeSouza *et al.* 2001, Santos *et al.* 2004). Tais resultados podem ser efeito dos comportamentos profiláticos (*grooming* e/ou trofalaxia) que diminuem a ação na

fisiologia do inseto causada pela ação dos tóxicos (DeSouza *et al.* 2001, Santos *et al.* 2004, Santos *et al.* 2007).

Além da facilitação social, o “contexto social” também parece otimizar a sobrevivência de grupos de insetos sociais. O contexto social pode ser definido como um mecanismo em que a resposta observada (ou seja, comportamentos, sobrevivência, defesa, etc.) é dependente do contexto no qual os indivíduos estão inseridos (Bengston & Jandt 2017). O contexto social inclui a identidade dos indivíduos dentro do grupo (por ex. castas [Ishikawa & Miura 2012], idade) e/ou características bióticas (por ex. quantidade de recurso, pressão de predação, competição) e abióticas (stress hídrico, baixas temperaturas, etc.).

Ao ocorrerem mudanças nas proporções de castas dentro da colônia ou de indivíduos com funções específicas dentro de uma colônia, esses grupos exibem respostas plásticas devido a essas alterações (Wilson 1971). Ishikawa & Miura (2012) demonstraram, por exemplo, que ‘*pseudargates*’ expostos a formigas predadoras exibiam baixos níveis de agressividade quando seus grupos continham soldados. No entanto, quando os ‘*pseudargates*’ estavam na presença apenas de neotênicos, os níveis de agressividade se tornavam maiores.

Ao longo da evolução dos grupos de cupins – das espécies filogeneticamente basais até as filogeneticamente derivadas – houve um aumento na proporção de soldados e na complexidade de comportamentos defensivos dessa casta. Embora, por muito tempo, a defesa da colônia tenha sido o único papel atribuído aos soldados de cupins, estudos recentes têm demonstrado que esta casta atua ativamente na seleção de recursos alimentares (Almeida *et al.* 2016), nas decisões de forrageio (Sacramento *et al.* 2020) e também no aumento da imunidade social de grupos expostos a um fungo entomopatogênico (Ferreira, *em preparação*). Desta forma, é possível que a presença de

soldados possa, de alguma forma, afetar também a resposta de cupins expostos às substâncias tóxicas, como por exemplo, inseticidas.

De um modo geral, o aumento do tamanho do grupo aumenta as taxas de sobrevivência em cupins expostos a inseticidas. Entretanto, os trabalhos realizados até o presente momento foram conduzidos apenas com grupos de operários (DeSouza *et al.* 2001, Santos *et al.* 2004) e ainda não se sabe como os comportamentos e a sobrevivência podem ser modificados quando estes grupos são formados por operários e soldados em proporção natural.

O status de praga em cupins

Os cupins compõem um importante grupo de invertebrados decompositores de matéria orgânica morta presente em regiões tropicais e subtropicais (Bignell & Eggleton 2000). Esses insetos desempenham uma função ecológica primordial na decomposição de materiais celulósicos, além de auxiliarem na estruturação físico-química do solo (porosidade, hidrologia, composição química) e no aumento da biodiversidade local (Pearce 1997, Pringle *et al.* 2010, Ahmad *et al.* 2018). Apesar disso, aproximadamente 10% das espécies são consideradas pragas por causarem danos em ambientes urbanos, agrícolas e florestais (Rust & Su 2012). As perdas econômicas relacionadas às atividades dos cupins são de aproximadamente 2,32 bilhões de dólares/ano (Ghaly & Adwards 2011).

Com o estabelecimento dos cultivos comerciais e da monocultura, a troca dos tipos de sistemas acabam por afetar a diversidade de cupins no ambiente agrícola, favorecendo algumas espécies em detrimento de outras (Junqueira *et al.* 2008). De acordo com Upadhyay (2013), cupins são pragas polifágicas de plantas, alimentando-se de folhagens, mudas, madeira e até mesmo produtos armazenados na pós-colheita. Tanto os cupins

filogeneticamente basais quanto as espécies filogeneticamente derivadas causam prejuízos à agricultura, sendo o último grupo mais agressivo em locais de clima Tropical (Rouland-Lefèvre 2010).

Na América do Sul, 77 espécies de cupins pertencentes às famílias Kalotermitidae, Rhinotermitidae e Termitidae são consideradas pragas (Constantino 2002a). De acordo com o referido autor, os problemas causados por cupins na América do Sul estão se tornando cada vez mais sérios na região. Apesar dos constantes danos causados pelos cupins, estudos focados no controle de espécies Neotropicais ainda são raros.

O controle de cupins visa proteger as edificações e os materiais celulósicos e pode ser realizado por meio de métodos químicos, físicos e biológicos. Os produtos organoclorados foram intensamente utilizados no início dos processos de dedetização de cupins e foi considerado eficaz no processo. No entanto, devido seu longo período de meia-vida e estabilidade no solo, houve uma bioacumulação nas cadeias alimentares e ambientais, causando diversos problemas ambientais e de saúde pública (Nobre & Nunes 2001). No Brasil, existem atualmente oito termiticidas legalizados com os seguintes ingredientes ativos: imidacloprido, fipronil e tiametoxan (Agrofit 2020).

Para um produto químico ser considerado eficaz no controle de cupins é importante que este cumpra alguns requisitos: (i) deve ser não-repelente; (ii) ser de ação lenta para que os cupins infectados possam ter tempo de voltar à colônia e disseminar entre os indivíduos e chegar à rainha; e (iii) deve ser eficiente em baixas concentrações (Woodrow & Grace, 2008).

Entre os grupos químicos utilizados no controle de cupins tem-se os piretroides, neonicotinoides e fenil-pirazol (Woodrow & Grace 2008), os quais agem no sistema nervoso e muscular dos insetos. Os termicidas estão classificados em três grupos: repelentes (ex. piretroide), não-repelente com ação rápida (ex. clordano e clorpirifós) e

não-repelente com ação lenta (ex. imidacloprido e fipronil), nomenclaturados como grupos I, II e III, respectivamente (Su *et al.* 1982, Woodrow & Grace 2008). Produtos dos grupos I e II matam os cupins assim que chegam na área tratada (Woodrow & Grace 2008). Os princípios ativos do terceiro grupo são os mais recentes no mercado e podem controlar a população de cupins além da área tratada (Shelton & Grace 2003, Ibrahim *et al.* 2003) onde, possivelmente, a transferência dos compostos ocorre através da coleta de alimentos infectados e seu repasse aos outros companheiros de ninho (Woodrow & Grace 2008).

As iscas foram desenvolvidas com base no conhecimento do comportamento de forrageamento dos cupins e tem como objetivo fazer com que o operário transporte o material contaminado para dentro da colônia (Woodrow & Grace 2008). Os inibidores de síntese de quitina são os compostos em iscas mais eficazes (ex. benzoilfenilureias, hexaflumeron, novaflumeron) (Rojas & Morales-Ramos 2004). Em casos de altas infestações de cupins, opta-se por utilizar o uso direto do inseticida no ninho ou na madeira infestada (Su & Scheffrahn 2000).

Testes de toxicidade em *Reticulitermes flavipes* Kollar (Rhinotermitidae) com clorantraniliprol a 300 ppm registrou dados com 100% de cupins classificados como moribundos seguidos de morte com ação de seis horas (Quarcoo *et al.* 2010). Scheffrahn *et al.* (2014) observaram que os locais com aplicação de imidacloprido (Premise® 2 a 1000 ppm) e fipronil (Termidor® SC a 1200 ppm) diminuem a quantidade de colônias vivas de *N. corniger*.

O método por inundação como forma de erradicação é muito eficiente em colônias cujos indivíduos se concentram em um determinado local – cupins de madeira seca, alguns de madeira úmida e montículos – (Grace *et al.* 2009), pois facilita que o produto entre em contato com o maior número possível de cupins sem que seja necessário o

alastramento do produto por contato entre indivíduos. Contudo, este tipo de procedimento se torna inadequado quando aplicado em cupins subterrâneos, em razão dos ninhos possuírem estrutura alongada, percorrendo grandes extensões, tornando inacessível a maior parte da colônia (Chouvenc *et al.* 2011).

Quando uma substância é detectada como agente nocivo, os indivíduos evitam retornar aos locais com a presença do tóxico, os cupins infectados se isolam e emitem sinais para informar aos companheiros sobre o perigo, evitando o alastramento da substância tóxica. Dessa forma, o inseticida não consegue chegar aos reprodutores e impede o controle da colônia.

***Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Termitidae: Nasutitermitinae)**

O gênero *Nasutitermes* possui 248 espécies catalogadas (Constantino 2020) e são cupins que constroem ninhos arborícolas e epígeos (Scheffrahn *et al.* 2014). Na América do Sul foram registradas 67 espécies vivas catalogadas que compreendem, aproximadamente, 54% das espécies de cupins da região Neotropical (Constantino 2002a, Constantino 2020). A espécie *N. corniger* é uma das principais espécies do gênero *Nasutitermes*. Essa espécie é geograficamente nativa da região Neotropical e possui alta capacidade adaptativa a diferentes habitats (Scheffrahn *et al.* 2005, Scheffrahn *et al.* 2002). Os soldados de *N. corniger* possuem um tubo frontal (nasus) onde está localizada a glândula exócrina, responsável por secretar compostos químicos que atuam na defesa da colônia (Eisner *et al.* 1976). Os soldados compreendem cerca de 30% da população da colônia (Thorne 1984).

Os ninhos de *N. corniger* são classificados como policólicos, – com diversos ninhos interligados por túneis e galerias (Thorne 1982), sendo que o ninho que possui ao menos uma rainha é denominada ninho satélite ou secundário (Silva 2008). A estrutura dos

ninhos é dividida em, basicamente, três partes: (i) superficial, responsável por evitar predadores, assim como evitar perda ou excesso de água; (ii) intermediária: local de conexão entre galerias e câmaras; e (iii) câmara reprodutiva, localizada próxima ao centro do ninho (McMahan 1962).

A troca dos ambientes naturais por espaços urbanos vem contribuindo para que os cupins desta espécie sejam uma importante praga urbana, sendo considerada voraz pela grande variedade e abundância de enzimas no trato digestivo (Santos 2016, Lima *et al.* 2013). Na agricultura causa danos em culturas como milho, cana-de-açúcar, mandioca e árvores frutíferas (Constantino 2002a).

