

Estudo sobre o padrão de revoadas de uma comunidade
de térmites no Parque Nacional das Emas, Goiás

Divino Brandão

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas para a
obtenção do título de Doutor em Ciências

Orientador: Prof. Dr. Benedito Ferreira do Amaral Filho

Campinas
1996

Este exemplar corresponde à redação final
da tese do(a) candidato(a)
Divino Brandão
e aprovada pela Comissão Julgadora.

17/12/96

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

B733e

Brandão, Divino

Estudo sobre o padrão de revoadas de uma comunidade de térmites no Parque Nacional das Emas, Goiás / Divino Brandão. Campinas, SP [s.n.], 1996.

Orientador: Benedicto Ferreira do Amaral Filho.
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Cupins. 2. Ecologia animal. 3. Ecologia.
I. Amaral Filho, Benedicto Ferreira do. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

LOCAL E DATA: Campinas, 17 de dezembro de 1996

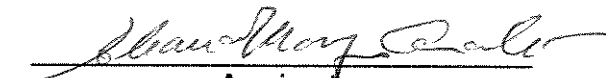
BANCA EXAMINADORA:

TITULARES:

Prof. Dr. Benedicto F. Amaral Filho


Assinatura

Profª Drª Eliana Marques Cancellor


Assinatura

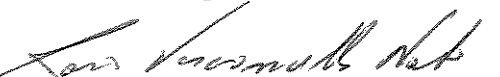
Prof. Dr. Paulo Marçal Fernandes


Assinatura

Prof. Dr. Mohamed Habib


Assinatura

Prof. Dr. João Vasconcelos Neto


Assinatura

SUPLENTE:

Prof. Dr. Sérgio Batista Alves


Assinatura

Profª Drª Maria Alice Garcia


Assinatura

Agradecimentos

Gostaria de agradecer às seguintes pessoas e instituições, sem as quais teria sido impossível realizar este trabalho:

Aos professores do Curso de Pós Graduação em Ecologia da Unicamp, que tive o privilégio de concluir, pela atenção que sempre recebi de todos.

Aos colegas da Pós Graduação, por esses anos de rica convivência, e pela grande e sincera amizade. À Adriana, minha “procuradora” preferida, pelas muitas matrículas.

Ao IBAMA, pela autorização de trabalho no PNEmas.

Ao pessoal do parque - Luiz Alberto, Ari, Zé Carlos, Wanderlei e “Seu” Heleno - pelo apoio que tive durante as etapas do trabalho de campo. Eles são parte da legião dos esquecidos funcionários de parques nacionais, uma gente que, embora mereça melhor tratamento por parte do poder público, vive, como pude constatar, praticamente abandonada à própria sorte, “se virando” da maneira que pode para cuidar de alguns dos mais importantes patrimônios do povo brasileiro, que são as nossas unidades de conservação.

Aos colegas do Departamento de Biologia Geral da UFG, especialmente os membros do “Sub-Depto” de Zoo/Eco. Agradeço, em particular, a Leandro e Nazaré, que se dispuseram a assumir minhas disciplinas no primeiro ano do meu afastamento.

À Prof^a Lenira Guimarães Pinto, pela orientação no trabalho de fotografia em lupa e pela cessão do equipamento de iluminação e ao Laboratório de Hidrobiologia da SANEAGO, na pessoa da Bióloga Maria Regina Bessa, pela autorização de uso do seu equipamento fotográfico.

Ao Prof. José Carlos Serafim, pela orientação em algumas análises estatísticas.

Aos pesquisadores do Parque das Emas, Flávio, Leandro, Anah, Celeste, Nilton e Cláudia, cuja companhia e amizade tornaram muito mais agradável a minha permanência ali.

Aos membros da Pré-Banca, pela discussão prévia do trabalho e pelas valiosas sugestões, que contribuíram muito para melhorar a qualidade desta versão final da tese.

À Lilice, Carlos, Luciana e André, e a todos os amigos campineiros, Tina, Nanda, Ester, Mônica, Julinho, Bud e tantos outros, pelo carinho e amizade.

Finalmente, um agradecimento especial a duas pessoas cuja contribuição foi particularmente importante para que eu pudesse realizar este trabalho.

Ao Iada, que além da inestimável colaboração como assistente no trabalho de campo, foi um grande companheiro naqueles 3 meses de permanência no Parque das Emas.

Ao Prof. Amaral, que desde o primeiro momento, se dispôs a assumir essa orientação, pelo estímulo, pela confiança que sempre demonstrou no meu trabalho e pelas muitas horas de uma discussão profícua, essencial à definição de importantes questões relativas às várias fases do trabalho.

Sumário

Lista de Tabelas	II
Lista de Figuras	III
Lista de Fotografias	IV
Resumo	VI
Summary	VII
Introdução	1
Objetivo	10
Material e Métodos	11
Descrição da área de estudo	11
Coleta de dados	19
Análise dos dados	24
Resultados e Discussão	25
I) Resultados gerais	25
II) Espécies observadas	26
III) Períodos e horários de vôo e relação com a chuva . . .	28
IV) Liberação dos alados	44
V) Simultaneidade interespecífica de vôos	58
VI) Simultaneidade de vôos entre colônias da mesma espécie	64
VII) Concentração em árvores e/ou termiteiros de <i>C. cumulans</i>	66
VIII) Tempo decorrido entre a saída e o pareamento	71
IX) Cor dos alados	72
X) Comprimento dos alados	89
Considerações finais	93
Conclusões	98
Referências bibliográficas	100

Lista de Tabelas

Tabela I. Datas em que foram registradas as revoadas das 24 espécies	31
Tabela II. Cronograma dos vôos e da ocorrência de chuvas . .	32
Tabela III. Relação das espécies por horários de vôos	33
Tabela IV. Horários, espécies envolvidas e simultaneidade dos eventos de revoadas registrados nas observações complementares de 1995	43
Tabela V. Número de alados liberados por minuto em 5 espécies	56
Tabela VI. Distribuição das frequências observadas e esperadas de eventos isolados e simultâneos ao longo das duas metades da estação	58
Tabela VII. Distribuição das frequências observadas e esperadas de eventos isolados e simultâneos ao longo dos três terços da estação	59
Tabela VIII. Dias, horários de ocorrência e espécies envolvidas nos 13 eventos de revoadas simultâneas	60
Tabela IX. Distribuição das frequências observadas e esperadas de eventos isolados e simultâneos ao longo dos horários do dia, considerando 3 intervalos: Dia, Crepúsculo e Noite	61
Tabela X. Distribuição das frequências observadas e esperadas de eventos isolados e simultâneos ao longo dos horários do dia, agrupando Dia e Crepúsculo	62
Tabela XI. Vôos simultâneos (envolvendo mais de uma colônia da mesma espécie) e isolados (com apenas uma colônia)	65
Tabela XII. Frequências observadas e esperadas de machos e fêmeas de sp3 coletados entre os alados pousados em árvores e termiteiros e entre os que voavam em torno desses locais	68
Tabela XIII. Tempo decorrido entre o início da liberação dos alados e os primeiros pareamentos	71
Tabela XIV. Comprimento médio (mm) dos alados das 24 espécies	90
Tabela XV. Relação entre comprimento médio e horário de vôo dos alados das 24 espécies	90

Lista de Figuras

Figura 1. Localização do Parque Nacional das Emas	12
Figura 2. Mapa do P. N. Emas, mostrando o transecto	18
Figura 3. Distribuição dos horários de vôo das espécies diurnas, ao longo de um “dia composto”	39
Figura 4. Dispersão das 24 espécies de térmitas ao longo dos eixos de comprimento e cor	97

Lista de Fotografias

Foto 1. Áreas de “campo sujo”, separadas pela mata de galeria do Rio Formoso	13
Foto 2. Vegetação de cerrado “sensu-strictu”	13
Foto 3. Área de “vereda” na região do Rio Formoso	14
Foto 4. Campo úmido estacional e vereda na nascente do córrego Cabeceirão	14
Foto 5. Campo úmido estacional na região do “Glória”	15
Foto 6. Rio Formoso, com vegetação de campo no vale e cerrado nas encostas mais secas	15
Foto 7. Área de campo e mata na região do “Glória”	16
Foto 8. Termiteiro de <i>Cornitermes cumulans</i> à noite, com a luminescência das larvas de <i>Pyrearinus termitiluminans</i>	17
Foto 9. Aracnídeo predando alados de térmitas	41
Foto 10. Casal de coleópteros em cópula sobre termiteiro de <i>C. cumulans</i> , após intensa predação sobre os térmitas durante uma sessão de vôo	42
Foto 11. Coluna de <i>S. molestus</i> preparando o vôo dos alados	46
Foto 12. Coluna de <i>S. molestus</i> , com um alado saindo e outro retornando ao ninho	46
Foto 13. Termiteiro de <i>C. cumulans</i> com aproximadamente 3,0 m de altura	48
Foto 14. “Torres” para saída de alados, provavelmente de <i>Spinitermes sp</i>	48
Foto 15. Orifício para saída de alados de Apicotermitinae 2, com grande número de operários do lado de fora	50
Foto 16. Alados de Apicotermitinae 5 saindo de orifícios no solo	52
Foto 17. Alado de sp6 “escalando” folha de gramínea para alçar vôo	54
Foto 18. Alado de sp6 no topo de folha de gramínea, de onde alça vôo	54
Foto 19. Concentração de alados em torno de copas de árvores	67

Foto 20. Concentração de alados em torno de termiteiro de <i>C. cumulans</i>	64
Foto 21. Os termiteiros de <i>C. cumulans</i> se sobressaem na paisagem de campo do Parque das Emas	70
Foto 22. Fêmea de <i>Armitermes sp₁</i>	75
Foto 23. Macho de <i>Spinitermes sp</i>	75
Foto 24. Fêmea de <i>Armitermes sp₂</i>	76
Foto 25. Fêmea de <i>Anoplotermes sp₂</i>	76
Foto 26. Macho de Apicotermatinae 5	77
Foto 27. Fêmea de <i>Anoplotermes sp₁</i>	77
Foto 28. Fêmea de sp6	78
Foto 29. Macho de sp4	78
Foto 30. Macho de <i>Syntermes molestus</i>	79
Foto 31. Fêmea de <i>Cornitermes cumulans</i>	80
Foto 32. Fêmea de Apicotermatinae 3	81
Foto 33. Fêmea de Apicotermatinae 2	82
Foto 34. Fêmea de <i>Grigiatermes sp</i>	82
Foto 35. Fêmea de sp5	83
Foto 36. Fêmea de sp1	83
Foto 37. Macho de sp2	84
Foto 38. Macho de Apicotermatinae 1	84
Foto 39. Macho de Apicotermatinae 4	85
Foto 40. Fêmea de <i>Velocitermes sp</i>	85
Foto 41. Fêmea de <i>Syntermes wheeleri</i>	86
Foto 42. Macho de <i>Orthognathotermes heberi</i>	87
Foto 43. Fêmea de sp3	87
Foto 44. Fêmea de sp7	88
Foto 45. Macho de sp8	88

Resumo

Neste trabalho registrei o cronograma de vôos e estudei diversos aspectos do comportamento de liberação dos alados de 24 espécies de térmites no Parque Nacional das Emas, em Goiás. Durante toda uma estação de revoadas, que durou 47 dias, observei a ocorrência de 39 eventos. Os resultados apontam para a existência de estratégias contra a predação no momento da saída dos alados, mas não na determinação da época de vôo, que me pareceu influenciada pelas condições ambientais. O mesmo tipo de condicionamento deve ter sido responsável pela ocorrência de eventos simultâneos (vôos com mais de uma espécie), já que não encontrei evidências consistentes de que esse comportamento seja uma estratégia adaptativa, como defendem alguns autores. Existiu um padrão claro de variação de tamanhos e cores entre os alados diurnos (que são, em geral, menores e mais escuros) e os noturnos (maiores e mais claros). Na minha opinião as cores são determinadas por limitações ambientais relacionadas à radiação solar, mas os tamanhos podem resultar de um processo adaptativo.

Summary

In this work I have recorded the periodicity of flights and I have studied several aspects of the alates releasing behaviour in 24 termite species in the Emas National Park, State of Goias, Brazil. During a whole swarm season, that lasted for 47 days, I registered the occurrence of 39 swarm events. The results have indicated the existence of strategies which avoid predation during the release of alates. The timing of flights, however, seems to be influenced by environmental constraints. The same constraints may have been responsible for the occurrence of simultaneous events, since I have not found consistent evidences which support the thought for an adaptative strategy, as suggested by some authors. There was a clear pattern of sizes and colours variation between the diurnal (whose are, generally, smaller and darker) and nocturnal (bigger and lighter) alates. In my opinion, the colours are determined by environmental constraints related to solar radiation, but the sizes may result from an adaptative process.

Introdução

O processo de revoadas e fundação de uma nova colônia pelos térmitas constitui uma atividade eminentemente sazonal (Nutting, 1969), embora existam alguns registros de produção mais ou menos contínua de alados ao longo de todo o ano - mesmo que com períodos de pico - em "térmitas inferiores", como, por exemplo, *Cryptotermes havilandi* (Kalotermitidae) (Wilkinson, 1962). Esse processo é representado por uma sequência de eventos que dura geralmente alguns meses, dividida em três etapas:

Atividades pré-vôo, caracterizadas pela produção de uma geração anual de alados na colônia já estabelecida.

Vôo, quando um número variável de indivíduos sexuais deixa a colônia e se dispersa na área adjacente.

Atividades pós-vôo, representadas pelo pouso, perda das asas, corte, pareamento, escolha do local e início da construção do ninho.

Atividades pré-vôo

O início da produção de alados ocorre, em geral, cerca de alguns meses antes do vôo e, na região do cerrado, onde estes parecem ocorrer todos no início da estação chuvosa (entre setembro e novembro), a presença de ninfas jovens de alados já é observada nos ninhos a partir do mês de maio (Domingos, 1980, para *Armitermes euamignathus* (Termitidae); Observações pessoais do autor para *Cornitermes cumulans* e *Nasutitermes sp.*, Termitidae). No Brasil ainda não existem estimativas da porcentagem de alados em relação ao total de indivíduos da colônia, mas para outras regiões (América do Norte, Austrália, África e Índia), Nutting (1969) sumariou os trabalhos existentes até então, indicando que ela varia de 2,4% a 43,0%. Posteriormente, Nutting & Haverty (1976) encontraram valores de 0,04% para as populações de *Heterotermes aureus* (Rhinotermitidae) e de 0,11 a 0,13% para as de *Gnathamitermes perplexus* (Termitidae), ambas no Arizona-EUA. Thorne (1983) cita que, no Panamá, colônias de *Nasutitermes corniger* (Termitidae) com 50.000 a 400.000 indivíduos produzem de 5.000 a 25.000 alados. Em biomassa (peso seco) ela encontrou variação de 1,2 a 72,1%, com média de 35,3%, no período imediatamente anterior ao vôo nupcial. Nielsen & Josens (1978) já haviam indicado que os alados de *Trinervitermes geminatus* (Termitidae)

representam mais de 15% e os de *Ancistrotermes cavithorax* (Termitidae) mais de 50% da energia total da colônia.

O processo de desenvolvimento de indivíduos reprodutores na colônia tem ainda muitos aspectos desconhecidos. Na família Termitidae os indivíduos de 1º instar, após sofrerem a 1ª ecdise, dão origem a duas linhas: uma sexuada, que se inicia com ninfas dotadas de broto alar e se desenvolve até os imagos, e outra assexuada, que resulta em soldados e operários (Noirot, 1985b). Nas demais famílias há uma grande variação de padrões (Watson & Sewell, 1981; Noirot, 1985a). Em qualquer caso a falta de evidências torna improvável a existência de diferenças genéticas entre os reprodutores e as outras castas. Miler (1969) afirma, inclusive, que imediatamente após a eclosão todas as larvas “são equipotentes, e a casta a que pertencerão é a expressão de fatores sociais e ambientais”.

Noirot (1985b) mostra que atualmente alguns estudos sugerem a importância da ação do hormônio juvenil e do ecdisteroide, reconhecendo, contudo, que o problema da determinação da casta permanece sem solução.

Vôo

Na época da saída dos alados, grande parte da colônia se envolve nas atividades de preparação e depois na assistência a eles. Operários

se encarregam de abrir orifícios na parede dos termiteiros, na madeira ou, no caso de espécies subterrâneas, túneis no solo. Essas estruturas podem terminar em simples aberturas ou em construções especiais como pequenas torres ou plataformas horizontais. No Brasil, Domingos (1980) e Mill (1983) registraram a existência dessas estruturas em *A. euamignathus*, *C. cumulans* e três espécies (não identificadas) de *Anoplotermes* (Termitidae). No momento da saída existem, também, em muitas espécies, participação ativa dos operários, auxiliando os alados, e dos soldados, que se colocam em posição de defesa. Uma revisão dos vários comportamentos observados pode ser encontrada em Nutting (1969).

Existem algumas observações sobre a sazonalidade dos vôos e os possíveis fatores que os afetam, e Nutting (1969) tentou sintetizar as informações existentes até então, com as seguintes conclusões:

a) Nas regiões com estação fria definida e distribuição mais regular de chuvas, as revoadas ocorrem, em geral, na estação mais quente. Nos trópicos, onde as estações não são fortemente definidas por temperatura, o vôo de muitas espécies ocorre na estação chuvosa.

b) As revoadas de cada espécie geralmente têm lugar em horários característicos do dia, que o autor agrupou em: "Dia", "Crepúsculo" e "Noite".

c) Parece que algumas espécies realizam, a cada estação reprodutiva, muitos vôos com poucos indivíduos de cada vez, enquanto que outras

realizam um ou poucos vôos com muitos indivíduos. No entanto, como o autor afirmou, essa generalização foi baseada em "poucos casos bem documentados e, provavelmente, a variedade de situações aumentará à medida em que um número maior de espécies forem cuidadosamente estudadas".

Posteriormente, Nutting (1979) observou a revoada de 16 espécies no Arizona, EUA, mostrando que cada uma tem seu período de vôo, que varia de menos de um mes, para *Tenuirostritermes tenuirostris* (Termitidae), até mais de três meses, para *Amitermes coachellae* (Termitidae). Ele concluiu que os "térmites superiores" tendem a ter uma estação mais curta de revoada, realizando poucos vôos, concentrados em um intervalo de apenas alguns dias, e que o contrário ocorreria com os "térmites inferiores".

Thorne (1983) apresenta algumas vantagens do vôo único: 1) Saciação dos predadores; 2) Aumento da probabilidade de encontrar e selecionar o parceiro; 3) Se esse vôo for no início da estação chuvosa, o casal terá ainda quase toda essa estação para a construção do ninho e a produção inicial da prole. No entanto, segundo a autora a produção simultânea de todos os alados da colônia é muito dispendiosa e ela acredita que essa estratégia só está ao alcance de colônias grandes e vigorosas. Colônias menores ou mais fracas escalonariam a produção e, conseqüentemente, a liberação dos alados.

Com relação ao horário de voo, Nutting (1979) dividiu o dia em quatro intervalos (portanto, um a mais em relação à sua proposta de 1969): "Antes do amanhecer", "Dia", "Crepúsculo" e "Noite", sendo que cada espécie realizou seus vôos em horários definidos. Ele discutiu esse fato em termos de estratégia contra predação. Alertando que se trata de uma discussão meramente "intuitiva" e "especulativa", ele apresenta a hipótese de que certos horários seriam evitados por serem os de maior risco.

A duração do voo é, geralmente, pequena (Nutting, 1969). Em condições experimentais, Myles (1988) registrou vôos de até mais de 20 minutos em *Pterotermes occidentis* (Kalotermitidae). Ele sugeriu que vôos longos diminuem a chance de recolonização do mesmo local da colônia parental e minimizam o pareamento com irmãos. Dessa forma, a duração do voo controlaria o grau de exogamia. Para Myles, "o padrão de alternância entre exo e endogamia é, possivelmente, um importante fator no controle da estrutura genética das populações de térmitas".

Para que haja exogamia, contudo, não bastam vôos longos, mas é necessária a realização de vôos simultâneos por mais de uma colônia. A questão tem sido levantada (Harris & Sands, 1965; Nutting, 1966) e talvez o maior problema envolvido nessa discussão seja a dificuldade metodológica para se determinar (e, conseqüentemente, a extrema carência de dados a respeito) a frequência com que o pareamento é feito com indivíduos da mesma e de outra colônia. A opinião de Grasse

& Noirot, emitida num trabalho clássico de 1951, de que a regra é o endocruzamento, não é apoiada por outros autores, como Wynne-Edwards (1962).