Literatura Citada

- Abe, T. 1987.** Evolution of life types in termites. In: KAWANO, S.; CONNELL, J.H.; HIDAKA, T. (Eds.). *Evolution and Coadaptation in Biotic Communities*, pp. 125-148. University of Tokyo press, Tokyo.
- AGROFIT (Sistemas de Agrotóxicos Fitossanitários). 2020.** Disponível em: <http://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons>. Acesso em: 23 de maio.
- Ahmad, S.K., H.A. Dawah & M.A. Khan. 2018.** Ecology of Termites. *Termites and Sustainable Management*, 47–68.
- Almeida, C.S., P.F. Cristaldo, D.F. Florencio, N.G. Cruz, A.A. Santos, A.P. Oliveira & A.P.A. Araújo. 2016.** Combined foraging strategies and soldier behaviour in *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae). *Behavioural Processes*, 126, 76–81. doi:10.1016/j.beproc.2016.03.006.
- Bacci, L., J.K.A. Lima, A.P.A. Araújo, A.F. Blank, I.M.A. Silva, A.A. Santos, A.C.C. Santos, P.B. Alves & M.C. Picanço. (2015).** Toxicity, behavior impairment, and repellence of essential oils from pepper-rosmarin and patchouli to termites. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 156(1), 66–76. doi:10.1111/eea.12317.
- Bagnères, A.-G., & R. Hanus. 2015.** Communication and Social Regulation in Termites. *Social Recognition in Invertebrates*, 193–248. doi:10.1007/978-3-319-17599-7_11.
- Bengston, S.E. & J. M. Jandt. 2014.** The development of collective personality: the ontogenetic drivers of behavioral variation across groups. *Front Ecol Evol* 2:1–13.

- Bignell, D. & P. Eggleton. 2000.** “Termites in ecosystems”. In: Abe T., Bignell D., Higashi M. (eds). “Termites: Evolution, Sociality, Symbiosis, Ecology”. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht. Pp 389 – 408.
- Bordereau, C. & J.M. Pasteels. 2011.** Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites. In: Bignell DE, Roisin Y, Lo N (eds) Biology of termites: a modern synthesis. Springer, Dordrecht. Heidelberg. London. New York, pp 279–320.
- Casarin, F.E., A.M. Costa-Leonardo & A. Arab. 2008.** Soldiers Initiate Foraging Activities in the Subterranean Termite, *Heterotermes tenuis*. Journal of Insect Science, 8(2), 1–5. doi:10.1673/031.008.0201.
- Chapman, R.F. 2013.** The Insects: Structure and Function. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chapman, T.W., B.J. Crespi, B.D. Kranz, & M.P. Schwarz. 2000.** High relatedness and inbreeding at the origin of eusociality in gall-inducing thrips. Proceedings of the National Academy of Sciences, 97(4), 1648–1650. doi:10.1073/pnas.020510097.
- Chong, A., H.H. Yap, N.L. Chong & C.Y. Lee. 2002.** Effects of starvation on nutrient distribution in the Pharaoh ant, *Monomorium pharaonis* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) workers and various larval stages. In: Jones SC, Zhai J, Robinson WH (eds) Proceedings of the 4th international conference on urban pests. Pocahontas Press, Blacksburg, Virginia, pp 121–128
- Chouvenc T., N.-Y. Su & J.K. Grace. 2011.** Fifty years of attempted biological control of termites: analysis of a failure. Biol. Control 59, 69–82.
- Clayton, D.A. 1978.** Socially facilitated behavior. Qtly. Rev. Biol. 53: 373-392.
- Climate-data.org. 2020.** Disponível em: <https://pt.climate-data.org/america-do-sul/brasil/pernambuco/recife-5069/#climate-table>. Acesso em: 30/06/2020.
- Collins, N.M. 1983.** The utilization of nitrogen resources by termites (Isoptera). In: Nitrogen as an ecological factor (eds JA Lee, S McNeill, IH Rorison), pp. 381–412. Oxford University Press, Oxford.
- Constantino R. 2020.** Online termite database. Acesso em 10 mar 2022. Disponível em: < <http://www.termitologia.net/database.html> >
- Constantino, R. & A.N.S. Acioli. 2006.** Termite diversity in Brazil (Insecta: Isoptera), p. 117–128. In: F. M. S. Moreira, J. O. Siqueira, L. Brussaard (eds.). Soil Biodiversity in Amazonian and Other Brazilian Ecosystems. Wallingford, CAB International, 280 p.
- Constantino, R. 2002a.** The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. Journal of Applied Entomology, 126(7-8), 355–365. doi:10.1046/j.1439-0418.2002.00670.x.

- Constantino, R. 2002b.** An illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. *Zootaxa*, 67(1), 1. doi:10.11646/zootaxa.67.1.1.
- Constantino, R. 2014.** Cupins do Cerrado. 1. ed. Rio de Janeiro: Technical Books.
- Cosa-Leonardo, A.M., & I. Haifig. 2010.** Pheromones and Exocrine Glands in Isoptera. *Pheromones*, 521–549.
- Costa-Leonardo, A.M. 2008.** Dinâmica do forrageamento em cupins subterrâneos. In: Vilela EF, Santos IA, Schoereder JH, Serrão JE, Campos LAO, Lino-Neto J (eds) *Insetos Sociais: da biologia à aplicação*. Editora UFV, Viçosa, pp 347–358.
- Costa-Leonardo, A.M., & I. Haifig. 2013.** Termite Communication During Different Behavioral Activities. *Biocommunication of Animals*, 161–190.
- Cremer, S., S.A.O. Armitage & P. Schmid-Hempel. 2007.** Social immunity. *Curr Biol* 17:R693–R702
- Cristaldo, P.F., V. Jandak, K. Kutalova, V.B. Rodrigues, M. Brothnek, O. Jiricek & J. Sobotnik. 2015.** The nature of alarm communication in *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae): the integration of chemical and vibroacoustic signals. *Biology Open*, 4(12), 1649–1659.
- Cristaldo, P.F., V.B. Rodrigues, S.L. Elliot, A.P.A. Araújo & O. DeSouza. 2016.** Heterospecific detection of host alarm cues by an inquiline termite species (Blattodea: Isoptera: Termitidae). *Animal Behaviour*, 120, 43–49. doi:10.1016/j.anbehav.2016.07.025.
- Cristaldo, P.F. 2018.** Trail Pheromones in Termites. In: Khan, Md. A.; Ahmad, W. (Org.). *Termites and Sustainable Management*. 1ed.: Springer, 2018, v. 1, p. 145–158.
- Decastro, J.M. 1995.** The relationship of cognitive restraint to the spontaneous food and fluid intake of free-living humans. *Physiology & Behavior* 57:287–295.
- DeSouza, O., O. Miramontes, C.A. Santos & D.L. Bernardo. 2001.** Social facilitation affecting tolerance to poisoning in termites (Insecta, Isoptera). *Insectes Sociaux*, 48(1), 21–24.
- Dronnet, S., C. Lohou, J.P. Christides & A.G. Bagnères. 2006.** Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *J Chem Ecol* 32:1027–1042.
- Eggleton, P. 2010.** An Introduction to Termites: Biology, Taxonomy and Functional Morphology. *Biology of Termites: a Modern Synthesis*, 1–26. doi:10.1007/978-90-481-3977-4_1.
- Eisner, T., I. Kriston & D.J. Aneshansley. 1976.** Defensive behavior of a termite (*Nasutitermes exitiosus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1, 83–125. doi:10.1007/BF00299954.

- Engel M.S., D.A Grimaldi & Krishna K. 2009.** Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. *Am Mus Novit* 3650:1–27. environment. 1 ed. London: Chapman & Hall.
- Evans, T.A., J.C.S. Lai, E. Toledano, L. McDowall, S. Rakotonarivo & M. Lenz. 2005.** Termites assess wood size by using vibration signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(10), 3732–3737. doi:10.1073/pnas.0408649102. Felcourt: Rentokil Ltda. 231p.
- Evans, T.A., R. Inta, J.C.S. Lai, S. Prueger, N.W. Foo, E.W. Fu & M. Lenz. 2009.** Termites eavesdrop to avoid competitors. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1;675), 4035–4041. doi:10.1098/rspb.2009.1147.
- Fefferman, N.H., J.F.A. Traniello, R.B. Rosengaus & D.V. Calleri. 2006.** Disease prevention and resistance in social insects: modeling the survival consequences of immunity, hygienic behavior, and colony organization. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(4), 565–577. doi:10.1007/s00265-006-0285-y
- Ferreira, D.V, P.F. Cristaldo, M.L.C. Rocha, D.L. Santana, L. Santos, P.S.S. Lima & A.P.A. Araújo. 2018.** Attraction and vibration: effects of previous exposure and type of food resource in the perception of allocolonial odors in termites. *Ethology*, 124, 743–750.
- Gao, Q., M.J. Bidochka & G.J. Thompson. 2011.** Effect of group size and caste ratio on individual survivorship and social immunity in a subterranean termite. *Acta Ethologica*, 15(1), 55–63. doi:10.1007/s10211-011-0108-7
- Ghaly, A. & S. Edwards. 2011.** Termite damage to buildings: Nature of attacks and preventive construction methods. *Am. J. Eng. Applied Sci.*, 4: 187-200.
- Grace, J.K., R.J. Woodrow & R.J. Oshiro. 2009.** Expansive gallery systems of one-piece termites (Isoptera: Kalotermitidae). *Sociobiology* 54:37–44.
- Grassé, P. 1986.** Systématique et répartition géographique des termites. In “Termitologia, Vol. 3“. Masson, Paris. Pp 492 – 634.
- Grassé, P.P. 1949.** Ordre des Isoptères ou termites. In: Grassé, P.P. (ed.) *Traité de zoologie*. Paris: Masson, v.9, p. 408-544.
- Grassé, P.P. 1982.** *Termitologia*. Paris: Masson, v. 1, 676 p.
- Grassé, P. P, C. Noirot. 1947.** Le polymorphisme social du termite à cou jaune (*Calotermes flavicollis* F.). Les faux-ouvriers ou pseudergates et les mues régressives. *C R Acad Sci* 224:219–221
- Haifig, I., J.T. Lima, V. Janei, & A.M. Costa-Leonardo. 2017.** Effects of group size and starvation on survival of the Asian subterranean termite *Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Austral Entomology*, 57(3), 279–284. doi:10.1111/aen.12275

- Hall, P., & J.F.A. Traniello. 1985.** Behavioral bioassays of termite trail pheromones. *Journal of Chemical Ecology*, 11(11), 1503–1513.
- Hamilton, W.D. 1987.** Kinship, recognition, disease, and intelligence: constraints of social evolution. In: Itô Y, Brown JL, Kikkawa J (eds) *Animal societies: theories and facts*. Japan Sci. Soc. Press, Tokyo, pp 81–102
- Haverty, M.I. 1977.** The proportion of soldiers in termite colonies: a list and a bibliography (Isoptera). *Sociobiology* 2, 199±216.
- Hertel H., A. Hanspach & R. Plarre. 2011.** Differences in alarm responses in drywood and subterranean termites (Isoptera: Kalotermitidae and Rhinotermitidae) to physical stimuli. *J Insect Behav* 24:106–115.
- Holldobler B. & E. O. Wilson. 1990.** *The Ants*. Berlin: Springer-Verlag.
- Howse P.E. 1965.** On the significance of certain oscillatory movements of termites. *Insect Soc* 12:335–346.
- Ibrahim, B., & D. Adebote. 2012.** Appraisal of the Economic Activities of Termites: A Review. *Bayero Journal of Pure and Applied Sciences*, 5(1). doi:10.4314/bajopas.v5i1.16.
- Ibrahim, S.A., G. Henderson & H. J. Fei. 2003.** *Econ. Entomol.* 96, 461-467.
- Inward, D., G. Beccaloni & P. Eggleton. 2007.** Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. *Biology Letters*, 3(3), 331–335. doi:10.1098/rsbl.2007.0102.
- Ishikawa, Y. & T. Miura. 2012.** Hidden aggression in termite workers: plastic defensive behaviour dependent upon social context. *Animal Behaviour*, 83(3), 737–745. doi:10.1016/j.anbehav.2011.12.022
- Josens R.B. & F. Roces. 2000.** Foraging in the ant *Camponotus mus*: nectar-intake rate and crop filling depend on colony starvation. *J Insect Physiol* 46:1103–1110
- Junqueira L.K., E. Diehl. & E. Berti Filho. 2008.** Termites in Eucalyptus forest plantations and forest remnants: an ecological approach. *Bioikos* 22: 3-14.
- Krishna, K. & F.M. Weesner, 1969.** *Biology of Termites*. New York and London: Academic, 598p.
- Krishna, K., D. A. Grimaldi, V. Krishna & M. S. Engel. 2013.** Treatise on the Isoptera of the world. *The Bulletin of the American Museum of Natural History* 377: 1-2704.
- La Fage, J.P. & W.L. Nutting, 1978.** Nutrients dynamics of termites, pp. 165-232 in Brian, M. V., *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press, Cambridge. Lancher, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Rima.

- Lee, K. & T.G. Wood. 1971.** Termite and soils. London: Academic Press, 215p.
- Lee, K.E. & T.G. Wood. 1971.** Termites and Soils. Academic Press, London.
- Lima, J.K.A., E.L.D. Albuquerque, A.C.C. Santos, A.P. Oliveira, A.P.A. Araujo, A.F. Blank, M.F. Arrigoni-Blank, P.B. Alves, D.A. Santos & L. Bacci. 2013.** Biototoxicity of some plant EOs against the termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae). Ind. Crops Prod. 47, 246–251.
- Lima, J.T. & A.M. Costa-Leonardo. 2007.** Recursos alimentares explorados por cupins (Insecta: Isoptera). Biota Neotropica, 7 (2), 243-250.
- Lima, T. de A., E.V. Pontual, L.P. Dornelles, P.K. Amorim, R.A. Sá, L.C.B.B. Coelho, T.H. Napoleão & P.M.G. Paiva. 2014.** Digestive enzymes from workers and soldiers of termite *Nasutitermes corniger*. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 176, 1–8. doi:10.1016/j.cbpb.2014.07.001.
- Lüscher, M. 1952.** Untersuchungen über das individuelle Wachstum bei der Termite *Kaloterme flavicollis* Fabr. (Ein Beitrag zum Kastenbildungsproblem). Biol Zentralbl 71:529–543
- McMahan, E.A. 1962.** Laboratory studies of colony establishment and development in *Cryptotermes brevis* (Walker) (Isoptera: Kalotermitidae). Proceedings of the Hawaiian Entomological Society, 28, p. 145-153.
- Miramontes, O. & O. DeSouza. 1996.** The Nonlinear Dynamics of Survival and Social Facilitation in Termites. Journal of Theoretical Biology, 181(4), 373–380. doi:10.1006/jtbi.1996.0138
- Modlmeier, A.P., S. Foitzik & I. Scharf. 2013.** Starvation endurance in the ant *Temnothorax nylander* depends on group size, body size and access to larvae. Physiol Entomol 38:89–94
- Nalepa, C.A. 1994.** Nourishment and the origin of termite eusociality. In: Hunt, J.H., Nalepa, C.A. (eds.) Nourishment and Evolution in Insect Society. New Delhi: Oxford & IBH, p. 57-104.
- Nobre, T. & L. Nunes. 2001.** Preliminary Assessment of the Termite Distribution in Portugal. Silva Lus., Lisboa, v. 9, n. 2, p. 217-224. dez. 2001. Disponível em <http://www.scielo.mec.pt/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S087063522001000200009&lng=pt&nrm=iso>. acessos em: 24 de maio 2020.
- Noirot, C. 1970.** The nests of termites. In: Krishna, K., Weesner, F.M. (eds.), Biology of termites, v. 2. New York: Academic Press, p. 73-125.
- Noirot, C., & J. P. E. C. Darlington. 2000.** Termite Nests: Architecture, Regulation and Defence. Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology, 121–139.

- Noirot, C., & J.M. Pasteels. 1987.** Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. *Experientia*, 43(8), 851–860. doi:10.1007/bf01951642.
- Nowak, M. A., C.E. Tarnita & E.O. Wilson. 2010.** The evolution of eusociality. *Nature*, 466(7310), 1057–1062. doi:10.1038/nature09205.
- Nutting, W. L. 1969.** Flight and colony foundation. Pp 233-282. In K. Krishna and F. M. Weesner. *Biology of termites. Volume I.* Academic Press, Londres e Nova York. p. 598.
- Ozaki, M., A. Wada-Katsumata, K. Fujikawa, M. Iwasaki, F. Yokohari, Y. Satoji, T. Nisimura & R. Yamaoka. 2005.** Ant nestmate and non-nestmate discrimination by a chemosensory sensillum. *Science* 309:311–314.
- Pearce, M.J. 1997.** *Termites: Biology and Pest Management.* New York and London: Library of Congress Cataloging-in-Publication Data. p. 54.
- Pringle, R.M., D.F. Doak, A.K. Brody, R. Jocqué & T.M. Palmer. 2010.** Spatial pattern enhances ecosystem functioning in an African savanna. *PLoS Biol.* 8, e1000377.
- Quarcoo, F.Y., A.G. Appel, & X.P. Hu. 2010.** Descriptive study of non-repellent insecticide-induced behaviors in *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 55.
- Radek, R. 1999.** Flagellates, bacteria and fungi associated with termites: diversity and function in nutrition. *Ecotropica* 5:183– 196.
- Roisin, Y., C. Everaerts, J.M. Pasteels & O. Bonnard. 1990.** Caste-dependent reactions to soldier defensive secretion and chiral alarm/recruitment pheromone in *Nasutitermes princeps*. *J Chem Ecol* 16:2865–2875.
- Rojas, M.G. & J.A. Morales-Ramos. 2004.** Disruption of Reproductive Activity of *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae) Primary Reproductives by Three Chitin Synthesis Inhibitors. *Journal of Economic Entomology*, 97(6), 2015–2020. doi:10.1093/jee/97.6.2015.
- Rosengaus, R. B., A.B. Maxmen, L.E. Coates & J.F.A. Traniello. 1998.** Disease resistance: a benefit of sociality in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termitidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 44(2), 125–134.
- Rouland-Lefèvre, C. 2010.** Termites as Pests of Agriculture. *Biology of Termites: a Modern Synthesis*, 499–517.
- Rust, M. K., & N.-Y. Su. 2012.** Managing Social Insects of Urban Importance. *Annual Review of Entomology*, 57(1), 355–375. doi:10.1146/annurev-ento-120710-100634.
- Sacramento, J.J.M., P.F. Cristaldo, D.L. Santana, J.S. Cruz, B.V.S. Oliveira, A.T. Santos & A.P.A. Araújo. 2020.** Beyond defense: soldiers in the termite

Nasutitermes corniger (Termitidae: Nasutitermitinae) increase the resource exploitation efficiency. Behavioural Process. In press.

- Santos, A.M. 2016.** Filogeografia de *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae) na região Neotropical. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”. São José do Rio Preto, 72p.
- Santos, C.A., O. DeSouza & R.N.C. Guedes. 2004.** Social facilitation attenuating insecticide-driven stress in termites (Isoptera: Nasutitermitinae). Sociobiology 44: 539-545.
- Santos, C.A., O. DeSouza & R.N.C. Guedes. 2007.** Social Facilitation and lipid metabolism in termites (Insecta: Isoptera). Sociobiology 50:183-187
- Scheffrahn R.H., H.H. Hochmair, W.H. Kern Jr, J. Warner, J. Krecek, B. Maharajh, B.J. Cabrera & R. Hickman. 2014.** Targeted elimination of the exotic termite, *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), from infested tracts in southeastern Florida. Int J Pest Manage 60:9–21.
- Scheffrahn, R.H., B.J. Cabrera, W.H. Kern Jr & N.-Y. Su. 2002.** *Nasutitermes costalis* (Isoptera: Termitidae) in florida: first record of a non-endemic establishment by a higher termite. Florida Entomologist 85(1), 273-275.
- Scheffrahn, R.H., J. Krecek, A.L. Szalanski & J.W. Austin. 2005.** Synonymy of Neotropical Arboreal Termites *Nasutitermes corniger* and *N. costalis* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), with Evidence from Morphology, Genetics, and Biogeography. Annals of the Entomological Society of America, 98(3), 273–281. doi:10.1603/0013-8746(2005)098[0273:sonatn]2.0.co;2.
- Schmid-Hempel P. 1998.** Parasites in Social Insects. Princeton, NJ: Princeton Univ. Press. insect systems. 409 pp.
- Schmid-Hempel, P. 2011.** Evolutionary parasitology: the integrated study of infections, immunology, ecology, and genetics. Oxford University Press, Oxford
- Shelton, T.G. & J.K.J. Grace. 2003.** Econ. Entomol. 96, 456-460. status. J Appl Entomol 126:355–365.
- Shibao, H. 1998.** Social structure and the defensive role of soldiers in a eusocial bamboo aphid, *Pseudoregma bambucicola* (Homoptera: Aphididae): A test of the defence-optimization hypothesis. Researches on Population Ecology, 40(3), 325–333. doi:10.1007/bf02763464.
- Shimizu, S. & M. Yamaji. 2003.** Effect of density of the termite, *Reticulitermes speratus* Kolbe (Isoptera: Rhinotermitidae), on the susceptibilities to *Metarhizium anisopliae*. Applied Entomology and Zoology, 38(1), 125–130. doi:10.1303/aez.2003.125
- Silva, V.S.G. 2008.** Comportamento de forrageamento de *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: termitidae) e sua ocorrência em áreas urbanas. Tese de

Doutorado. Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro. Rio de Janeiro, 120p.