A ocorrência de sessões sincronizadas de vôo, no entanto, pode ter outro efeito, na opinião de Nutting (1979): a proteção mútua contra predação, que geralmente ocorre em comportamentos comunais, como os de "flocking" e "schooling", no sentido usado por Wilson (1975).

O único trabalho contendo observações mais detalhadas sobre revoadas no Brasil é o de Mill (1983), que registrou a distribuição anual e diária de vôo de 23 espécies em 3 locais, sendo dois (Maracá-RR e Iquê-Juruena-MT) na Amazônia e um (a Fazenda Água Limpa - D.F.) no Cerrado. Neste último, onde foram observadas 11 espécies, todas revoaram entre setembro e outubro, sendo 5 de vôo diurno, 3 de vôo noturno, 2 crepusculares e 1 que voou em mais de um horário. O autor, contudo, não chegou a discutir esses resultados em termos de alguma estratégia de vida.

A Ecologia de térmitas é um campo de investigação ainda novo no Brasil, e os primeiros estudos mais consistentes datam de menos de duas décadas. Atualmente é uma área em franco desenvolvimento, e esse estágio só foi possível graças aos trabalhos pioneiros de Renato Lion Araujo - entre os quais se sobressai o "Catálogo dos Isoptera do Novo Mundo" (Araujo, 1977) - que abriram caminho para o conhecimento da fauna termitológica brasileira.

Atividades pós-vôo

Após o vôo tem lugar uma sucessão de comportamentos que culmina com a formação dos pares, a procura de um local adequado e o início da construção do ninho. Quais comportamentos são executados e a sequência em que eles ocorrem parece variar um pouco de uma espécie para outra, e uma revisão pode ser encontrada em Nutting (1969).

De um modo geral, os eventos pós-vôo são os seguintes:

1. Pouso e perda das asas. A perda das asas é uma característica bem desenvolvida na Ordem Isoptera e, segundo Myles (1988), ocorre de duas maneiras: "Assistida pelo substrato", em que as asas são presas contra objetos e o indivíduo anda em semi-círculo, produzindo uma força que arranca as asas; e "Automática", em que os térmites são capazes de liberar suas asas mediante apenas certos movimentos rápidos.

2. Corte e pareamento. A partir daí inicia-se um processo de corte que na sua forma mais comum se compõe, basicamente, de duas partes. A primeira é a atração do parceiro, um comportamento a que a literatura se refere como "calling". A segunda, que se inicia após o encontro, é uma espécie de caminhada, conhecida como "tandem", onde um dos indivíduos segue exatamente atrás do outro, muitas vezes tocando a extremidade posterior do que vai à frente, aparentemente à procura de um local para iniciar a construção do ninho. Leuthold (1977) afirma que

duas glândulas estão frequentemente envolvidas na comunicação química durante a corte: a glândula esternal, situada geralmente entre o 4º e o 5º tergitos, e a glândula tergal, situada nos 2 ou 3 últimos tergitos abdominais. Segundo esse autor, na família Termitidae é sempre a fêmea que atrai o macho, pela exposição das duas glândulas, e é ela, também, que lidera o "tandem". Nos outros grupos o comportamento é mais diversificado, e tanto o macho quanto a fêmea podem liderar o ritual de corte. Leuthold salienta, ainda, que não se conhece a função de cada glândula nas diferentes fases do processo.

A partir daí, o casal dá início à construção do ninho, com a abertura da primeira galeria, onde se instala e começa o processo de acasalamento.

Objetivo

O objetivo deste trabalho foi estudar aspectos do comportamento dos alados nas diversas fases do processo de revoada, em uma comunidade de térmites do Parque Nacional das Emas, Goiás.

Materiais e Métodos

Descrição da Área

O Parque Nacional das Emas é uma unidade de conservação com área de aproximadamente 132.000 ha, administrada pelo IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis). Localiza-se na região sudoeste do Estado de Goiás (Fig. 1), entre as coordenadas 17°49' e 18°28' S e 52°39' e 53°10' W (Anon., 1989), portanto na área central da Província Biogeográfica do Cerrado, e sua altitude varia entre 650 e 1000 m (Anon., 1981).

Do ponto de vista geomorfológico, a paisagem do Parque é determinada pelo divisor de águas entre os Rios Formoso e Jacuba, consistindo, toda a sua parte central, de "campos levemente ondulados, com drenagens dirigidas a leste (para o Jacuba) e ao sul e oeste (para o Formoso e seus formadores)" (Anon., 1981).

A vegetação é dominada pelas fisionomias mais abertas de cerrado ("campo sujo" e "campo limpo"), possuindo também áreas de cerrado "sensu-stricto", e um pequeno fragmento de mata de interflúvio. Nas nascentes e ao longo dos rios e córregos ocorrem veredas e matas de galeria (Anon., 1981). (Fotos 1 a 7).

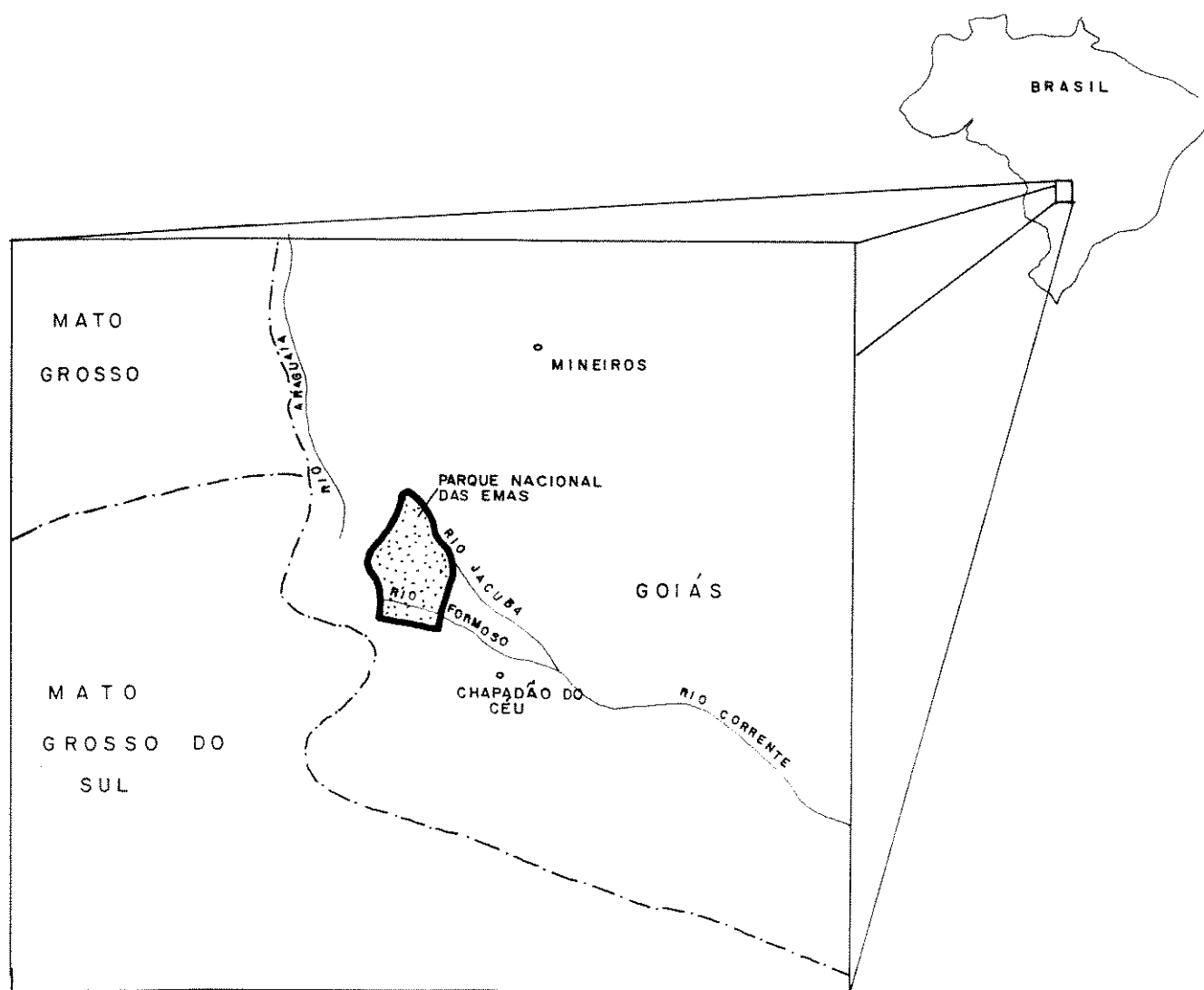


Figura 1. Localização do Parque Nacional das Emas



Foto 1 (acima).
Áreas de “campo sujo”, separadas
pela mata de galeria do Rio
Formoso.



Foto 2 (ao lado).
Vegetação de cerrado “sensu-
sticto”.



Foto 3. Área de "vereda" na região do Rio Formoso



Foto 4. Campo úmido estacional e vereda na nascente do córrego Cabeceirão



Foto 5. Campo úmido estacional na região do "Glória".



Foto 6. Rio Formoso, com vegetação de campo no vale e cerrado nas encostas mais secas



Foto 7. Área de campo e mata na região do "Glória".

A importância do Parque Nacional das Emas como área de preservação de fauna tem sido ressaltada por vários autores, especialmente Erize (1977), para quem ele é "o único dos parques sul americanos em que os grandes mamíferos podem ser facilmente observados", e Redford (1985), que, além dos mamíferos e aves, destaca, como um dos aspectos faunísticos que mais se sobressai, o grande número de termiteiros, estimado por ele em cerca de 25 milhões (Redford, 1984a). Este autor salienta o fato de que os grandes termiteiros de *Cornitermes cumulans* hospedam as larvas luminescentes do coleóptero *Pyrearinus termitiluminans* (Elateridae), que proporcionam

“uma das mais impressionantes cenas do Parque das Emas, quando a paisagem é transformada numa cidade iluminada por milhões dessas larvas”. (Foto 8).



Foto 8. Termiteiro de *Cornitermes cumulans* à noite, com a luminescência das larvas de *Pyrearinus termitiluminans*.

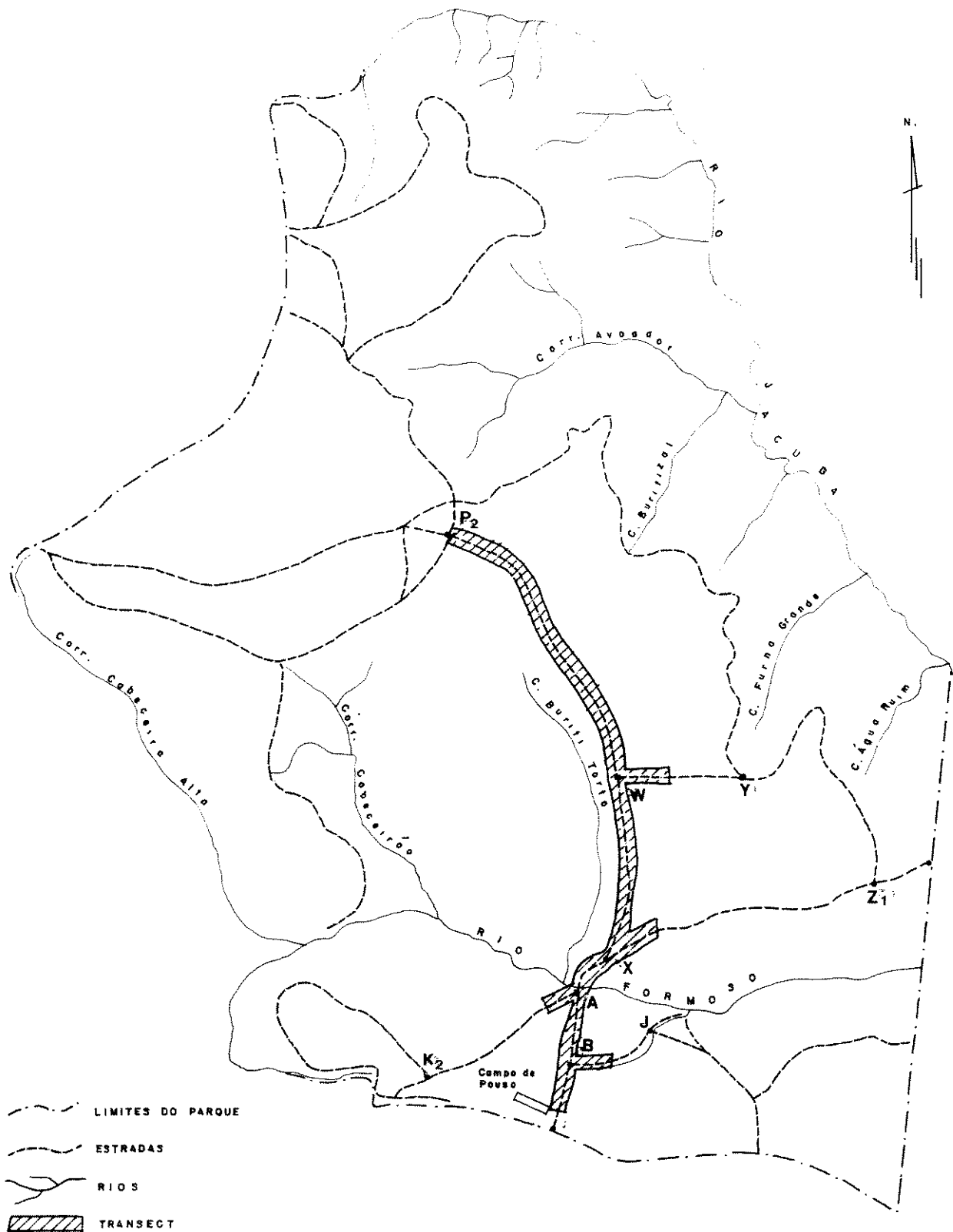


Figura 2. Mapa do P.N.Emas, mostrando o transecto.

A área mais intensivamente observada neste estudo foi uma faixa de 200m de largura ao longo da estrada principal, no trecho compreendido entre o campo de pouso e o marco P₂, com comprimento de 26 km, e também ao longo dos primeiros 2 km das estradas B-J, A-K₂, W-Y e X-Z₁ (Fig 2). Dessa forma, a área de estudo correspondeu a um transecto de 34,0 x 0,2 km, com um total de 6,8 km², incluindo a região da sede (Fig. 2).

Coleta de dados

O período total de observações foi de 06 de setembro a 30 de novembro de 1994, e o dia foi dividido em 3 intervalos:

“Dia”, entre 06:00 e 18:00 h, intervalo em que a luminosidade era grande, permitindo ótima visibilidade.

“Crepúsculo”, entre 18:00 e 19:00, quando havia um processo de redução paulatina da luminosidade.

“Noite”, a partir das 19:00 h, início da fase de escuridão, indo até às 06:00. No final deste período (a partir das 05:30) havia uma fase de início da claridade, mas eu preferi não criar outro período (que no final ter-se-ia revelado inútil, já que não observei qualquer revoada durante ele).

Obs: Em 2 oportunidades (Tabela X e Fig. 4) as informações referentes a “dia” e “crepúsculo” foram agrupadas.

Observações diurnas e crepusculares (Entre 06:00 e 19:00 h):

O procedimento básico mínimo para a observação (e que acabou sendo executado apenas nos dias em que não ocorreu qualquer revoada ou, se ocorreu, ela foi muito restrita em termos de localização) era percorrer de carro o transecto duas vezes por dia, uma de manhã e outra à tarde, procurando-se visualizar a ocorrência de revoadas dos dois lados da estrada (a distância de 100 m de cada lado foi estabelecida justamente porque era até onde se conseguia avistar). Quando a observação da tarde não incluía o crepúsculo ou parte dele, o transecto era novamente percorrido nesse horário.

Esse procedimento era alterado nas seguintes situações:

a) Naqueles dias em que os eventos de revoadas se sucediam com maior frequência (geralmente dias chuvosos), quando, então, as observações eram praticamente contínuas ao longo de todo o dia .

b) Quando, em qualquer momento fora dos horários de observação, era detectada uma revoada. Nesses casos, eram feitas todas as observações e anotações previstas

c) Em vários dias quando, mesmo não havendo sinais de revoadas, se faziam, fora dos horários normais, observações suplementares em trechos da área ou mesmo fora dela.

Observações noturnas (Entre 19:00 e 06:00 h):

À noite, como o tipo de observação descrito acima não é possível, eu usei as seguintes técnicas:

1) Uma armadilha luminosa, composta por um pano branco estendido, à frente do qual era instalada uma lâmpada alimentada por bateria. Essa armadilha era instalada em um local dentro da área, e observada a intervalos regulares, a fim de detectar o aparecimento de térmites. A lâmpada ficava ligada por períodos de 30 minutos com intervalos de uma hora entre eles, e o local da instalação da armadilha variava de uma noite para outra, mas sempre dentro da área do transecto. Quando era detectada alguma revoada, a lâmpada permanecia ligada por mais tempo, chegando-se, em alguns casos, a eliminar o intervalo entre um período de acompanhamento e outro. Eu executei esse procedimento em 24 noites, totalizando 106 horas de observação.

2) Em outras 20 noites fiz um acompanhamento através da lâmpada que existia na sede, e que normalmente permanecia ligada até às 23 h. Esse procedimento permitiu um total de 80 horas de observação.

3) Em algumas noites eu percorria o trasecto ou parte dele de carro, a baixa velocidade e com os faróis altos ligados, a fim de detectar revoadas. Esse procedimento permitiu um total de 30 horas de observação.

4) Uma ferramenta auxiliar, que também usei, foi a procura, no início da manhã, por asas ao longo das estradas, principalmente, nas poças

de água, o que indicava a ocorrência de revoadas na noite anterior. Só levei esse dado em consideração, no entanto, quando tinha certeza de que a revoada havia, de fato, ocorrido naquela noite, e no caso de poder, através das asas, caracterizar a espécie.

A cada evento de revoada detectado, eu adotava os seguintes procedimentos:

1. Tentar localizar o ponto de saída dos alados; se conseguia, anotava aspectos do comportamento de saída, como:

a) Presença de estruturas especiais

b) Presença de soldados e/ou operários

c) Taxa de saída dos alados

d) Outros aspectos que parecessem interessantes, como os recursos usados para alçar vôo.

2. Observar se os vôos vinham de várias direções, o que poderia indicar que estava havendo mistura indivíduos de colônias diferentes.

3. Observar alguns comportamentos durante o vôo, como a formação de aglomerados, ocorrência de pareamentos, e outros.

4. Nos casos em que, além de ter detectado o momento do início do vôo, consegui também fazer um acompanhamento dele e observar os primeiros pareamentos, anotei o tempo gasto nesse processo

5. Coletar uma amostra dos alados. Caso a revoada se prolongasse por mais de 10 minutos, coletava outra amostra após esse tempo. Caso

descobrisse o local de saída e houvesse operários e/ou soldados, esses também eram coletados.

6. Tentar observar corte e destino final dos alados, anotando, sempre que possível, detalhes desse comportamento.

7. Durante todo o período de observações fiz um cronograma da ocorrência de chuvas.

8. Além disso, anotava ainda:

a) Dia

b) Horário (Sempre que possível o horário inicial e final do evento)

Procedimentos de laboratório

Depois de triar todas as amostras coletadas, identifiquei o material (em alguns casos separei apenas por “morfo-espécies”) e medi o comprimento total dos indivíduos, calculando uma média aritmética simples para cada espécie.

Foram coletadas cerca de 100 amostras, que estão sendo depositadas na Coleção da Universidade Federal de Goiás, em Goiânia. Duplicatas de parte do material serão também depositadas no Museu de Zoologia da USP, em São Paulo.

Observações complementares

Em outubro do ano seguinte (1995) eu retornei ao Parque, onde permaneci por 12 dias, e pude realizar mais algumas observações usando procedimentos semelhantes aos descritos acima. Registrei, então, 4 eventos de revoadas, e os novos dados, embora não tenham sido usados nas análises, são apresentados e comentados ao longo do item “Resultados e Discussão”.