- Smith, S.M., A.J. Beattie, D.S. Kent & A.J. Stow. 2009.** Ploidy of the eusocial beetle *Austroplatypus incompertus* (Schedl) (Coleoptera, Curculionidae) and implications for the evolution of eusociality. *Insectes Sociaux*, 56(3), 285–288. doi:10.1007/s00040-009-0022-4.
- Song, D., X.P. Hu, & N.Y. Su. 2006.** Survivorship, cannibalism, body weightloss, necrophagy, and entombment in laboratory groups of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* under starvation (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 47:27–39
- Springhetti, A. 1990.** Nest digging of *Kalotermes flavicollis* (Fabr.) (Isoptera Kalotermitidae) by groups of different numbers of pseudergates. *Ethol. Ecol. Evol.* 2: 165–173.
- Su, N.Y. & J.P. La Fage. 1986.** Effects of starvation on survival and maintenance of soldier proportion in laboratory groups of the Formosan subterranean termite, *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ann Entomol Soc Am* 79:312–316
- Su, N.Y. & R.H. Scheffrahn. 2000.** Termites as pests of buildings. In: Abe, T., Bignell, D.E., Higashi, M. (Eds.), *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. Kluwer, Boston.
- Su, N.-Y., M. Tamashiro, J.R. Yates & M.I.J. Haverty. 1982.** *Econ. Entomol.* 75, 188–193.
- Thorne, B.L. 1982.** Polygyny in termites: multiple primary queens in colonies of *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Isoptera: Termitidae). *Insectes Sociaux*, 29(1): 102–117.
- Thorne, B.L. 1984.** Polygyny in the neotropical termite *Nasutitermes corniger*: life history consequences of queen mutualism. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14, 117–136. doi:10.1007/BF00291903.
- Traniello, J.F.A. & R.H. Leuthold. 2000.** Behavior and ecology of foraging in termites. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M (eds) *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Kluwer Academic Publishers, London, pp 141–168.
- Traniello, J.F.A. 1981.** Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: Soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 78 (3):1976–1979.
- Traniello, J.F.A., R.B. Rosengaus & K. Savoie. 2002.** The development of immunity in a social insect: evidence for the group facilitation of disease resistance. *Proc Natl Acad Sci U S A* 99: 6838–6842.

- Traniello, J.F.A., R.B. Rosengaus & K. Savoie. 2002.** The development of immunity in a social insect: Evidence for the group facilitation of disease resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(10), 6838–6842. doi:10.1073/pnas.102176599
- Traniello, J.F.A., R.B. Rosengaus, & K. Savoie. 2002.** The development of immunity in a social insect: Evidence for the group facilitation of disease resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(10), 6838–6842. doi:10.1073/pnas.102176599
- Ugelvig, L.V. & S. Cremer. 2007.** Social Prophylaxis: Group Interaction Promotes Collective Immunity in Ant Colonies. *Current Biology*, 17(22), 1967–1971. doi:10.1016/j.cub.2007.10.029
- Upadhyay, R.K. 2013.** Effects of plant latex based anti-termite formulations on Indian white termite *Odontotermes obesus* (Isoptera: Odontotermitidae) in sub-tropical high infestation areas. *Open J. Anim. Sci.* 3:281-294.
- Vargo, E.L. & C. Husseneder. 2010.** Genetic Structure of Termite Colonies and Populations. *Biology of Termites: an Modern Synthesis*, 321–347. doi:10.1007/978-90-481-3977-4_12.
- Vasconcellos, A. & M.V. Ernesto. 2015.** Térmitas (Isoptera) da Reserva Biológica de Pedra Talhada. In: Studer, A., L. Nusbaumer & R. Spichiger (Eds.). *Biodiversidade da Reserva Biológica de Pedra Talhada (Alagoas, Pernambuco - Brasil)*. Boissiera 68: 243-249.
- Vasconcellos, A. 2003.** Ecologia e biodiversidade de cupins (Insecta, Isoptera) em remanescentes de Mata Atlântica do nordeste brasileiro. Tese de doutorado em Ciências biológicas (zoologia), Universidade Federal da Paraíba.
- Warnecke, F., P. Luginbühl, N. Ivanova, M. Ghassemian, T.H. Richardson, J.T. Stege, M. Cayouette, A.C. McHardy, G. Djordjevic, N. Aboushadi, R. Sorek, S.G. Tringe, M. Podar, G.H. Martin, V. Kunin, D. Dalevi, J. Madejska, E. Kirton, D. Platt, E. Szeto, A. Salamov, K. Barry, N. Mikhailova, N.C. Kyrpides, E.G. Matson, E.A. Ottesen, X. Zhang, M. Hernández, C. Murillo, L.G. Acosta, I. Rigoutsos, G. Tamayo, B.D. Green, C. Chang, E.M. Rubin, E.J. Mathur, D.E. Robertson, P. Hugenholtz & J.R. Leadbetter. 2007.** Metagenomic and functional analysis of hindgut microbiota of a wood-feeding higher termite. *Nature*, 450(7169), 560–565. doi:10.1038/nature06269.
- Watson, J.A.L., & E.A. McMahan. 1978.** Polyethism in the australian harvester Termite *Drepanotermes* (Isoptera, Termitinae). *Insectes Sociaux*, 25(1), 53–62.
- Wilson, E.O. & Holldobler, B. 2005.** Eusocialidade: origem e consequências. *Anais da Academia Nacional de Ciências*, 102 (38), 13367–13371. doi: 10.1073 / pnas.0505858102.
- Wilson, E.O. 1971.** *The Insect Societies*. Cambridge, Massachusetts, and London, England: The Belknap Press of Harvard University Press.

- Wilson, E.O. 1980.** Sociobiology. (The abridged edition). Harvard: Belknap Press.
- Wilson, E.O. 1980.** Sociobiology. The abridged edition. Harvard: Belknap Press.
- Wilson, E.O. 2013.** A conquista social da Terra - Tradução Ivo Korytovski — 1ª ed. — São Paulo: Companhia das Letras.
- Wilson-Rich, N., M. Spivak, N.H. Fefferman & P.T. Starks. 2009.** Genetic, Individual, and Group Facilitation of Disease Resistance in Insect Societies. Annual Review of Entomology, 54(1), 405–423. doi:10.1146/annurev.ento.53.103106.093301
- Woodrow, R.J. & J.K. Grace. 2008.** Termite control from the perspective of the termite: a 21st century approach. In: Schultz TP, Militz H, Freeman MH, Goodell B, Nicholas DD (eds) Development of commercial wood preservatives: efficacy, environmental and health issues. ACS symposium series 982. American Chemical Society, Oxford University Press, USA.
- Yanagawa, A. & S. Shimizu. 2006.** Resistance of the termite, *Coptotermes formosanus* Shiraki to *Metarhizium anisopliae* due to grooming. BioControl, 52(1), 75–85. doi:10.1007/s10526-006-9020-x
- Yanagawa, A., F. Yokohari & S. Shimizu. 2009.** The role of antennae in removing entomopathogenic fungi from the cuticle of the termite, *Coptotermes formosanus*. J Insect Sci 9:6.
- Zajonc, R.B. 1995.** Social facilitation. Science 149:269-274.

CAPÍTULO 2

GROUP SIZE AND SOLDIERS AFFECTING TOLERANCE TO NEONICOTINOID
INSECTICIDE IN A NASUTE TERMITE SPECIES*

SARA Y. M. WATANABE^{1,2}, LARISSA F. FERREIRA^{1,2}, MARÍLIA R. P. DA
CRUZ^{1,2}, ANA PAULA A. ARAÚJO³, OG DESOUSA⁴ & PAULO F. CRISTALDO^{1,2,*}

¹Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal Rural de
Pernambuco, Recife, PE, Brasil

²Laboratório de Insetos Sinantrópicos, Departamento de Agronomia, Universidade
Federal Rural de Pernambuco, Recife, PE, Brasil

³Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de
Sergipe. São Cristóvão, SE, Brasil

⁴Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Departamento de Entomologia,
Universidade Federal de Viçosa

* Watanabe, S.Y.M., Ferreira, L.F., Cruz, M.R.P., Araújo, A.P.A., DeSouza, O. & Cristaldo, P.F. Group size and soldiers affecting tolerance to neonicotinoid insecticide in a nasute termite species (Termitidae: Nasutitermitinae). To be submitted.

GROUP SIZE AND SOLDIERS AFFECTING TOLERANCE TO NEONICOTINOID INSECTICIDE IN A NASUTE TERMITE SPECIES

ABSTRACT – The survivorship of social insects is known to increase with group size, even in situations of stress, such as starvation and exposition to entomopathogenic fungi and insecticides. However, in termites, previous studies have been conducted only with workers group. In *Nasutitermes* species, the role of soldiers in the termite colonies goes beyond the nest defense. Soldiers improve the decision-making by an efficient trade-off between exploration and exploitation of food resources. Here, we evaluated the effect of group size and presence of soldiers on exposure to sublethal doses of the insecticide imidacloprid in *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae). For this, survival bioassays were conducted with termite groups with and without soldiers in different sizes (two, six, 10, 14, 22, 26, 30 and 60), exposed and non-exposed to insecticide. In general, the survivorship of termite increases linearly with group size. However, the survival of groups with soldiers was significantly higher only in groups exposed to insecticide. Our results demonstrate that soldiers can help to increase the tolerance of termite groups to the insecticide. The size of group and social context can, therefore, modulate behavioral and physiological responses that enhance the ability to survive under stressful situations.

KEY WORDS: imidacloprid, social facilitation, survivorship

TAMANHO DO GRUPO E SOLDADOS AFETANDO A TOLERÂNCIA AO INSETICIDA NEOCOTINOIDE EM UMA ESPÉCIE DE CUPIM NASUTO

RESUMO – – A sobrevivência de insetos sociais é conhecida por aumentar com o tamanho do grupo, mesmo em situações de estresse, tais como fome e exposição a fungos entomopatogênicos e inseticidas. Entretanto, em cupins, os estudos anteriores foram conduzidos apenas com grupos de operários. Em espécies de *Nasutitermes*, o papel dos soldados nas colônias vai além da defesa. Os soldados auxiliam nas tomadas de decisão por meio de um eficiente *trade-off* na exploração de fontes de recurso. Aqui, nós avaliamos o efeito do tamanho do grupo e da presença de soldados na exposição a doses subletais do inseticida imidacloprido em *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae). Para isto, bioensaios de sobrevivência foram conduzidos com grupos de cupins com e sem soldados em diferentes tamanhos (dois, seis, 10, 14, 22, 26, 30 e 60), expostos e não expostos ao inseticida. Em geral, a sobrevivência dos cupins aumentou linearmente com o tamanho do grupo. No entanto, a sobrevivência de grupos com soldados foi significativamente maior apenas em grupos expostos ao inseticida. Nossos resultados demonstram que soldados podem ajudar aumentando a tolerância de grupos de cupins ao inseticida. O tamanho do grupo e o contexto social podem, portanto, modular as respostas comportamentais e fisiológicas de modo a aumentar a capacidade de sobrevivência sob situações de estresse.

PALAVRAS-CHAVE: imidacloprido, facilitação social, contexto social, sobrevivência

Introduction

Eusociality, behavior in which some individuals reduce their own reproductive success to increase the reproductive success of related individuals, is the most advanced form of social organization (Wilson 1971; Nowak *et al.* 2010). In insects, eusociality is observed in all species of termites and ants, as well as in some species of bees, wasps, thrips, aphids, and beetles (Shibao 1998; Chapman *et al.* 2000; Wilson & Hölldobler 2005; Smith *et al.* 2009). Eusocial insects are the most successful group of insects in terrestrial environments (Wilson 1990). Termites and ants, for example, represent more than half of the insect biomass on the planet, although they account for only 2% of the approximately 9 million species of insects known worldwide (Wilson & Hölldobler 2005). Much of the evolutionary and ecological success of these groups are due to group life, which involves organization, specialization and cooperation supported by an efficient communication system and a range of complex behaviors (Wilson & Hölldobler 2005; Nowak *et al.* 2010; Wilson 2013).

A series of evidences have been shown that the answer to the emergence and maintenance of eusociality is related to the benefits of living in group. Eusocial insects benefit a lot from sociality compared to solitary insects. They can collectively perform caring, search for food and defense, which improves the survival of all group members. In addition, eusocial insects have enhanced and disseminated complex behaviors among nestmates, so patterns not found in solitary insects have developed over time, being one of the most basic forms of social facilitation (Miramontes & DeSouza 1996). Alport (1924) coined the term “social facilitation” to describe the increase in a given movement or behavior just by seeing or hearing other individuals performing the same action. Also

defined as common patterns of behavior initiated or increased when in the presence or action of other animals (Zajonc 1965; Wilson 1980).

Social facilitation can be found in several species of invertebrates, such as crab (Kurta 1982), centipedes (Hosey *et al.* 1985), scorpions (El Bakary & Fureau-Braesch 1987), wasps (Fowler 1992; Reid *et al.* 1995), bees (Grassé & Chauvin 1994), ants (Hamilton 2010; Nascimento *et al.* 2012), beetles (Novais *et al.* 2018), cockroaches (Sitja *et al.* 2018; Neider *et al.* 2019), and lepidopterans (Jayanthi *et al.* 2020). In termites, studies on social facilitation are mainly associated with the effect of the group on the survival of individuals in stressful situations, such as food deprivation (Miramontes & DeSouza 1996, Haifig *et al.* 2017), pathogen infection (Rosengaus *et al.* 1998) and insecticide poisoning (DeSouza *et al.* 2001, Santos *et al.* 2004). These studies have been shown in common the longest survival time as the number of individuals per group increases. In a study conducted by DeSouza *et al.* (2001), survivorship of termites under poisoning conditions increases until the number of individuals in the group is considered optimal and then, it presents a decrease in the mean time to death.

On the other hand, the response of eusocial groups, such as behavior and survival, can be influenced by the social context. That is, individuals can change their behavior according to the situation to which they are exposed. Ishikawa & Miura (2012) demonstrated, for instance, that termite aggression levels can change according to the exposed situation and the identity of caste present in the bioassays. Although termite soldiers are a defensive caste, recent studies have been demonstrated the role of this caste in other colony activities, mainly in the phylogenetic derived species (*i.e.* Nasutitermitinae subfamily) (Casarin *et al.* 2008; Almeida *et al.* 2016; Sacramento *et al.* 2020).

Although it is already known the benefits of group life to increased survival, such studies were carried out only with worker caste, disregarding a possible effect of soldiers. Thus, this study aimed to evaluate the effects of group size and presence of soldiers on the group survival of a nasute termite species under poisoning by insecticide. Specifically, we tested the hypothesis that groups of *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) (Termitidae: Nasutitermitinae) exposed to the neonicotinoid insecticide imidacloprid increase their survivorship under optimal size and in the presence of soldiers compared to nasute termite groups in uncrowded and crowded conditions and without the presence of soldiers (see Fig. 1).

Material and Methods

Ethics statement. Permits for termite collection were issued by ICMBio-IBAMA (#47652). No specific permits were required for the described studies undertaken in the laboratory with a non-endangered or protected species.

Termite collection. Arboreal nests of *N. corniger* ($N=6$) were collected at the *campus* SEDE of the Federal Rural University of Pernambuco (UFRPE) ($8^{\circ}04'03''S$ e $34^{\circ}55'00''O$), located in the municipality of Recife, Pernambuco, Brazil. The climate in the region is characterized as tropical dry and wet (Aw), according to Köppen system, with an average annual temperature around $25,8^{\circ}C$ and an average annual rainfall of 1,804 mm (Climate-data 2020).

Nests with active and health colonies were collected and taken to Laboratory of Synanthropic Insects– UFRPE. In the laboratory, colonies were placed separately in plastic boxes (50 cm diameter x 20 cm height), which were kept closed and under controlled

conditions (25 ± 2 °C, $70\pm 5\%$ R.H., and darkness). Individuals from the collected colonies were used in the bioassays within 24 hours after collection.

The specimens were identified based on the current literature (Constantino 2002) and through comparison with the material deposited at the Museum of Termitology of the Laboratory of Synanthropic Insects – UFRPE.

Survival bioassays. Survival bioassays were conducted to check whether group size and the presence of soldiers in the group affect the survivorship of nasute termites non-exposed and exposed to insecticide. The insecticide used was the neonicotinoid imidacloprid, in the form of granules dispersed in water (700 g a.i/kg), commercially purchased from Bayer CropScience® (São Paulo, Brazil). The control consisted of acetone solvent (Panreac, UV-IR-HPLC-GPC PAI-ACS, 99.9%), the compound utilized to dilute the insecticide in laboratory experiments.

Termites were extracted from each collected colony and arbitrarily placed into groups, with and without the presence of soldiers, of different sizes (two, six, 10, 14, 22, 26, 30 and 60 individuals). In the group with soldiers, the soldier proportion was 30% to represent the natural proportion of soldiers in *N. corniger* colonies (Haverty, 1977). For each combination of group size $\times$ with or without soldiers, three replicates were performed for each of the six colonies tested per treatment (insecticide and control), totaling 576 experimental units. The mean value of three replicates/nest were then used in the statistical analyses.

Survival bioassays were conducted in Petri dishes ($\varnothing$ 6 cm $\times$ 2 cm [height]) covered with a filter paper. In the insecticide treatment, the lethal dose to kill 50% of the population (LD_{50} ; 139 μ L) was applied directly to the filter paper using a Hamilton® micro-syringe. The LD_{50} was obtained in a previous bioassay showed in SM01. In the

control, the same amount of acetone was applied to the filter paper. After evaporation of the substances, the termite groups were placed in the Petri dishes. Each Petri dish was closed and kept under controlled conditions (25 ± 2 °C, $70\pm 5\%$ R.H., and darkness). The quantification of dead individuals was performed at 15-minute intervals until completing two hours of observation and then one-hour intervals until the death of all individuals.

Statistical Analyses. To check whether the survivorship of *N. corniger* (y -var) was affected by group size (x_1 -var) and presence of soldiers (x_2 -var), data were initially submitted to censored survival analysis using Weibull error distribution to obtain the mean time to death. The mean time to death of all individuals in the Petri dish was calculated to the nests submitted to each combination of treatments. Then, data were submitted to Generalized Linear Modelling (GLM) followed by residual analyses to check the suitability of error distribution choose and model used. Independent tests were performed for each treatment (control and insecticide).

All statistical analyses were performed in the R statistical software. Model simplification, when necessary, occurred through the extraction of non-significant explanatory variables ($P > 0.05$).

Results

As expected, *N. corniger* groups non-exposed to insecticides (control) survival longer compared to termite groups exposed to insecticide. The mean time to death in termite groups non-exposed to insecticide was 3,446 min., varying from 1,884 to 5,835 min. In the *N. corniger* groups exposed to imidacloprid, the mean time to death was 1,925 min., varying from 923 min to 3,091 min.

The mean time to death of termites non-exposed to insecticide was significantly affected by group size ($F_{1,94} = 19.31$; $P = 0.001$); however, there were no significant effect of presence of soldiers ($F_{1,93} = 0.035$; $P = 0.85$) nor the interaction between group size and presence of soldiers ($F_{1,92} = 0.007$; $P = 0.92$) (Table 1). The survivorship of *N. corniger* groups non-exposed to insecticide increased linearly with group size (Fig. 2A). Interestingly, the mean time to death of *N. corniger* groups exposed to insecticides was significantly affected by group size ($F_{1,94} = 15.69$; $P = 0.001$) and presence of soldiers ($F_{1,93} = 16.40$; $P = 0.001$); however, there was no significant effect of the interaction between group size and presence of soldiers ($F_{1,92} = 0.49$; $P = 0.48$) (Table 1). The survivorship of *N. corniger* groups exposed to insecticides increase linearly with group size; and groups with soldiers survived longer than groups without the presence of soldiers (Fig. 2B).

Cannibalism was not observed during the bioassays in both non-exposed and exposed to insecticides groups. A high number of vibratory movements in groups exposed to insecticides compared to non-exposed to insecticide was observed during bioassays (data not shown).

Discussion

In the present study, we investigated how the size of group and the presence of soldiers can affect the survivorship of a nasute termite species exposed to insecticide. In general, our results showed that group size increases the mean time to death of termites in groups non-exposed and exposed to insecticides (Fig. 2A-2B). However, we demonstrated, for the first time, that presence of soldiers in *N. corniger* groups exposed to insecticides increases the survivorship compared to termite groups without the presence of soldiers (Fig. 2B).

The positive effect of group size in the survivorship of *N. corniger* groups, non-exposed and exposed to insecticides, suggest that social facilitation can be a mechanism enhancing termite survival. In fact, social facilitation seems to be a common phenomenon increasing survivorship in termite species (see Grassé and Chauvin, 1944; Springhetti, 1990; Mishra & Singh, 1978; Lenz & Williams, 1980; Miramontes & DeSouza, 1996). Social interaction emerged from social facilitation seems to be also effective in deleterious actions of stresses such as starvation, diseases and poisoning by insecticide. That is, larger groups promote a high frequency of encounters and, consequently, a high number of positive behaviors (*e.g.* grooming, tropholaxis), which help to relieve stress. This hypothetical mechanism remains to be investigated but it was already used to explain the similar pattern in other termite species (DeSouza *et al.* 2001; Santos *et al.* 2004).

The longer survivorship in large groups under stress was already reported in the literature (Miramontes & DeSouza 1996, Rosengaus *et al.* 1998, Traniello *et al.* 2002, Shimizu & Yamaji 2003; Oliveira & Araújo, 2019). For *N. corniger*, Oliveira & Araújo (2019) demonstrated that survivorship of groups under starvation increase linearly with group size. However, for *Cornitermes cumulans* (Termitidae, Symtermitinae), DeSouza *et al.* (2001) and Santos *et al.* (2004) demonstrated that survival in poisoned termites depended on the number of individuals in the group, presenting a peak at a density around 8 individuals/test tube (called as '*optimal density*'). It is important to highlight those experiments with *C. cumulans* were carried out in test tubes instead of Petri dishes, which may explain the differences in the results.

The positive effect of soldiers in the survivorship of *N. corniger* groups exposed to insecticides compared to groups without soldiers can be related with behavioral and/or physiological mechanisms triggered by soldier caste (Fig. 3). Behaviorally, it is possible to hypothesize that soldiers perceive the presence of the toxic compounds alerting their

nestmates through vibratory movements (Fig. 3A). Such alert triggered by soldiers could provoke: (1) an increase in the number of grooming among individuals in the group (Fig. 3B); or (2) an increase in the number of grooming directed at soldiers (Fig. 3C). Imidacloprid acts both by ingestion and by contact, and sublethal doses of the compound impair mobility in termites. (Thorne & Breisch 2001, Rao *et al.* 2004). When soldiers perceive the presence of the insecticide, they initiate vibratory behaviors that, possibly, stimulate grooming to eliminate the toxic compounds present on the exoskeleton surface.