Análise dos dados

As técnicas estatísticas usadas neste trabalho foram:

Análise de Variância, seguida pelo teste de “F” e pelos testes de Tuckey ou Sheffe para contrastes de médias (Sokal & Rohlf, 1981).

Testes de χ^2 , para homogeneidade ou independência, neste caso precedido pela montagem de tabelas de contingência (Everitt, 1992; Siegel, 1956).

Resultados e Discussão

I) Resultados Gerais

No ano de 1994 ocorreu um ligeiro atraso no início das chuvas, e entre 06 de setembro e 01 de outubro houve uma alternância de períodos de sol e períodos nublados, sendo que em alguns dias a temperatura caía um pouco. A única chuva ocorreu no dia 14, quando choveu levemente e esfriou durante a madrugada, com a temperatura atingindo cerca de 15°C. Durante todo esse tempo não foi detectada qualquer revoada de térmites. Eu abri cerca de 100 termiteiros epigeos e constatei que pelo menos 2 espécies - *Spinitermes* sp (Termitidae) e *Armitermes* sp₁ (Termitidae) - já possuíam alados pigmentados, aparentemente em condições de voar.

No dia 02 de outubro, à tarde, ocorreram as primeiras chuvas mais fortes e, ao final delas, também as primeiras revoadas. A partir daí esses eventos foram registrados até o dia 17 de novembro, e estiveram, de um modo geral, associados à ocorrência de chuvas. Normalmente eles ocorrem após a chuva ou até durante um chuveiro mais leve. Em algumas noites chegaram a acontecer revoadas fora desses momentos, mas em geral, sempre que ocorria uma sequência de alguns dias sem chuva, os vôos também eram suspensos.

Do dia 18 até o dia 30 de novembro não ocorreram mais revoadas e o exame de vários ninhos, todos já sem alados, reforçou os indícios de que já havia, de fato, se encerrado a estação de vôo dos térmites no Parque Nacional da Emas.

Foram registrados 39 eventos de revoadas que, no seu conjunto, envolveram 24 espécies. Dezoito desses eventos foram diurnos, 5 crepusculares e 16 noturnos. Vinte e seis deles representaram vôos isolados de apenas uma espécie e os outros 13 envolveram o vôo simultâneo de mais de uma, assim distribuídos: Em 8 voaram duas espécies, em 4 voaram três e houve 1 evento com revoada simultânea de quatro espécies.

II) Espécies observadas

Das 24 espécies observadas, várias ainda não puderam ser identificadas, de sorte que algumas são referidas pelo nome do gênero, ou da sub-família (como no caso da maioria dos Apicotermatinae) e oito delas são nomeadas apenas por sp_(1 a 8). Todas pertencem à família Termitidae.

As espécies que revoaram foram as seguintes:

1. *Syntermes wheeleri*.
2. *Syntermes molestus*

3. *Armitermes* sp₁
4. *Armitermes* sp₂
5. *Cornitermes cumulans*
6. *Velocitermes* sp
7. *Spinitermes* sp
8. *Orthognathotermes heberi*
9. *Anoplotermes* sp₁
10. *Anoplotermes* sp₂
11. *Grigiotermes* sp
12. Apicotermitinae 1
13. Apicotermitinae 2
14. Apicotermitinae 3
15. Apicotermitinae 4
16. Apicotermitinae 5
17. sp1
18. sp2
19. sp3
20. sp4
21. sp5
22. sp6
23. sp7
24. sp8

III) Períodos e horários de vôo e relação com a chuva

A Tabela I mostra os dias em que ocorreram as revoadas de cada espécie e a Tabela II exhibe, de forma mais detalhada, um quadro do dia a dia dos vôos e da ocorrência de chuvas (As revoadas isoladas e simultâneas, um tema que será tratado mais adiante, estão caracterizadas pelas letras “I” e “S”, respectivamente).

A seguir eu comento alguns aspectos interessantes das revoadas de cada espécie.

Syntermes wheeleri Os vôos se iniciaram em 21/10 e daí até o final da estação eles foram vistos por 6 vezes, com uma distribuição aproximadamente regular ao longo do tempo. À exceção do primeiro vôo, portanto, todos ocorreram na segunda metade da estação.

Syntermes molestus A distribuição dos vôos observados dessa espécie caracterizou a existência de 2 fluxos de liberação de alados, com um intervalo de 25 dias entre eles.

Armitermes sp₁ Os 3 vôos observados ocorreram praticamente no primeiro terço da estação, e entre os 2 últimos houve um intervalo de 12 dias.

<i>Armitermes sp₂</i>	Os 2 vôos ocorreram num período curto (10 dias) e também praticamente dentro do primeiro terço.
<i>C. cumulans</i>	Foram observados dois vôos dessa espécie, ambos na segunda metade da estação, mas com um intervalo de cerca de 20 dias entre eles.
<i>Velocitermes sp.</i>	O único vôo observado foi em 16/11, já no final da estação.
<i>Spinitermes sp.</i>	Foram registrados 2 vôos, concentrados no período de uma semana, em torno da metade da estação.
<i>O. heberi</i>	Apenas um vôo foi observado, em 17/10
<i>Anoplotermes sp₁</i>	Também apenas um vôo, em 20/10
<i>Anoplotermes sp₂</i>	Os vôos observados dessa espécie caracterizaram 2 fluxos de liberação de alados, com um intervalo de 15 dias entre eles.
<i>Grigiotermes sp</i>	Apenas um vôo, em 20/10
Apicotermatinae 1	Foram observados 4 vôos, concentrados na primeira metade da estação.
Apicotermatinae 2	Apenas um vôo, em 20/10
Apicotermatinae 3	Foram registrados 3 vôos, concentrados no período de uma semana, no início da segunda metade da estação.

Apicotermitinae 4	Essa espécie voou nos mesmos dias de Apicotermitinae 3: 25/10, 27/10 e 31/10
Apicotermitinae 5	Os vôos se concentraram em um período de 2 dias, no início da segunda metade da estação
sp1	Essa foi a espécie com o maior número de vôos registrados. Eles se iniciaram no primeiro dia da estação, ou seja, 02/10, e durante um período de 26 dias (portanto quase que apenas na primeira metade da estação), ocorreram por 7 vezes. O intervalo mais longo sem vôos foi entre 08 e 20/10.
sp2	3 vôos, concentrados na primeira semana da estação.
sp3	3 vôos, concentrados em um período de uma semana, no início do segundo terço da estação.
sp4	Apenas 2 vôos, em uma semana, também no início do segundo terço da estação.
sp5	Um único vôo observado, em 17/10
sp6	Um único vôo, no último dia da estação
sp7	Os dois vôos registrados foram concentrados em 2 dias, no final da primeira metade da estação.
sp8	Apenas um vôo observado, no início da estação.

Tabela I. Datas em que foram registradas as revoadas das 24 espécies

<i>Syntermes wheeleri</i>	21/10	25/10	31/10	02/11	11/11	17/11	
<i>Syntermes molestus</i>	21/10	23/10	17/11				
<i>Armitermes sp₁</i>	04/10	09/10	21/10				
<i>Armitermes sp₂</i>	12/10	21/10					
<i>Cornitermes cumulans</i>	27/10	16/11					
<i>Velocitermes sp</i>	16/11						
<i>Spinitermes sp</i>	21/10	27/10					
<i>O. heberi</i>	17/10						
<i>Anoplotermes sp₁</i>	20/10						
<i>Anoplotermes sp₂</i>	27/10	31/10	16/11				
<i>Grigiotermes sp</i>	20/10						
Apicotermatinae 1	02/10	03/10	08/10	23/10			
Apicotermatinae 2	20/10						
Apicotermatinae 3	25/10	27/10	31/10				
Apicotermatinae 4	25/10	27/10	31/10				
Apicotermatinae 5	27/10	28/10					
sp1	02/10	03/10	04/10	08/10	20/10	23/10	28/10
sp2	02/10	03/10	08/10				
sp3	17/10	21/10	23/10				
sp4	17/10	23/10					
sp5	17/10						
sp6	17/11						
sp7	21/10	22/10					
sp8	03/10						

Tabela II. Cronograma dos vôos e da ocorrência de chuvas

[illegible]

Das 24 espécies observadas, 12 fizeram vôos diurnos, 6 foram crepusculares e 6 noturnas, conforme a Tabela III:

Tabela III. Relação das espécies por horário de vôos

Espécies diurnas	Esp. crepusculares	Espécies noturnas
Apicotermatinae 1	<i>Velocitermes sp</i>	<i>Syntermes wheeleri</i>
Apicotermatinae 3	<i>O. heberi</i>	<i>Syntermes molestus</i>
Apicotermatinae 4	<i>Anoplotermes sp₁</i>	<i>Armitermes sp₁</i>
Apicotermatinae 5	<i>Anoplotermes sp₂</i>	<i>Armitermes sp₂</i>
sp1	<i>Grigiotermes sp</i>	<i>Cornitermes</i>
sp2	Apicotermatinae 2	<i>cumulans</i>
sp3		<i>Spinitermes sp</i>
sp4		
sp5		
sp6		
sp7		
sp8		

A questão do escalonamento dos vôos vem sendo tratada na literatura basicamente no nível da colônia. Miller (1969) sugeriu que em *Prorhinotermes simplex* (Rhinotermitidae), o mecanismo responsável por ele pode ser uma inibição do desenvolvimendo das ninfas pela ação hormonal dos alados adultos. Henderson & Delaplane (1994) afirmaram

que o mesmo mecanismo pode ocorrer em *Coptotermes formosanus* (Rhinotermitidae), quando notaram que o intervalo entre um vôo e outro correspondia ao tempo de desenvolvimento entre o último ínstar ninfal e o adulto. Thorne (1983), trabalhando com *Nasutitermes corniger* (Termitidae), tenta explicar a questão, contrapondo duas hipóteses. A primeira, uma hipótese adaptativa, do tipo "bet hedging" - no sentido usado, entre outros por Stearns (1976) e Whithan et al. (1991), em diferentes situações e para diferentes organismos - pela qual a colônia promoveria a dispersão dos alados em vários momentos como uma forma de garantir sucesso reprodutivo. A segunda é baseada na limitação energética, e sugere que apenas colônias grandes, que possuíssem adequado suprimento diário de energia, seriam capazes de fazer vôos com grande número de indivíduos; as que não conseguissem um aporte diário adequado de energia promoveriam o desenvolvimento dos alados aos poucos, resultando no escalonamento dos vôos.

Neste trabalho as informações não se referem às colônias, mas às populações das várias espécies e, embora sejam ainda insuficientes para uma conclusão mais definitiva, deixam margem a algumas especulações que me parecem bastante razoáveis: *S. wheeleri* e *C. cumulans*, os grandes construtores de montes, fizeram vôos escalonados por um longo período, e todos praticamente na segunda metade da estação. Os inquilinos de termiteiros de *C. cumulans* - *Armitermes* sp1, *A. sp2*, *Spinitermes* sp e sp8 - ao contrário, voaram

quase sempre na primeira metade e ocuparam, em média, períodos mais curtos. As espécies de vôo crepuscular, à exceção de *Anoplotermes* *sp*₂, tiveram períodos muito curtos de vôo. Mesmo que grande parte desses comportamentos sejam casuais, alguns deles podem representar estratégias de vida. No caso dos inquilinos, a liberação precoce dos alados pode ser decorrência de uma forte competição por locais para formação de ninhos, uma vez que grande parte dos termiteiros de *C. cumulans* já abrigam, além dos construtores, várias outras espécies e, assim, quanto mais tarde, mais difícil encontrar “vagas” disponíveis.

Dos 39 eventos, 23 foram realizados na primeira metade da estação de revoadas e 16 na segunda metade, o que parece indicar que há uma tendência das colônias a liberarem o mais rápido possível seus alados. Isso pode ter duas vantagens: a primeira, conforme foi salientado por Thorne (1983), é a de que o casal real tenha ainda pela frente quase toda a estação chuvosa para que possa iniciar a construção do seu ninho; a segunda, a meu ver, é a de que a própria colônia mãe se veja logo liberada para o trabalho de reconstrução e ampliação do ninho e, no caso de algumas espécies, até fazer provisão de alimentos. Com efeito, durante os últimos dias das observações de campo pude ver vários termiteiros de *C. cumulans* sendo ampliados, tanto pela própria espécie construtora quanto por seus inquilinos, naquelas porções que ocupavam.

Se, contudo, a estação de revoadas for dividida em 3 partes, ao invés de 2, a distribuição dos eventos passa a ser a seguinte:

1º terço - 9 eventos

2º terço - 24 eventos

3º terço - 6 eventos

Essas diferenças são altamente significativas ($\chi^2=14,31$; $p<0,001$), e sugerem que, apesar das vantagens do vôo precoce, a maioria dos térmites aguardou um pouco mais para liberar seus alados. Os dados da Tabela II mostram que no segundo terço verificou-se também um aumento na frequência de dias chuvosos. Neste período ocorreram chuvas em 67% dos dias, contra apenas 30% dos dias do 1º terço. Isso pode levar a duas explicações possíveis para a aparente demora na liberação dos alados. A primeira, uma hipótese adaptativa, é a de que os térmites tenham desenvolvido um comportamento de “prudência” à espera de maior regularidade no ritmo das chuvas permitindo, assim, que os alados encontrem, em qualquer momento, um solo mais úmido e, portanto, fácil de ser escavado. A segunda é a de que a sensibilidade dos térmites a condições de baixa umidade do ar, condicionaria a saída dos alados aos momentos de chuva ou àqueles próximos dela, quando a umidade do ar alcança seus valores máximos. Se for assim, é natural esperar-se que haja uma forte associação entre chuvas e revoadas, e os dados da Tabela II oferecem algumas evidências de que isso realmente ocorre.

Todos os vôos das espécies diurnas e crepusculares foram realizados dentro do tempo máximo de 12 h após uma chuva; grande parte deles ocorreu logo após a chuva e alguns chegaram mesmo a ocorrer antes que ela terminasse. Dos eventos noturnos, 3 foram realizados além daquele tempo; um deles (o vôo de *Armitermes* *sp*₂ do dia 12/10) ocorreu 4 dias após a última chuva. Isso parece indicar que a sensibilidade à dessecação é um fator importante na decisão sobre quando voar. À noite, quando a umidade relativa do ar é sempre mais alta, algumas espécies conseguem sair. Durante o dia, as altas temperaturas que se verificam nessa região, fazem com que valores mais altos de umidade relativa do ar só sejam alcançados em horários mais próximos da ocorrência de chuvas e, assim, é possível que os vôos dos alados das espécies diurnas tenham que estar mais intimamente associados a tais horários.

É inegável, no entanto, que a penetração no solo é mais fácil se ele estiver mais úmido e, como a umidade do solo - da mesma forma que a do ar - está associada ao aumento da quantidade de chuvas, é possível que os 2 fatores atuem em conjunto na determinação dos períodos de vôo.

Com relação a esse aspecto, não observei diferença entre as espécies subterrâneas e as demais. Nutting & Haverty (1976) indicaram a possibilidade de que as revoadas dos térmitas subterrâneos ocorram mais próximo da chuva porque isso facilitaria a penetração deles no

solo. No entanto, seu trabalho foi feito na região do Deserto do Arizona, onde a velocidade de percolação da água deve ser mais alta que no cerrado. Neste ambiente, os estudos - que começaram com Schubart & Rawitscher (1950) - têm mostrado que a água se infiltra muito lentamente, de forma que o terreno permanece úmido por um longo tempo e isso permite a escavação dos primeiros túneis mesmo que já tenham se passado várias horas após a chuva.

A sensibilidade aos níveis de umidade ambiental como um dos mecanismos que dão início ao processo de revoada foi sugerida por alguns autores. Clément (1956) considerou o aumento da umidade no solo como um fator condicionante para o vôo de *Anacanthotermes ochraceus* (Hodotermitidae) e Ruelle (1964) induziu o vôo de *Macrotermes natalensis* (Termitidae) antes da época normal umedecendo repetidamente o ninho. Na opinião de Nutting (1969) a colônia pode obter informações sobre algumas condições ambientais externas tanto através dos túneis previamente abertos para a saída dos alados quanto através de poros na parede das galerias mais superficiais do termiteiro. Essa sugestão encontra apoio no trabalho de Howse (1966), que demonstrou a extrema sensibilidade dos térmites ao movimento do ar. Trabalhando com *Zootermopsis angusticolis* e *Z. nevadensis* (Hodotermitidae), ele notou que alguns indivíduos percebem o movimento do ar mesmo quando este se dá em intensidade muito baixa (da ordem de um milésimo daquele que se verifica em um cômodo

fechado). O mecanismo fisiológico responsável por essa sensibilidade é ainda desconhecido, mas esse último autor acredita que os sensores estejam associados aos dois terços distais da antena.

A Figura 3 mostra a distribuição, ao longo de um hipotético “dia composto”, dos horários de vôos das 12 espécies diurnas. Esse resultado foi obtido acumulando-se, num mesmo dia, todos os horários em que essas espécies voaram ao longo da estação. Entre 11:45h e 14:30h (o período mais quente do dia), nenhum vôo foi registrado e existiram concentrações maiores de vôos entre 07:30 e 08:30 h e entre 15:30 e 17:30 h.

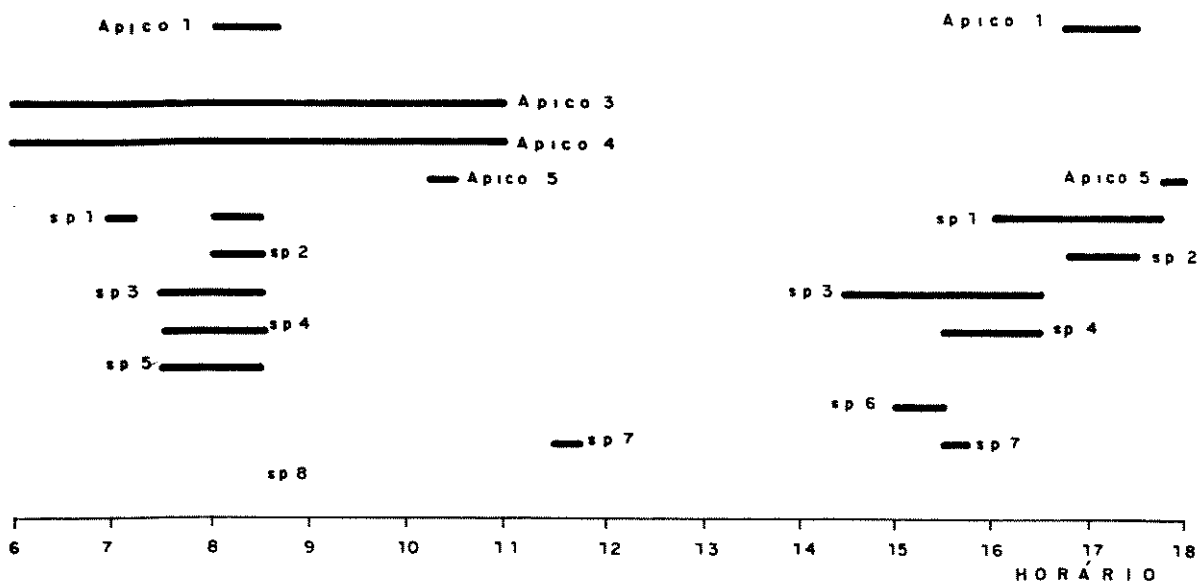


Fig. 3. Distribuição dos horários de vôo das espécies diurnas, ao longo de um “dia composto”.
(Apico = Apicotermatinae)

A distribuição dos horários de vôo das espécies estudadas por Nutting (1979) apresentou, ao longo do dia, 2 intervalos de pausa. O primeiro cerca de "2 a 3 horas após o nascer do sol" e o segundo "3 a 4 horas antes do pôr do sol". A esse comportamento o autor atribuiu uma estratégia anti predação porque, segundo ele, os principais predadores (aves, lagartos, pequenos mamíferos e alguns insetos) são mais ativos e se alimentam exatamente nesses horários. As espécies do Parque Nacional das Emas estudadas neste trabalho, ao contrário, apresentaram picos de vôos aproximadamente naqueles mesmos horários, apesar da intensa predação que se verificava sobre seus alados, principalmente por aves e vários insetos. Assim, acredito que essas espécies adotem outras estratégias para escapar dos predadores e os horários de vôos sejam determinados mais pelas condições físicas do ambiente.