In both scenarios, it would reduce the toxic effect of the insecticide increasing the survival of groups with soldiers (Fig. 2 and Fig. 3E). In fact, during bioassays was possible to perceive a high number of vibration movements in groups exposed to insecticides, which was not observed among termite groups non-exposed to insecticides (control). Alarm behavior triggered by soldiers after detecting the presence of entomopathogenic fungus was reported in the termite *Zootermopsis angusticollis* (Rosengaus *et al.* 1999). Recently, Cristaldo *et al.* (2015) showed that termites can inform their nestmates through alarm communication about different threats. Thus, it is possible that termites were also able to inform their nestmates about presence of insecticides through alarm communication.

Another possibility to explain the longer survival in termite groups with soldiers is related to physiological mechanism. It is possible that soldier caste presents a higher activity of enzymes capable of detoxifying the insecticide from their bodies compared with workers (Fig. 3D), which would also increase the survival of groups with soldiers. In *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae), Dahlgren *et al.* (2012) showed different susceptibility of enzymes from castes exposed to insecticides. According to authors, queens are up to 54 times more tolerant than workers. This hypothetical scenario is open to be investigated in future studies.

In termite colonies, the main role of soldier caste is defense; however, in the last years, a series of studies have been shown that role of soldiers in termite societies goes beyond defense. In *N. aff. coxipoensis*, soldiers have been observed helping in foraging by exploring new sites and recruiting soldiers and workers, as well as carrying out their basic defensive task by escorting the workers (Almeida et al. 2016). Groups of *N. corniger* with soldiers showed to improve the foraging decisions throughout a more efficient balance between exploitation and exploration of food resources (Sacramento *et al.* 2020). The presence of soldiers also improved the performance of workers, strengthening collective responses in groups of *C. cumulans* (Castiblanco *et al.* 2022). When exposed to pathogens, groups with soldiers of *Reticulitermes flavipes* showed a greater survival compared to groups without soldiers (Gao *et al.* 2011). Soldier caste also seems to contribute to improve the social immunity of *N. corniger* groups exposed to entomopathogenic fungus (Ferreira *et al.*, *in preparation*). The presence of soldiers also modulates the aggressive behavior of other castes according to the social context in groups of *Hodotermopsis sjostedti* (Ishikawa & Miura 2012). Thus, soldiers, in addition to their defensive functions, play an important role in decision-making, survival and behavior in termite colonies. The results of the present study show once again the importance of soldiers in termite colonies, reinforcing that the role of this caste is not limited to physically defending the colony. The greater survival in groups with soldiers suggests that this caste decreases the group's susceptibility to insecticide.

Our results suggest that the defense capacity of soldiers in *N. corniger* colonies may be beyond the usually known physical defense and may act by increasing the group's tolerance capacity to harmful agents, such as insecticide. This information can be directly used to think the forms of handling with termite pests, since soldiers seem to inform the presence of the insecticide and activate a defense that increases the tolerance of

individuals in the colony to insecticides. Future studies can be carried out to assess how termite behavior is modulated when exposed to insecticides in groups with and without soldiers during resource selection.

Acknowledgment

This study was partially funded by the National Council of Technological and Scientific Development (CNPq), the Foundation for Research of the State of Pernambuco (FACEPE), and Brazilian Federal Agency for the Support and Evaluation of Graduate Education (CAPES-PROEX). SYMW is supported with a scholarship from CNPq. LFF is supported with a scholarship from CAPES. MRPC is supported with a scholarship from FACEPE. Research Fellowships from CNPq are held by APAA (PQ 311310/2018-4), ODS (PQ 307990/2017-6) and PFC (PQ 310395/2019-4).

References

- Allport, F. H. 1924.** Response to social stimulation in the group. In F. H. Allport (Ed.), *Social psychology* (pp. 260–291). Hillsdale, NJ: Erlbaum
- Almeida, C. S., P. F. Cristaldo, D. F. Florencio, N. G. Cruz, A. A. Santos, A. P. Oliveira, A. S. Santana, E. J. M. Ribeiro, A.P.S. Lima, L. Bacci & A. P. A. Araújo. 2016.** Combined foraging strategies and soldier behaviour in *Nasutitermes* aff. *coxipoensis* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae). *Behavioural Processes*, 126, 76–81. doi:10.1016/j.beproc.2016.03.006
- Casarin, F.E., A.M. Costa-Leonardo & A. Arab. 2008.** Soldiers initiate foraging activities in the subterranean termite, *Heterotermes tenuis*. *Journal of Insect Science*, 8, 455-462. doi:10.1673/031.008.0201
- Castiblanco, J., P.F. Cristaldo, L.R. Paiva & O. DeSouza. Submitted. 2022.** Social context modulates scale-free movements in a social insect. *Journal of Theoretical Biology*, 542, 111106. doi: 10.1016/j.jtbi.2022.111106

- Chapman, T. W., B. J. Crespi, B. D. Kranz & M. P. Schwarz. 2000.** High relatedness and inbreeding at the origin of eusociality in gall-inducing thrips. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(4), 1648–1650. doi:10.1073/pnas.020510097.
- Climate-data.org. 2021.** Available in <https://pt.climate-data.org/america-do-sul/brasil/pernambuco/recife-5069/#climate-table>. Accessed in 07/11/2021.
- Constantino, R. 2002.** An illustrated key to neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. *Zootaxa*, 67(1), 1. doi:10.11646/zootaxa.67.1.1.
- Cristaldo, P.F., V. Jandak, K. Kotalova, V.B. Rodrigues, M. Brothnek, O. Jiricek & J. Sobotnik. 2015.** The nature of alarm communication in *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae): the integration of chemical and vibroacoustic signals. *Biology Open*, 4(12), 1649–1659.
- Dahlgren, L., R. M. Johnson, B. D. Siegfried & M. D. Ellis. 2012.** Comparative Toxicity of Acaricides to Honey Bee (Hymenoptera: Apidae) Workers and Queens. *Journal of economic entomology*. 105. 1895-902. 10.1603/EC12175.
- DeSouza, O., O. Miramontes, C. A. Santos & D. L. Bernardo. 2001.** Social facilitation affecting tolerance to poisoning in termites (Insecta, Isoptera). *Insectes Sociaux*, 48(1), 21–24. doi:10.1007/pl00001739
- El Bakary, Z. & S. Fuzeau-Braesch. 1987.** Mise en évidence d'un effet du groupement sur la survie des pullus du Scorpion. *C.R. Soc. Biol.* 181, 502-505.
- Ferreira, L.F., C.C. Moreira, C.R. Silva, R.E.C. Santos & P.F. Cristaldo. In Preparation.** Soldiers contribute to improve social immunity in a nasute termite species exposed to entomopathogenic fungus.
- Fowler, H. G. 1992.** Social facilitation during foraging in *Agelaia* (Hymenoptera: Vespidae) *Naturwissenschaften* 79, 424.
- Gao, Q., M. J. Bidochka & G. J. Thompson. 2011.** Effect of group size and caste ratio on individual survivorship and social immunity in a subterranean termite. *Acta Ethologica*, 15(1), 55–63. doi:10.1007/s10211-011-0108-7
- Grassé, P. P. & R. Chauvin, R. 1944.** L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'insectes. *Rev.Sci.* 82, 461-464.
- Haifig, I., J. Lima, V. Janei & A. Costa-Leonardo. 2017.** Effects of group size and starvation on survival of the Asian subterranean termite *Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Austral Entomology*. 57. 10.1111/aen.12275.
- Hamilton, C., B. T. Lejeune & R. B. Rosengaus. 2010.** Trophallaxis and prophylaxis: social immunity in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus*. *Biology Letters*, 7(1), 89–92. doi:10.1098/rsbl.2010.0466
- Hamilton, W. D. 1964.** The genetical evolution of social behavior I & II. *J. Theor. Biol.* 7:1–52

- Hamilton, W. D. 1972.** Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Ann. Rev. Ecol. System.* 3:193–232
- Hosey, G. R., M. Wood, R. J. Thompson & P. L. Druck. 1985.** Social facilitation in a "non-social" animal, The centipede *Lithobius forficatus*. *Behavioural Processes* 10, 123-130.
- Ishikawa, Y. & T. Miura. 2012.** Hidden aggression in termite workers: plastic defensive behaviour dependent upon social context. *Animal Behaviour*, 83(3), 737–745. doi:10.1016/j.anbehav.2011.12.022
- Jayanthi, P. D. K., V. Kempraj & M. A. Ravindra. 2020.** Lepidopteran Webber, *Orthaga exvinacea* Oviposits Amidst Conspecific Colonies: A Social Facilitation Gone Unnoticed. *Current Science*.
- Kurta, A. 1982.** Social facilitation of foraging behavior by the Hermit crab, *Coenobita compressus*, in Costa Rica. *Biotropica* 14 (2), 410.
- Lenz, M. & E.R. Williams. 1980.** Influence of container, matrix volume and groupe size on survival and feeding activity in species of *Coptotermes* and *Nasutitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae, Termitidae). *Material und Organismen.* 15, 25-46.
- Miramontes, O. & O. DeSouza. 1996.** The Nonlinear Dynamics of Survival and Social Facilitation in Termites. *Journal of Theoretical Biology*, 181(4), 373–380. doi:10.1006/jtbi.1996.0138
- Mishra, S. C. & P. Singh. 1978.** Effect of temperature and relative humidity on the survival of workers in two species of termites, *Nasutitermes dunensis* Chatterjee and Thakur and *Coptotermes heimi* (Wasm.). *Material und Organismen* (Germany, FR).
- Nascimento, F. S., D. I. S. A. Souza, I. C. Tannure-Nascimento & J. O. Dantas. 2012.** Social facilitation and food partitioning in the queenless ant *Dinoponera quadriceps* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History*, 46(31-32), 1959–1967. doi:10.1080/00222933.2012.700333
- Neider, D. P., M. Fuse & G. Suri. 2019.** Cockroaches, Performance, and an Audience: Reexamining Social Facilitation 50 Years Later. *Journal of Experimental Social Psychology*.
- Novais, S., N. Calderón-Cortés, G. Sánchez-Montoya & M. Quesada. 2018.** Arthropod Facilitation by Wood-Boring Beetles: Spatio-temporal Distribution Mediated by a Twig-girdler Ecosystem Engineer. *Journal of Insect Science*, 18(5). doi:10.1093/jisesa/iey097
- Nowak, M. A., C. E. Tarnita & E. O. Wilson. 2010.** The evolution of eusociality. *Nature*, 466(7310), 1057–1062. doi:10.1038/nature09205.
- Oliveira, Bruna Vieira dos Santos.** Procedimentos metodológicos em laboratório para estudo do cupim *Nasutitermes corniger* (Blattodea: Termitidae). 2019. Monografia (Graduação em Ecologia) – Departamento de Ecologia, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, 2019.