Cabem aqui algumas observações sobre a importância dos alados de cupins como fonte de alimento para vários animais. Eles representam uma oferta importante de energia. Em valores absolutos, Nutting & Haverty (1976) encontraram, para apenas 5 espécies, até 67.000 alados por hectare no deserto do Arizona. Na região do cerrado, a importância dos térmitas de modo geral como alimento de outros animais foi destacada por Redford (1984b) e Redford & Dorea (1984). Durante o trabalho de campo eu pude observar, em quase todos os eventos de revoadas, ocorrência de predação por vários insetos (formigas,

libélulas, coleópteros, etc) e outros invertebrados (aracnídeos) (Fotos 9 e 10) e por muitas aves. Em alguns casos, inclusive, uma inusitada movimentação de aves em um determinado local serviu como sinal de que estava se iniciando uma revoada.

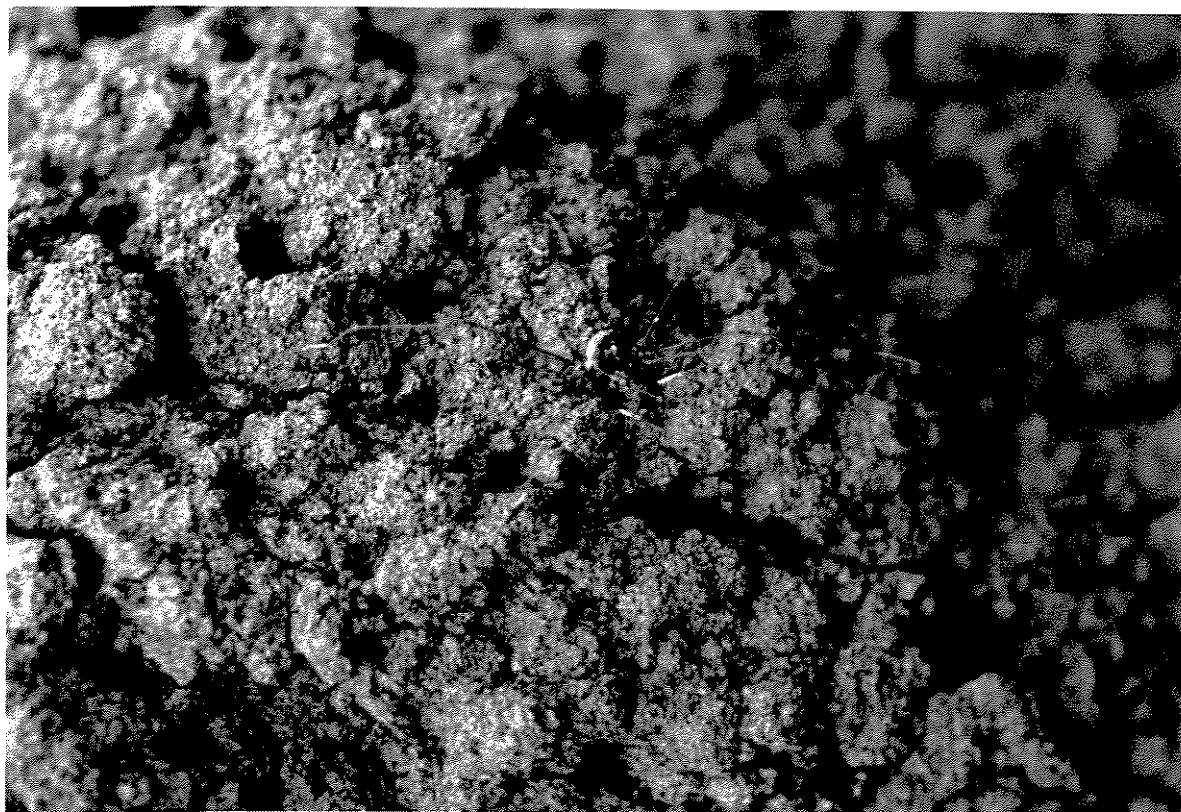


Foto 9. Aracnídeo predando alados de térmitas



Foto 10. Casal de coleópteros em cópula sobre termiteiro de *C. cumulans*, após intensa predação sobre os térmitas durante uma sessão de voo.

Dos 4 eventos registrados nas observações complementares realizadas no ano seguinte (ver pg 24), 2 foram diurnos e 2 noturnos (Tabela IV). Dos 2 eventos diurnos, o primeiro ocorreu imediatamente após uma chuva e o segundo durante a manhã, após uma noite em que havia chovido. Choveu também nos dias que antecederam aos 2 vôos noturnos (de manhã, no caso do vôo de *S. wheeleri* e à tarde, no de *C.cumulans*).

Tabela IV. Horários, espécies envolvidas e simultaneidade dos eventos de revoadas registrados nas observações complementares de 1995

Horário	Simultaneidade	Espécies envolvidas
Dia	S	Apicotermitinae 3 Apicotermitinae 4
Dia	S	Sp1 Sp4 Outra ⁽¹⁾
Noite	I	<i>Syntermes wheeleri</i>
Noite	I	<i>Cornitermes cumulans</i>

⁽¹⁾Coletei apenas 2 indivíduos desta espécie e, embora tenham alguma semelhança com sp2, pareceram-me um pouco diferentes, podendo tratar-se de outra espécie.

De modo geral, esses dados são muito semelhantes àqueles registrados no ano anterior e corroboram algumas das interpretações que eu havia feito. Tanto com relação aos horários de vôo dessas espécies, quanto no que diz respeito à relação com a chuva, esses novos dados reforçam a discussão anterior. No entanto, não utilizei qualquer dessas novas observações nas análises, uma vez que resultaram de coletas esporádicas, sem conexão com o padrão temporal que caracteriza a linha geral de abordagem neste capítulo.

IV) Liberação dos alados

As espécies para as quais obtive informações relevantes a respeito da saída dos alados e os dados obtidos estão relacionados abaixo.

Syntermes wheeleri Seus ninhos têm uma porção epígea semelhante a um monte com altura geralmente inferior a 0,5m e base elíptica cujo maior diâmetro pode alcançar cerca de 2,0 m ou, às vezes, até mais. Antes do período de vôo os termiteiros apresentam, distribuídas por toda a superfície, pequenas áreas de cerca de 10 mm de diâmetro, com textura diferenciada. É provável que sejam orifícios abertos previamente e a seguir fechados com uma camada mais frágil, de forma que fica fácil abrí-los novamente. No momento do vôo, esses orifícios são “destampados” para a liberação dos alados.

Enquanto eles estão saindo, um grande número de soldados e operários permanece do lado de fora do monte, patrulhando toda sua extensão. Todos os termiteiros examinados no dia seguinte ao vôo mostraram os orifícios novamente fechados.

A taxa média de saída dos alados por colônia (estimada a partir de 12 minutos de observações em 9 orifícios de 5 termiteiros e também no número médio de orifícios por termiteiro (19), com 10 termiteiros amostrados), foi de 228 alados por minuto.

Syntermes molestus Seus ninhos são subterrâneos e a saída dos alados é feita através de orifícios no solo. No dia 17/10 observei pela primeira vez uma movimentação de soldados e operários que saíam de 3 orifícios (dispostos aproximadamente como os ângulos de um triângulo obtuso, com distância máxima de 6,5m entre eles). Constituíam inicialmente grandes aglomerados e lentamente iam formando colunas, nas quais vários soldados se colocavam nas laterais, com a cabeça virada para fora (Foto 11). Estas colunas se deslocavam por alguns minutos, após o que se desorganizavam novamente. De um dos orifícios saíam alados, que caminhavam um pouco na coluna e depois entravam novamente. Nesse dia não voaram.

No dia 23/10 observei situação semelhante, só que alguns dos alados, após caminharem na coluna (sempre na parte mais central), voavam, enquanto que outros retornavam pelo orifício. (Foto 12).

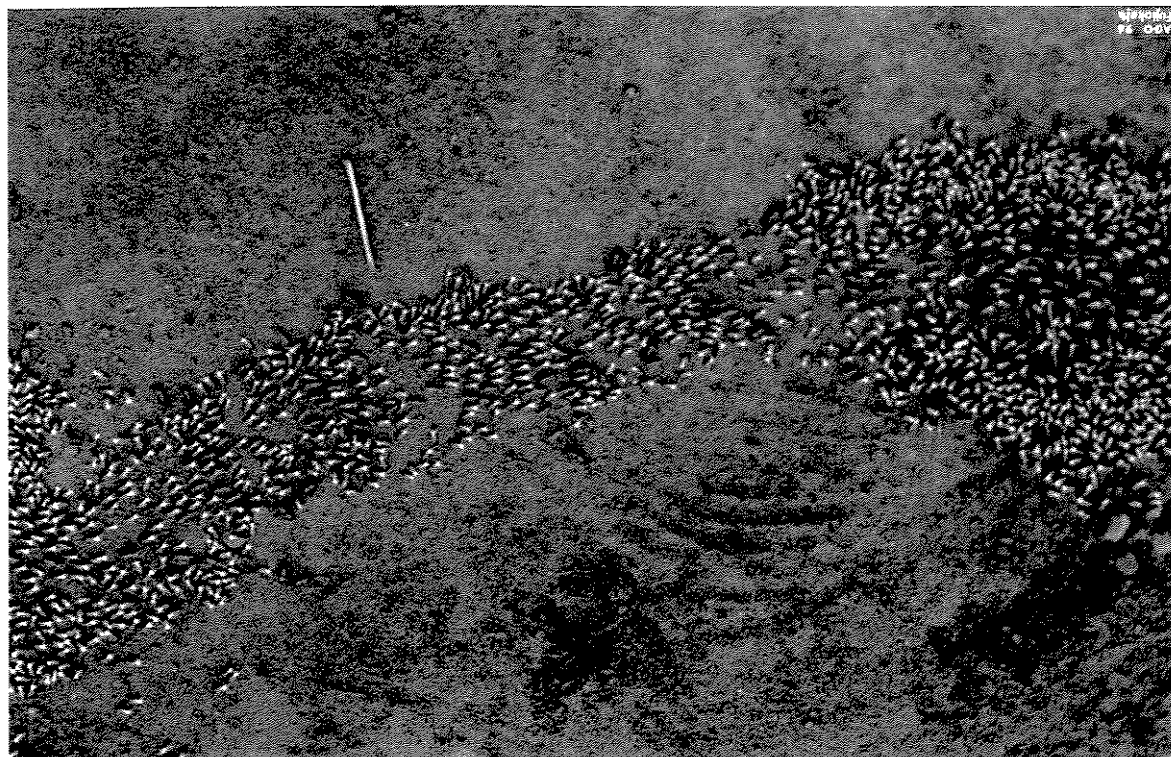


Foto 11. Coluna de *S. molestus* preparando o vôo dos alados



Foto 12. Coluna de *S. molestus*, com um alado saindo e outro retornando ao ninho

<i>Armitermes sp₁</i>	É inquilino de ninhos de <i>C. cumulans</i> , e não consegui ver a saída dos alados.
<i>Armitermes sp₂</i>	É inquilino de ninhos de <i>C. cumulans</i> , e também não consegui ver a saída dos alados.
<i>C. cumulans</i>	Essa espécie é a responsável pela construção dos grandes termiteiros que dominam a paisagem do Parque. A porção epígea forma um monte cônico, cuja altura alcança, normalmente, até 2,0 m mas, em casos excepcionais pode ultrapassar os 3,0 m (Foto 13). Ao longo do tempo que passei no campo, abri 60 ninhos em vários locais do parque, e apenas 9 continham alados, o que indica que naquele ano foi baixa a porcentagem dos que os produziram, um fato que parece ter se refletido no pequeno número de vôos detectados neste trabalho. Mill (1983) descreveu a saída dos alados de <i>C. cumulans</i>. Segundo ele, a colônia constrói, na parte mais alta do monte, plataformas horizontais de 3,0 a 10,0 cm de comprimento por 1,0 a 1,5 cm de largura, a partir das quais os indivíduos alçam vôo. Não cheguei a observar a saída, mas encontrei termiteiros com plataformas, embora não tão longas quanto as descritas por Mill.



Foto 13 (ao lado).
Termiteiro de *C. cumulans* com
aproximadamente 3,0 m de altura

Foto 14 (abaixo).
“Torres” para saída de alados,
provavelmente de *Spinitermes* sp.



- Spinitermes* sp É inquilino de ninhos de *C. cumulans* e, embora não tenha observado a saída dos alados, encontrei a colônia ocupando pequenas tôrres construídas na base dos termiteiros (Foto 14), o que pode indicar que a saída se dê através dessas estruturas.
- O. heberi* Os alados saíam de 13 orifícios distribuídos num espaço de aproximadamente 1,0 m² no solo. Operários se dispunham em todo o contorno do orifício, apenas com as cabeças de fora, e os alados saíam rapidamente. Havia também operários e soldados (poucos) do lado de fora.
- Anoplotermes* sp₁,
Grigiotermes sp e
 Apicotermatinae 2 Essas 3 espécies revoaram simultaneamente e os locais de saída dos alados eram próximos (registrei 7 locais em uma área não maior que 200m²).
 O comportamento das 3 era muito semelhante. Os alados eram liberados a partir de orifícios no solo, com grande quantidade de operários do lado de fora (Foto 15).
 Consegui registrar as taxas de saída dos alados para duas delas:
Anoplotermes sp₁ (estimada a partir de 3 minutos de observação divididos em 2 orifícios distantes

entre si por 3,0 m, e que considerei como 2 colônias): 39 indivíduos por minuto.

Grigiotermes sp (5 minutos em 2 orifícios separados entre si por 10 cm): 52 indivíduos por minuto. Os operários que saíam dos dois orifícios se misturavam na defesa de todos os alados, fazendo crer que se tratava de uma única colônia.

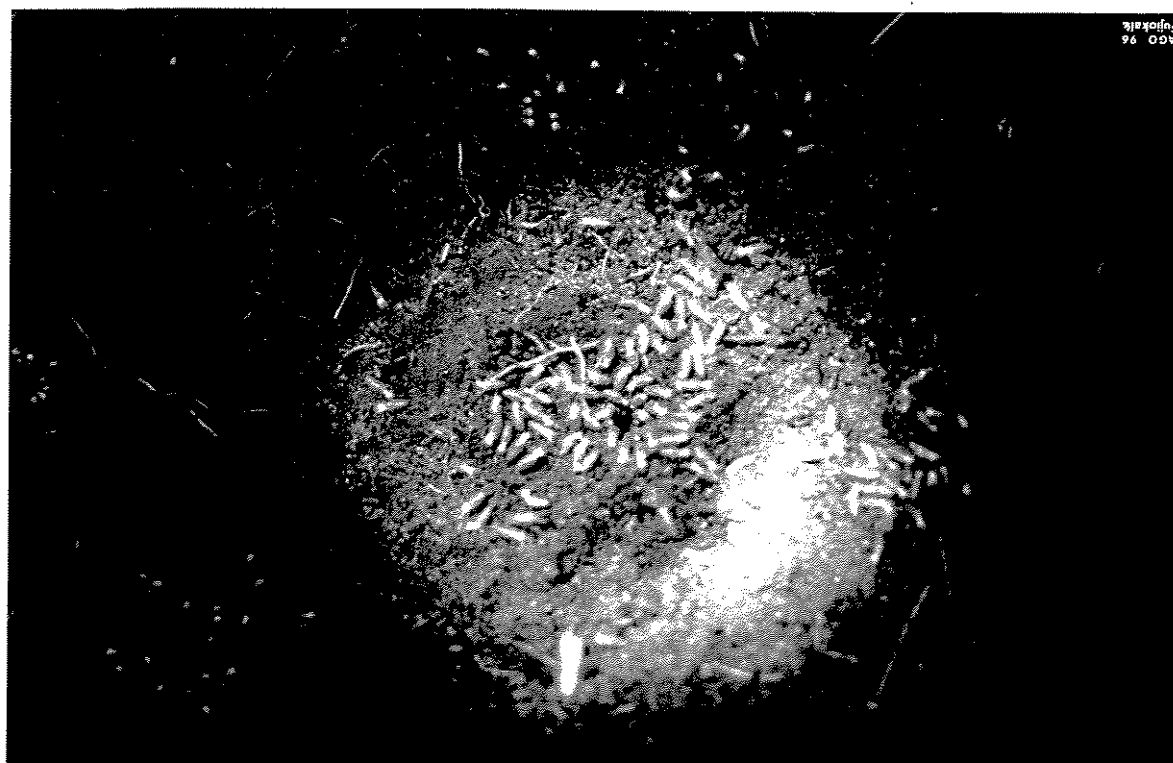


Foto 15. Orifício para saída de alados de Apicotermatinae 2, com grande número de operários do lado de fora.

Anoplotermes sp₂ É, provavelmente, uma espécie que constrói ninhos exclusivamente subterrâneos, e na única

oportunidade que pude observar, os alados saíam de orifícios no solo, com operários do lado de fora. Havia vários orifícios próximos mas eles não usavam todos ao mesmo tempo. Durante cerca de 1,5 minuto eles saíam por um orifício, e aí o abandonavam e começavam a sair por outro. Durante essa troca alguns operários entravam e outros permaneciam do lado de fora. Quando recomeçava a saída dos alados, pelo orifício seguinte, os operários que já se encontravam do lado de fora se juntavam a outros, que também estavam saindo, na defesa do novo local, fazendo crer que todos aqueles orifícios pertenciam a apenas uma colônia. Consegui registrar esse comportamento numa sequência de 4 orifícios em aproximadamente 0,10 m². Em alguns momentos eles saíam de 2 orifícios ao mesmo tempo, mas pareceu claro um padrão sequencial de revezamento.

Apicotermatinae 5

Deve ser, também, uma espécie que constrói ninhos subterrâneos, e os alados saíam, ao mesmo tempo, de vários orifícios, com operários do lado de fora (Foto 16).



Foto 16. Alados de Apicotermitinae 5 saindo de orifícios no solo

A maioria dos orifícios, em função da proximidade entre eles ou entre os grupos de operários que os guarneciam, deixava dúvida sobre se pertenciam a colônias diferentes ou não. Por esse motivo, escolhi para fazer a contagem de alados um orifício isolado, situado a uma distância de pelo menos 5,0 m do mais próximo e outros dois, distantes entre si por 5,0 cm (e afastados dos demais por pelo menos 7,0 m), entre os quais havia mistura de operários do lado de fora.

A taxa média de liberação dos alados foi de 94 indivíduos por minuto, com 8 minutos de observação (4 em cada local).

sp2

Essa espécie também é, provavelmente, subterrânea, e só pude observar a saída dos alados em uma única oportunidade. Eles saíam de um orifício no solo, com diâmetro de cerca de 2,0 ou 3,0 mm. Fiz uma cuidadosa observação num raio de aproximadamente 2,0 m e não encontrei outro local de saída.

Não havia qualquer indivíduo de outra casta do lado de fora e durante o tempo em que observei não os vi aproximarem-se da saída do orifício.

A taxa de saída dos alados (estimada a partir de 7 minutos de observação) foi de 17 indivíduos por minuto.

sp6

Os alados saíam de orifícios no solo, sob pés de gramíneas por cujas folhas subiam até alcançarem a parte mais alta de onde alçavam vôo (Fotos 17 e 18)



Foto 17. Alado de sp6 “escalando”
folha de gramínea para alçar vôo



Foto 18. Alado de sp6 no topo de
folha de gramínea, de onde alça vôo

sp8

É inquilino de *C. cumulans* e não consegui ver a
saída dos alados.

Alguns dos comportamentos descritos acima parecem configurar estratégias de liberação de alados. Pelo menos duas situações merecem ser discutidas.

Em primeiro lugar, o comportamento de sp2 pareceu fundamentalmente diferente do das demais espécies para as quais obtive estimativas das taxas de saída. Ela foi, dentre todas, a única que não tinha indivíduos de outra casta do lado de fora do ninho, e também a que apresentou a menor taxa da saída dos alados. Esses fatos levaram à hipótese de que essas diferenças correspondem a duas estratégias.

A maioria das espécies tenta reduzir a predação sobre seus alados no momento da saída, mobilizando grande quantidade de operários e/ou soldados para sua defesa. Isso cria uma movimentação intensa de indivíduos, que facilita sua localização pelos predadores, o que seria compensado pela redução do tempo gasto na saída o que, conseqüentemente, aumenta a taxa de liberação.

A espécie sp2, por outro lado, faz exatamente o contrário: Libera os alados lentamente, sem despertar muita atenção, dificultando sua localização pelos predadores.

Um teste para avaliar a significância estatística das diferenças nas taxas médias de saída por minuto necessita de informações sobre a variação delas, ou seja, os valores que elas atingem a cada minuto. Como eu não dispunha desses dados sobre todo o tempo de observação

(já que, em alguns casos, a contagem era feita ao longo de 1,5 ou 2 minutos seguidos), tive de usar apenas parte das contagens, motivo pelo qual algumas médias constantes da Tabela V são um pouco diferentes daquelas citadas anteriormente na descrição de cada espécie. Esta tabela mostra todos os casos em que consegui registrar as taxas por minuto.

Tabela V. Número de alados liberados por minuto em 5 espécies

ESPÉCIES	S. wheel	Anoplo 1	Grigio	Apico 5	sp2
NÚMERO DE ALADOS	124	46	41	105	15
	331	31	52	100	20
	210	40	55	89	16
	190			95	16
	317			96	18
	238				19
					15
TOTAIS	1.410	117	148	485	119
MÉDIAS	235	39	49,3	97	17

S. wheel = *Syntermes wheeleri*; Anoplo 1 = *Anoplotermes* sp₁; Grigio = *Grigiotermes* sp; Apico 5 = Apicotermatinae 5.

Esses dados, depois de transformados pela raiz quadrada, foram submetidos a uma análise de variância, e o teste de "F" indicou a existência de diferenças muito significantes ($F = 55,35$; $p < 0,01$). Um contraste do tipo 4X1 entre sp2 e as demais espécies, submetido ao

teste de Sheffe, também se revelou significativo (Contraste = 21,74 ; Sheffe = 10,76).

Esses resultados reforçam a interpretação acima, indicando que, com relação à proteção dos alados no momento da saída, essas 5 espécies utilizaram duas estratégias: 1) Liberarem em massa seus alados, arriscando-se a chamarem a atenção dos predadores, o que é compensado pelo emprego de grande número de operários e/ou soldados na defesa e pela redução do tempo de saída; 2) Liberarem lentamente seus alados, resultando no aumento do tempo total de saída e do risco de que o local seja encontrado pelos predadores, o que é compensado pela maneira disfarçada com que executam essa liberação.

Em segundo lugar, chama a atenção o comportamento de *Anoplotermes* sp₂. O revezamento entre os orifícios parece indicar também um recurso para diminuir a probabilidade de localização do ponto de saída e, conseqüentemente, a predação sobre os alados.

Finalmente, o comportamento de sp₆, de subir pelas folhas de gramíneas para, então, alçar vôo, parece ser relativamente comum entre os térmites e, segundo Nutting (1969) tem sido observado em outras espécies. O autor afirma que “na ausência de torres ou estruturas similares, os alados de muitas espécies comumente sobem em pedrinhas, grama, ervas, etc, de onde decolam”, e isso acontece também com sp₆ no Parque Nacional das Emas.

V) Simultaneidade interespecífica de vôos

Dezoito espécies estiveram envolvidas nos 13 eventos de revoadas simultâneas, embora muitas delas tivessem, também, realizado vôos isolados. Os dados da Tabela II (onde a letra "I" indica evento isolado e a letra "S" revoada simultânea), mostram que os eventos com maior número de espécies (3 ou 4) ocorreram na primeira metade da estação. Apesar desse detalhe, a distribuição global das revoadas isoladas e simultâneas ao longo da estação não seguiu qualquer padrão que diferisse significativamente do acaso, conforme mostram as Tabelas VI e VII. Dividindo-se a estação seja em 2, seja em 3 partes, as diferenças observadas foram muito pouco significativas.

Tabela VI. Distribuição das frequências observadas (e esperadas) de eventos isolados (I) e simultâneos (S) ao longo das duas metades da estação

	I	S	TOTAL
1ª M	14 (15,3)	9 (7,7)	23
2ª M	12 (10,7)	4 (5,3)	16
Total	26	13	39

$$\chi^2 = 0,81 \text{ (p > 0,40)}$$

Tabela VII. Distribuição das frequências observadas (e esperadas) de eventos isolados (I) e simultâneos (S) ao longo dos três terços da estação

	I	S	TOTAL
1º T	5 (6,0)	4 (3,0)	9
2º T	17 (16,0)	7 (8,0)	24
3º T	4 (4,0)	2 (2,0)	6
Total	26	13	39

$$\chi^2 = 0,69 \text{ (p > 0,70)}$$

A distribuição dos eventos simultâneos ao longo dos horários, contudo, foi muito significativa. Dos 13 eventos simultâneos, 9 foram diurnos (envolvendo 9 espécies), 2 crepusculares (que envolveram 5 espécies) e 2 foram noturnos (envolvendo 4 espécies) (Tabela VIII).

As tabelas IX e X mostram que a significância estatística desses resultados é alta, seja quando se consideram os 3 horários, seja quando se agrupam dia e crepúsculo.

A literatura sobre esse assunto revela uma tendência à interpretação da simultaneidade interespecífica como estratégia para reduzir o efeito da predação (Nutting, 1979). Não me parece existir, contudo, qualquer evidência mais clara a favor dessa interpretação.

Tabela VIII. Datas, horários de ocorrência e espécies envolvidas nos 13 eventos de revoadas simultâneas.

Datas	Horário	Espécies envolvidas
02/10	Dia	Apicotermitinae 1 sp1 sp2
03/10	Dia	Apicotermitinae 1 sp1 sp2 sp8
08/10	Dia	Apicotermitinae 1 sp1 sp2
17/10	Dia	sp3 sp4 sp5
20/10	Crepusc.	<i>Anoplotermes</i> sp ₁ <i>Grigiotermes</i> sp Apicotermitinae 2
21/10	Noite	<i>Armitermes</i> sp ₁ <i>Spinitermes</i> sp
23/10	Dia	Apicotermitinae 1 sp1
23/10	Dia	sp3 sp4
25/10	Dia	Apicotermitinae 3 Apicotermitinae 4
27/10	Dia	Apicotermitinae 3 Apicotermitinae 4

Tabela VIII. (Continuação)

Dia	Horário	Espécies envolvidas
31/10	Dia	Apicotermatinae 3 Apicotermatinae 4
16/11	Crepúsc.	<i>Velocitermes</i> sp <i>Anoplotermes</i> sp ₂
17/11	Noite	<i>Syntermes wheeleri</i> <i>Syntermes molestus</i>

Tabela IX. Distribuição das frequências observadas (e esperadas) de eventos isolados (I) e simultâneos (S) ao longo dos horários do dia, considerando os 3 intervalos (Dia, Crepúsculo e Noite).

	I	S	TOTAL
D	9 (12,0)	9 (6,0)	18
C	3 (3,3)	2 (1,7)	5
N	14 (10,7)	2 (5,3)	16
Total	26	13	39

$$\chi^2 = 5,40 \text{ (p < 0,08)}$$

Tabela X. Distribuição das frequências observadas (e esperadas) de eventos isolados (I) e simultâneos (S) ao longo dos horários do dia, agrupando Dia e Crepúsculo.

	I	S	TOTAL
D/C	12 (15,3)	11 (7,7)	23
N	14 (10,7)	2 (5,3)	16
Total	26	13	39

$$\chi^2 = 5,20 \text{ (p} < 0,03\text{)}$$

Assim, embora não descarte a possibilidade de que haja, em alguma medida, vantagem relacionada à saciação dos predadores e, a partir daí, um componente adaptativo, acredito que, em grande parte, a simultaneidade interespecífica se dê em função da extrema necessidade que os térmites têm de condições ambientais mais favoráveis, as quais só são encontradas em determinados momentos.

Essa hipótese poderia explicar alguns resultados obtidos neste trabalho.

Primeiro, as grandes revoadas simultâneas ocorridas no início da estação. As espécies envolvidas em tais revoadas são, provavelmente, aquelas que já estavam com seus alados prontos há algum tempo, esperando apenas que as condições melhorassem. Dessa forma, teriam mesmo que liberá-los assim que ocorressem as primeiras chuvas, independente de que outras espécies também o fizessem. Tanto é assim, que houve uma primeira sessão de vôos nos dias 02 e 03 / 10, quando ocorreram chuvas, uma interrupção nos dias 04, 05 e 06

(intervalo durante o qual não choveu) e depois outra sessão no dia 08, novamente com chuva. Parece-me difícil aceitar que essa sincronização entre as revoadas seja adaptativa.

Segundo, a maior proporção de vôos simultâneos durante o dia. Nesse horário, como já discuti na seção III, pg 37, as altas temperaturas provocam um abaixamento da umidade relativa do ar, fazendo com que, na maior parte do tempo, as condições existentes não permitam a saída dos alados. As colônias são, assim, forçadas a liberá-los apenas nos instantes em que o ambiente é mais favorável, e isso deve ser a maior causa da simultaneidade. À noite, quando a umidade relativa do ar é sempre um pouco mais alta, tendo ou não chovido, os vôos podem ser mais bem distribuídos, o que reduz a simultaneidade. Esta me parece uma explicação mais razoável para os vôos simultâneos do que a que tenta associá-los a estratégias contra a predação, já que não consegui encontrar evidências de que à noite a predação seja menos intensa, dispensando a necessidade de vôos simultâneos.

Finalmente, os dados obtidos no ano seguinte (1995) constituem evidências a favor das interpretações que estou propondo. Em primeiro lugar, eles reforçam a relação entre simultaneidade e horário, já que os 2 eventos isolados foram noturnos e os 2 eventos simultâneos foram diurnos. Em segundo lugar, um dos vôos simultâneos reuniu espécies que não haviam voado juntas no ano anterior, e isso corrobora a hipótese de que essas associações podem ser casuais.

VI) Simultaneidade de vôos entre colônias da mesma espécie

A maioria dos vôos deixou dúvidas sobre o número de colônias envolvidas e, além disso, em algumas revoadas com simultaneidade interespecífica não foi possível fazer as observações para alguma(s) das espécies participantes. A Tabela XI relaciona os vôos sobre os quais as observações me permitiram chegar a uma conclusão. A respeito dos demais não posso afirmar qualquer coisa.

O critério mais confiável para se considerar uma revoada como simultânea seria descobrir os pontos de saída dos alados e a seguir comprovar que estes pontos estão ligados a colônias diferentes. Na maioria das vezes foi impossível proceder dessa forma, por dois motivos principais. O primeiro foi a dificuldade para detectar o local de saída; isso só foi conseguido em alguns casos, como se viu na seção IV. O segundo foi saber se os pontos de saída não eram ligados à mesma colônia. No caso de espécies que constroem termiteiros epígeos (como *S. wheeleri*) essa distinção era mais fácil mas com os térmites subterrâneos, que liberam seus alados através de orifícios no solo, nem sempre era possível uma conclusão, já que a distância entre esses orifícios deixava dúvida sobre sua origem. Apesar de tudo tentei usar, neste trabalho, os critérios mais confiáveis de que dispunha e, além disso, só incluí na Tabela XI aqueles eventos em que as evidências foram mais fortes, deixando de lado aqueles sobre os quais poderia existir maiores dúvidas.

Tabela XI. Vôos simultâneos (envolvendo mais de uma colônia da mesma espécie) e Isolados (com apenas uma colônia).

Espécies	Vôos simultâneos	Vôos isolados
<i>S. wheeleri</i>	(¹)	17/10 e 21/10
<i>Armitermes</i> sp ₁	04 e 21 / 10	(²)
<i>Velocitermes</i> sp	16/11	
<i>Spinitermes</i> sp	21/10	
<i>Anoplotermes</i> sp ₂	16/11	27/10
Apicotermatinae 1	02/10 e 03/10	
Apicotermatinae 3	Todos	
Apicotermatinae 4	Todos	
Apicotermatinae 5	27/10	
sp1	02, 03, 04, 20 e 23 / 10	
sp2	(³)	
sp3	Todos	
sp4	17 e 23 / 10	
sp6	17/11	

(¹) Uma das revoadas de *S. wheeleri* (a do dia 31/10) pode ter sido simultânea. Ao longo de 1 km do transect, pelo menos 3 colônias liberaram alados. Não pude ver, contudo, se eles se misturavam

(²) O vôo de *Armitermes* sp₁ do dia 09/10 foi, provavelmente, isolado. Ao longo de uma sessão de observação com armadilha luminosa apareceram, durante cerca de 2 minutos, alguns indivíduos, vindos, ao que tudo indica, de uma única direção.

(³) Os vôos de sp₂ nos dias 02 e 03 / 10 foram, provavelmente, simultâneos, já que eles se estenderam por uma área relativamente extensa e havia um grande número de indivíduos voando, sendo difícil supor que todos eles tenham vindo de uma única colônia, que, conforme se viu na Sessão IV, pg 53, libera seus alados em ritmo muito lento.

VII) Concentração em árvores e/ou em termiteiros de *C. cumulans*

Em várias revoadas de Apicotermatinae 1, Apicotermatinae 3, Apicotermatinae 4, Apicotermatinae 5, sp1, sp2, sp3 e sp4, os alados realizaram grandes concentrações em torno de copas de árvores e de termiteiros de *C. cumulans* (Fotos 19 e 20).

Nutting (1969) descreveu aglomerações semelhantes no topo de árvores, durante as revoadas de *Allongnathotermes hypogeus* (Termitidae) na savana africana. Grassé & Noirot, 1951) também registraram esse comportamento em *Pseudacanthotermes militaris* (Termitidae) e Snyder (1948, apud Nutting, 1969), o observou em *Syntermes*.

Nutting chama essa orientação em direção a locais mais altos de "hypso taxis" e sugere que as árvores funcionariam como pontos de reunião para os alados de todos os ninhos dentro de um certo raio e isso favoreceria a exogamia. Além disso, este autor, tomando como base as idéias de C. Fuller, num artigo de 1915 (também citado por ele), de que os machos localizariam as fêmeas através de características visuais, sugere também a possibilidade de que as fêmeas pousem primeiro, formando uma aglomeração conspícua, que atrairia os machos.



Foto 19. Concentração de alados em torno de copas de árvores



Foto 20. Concentração de alados em torno de termiteiro de *C. cumulans*

As observações que fiz no Parque das Emas parecem corroborar a primeira sugestão, já que em todos os casos onde foi possível, pude ver que os alados que se aglomeravam vinham de várias direções e, portanto, provavelmente eram oriundos de colônias diferentes. No entanto, pelo menos para a espécie sp3, da qual coletei 5 amostras, com aproximadamente 30 alados cada, entre os indivíduos pousados nas árvores e termiteiros e outras 5 entre os que revoavam ao redor desses locais (resultados na Tabela XII), não encontrei diferença significativa na relação entre o número de machos e fêmeas dos 2 grupos.

Tabela XII. Frequências observadas (e esperadas) de machos e fêmeas de sp3, coletados entre os alados pousados em árvores e termiteiros e entre os que voavam em torno desses locais

	Pousados	Voando	Total
Fêmeas	107 (102,9)	108 (112,1)	215
Machos	39 (43,1)	51 (46,9)	90
Total	146	159	305

$$\chi^2 = 1,06 \text{ (p = 0.30)}$$

Assim, é mais provável que, ao menos nessa espécie, as frequências de pousos ocorram independentemente dos sexos, e a atração do parceiro não se dê nos moldes citados por Nutting. Acredito que os locais mais altos, que não são muitos, estimulem a formação de grandes

concentrações de indivíduos de ambos os sexos, e aí, com uma alta densidade de indivíduos pousados, a atração hormonal descrita por Leuthold (1977) se torne muito mais eficiente do que ocorreria se os mesmos indivíduos estivessem distribuídos aleatoriamente em toda a área abrangida pelo vôo.

A idéia de localização visual das fêmeas pelos machos e, possivelmente, também a noção de “orientação em direção a locais mais altos” propostas por Nutting (1969), sugerem que ele partiu do pressuposto de que os alados de térmitas possuem grande capacidade de visão a longas distâncias. Não encontrei, na literatura, experimentos que tratassem do alcance de visão do grupo e, desse modo, embora não descarte a interpretação desse autor, entendo que a localização dos pontos mais altos, como as árvores e os termiteiros, possa se dar por outros mecanismos. É possível que o encontro casual de qualquer dessas estruturas no trajeto do vôo, estimule o pouso, resultando nas aglomerações descritas acima.

O papel dos grandes termiteiros como estrutura de atração para as aglomerações de alados não é citado na literatura e, assim, é provável que não seja encontrado em outro local. Nas extensas áreas de campo do Parque das Emas, onde as árvores são muito raras e às vezes inexistem num espaço de vários quilômetros quadrados, os grandes e numerosos montes de *C. cumulans* (Foto 21) se destacam como as únicas estruturas suficientemente altas e, assim, capazes de estimular

as aglomerações, seja pela atração visual proposta por Nutting (já que são bastante visíveis, mesmo a longas distâncias), seja pelo mecanismo da interceptação de vôo. De qualquer forma, acredito que eles desempenhem um importante papel na dispersão de grande número de espécies de térmitas, e reforço a interpretação de Redford (1984a), a respeito do caráter decisivo desses termiteiros na manutenção da diversidade de vários grupos faunísticos, a ponto de considerar *C. cumulans* como uma espécie chave ("keystone") - no sentido usado por Gilbert (1980) - nos ecossistemas do parque.



Foto 21. Os termiteiros de *C. cumulans* se sobressaem na paisagem de campo do Parque das Emas.

VIII) Tempo decorrido entre a saída e o pareamento

Consegui coletar esse dado para apenas 5 espécies e em um único voo de cada (Tabela XIII). Os resultados revelam uma tendência que, em minha opinião, merece uma investigação mais completa em futuros trabalhos: Parece haver uma diferença clara entre os vãos isolados (somente de uma colônia) e os vãos simultâneos de várias colônias.

Tabela XIII. Tempo decorrido entre o início da liberação dos alados e os primeiros pareamentos.

Espécies	Dia	Tempo
<i>S. wheeleri</i>	21/10	5 minutos
<i>Armitermes</i> sp ₁	09/10	6,5 minutos ⁽¹⁾
<i>Anoplotermes</i> sp ₂	27/10	Após 7 minutos não vi pareamentos
Apicotermatinae 3	25/10	Pareamento ainda no voo, entre 2 e 2,5 minutos após seu início.
sp3	23/10	Aproximadamente 3 minutos

⁽¹⁾ Esse tempo foi medido a partir do aparecimento dos primeiros indivíduos na armadilha luminosa (Ver Nota ⁽²⁾ de rodapé da Tabela XI, pg 65) e acredito que seja uma sub-estimativa do tempo real desde a liberação deles no ninho.

Dos 5 registros constantes da Tabela XIII, os vôos de *S. wheeleri*, *Armitermes sp₁* e *Anoplotermes sp₂*, todos isolados (ver Tabela XI, pg 65) foram aqueles em que houve mais demora entre o início da liberação dos alados e os primeiros pareamentos. Nos vôos de Apicotermatinae 3 e sp3, ambos simultâneos, o tempo foi sempre menor. No primeiro, o vôo de Apicotermatinae 3 do dia 25/10, um dos maiores (tanto em termos de duração quanto de área coberta e de densidade de alados) registrados em toda a estação, muitos pareamentos ocorreram ainda durante o vôo.

Acredito que seria muito interessante uma investigação mais detalhada desse comportamento, contrapondo duas hipóteses. A primeira, de que os vôos isolados teriam densidade menor de indivíduos e, por isso, a demora no pareamento é função apenas da dificuldade de encontrar parceiros. A segunda é de que essas diferenças sejam devidas, no caso dos vôos isolados, à espera pela saída de um número maior de indivíduos para que haja mais opções da escolha e, no caso dos vôos simultâneos, além da espera ser desnecessária, haveria, ainda, um certo nível de competição, o que tenderia a beneficiar os alados que conseguissem parrear primeiro.

IX) Cor dos alados

As cores atribuídas aos alados neste trabalho se basearam num esquema bem simplificado em relação ao esquema clássico de cores que vem sendo tradicionalmente adotado em taxonomia de térmitas,

proposto por Sands (1965) e utilizado por Mathews (1977) e, com modificações, por Cancellato (1989). Eu uso apenas 7 cores (listadas abaixo), que me parecem suficientes para os objetivos a que me proponho, e a cor que atribuí aos alados de cada espécie representa uma “média” das cores da cabeça, tórax e tergitos.