- Planas-Sitjà, I. & J. L. Deneubourg. 2018.** The role of personality variation, plasticity and social facilitation in cockroach aggregation. *Biol Open*. Dec 10;7(12): bio036582. doi: 10.1242/bio.036582.
- Quiroga, C. & G. Julieth. 2016.** On the synergetic interactions between termite soldiers and workers. 48 f. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 2016.
- Rao, J., K. Srikanth, N. C. Reddy & V. Sreedhar. 2004.** Effect of Imidacloprid on locomotor behaviour and acetylcholinesterase activity of subterranean termites, *Odontotermes obesus*. *Pestology*. 28. 13-18.
- Reid, B. L., J. F. MacDonald & D. R. Ross .1994.** Foraging and spatial dispersion in protein-scavenging workers of *Vespula germanica* and *V. maculifrons* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of Insect Behavior*, 8(3), 315–330. doi:10.1007/bf01989361
- Rosengaus, R. B., A. B. Maxmen, L. E. Coates & J. F. A. Traniello. 1998.** Disease resistance: a benefit of sociality in the dampwood termite *Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termopsidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 44(2), 125–134. doi:10.1007/s002650050523
- Sacramento, J. J. M., P. F. Cristaldo, D. L. Santana, J. S. Cruz, B. V. dos Santos Oliveira, A. T. dos Santos & A. P. A. Araújo. 2020.** Soldiers of the termite *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) increase the ability to exploit food resources. *Behavioural Processes*, 104272. doi:10.1016/j.beproc.2020.104272.
- Santos, C., O. DeSouza & R. N. Guedes. 2004.** Social Facilitation Attenuating Insecticide-Driven Stress in Termites (Isoptera: Nasutitermitinae). *Sociobiology*. 44. 539-545.
- Shibao, H. 1998.** Social structure and the defensive role of soldiers in a eusocial bamboo aphid, *Pseudoregma bambucicola* (Homoptera: Aphididae): A test of the defence-optimization hypothesis. *Researches on Population Ecology*, 40(3), 325–333. doi:10.1007/bf02763464.
- Shimizu, S. & M. Yamaji. 2003.** Effect of density of the termite, *Reticulitermes speratus* Kolbe (Isoptera: Rhinotermitidae), on the susceptibilities to *Metarhizium anisopliae*. *Applied Entomology and Zoology*, 38(1), 125–130. doi:10.1303/aez.2003.125
- Smith, S. M., A. J. Beattie, D. S. Kent & A. J. Stow. 2009.** Ploidy of the eusocial beetle *Austroplatypus incompertus* (Schedl) (Coleoptera, Curculionidae) and implications for the evolution of eusociality. *Insectes Sociaux*, 56(3), 285–288. doi:10.1007/s00040-009-0022-4.
- Springhetti, A. 1990.** Nest digging of *Kaloterms flavicollis* (Fabr.) (Isoptera Kalotermitidae) by groups of different number of pseudergates. *Ethol. Ecol. & Evo.* 2, 165-173.
- Thorne, B. & N. Breisch. 2001.** Effects of Sublethal Exposure to Imidacloprid on Subsequent Behavior of Subterranean Termite *Reticulitermes virginicus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of economic entomology*. 94. 492-8. 10.1603/0022-0493-94.2.492.

- Traniello, J. F. A., R. B. Rosengaus & K. Savoie. 2002.** The development of immunity in a social insect: Evidence for the group facilitation of disease resistance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(10), 6838–6842. doi:10.1073/pnas.102176599
- Wilson, E. O. & B. Holldobler. 2005.** Eusocialidade: origem e consequências. *Anais da Academia Nacional de Ciências*, 102 (38), 13367–13371. doi: 10.1073 / pnas.0505858102.
- Wilson, E. O. 1971.** *The Insect Societies*. Cambridge, Massachusetts, and London, England: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Wilson, E. O. 1980.** *Sociobiology*. (The abridged addition). Harvard: Belknap Press.
- Wilson, E. O. 1990.** Success and dominance in ecosystems: the case of the social insects. *J. Anim Ecol* 60:718–719
- Wilson, E. O. 2013.** *A conquista social da Terra - Tradução Ivo Korytovski — 1ª ed. — São Paulo: Companhia das Letras.*
- Zajonc, R. B. 1965.** Social facilitation: A solution is suggested for an old social psychological problem. *Science*, 149, 269-274.

Table 1. Effect of group size (GS) and soldiers (S) on the mean time to death (censored by Weibull model) in *Nasutitermes corniger* groups non-exposed (control) and exposed to nicotinoid insecticide. Group size (number of termites confined together) is a continuous variable, whereas soldier (absence or presence) is categorical. Each treatment (control and insecticide) was analyzed in an independent model. Generalized Linear Modelling under Gaussian errors.

Source	d.f.	Deviance	Residual d.f.	Residual Deviance	F	P	
CONTROL							
Null model			95	74638420			
Group Size (GS)	1	12948227	94	61690194	19.319	0.0001	***
Soldier (S)	1	23541	93	61666653	0.035	0.85	n.s.
GS:S	1	5322	92	61661331	0.007	0.92	n.s.
INSECTICIDE							
Null model			95	16778933			
Group Size (GS)	1	2114013	94	14664920	15.69	0.0001	***
Soldier (S)	1	2209276	93	12455644	16.40	0.001	***
GS:S	1	66241	92	12389403	0.49	0.48	n.s.

*** $P < 0.001$; n.s. = non-significant

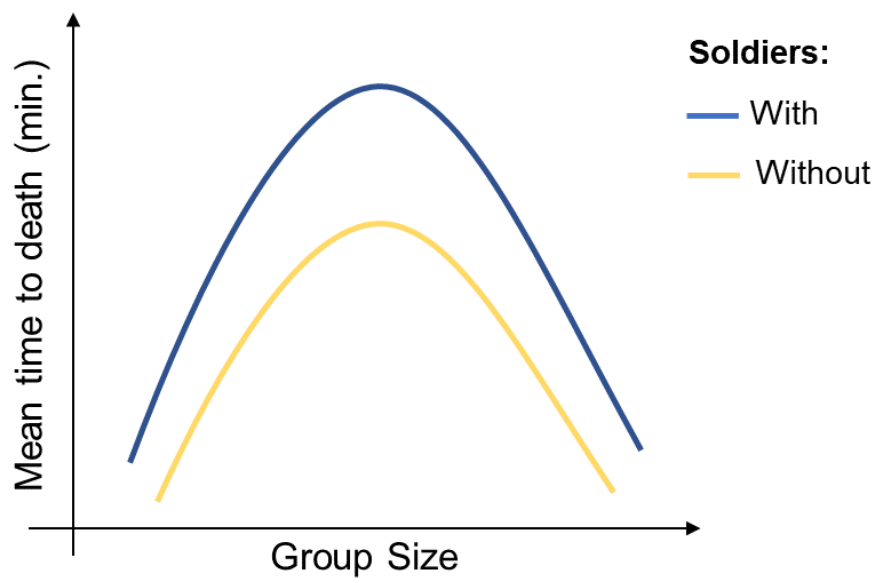


Figure 1. Hypothetical graph of the effects of group size and soldiers on the mean time to death of termite groups exposed to insecticide.

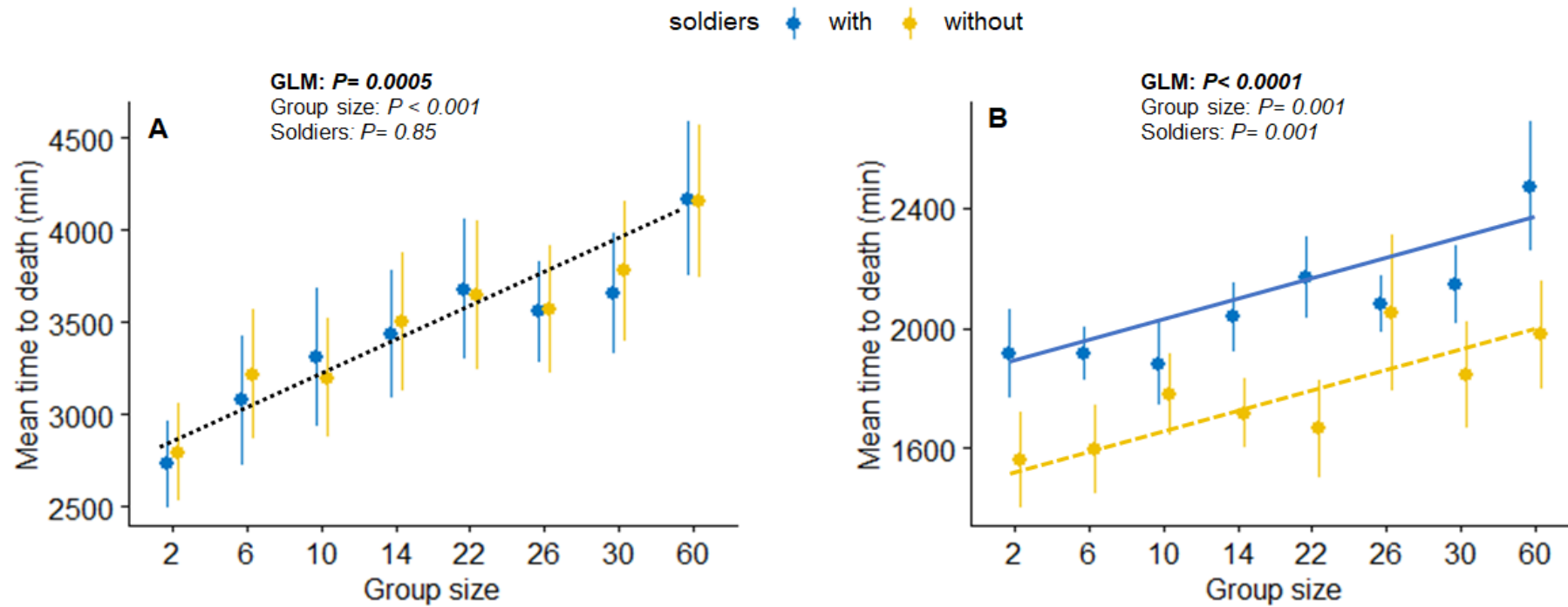


Figure 2. Effect of group size and presence of soldier in the mean time to death of *Nasutitermes corniger* groups non-exposed (A) and exposed to insecticide imidacloprid (B).