Amarelo

Amarelo ferruginoso

Castanho amarelado

Castanho claro

Castanho médio

Castanho escuro (ou marrom escuro)

Castanho (ou marrom) muito escuro

A atribuição de cores tem um forte componente de subjetividade e é necessário que se diga que toda a discussão abaixo é baseada na minha avaliação pessoal.

Com base nesse critério, os alados da grande maioria das espécies estudadas neste trabalho se situam nas faixas intermediárias de cores (castanho claro e castanho médio) (Fotos 26 a 40). Os 3 primeiros (*Armitermes* *sp*₁, *Armitermes* *sp*₂ e *Spinitermes* *sp*) estão na faixa de amarelo a amarelo ferruginoso (Fotos 22, 23 e 24). Entre esses 2 grupos está *Anoplotermes* *sp*₂ (Foto 25), cujos tergitos já tendem mais para castanho amarelado (os últimos são bem claros), o tórax é predominantemente castanho claro e a cabeça é castanho-escuro. Do outro lado estão os alados de *O. heberi*, *sp*₇, *sp*₃ e *sp*₈ (Fotos 42 a 45),

de cores marrom e marrom escuro (o primeiro apresenta alguns segmentos torácicos um pouco mais claros, mas o protórax, tanto quanto a cabeça e os tergitos abdominais são marrons). E, finalmente, entre o grupo intermediário e este último, está o alado de *S. wheeleri* (Foto 41) que, embora tenha os segmentos abdominais de cor marrom, apresenta a cabeça um pouco mais clara e todo o tórax castanho médio a claro.

Nutting (1979), citando Snyder (1954), afirma que “os alados com pigmentação mais escura têm sido tradicionalmente considerados diurnos e aqueles com coloração mais clara, noturnos”. Se considerarmos a sequência das cores relacionadas anteriormente como uma ordem entre a mais “clara” e a mais “escura”, como, aliás, me parece lógico, podemos dividir os 24 alados estudados neste trabalho em 4 grupos:

Alados “claros”: *Armitermes* *sp*₁, *Armitermes* *sp*₂, *Spinitermes* *sp* e *Anoplotermes* *sp*₂.

Alados “médios”: De *Apicotermatinae* 5 até *Velocitermes* *sp*, na sequência de fotos.

Alado “médio-escuro”: *S. wheeleri*.

Alados “escuros”: *O. heberi*, *sp*₇, *sp*₃ e *sp*₈.

Fazendo isso, os resultados deste trabalho corroboram inteiramente aquela hipótese, já que nenhum alado claro voou no período diurno (os 3 primeiros - que, aliás, são os mais “claros” - foram noturnos e o quarto foi crepuscular) e nenhum alado escuro voou à noite (3 foram diurnos e 1 crepuscular).

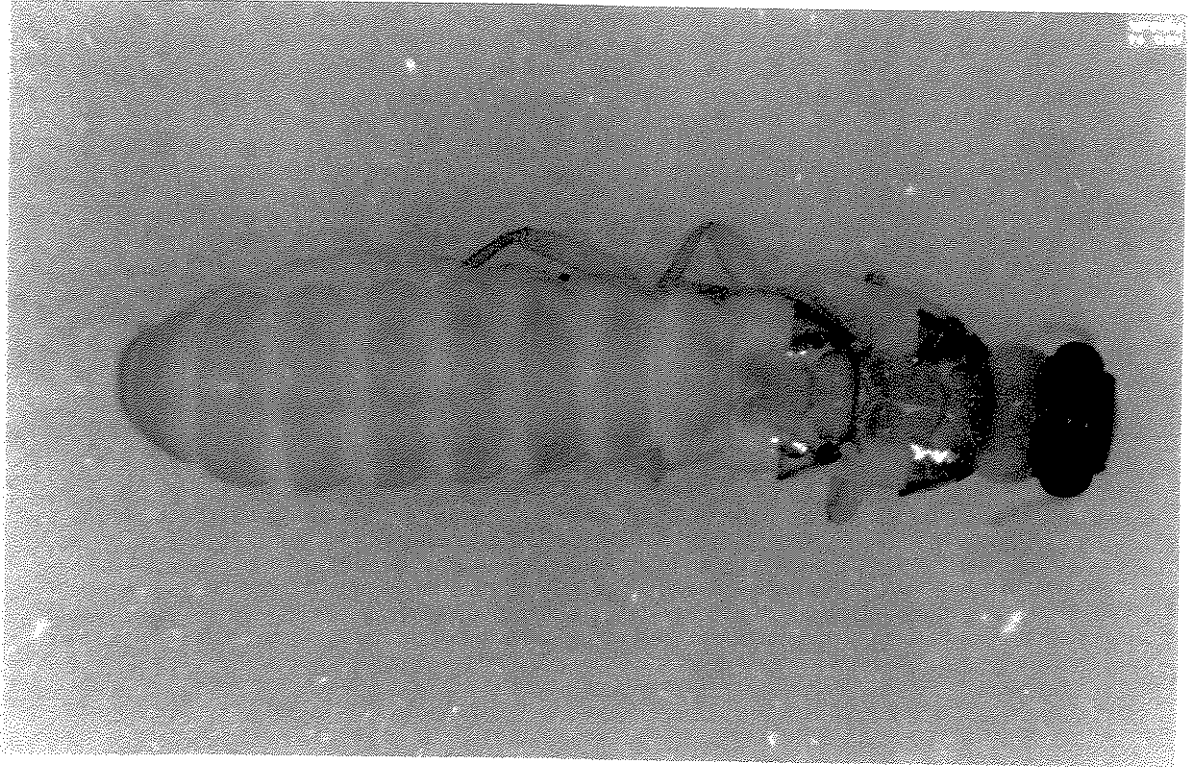


Foto 22. Fêmea de *Armitermes* sp₁

1 mm



Foto 23. Macho de *Spinitermes* sp

1 mm

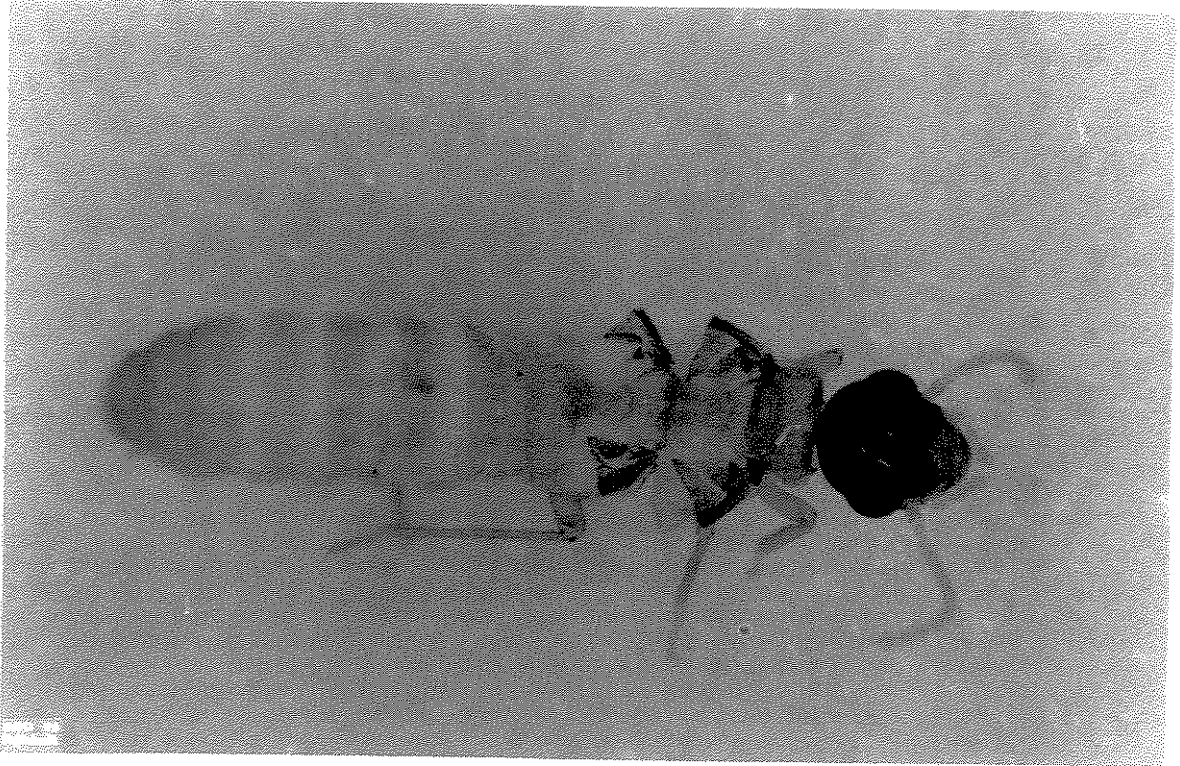


Foto 24. Fêmea de *Armitermes* sp₂

1 mm

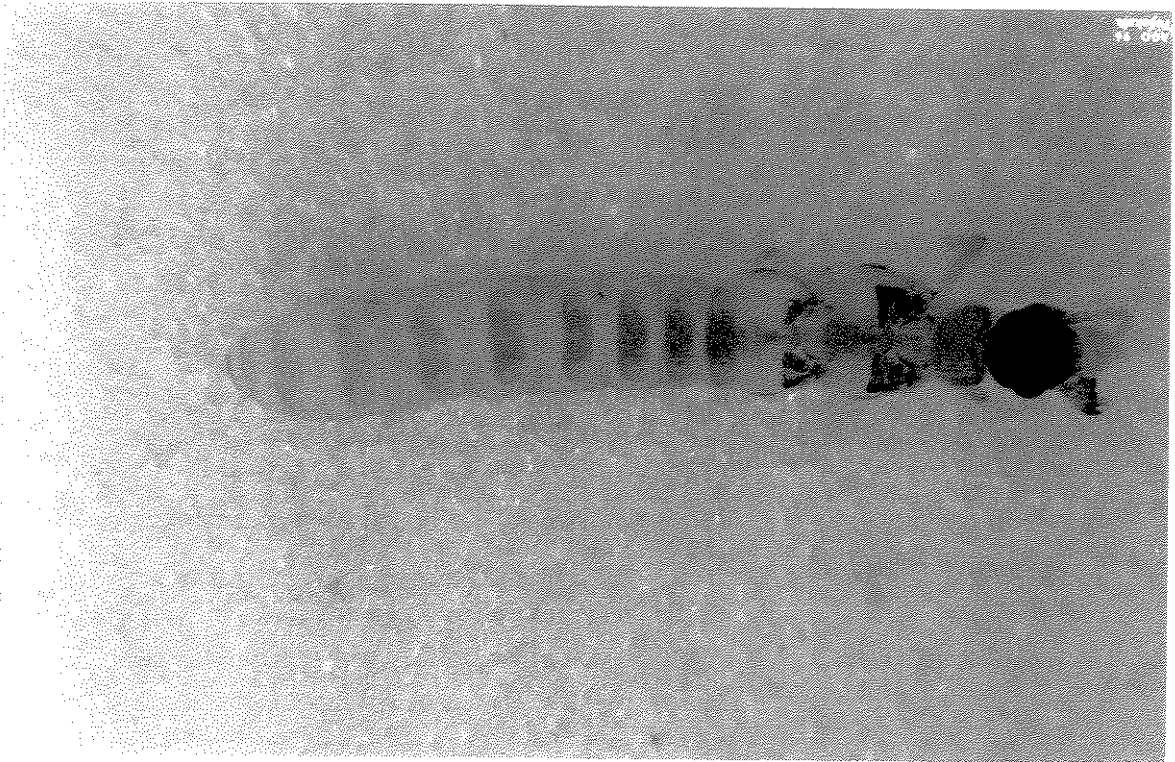


Foto 25. Fêmea de *Anoplotermes* sp₂

1 mm

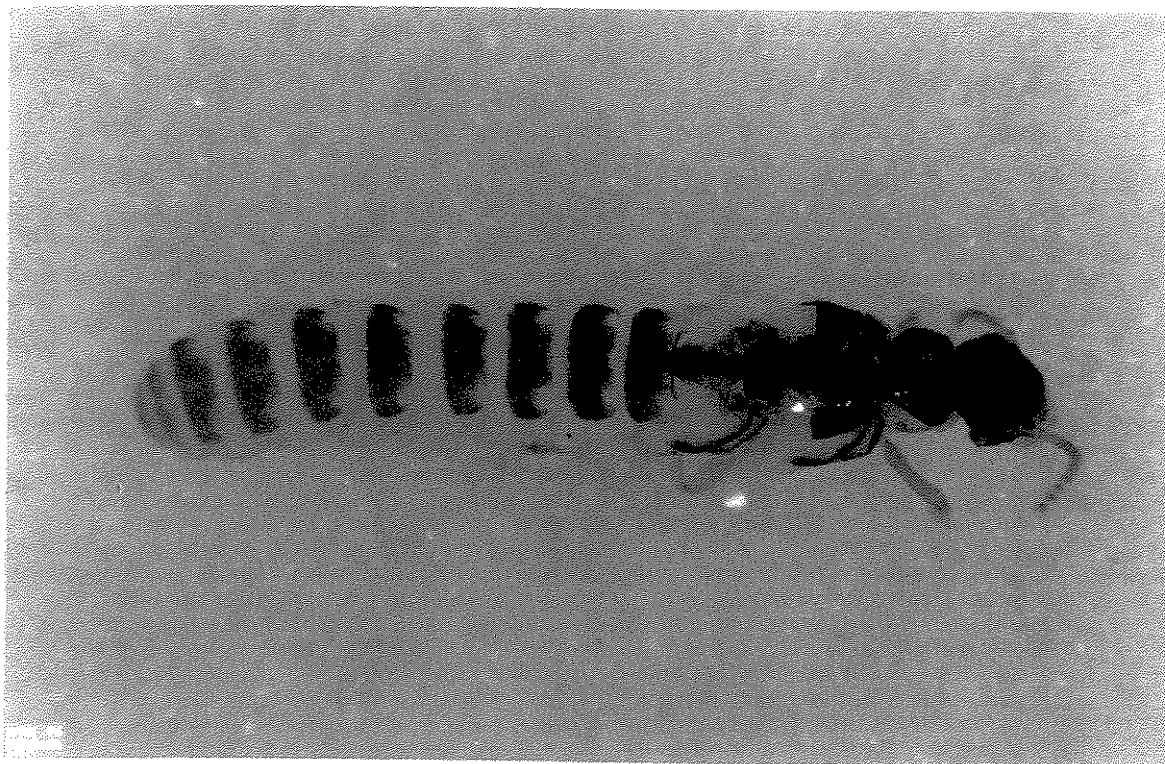


Foto 26. Macho de Apicotermitinae 5

1 mm

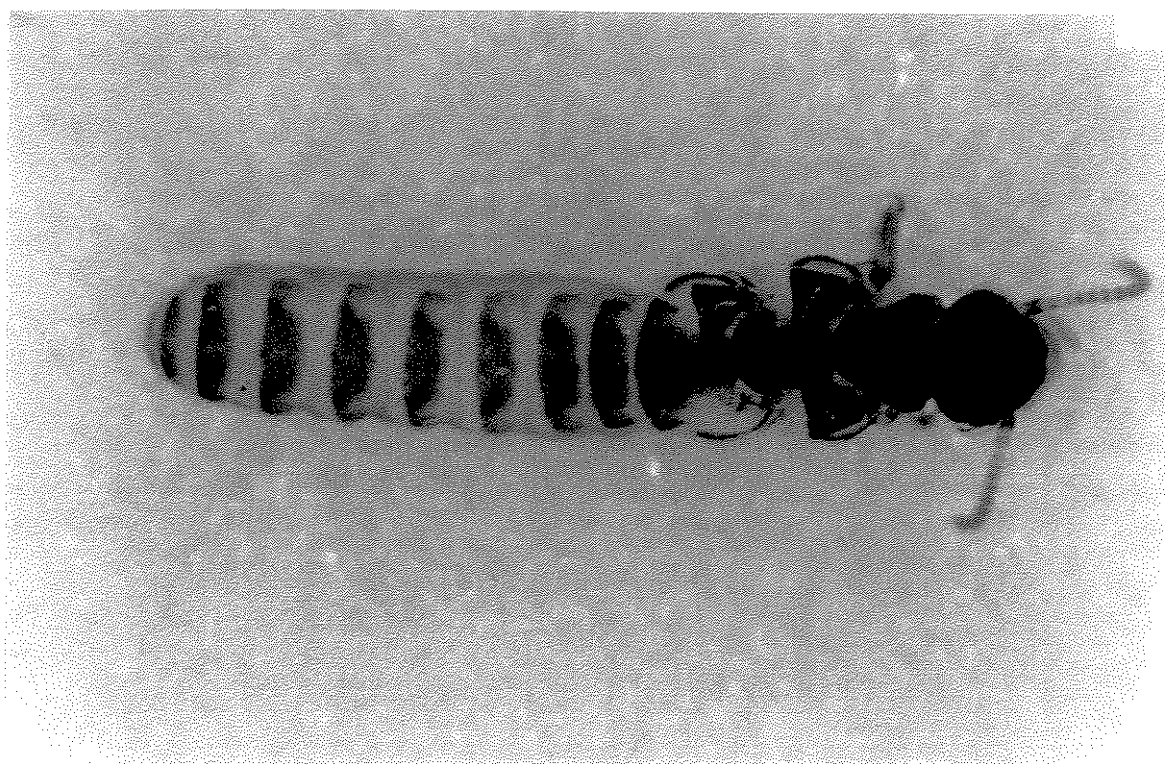


Foto 27. Fêmea de *Anoplotermes* sp₁

1 mm

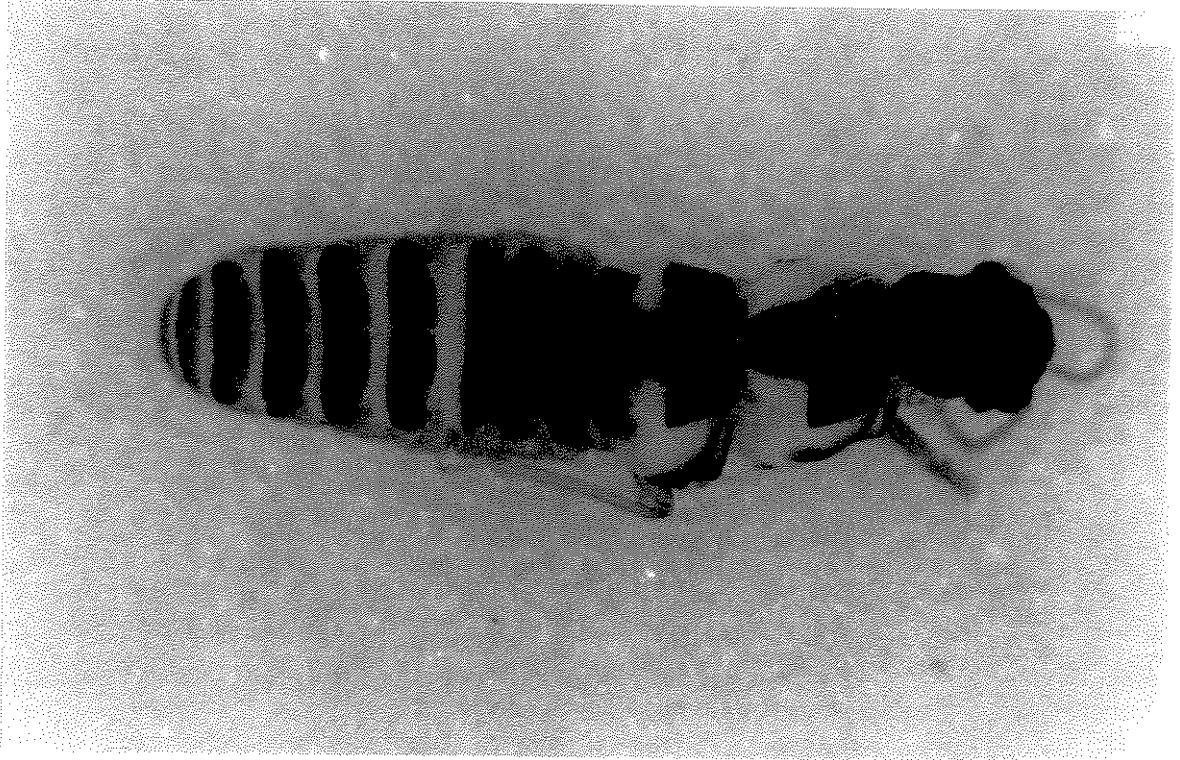


Foto 28. Fêmea de sp6

1 mm

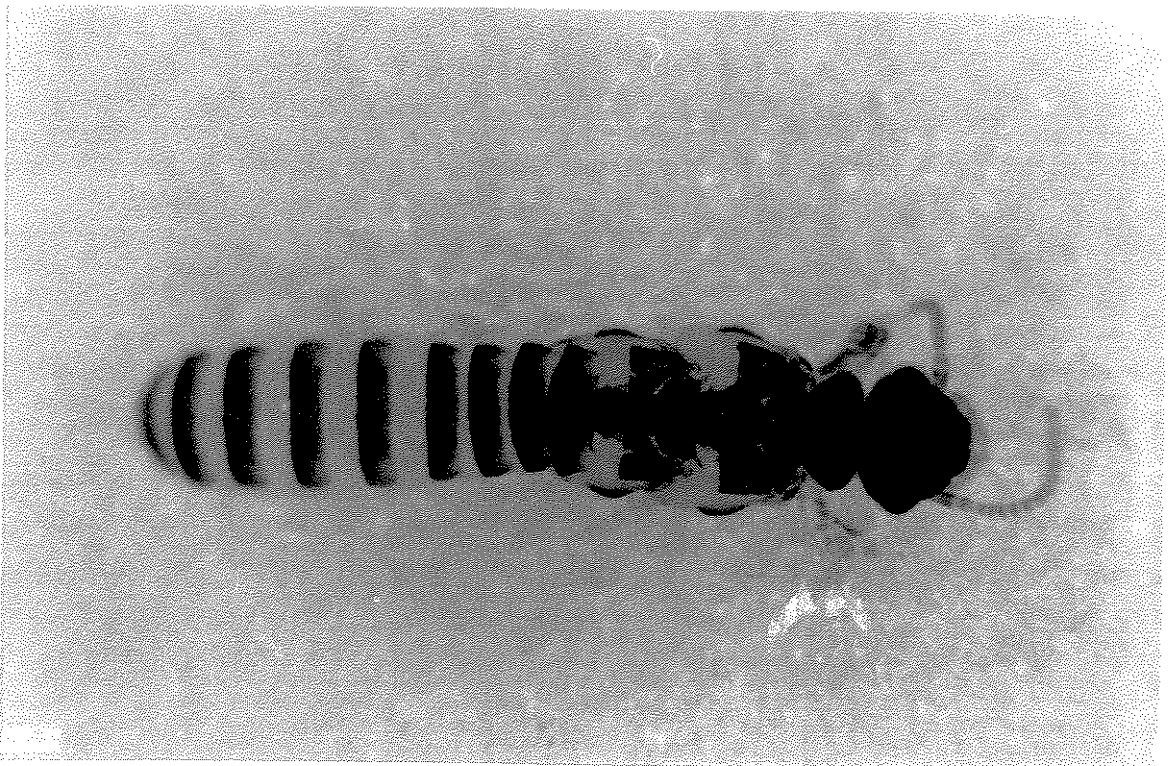


Foto 29. Macho de sp4

1 mm



Foto 30. Macho de *Syntermes molestus*

1 mm

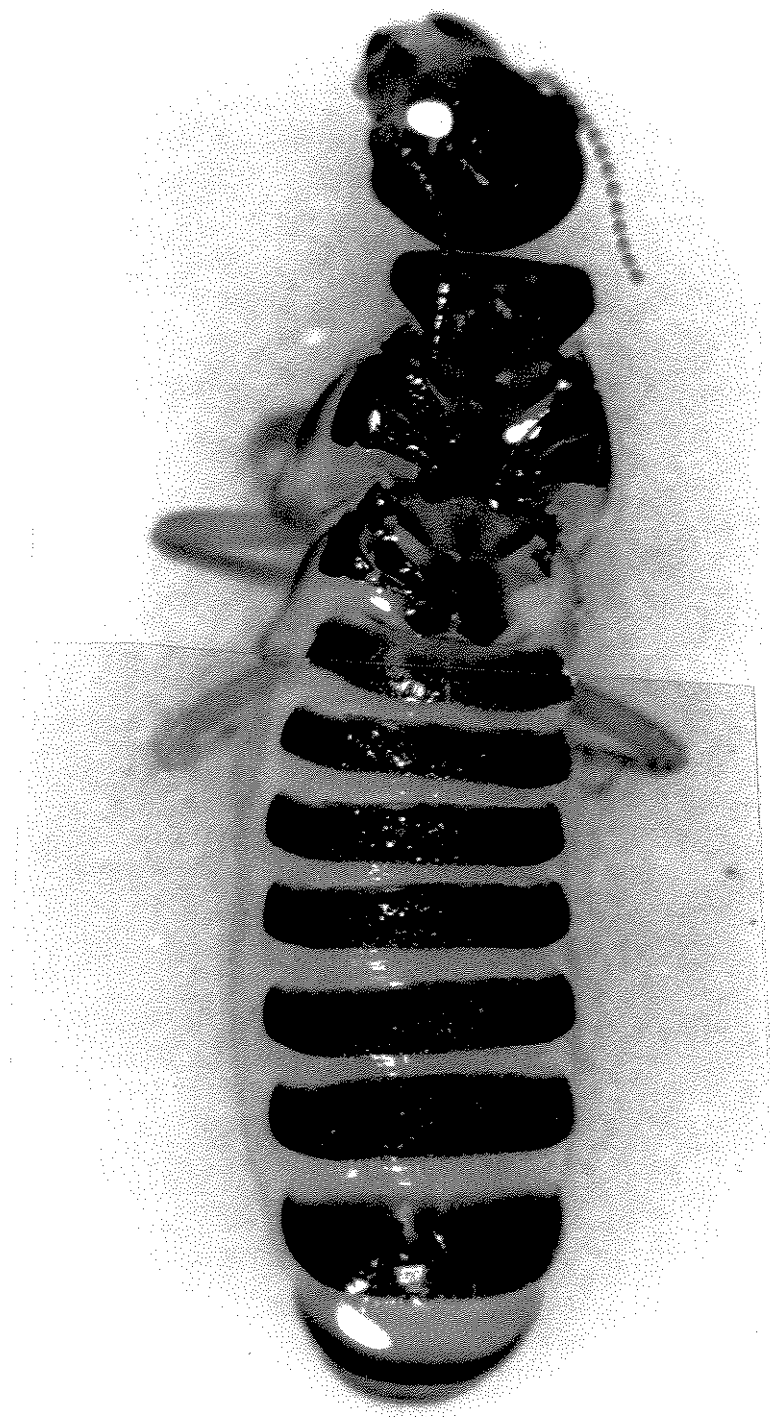


Foto 31. Fêmea de *Cornitermes cumulans*

1 mm

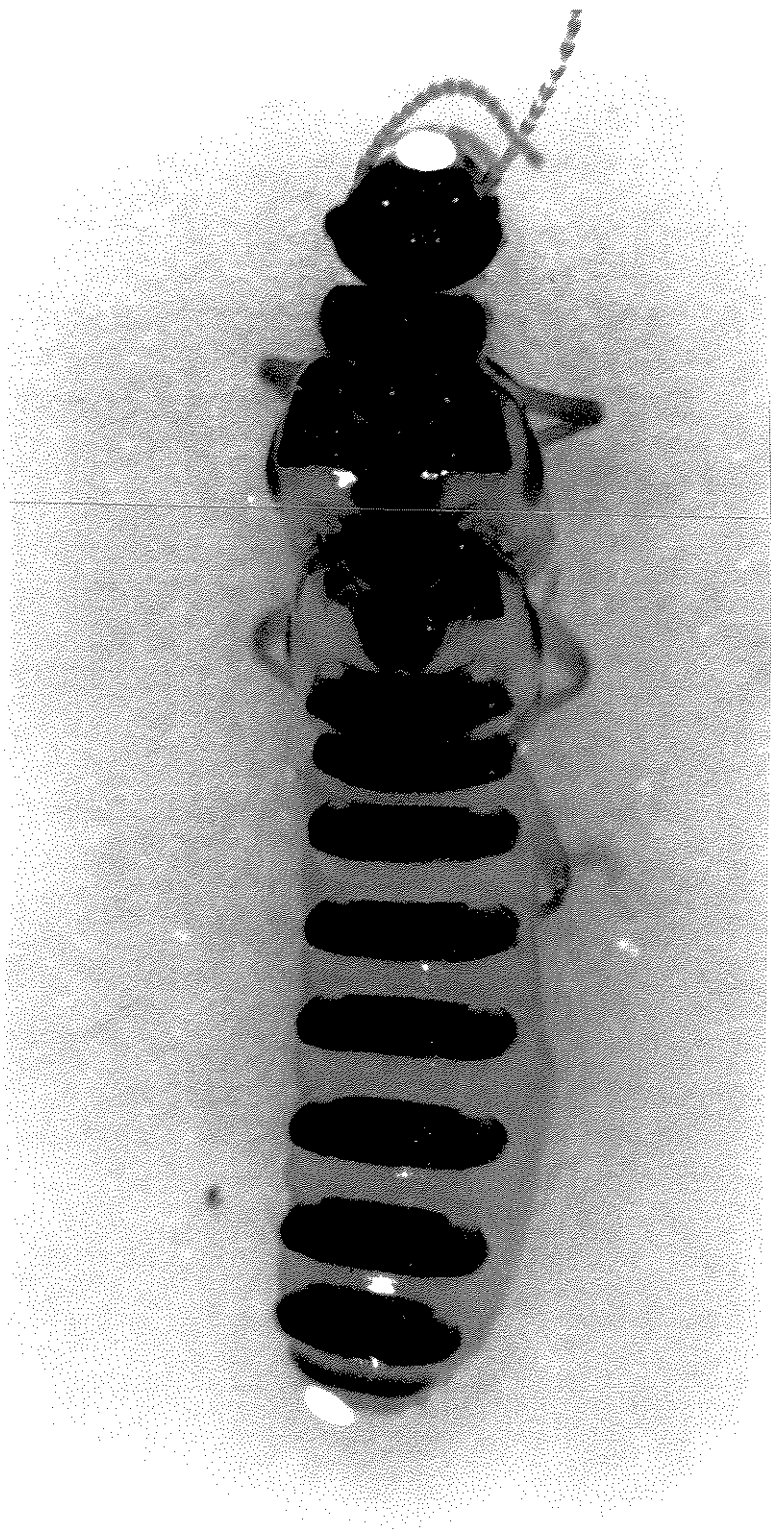


Foto 32. Fêmea de Apicotermittinae 3

1 mm

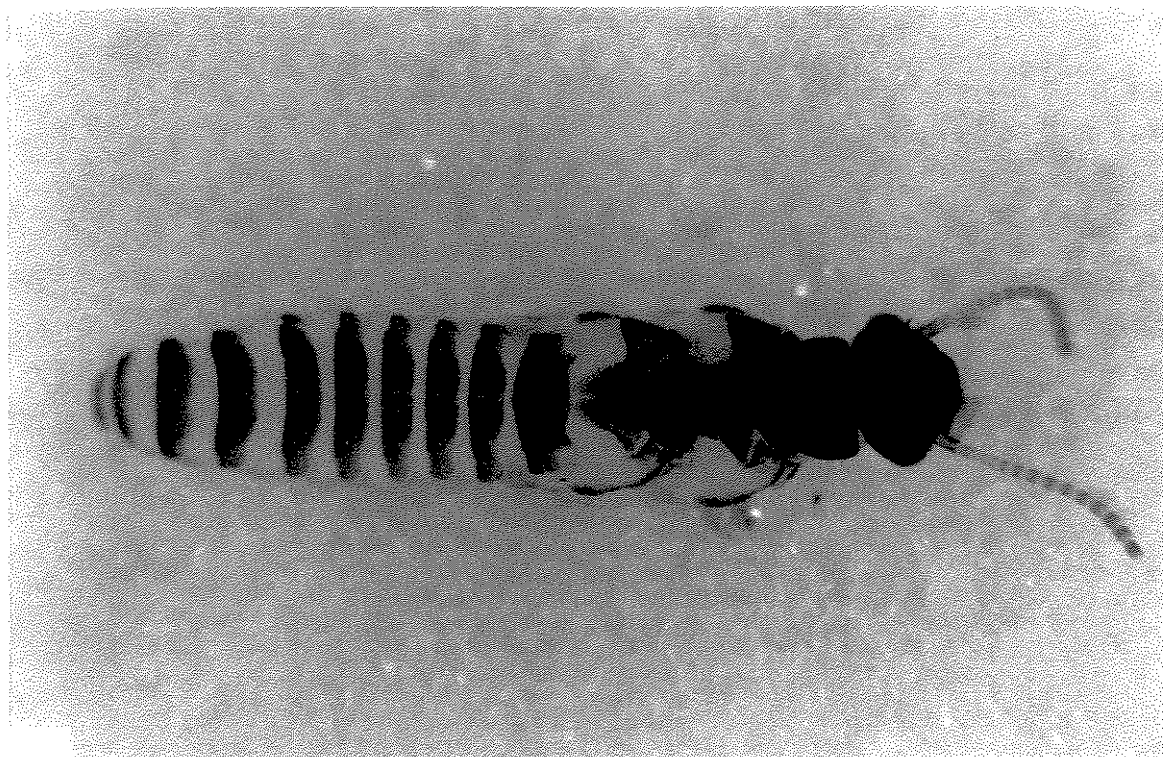