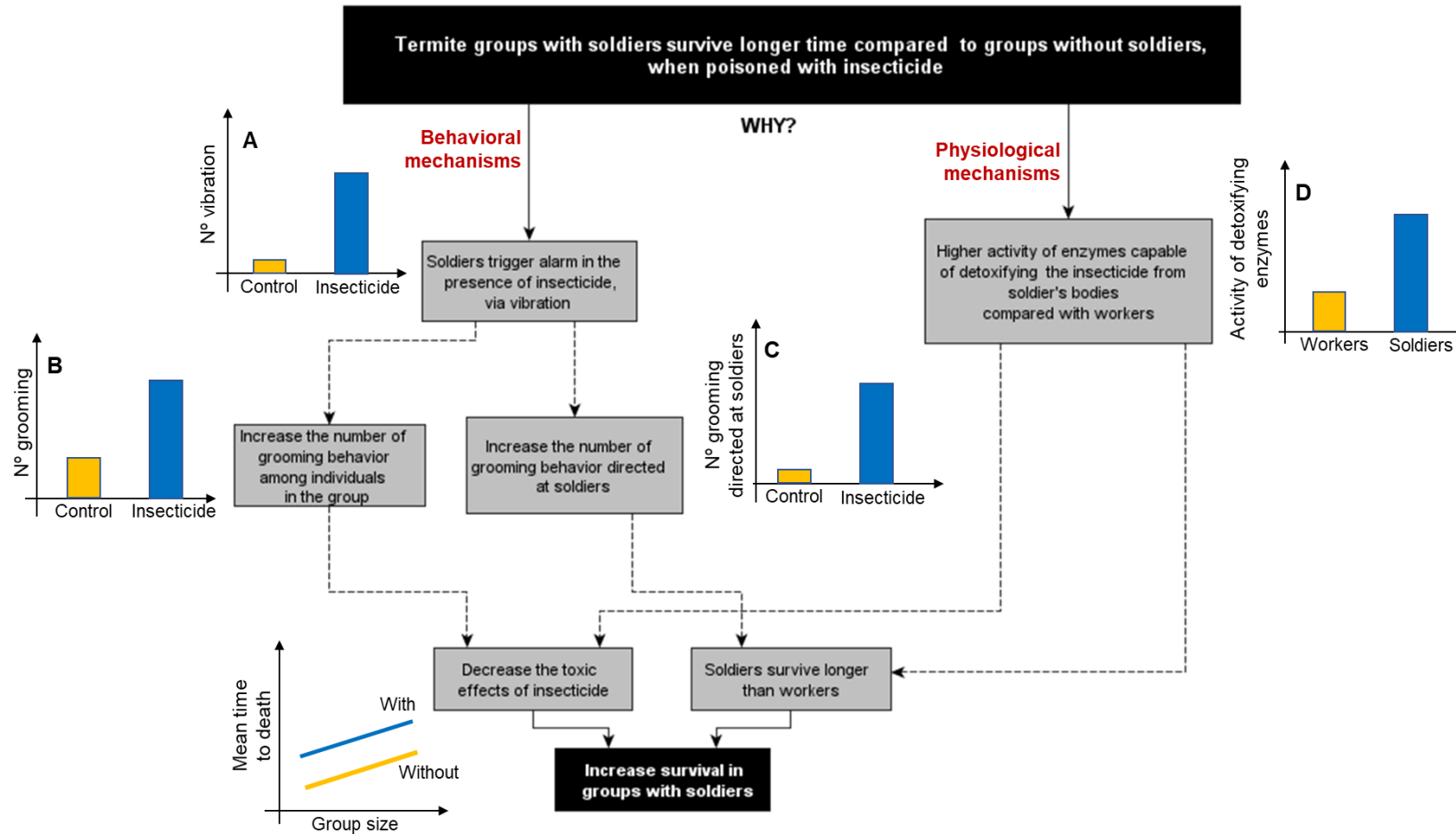


Figure 3. Theoretical pathways leading to increase the survivorship of *Nasutitermes corniger* groups with soldiers, exposed to insecticide. The positive effect of soldiers in the survivorship of *N. corniger* groups exposed to insecticides can be related with behavioral and/or physiological mechanisms triggered by soldier caste. See Discussion for details.

Supplementary Material 01. Acute toxicity of imidacloprid to groups of workers and soldiers of *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae)

Here, we investigate the toxic effects of imidacloprid insecticide on *N. corniger* groups composed by workers and soldiers. Such procedure was conducted in order to determine the dose of insecticide to be used in the main experiments.

The study was performed at Synanthropic Insects Laboratory from the Federal Rural University of Pernambuco (UFRPE), *campus* SEDE, in the municipality of Recife, Pernambuco, Brazil. Three nests with active colonies of *N. corniger* were collected from field and taken to the laboratory for the conduction of bioassays. In the lab., *N. corniger* colonies were kept in plastic box containing moistened cotton and pieces of sugarcane. All bioassays were conducted under controlled condition (25 ± 2 °C, 70% U.R.), in less than 24 hours after collection of colonies. The identification of species was performed based on Constantino (2002) and by comparison with specimens deposited in the collection of Synanthropic Insects Laboratory - UFRPE.

Bioassays were performed to determine the lethal doses of the neonicotinoid insecticide imidacloprid (Evidence 700 WG - Bayer®) required to kill 30%, 50% and 90% of *N. corniger* population (LD₃₀, LD₅₀ and LD₉₀, respectively). For this, *N. corniger* groups were exposed, by contact, to different doses of the neonicotinoid insecticide imidacloprid. A total of eight doses were tested ranged from 1 to 1000 µL of imidacloprid. Acetona solvent were used as control. All bioassays were conducted in Petri dishes (60 mm x 15mm) covered with filter paper. The treatments (doses of imidacloprid) and control were applied directly in the filter paper. After evaporation of substances, termite groups composed by 10 individuals (seven workers and three soldiers) were placed in the Petri dish and kept under controlled conditions (25 ± 2 °C, 70% U.R., darkness). For each dose tested, two repetition *per* colony were performed, totalizing 54

experimental units. The evaluations of mortality were carried out after 24 h of the beginning of the bioassays. Individuals who did not respond to stimuli made with a brush or who remained immobile for more than 10 s were considering dead.

Data of mortality were corrected in relation to control group using Abbott's formula (1925). These data were submitted to Probit Analysis on R statistical software (R Development Core Team, 2019), being accepted curves with $P > 0.05$ by χ^2 test. From these curves, the LD₃₀, LD₅₀ and LD₉₅ were estimated.

The percentage of *N. corniger* mortality in groups exposed to different doses of imidacloprid ranged from 10 to 100%. Mortality of termites was significantly affected by doses of imidacloprid tested in the present study ($F_{7,40}=13.15$, $P < 0.001$). Lower doses of imidacloprid (*i.e.* 1, 5 and 10 μL) did not reach 50% of mortality of individuals in the termite groups. The 50% of mortality was reached in the groups submitted to doses of 50, 100, 300 and 500 μL of imidacloprid. The 100% of mortality was reached only in groups exposed to dose of 1000 μL of insecticide (Fig. SM1). The percentage of termite mortality did not differ among groups exposed to 1, 5, 10, 50 and 100 μL of imidacloprid. No significantly differences were observed in the termite mortality of groups exposed to 300 and 500 μL of imidacloprid.

The neonicotinoid insecticide imidacloprid showed efficient insecticidal activity against *N. corniger* groups (Tab. SM1). The concentration of insecticide required to kill 50% (LD₅₀) of *N. corniger* groups 24 h after exposure by contact was 138,86 μL . The LD₃₀ and LD₉₀ are shown in Tab. SM1.

Concluding, our results showed that imidacloprid insecticide present acute toxicity, by contact, to *N. corniger* groups. Thus, in the main experiments, we used the lethal dose required to kill 50% of population (LD₅₀).

References

- Abbott, W.S. 1925.** A method of computing the effectiveness of an insecticide. *J Econ Entomol* 18:265–267.
- R Development Core Team. 2019.** R: A Language and Environment for Statistical Computing. The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.

Table SM1. Toxicity of imidacloprid to *Nasutitermes corniger* groups measured 24 h after exposure by contact.

N^a	LD₃₀	LD₅₀	LD₉₀	Slope	X²^b	p-value
240	23.34	138.86	14.148	2.53 ± 0.33	0.91	0.98

^a Total number of tested insects.

^b Chi-square value to check the adjusted model.

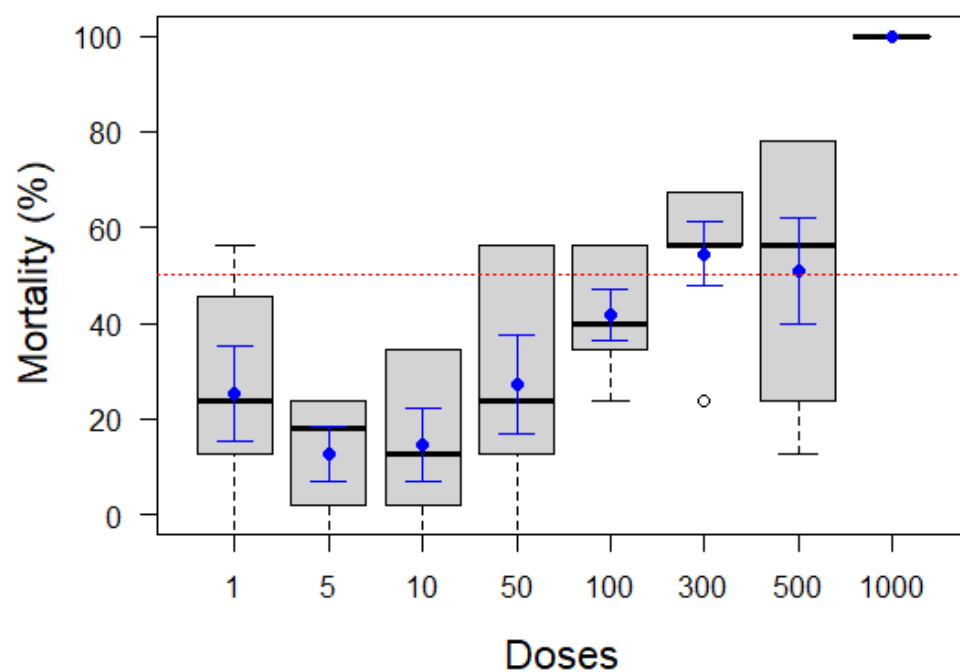


Fig. SM1. Mortality of different doses of imidacloprid insecticide to groups of workers and soldiers of *Nasutitermes corniger* 24 h after exposure by contact.

CAPÍTULO 3

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados deste trabalho sugerem que a sobrevivência de grupos de *Nasutitermes corniger* aumenta linearmente com o tamanho do grupo. Porém, quando grupos de *N. corniger* são expostos ao inseticida imidacloprido, a presença de soldados no grupo aumenta a sobrevivência comparado com grupos sem soldados. Tais resultados parecem indicar que os soldados são capazes de detectar a presença do inseticida e responder de forma rápida e eficiente a presença do composto. Desta forma, é possível reafirmar a capacidade de respostas dos soldados aos diferentes tipos de perigos pelas quais suas colônias possam ser expostas. No entanto, novos estudos futuros devem ser realizados a fim de investigar quais mecanismos comportamentais e/ou fisiológicos são ativados nos soldados, ou através deles, que permitem que grupos com soldados aumente a tolerância ao inseticida.

Concluindo, o presente trabalho contribui com novas informações sobre o efeito do tamanho do grupo e da presença de soldados na sobrevivência de *N. corniger* quando expostos a inseticida. Esperamos que os resultados obtidos nesse trabalho possam proporcionar uma nova visão tanto do ponto de vista teórico (mecanismos que propiciam a manutenção da eussocialidade em insetos, papel dos soldados em cupins) como aplicado (controle de cupins).