Foto 33. Fêmea de Apicotermatinae 2

1 mm

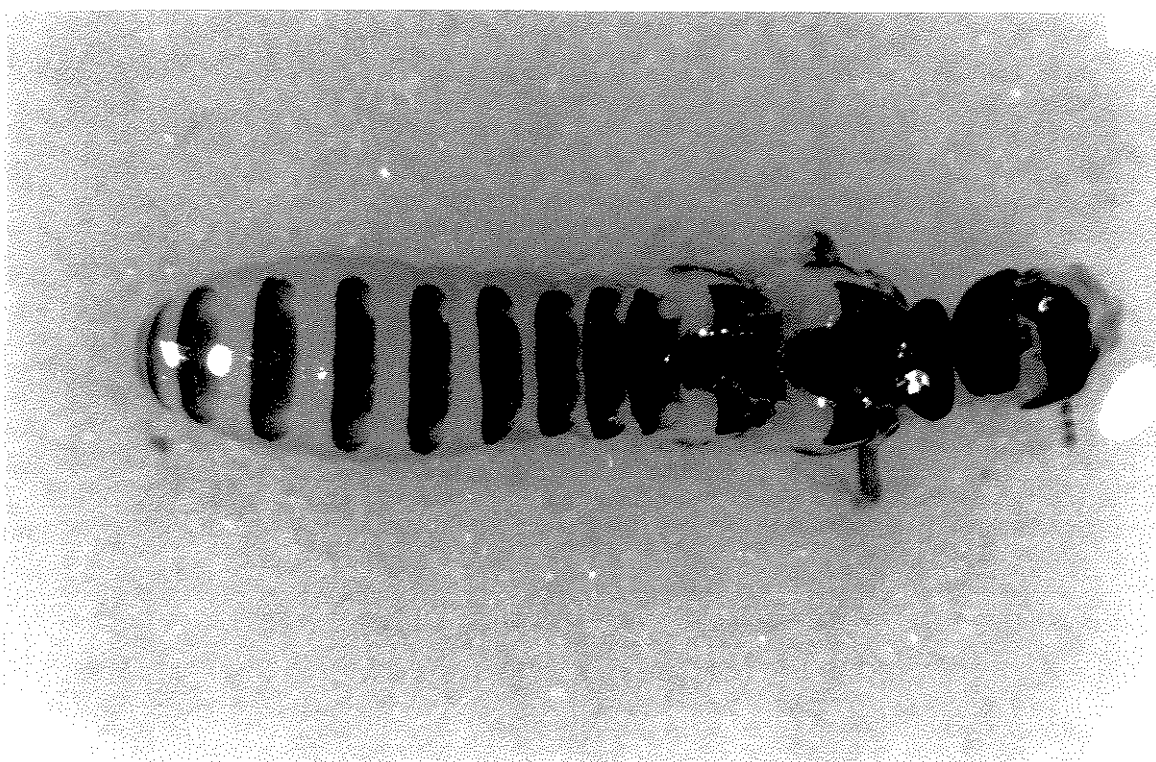


Foto 34. Fêmea de *Grigiotermes* sp

1 mm

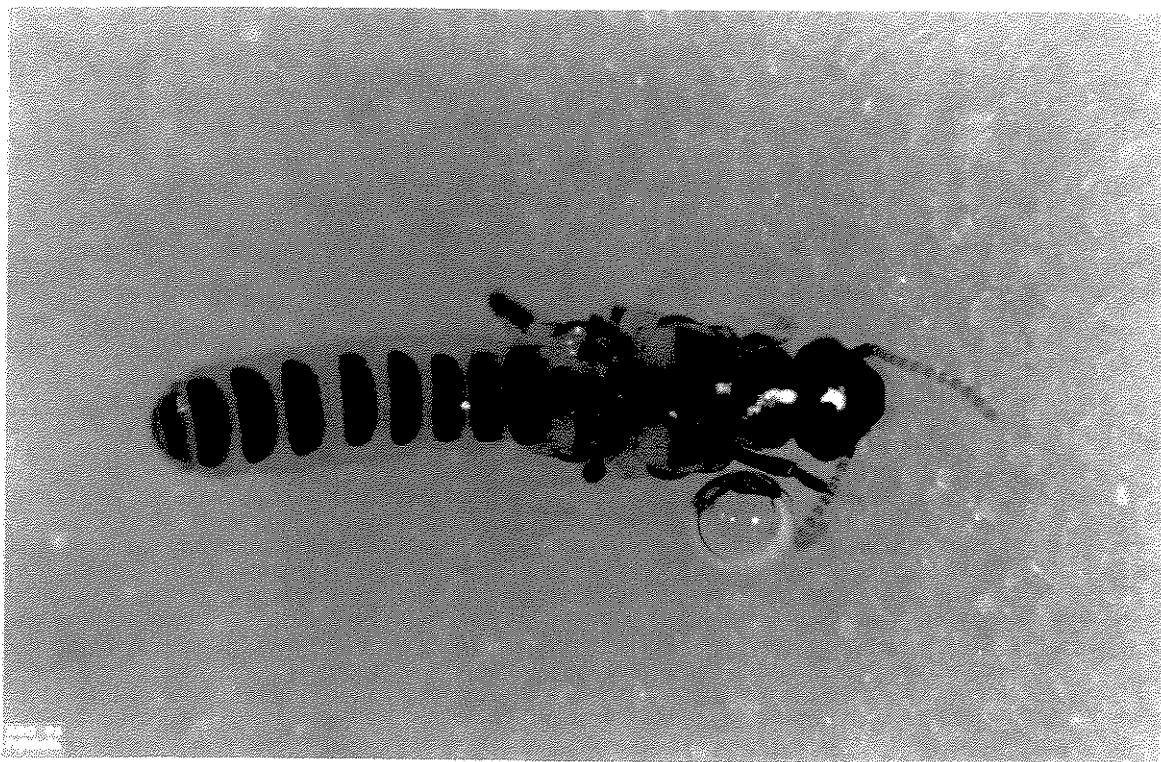


Foto 35. Fêmea de sp5

1 mm

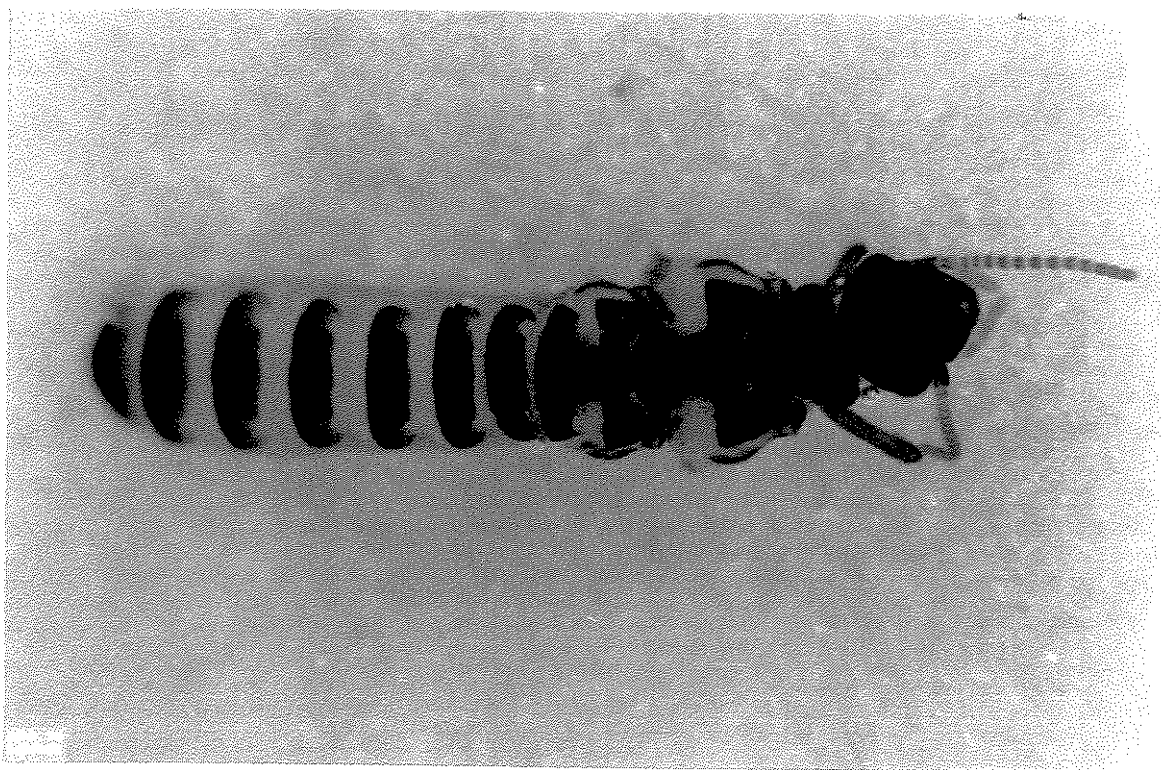


Foto 36. Fêmea de sp1

1 mm

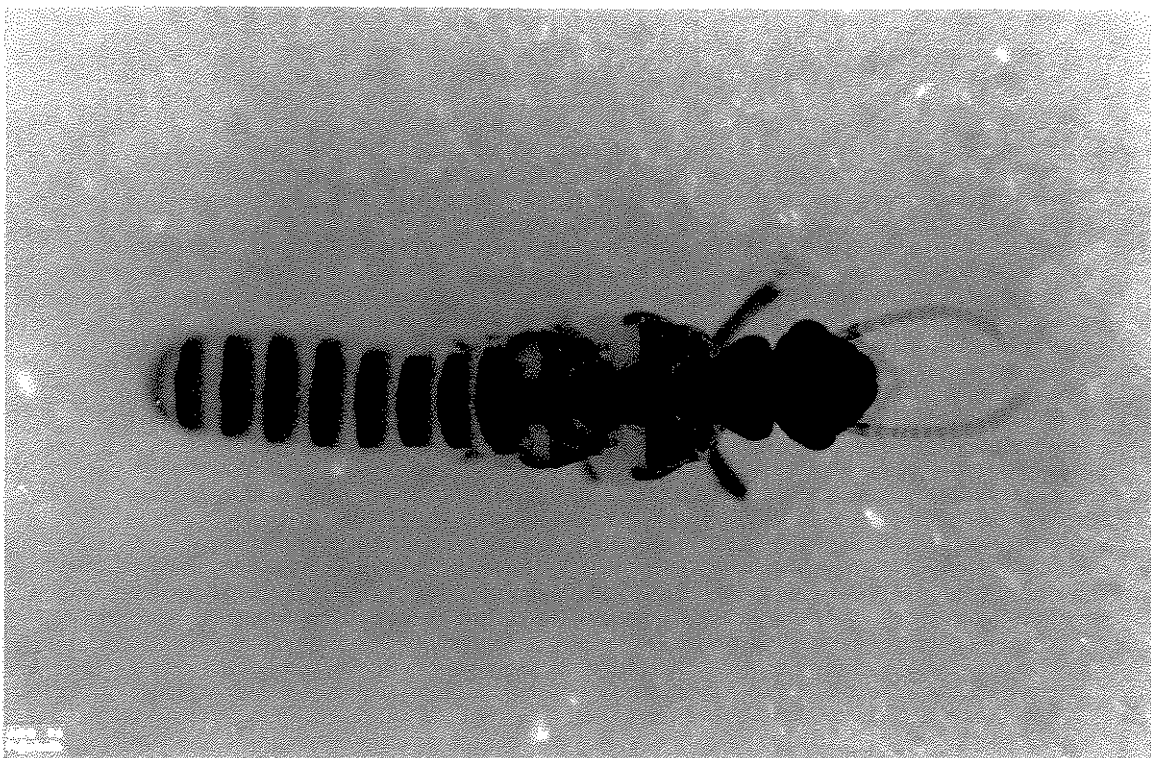


Foto 37. Macho de sp2

1 mm

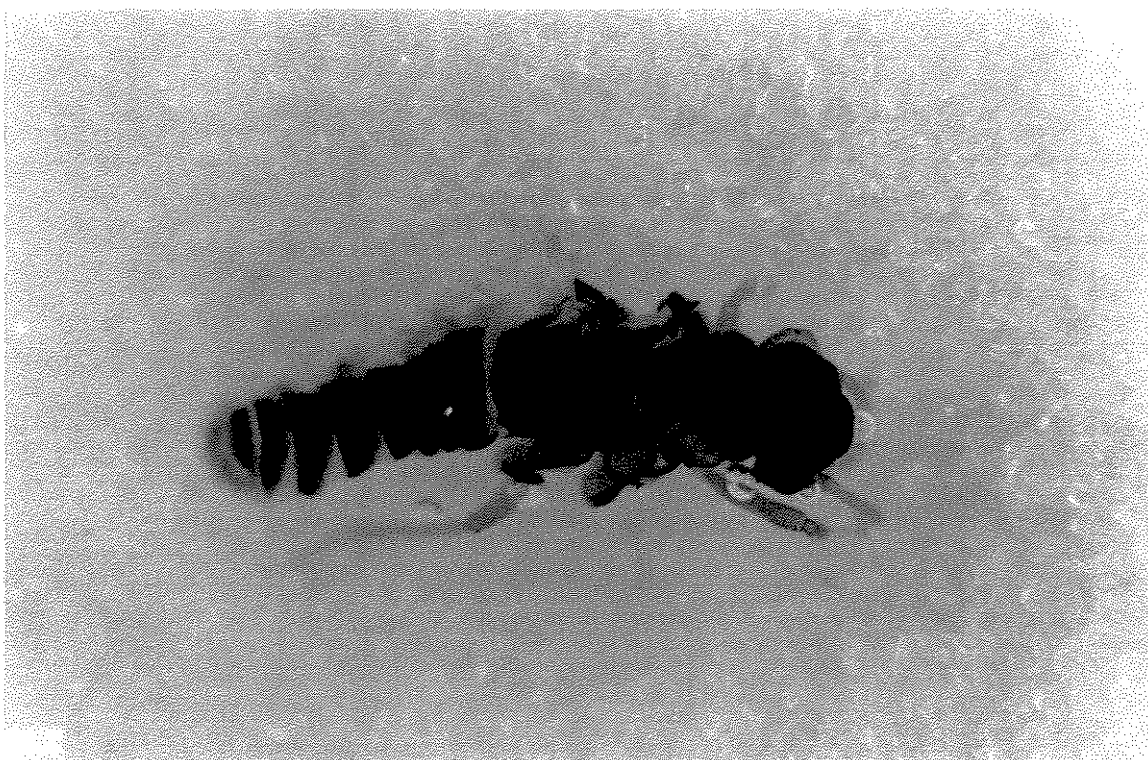


Foto 38. Macho de Apicotermatinae 1

1 mm

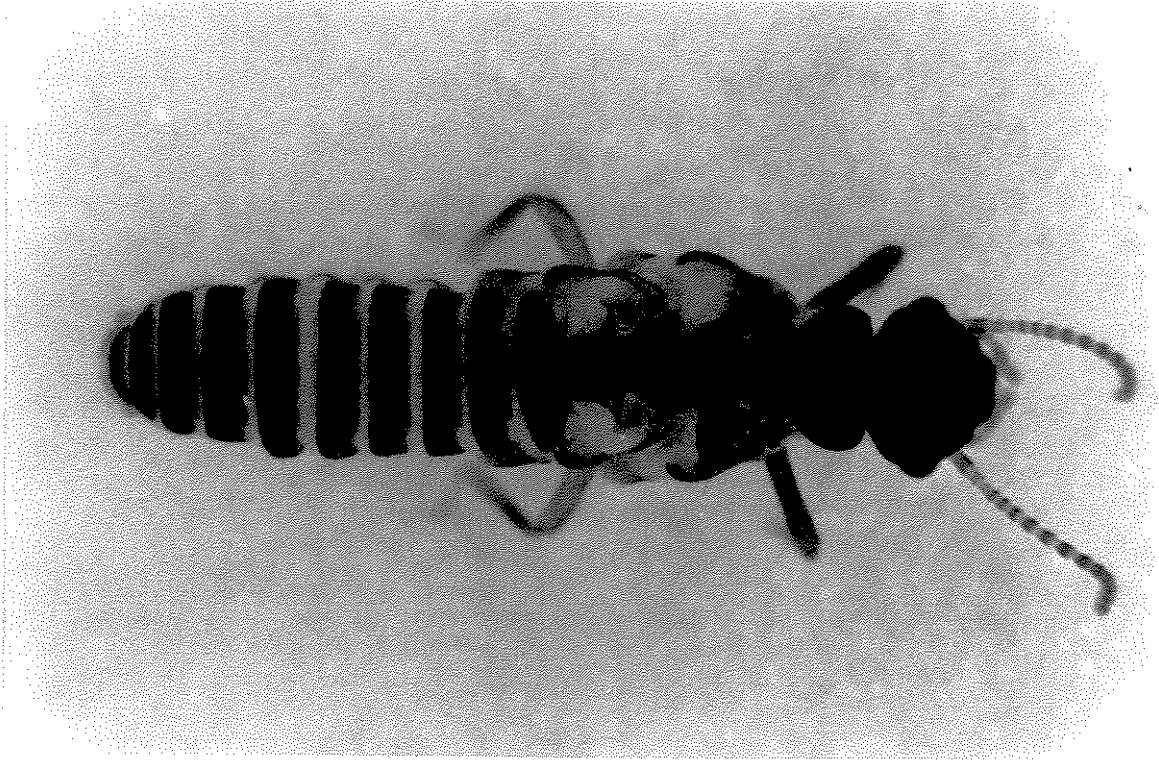


Foto 39. Macho de Apicotermatinae 4

1 mm

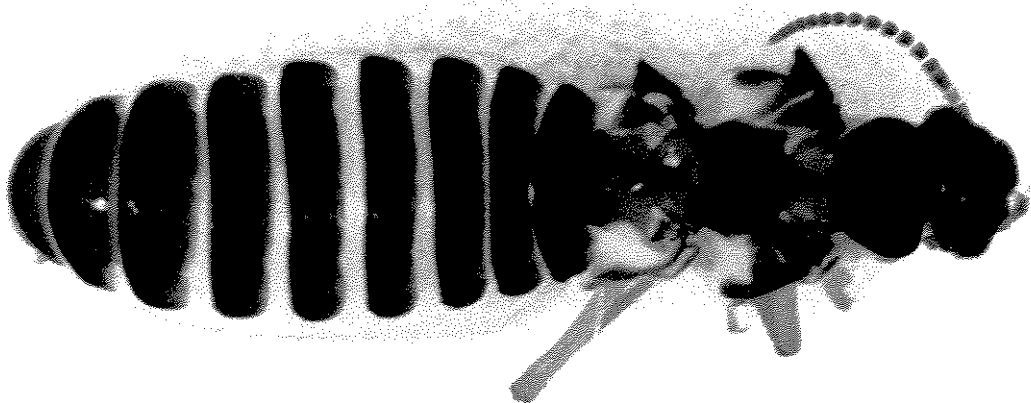


Foto 40. Fêmea de *Velocitermes* sp

1 mm



Foto 41. Fêmea de *Syntermes wheelery*

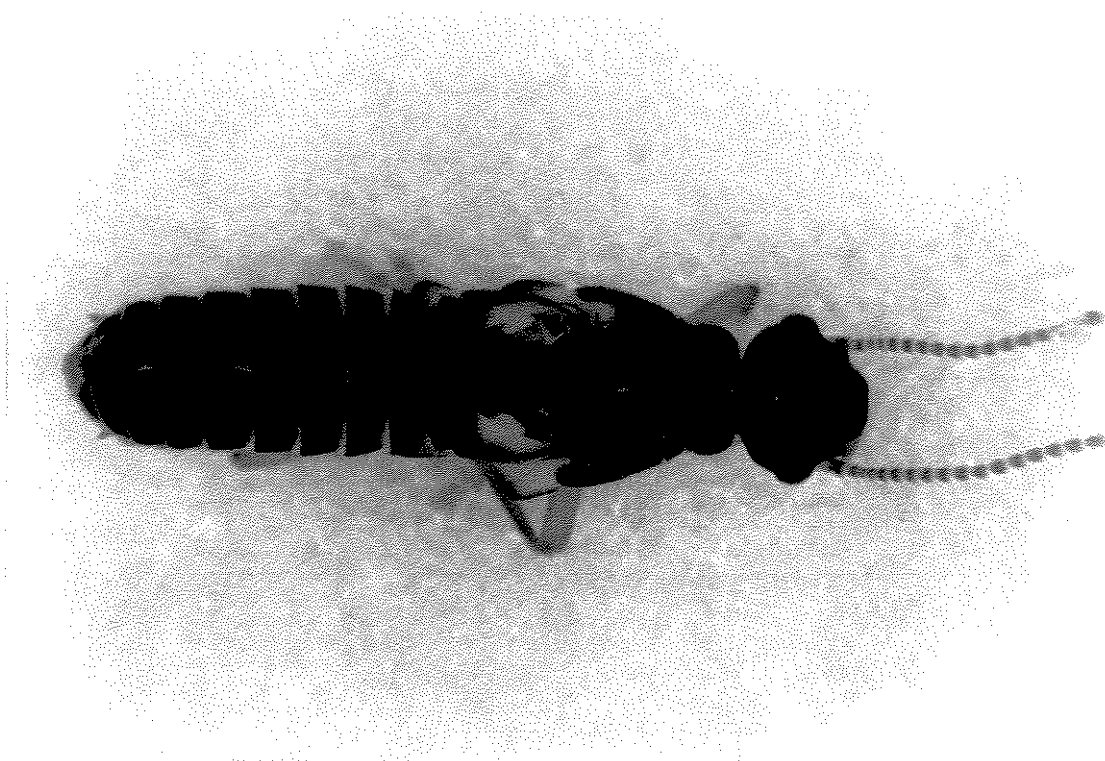


Foto 42. Macho de *Orthognathotermes heberi*

1 mm

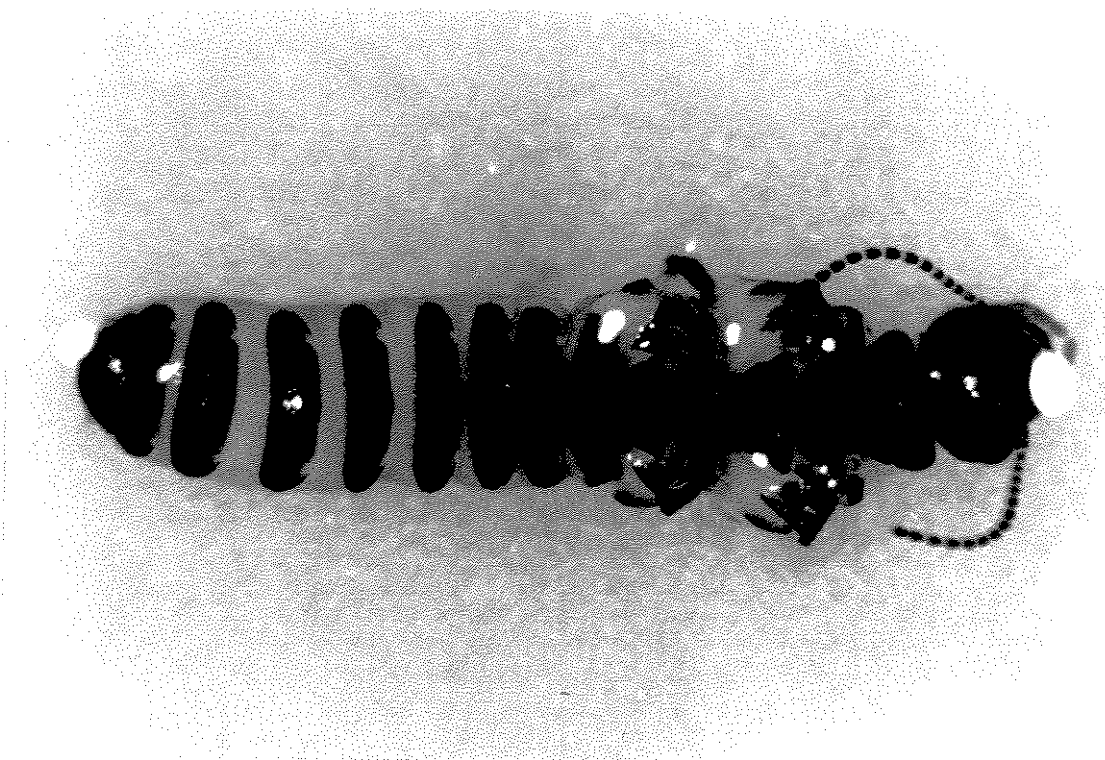


Foto 43. Fêmea de sp3

1 mm

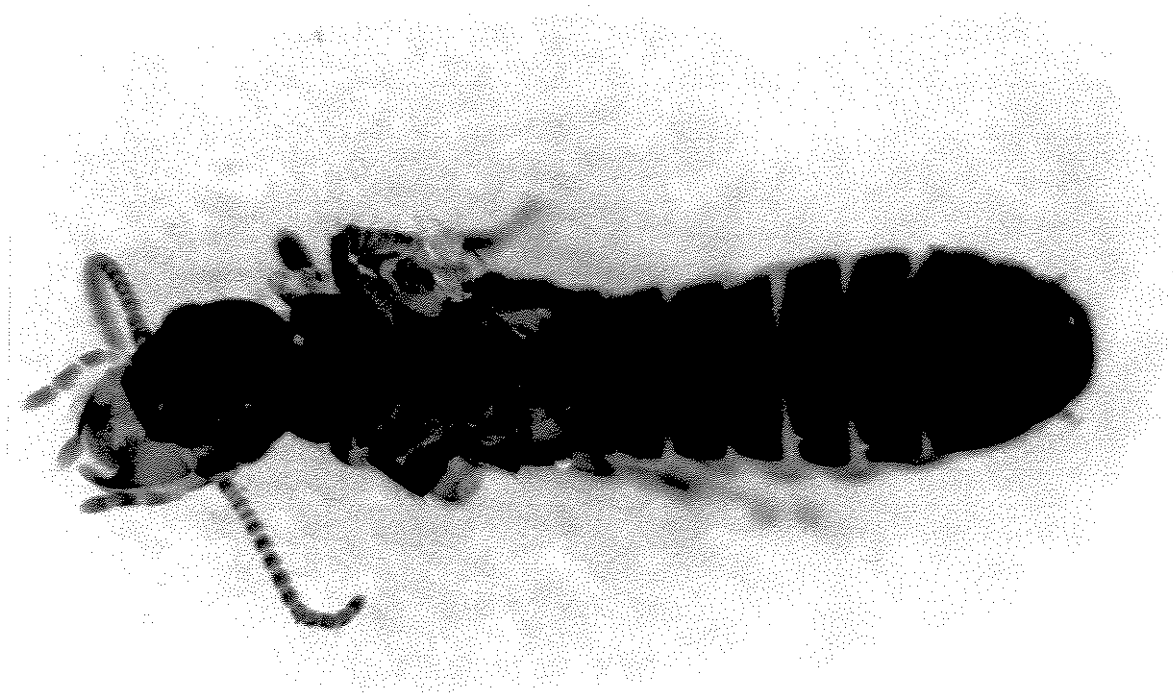


Foto 44. Fêmea de sp7

1 mm

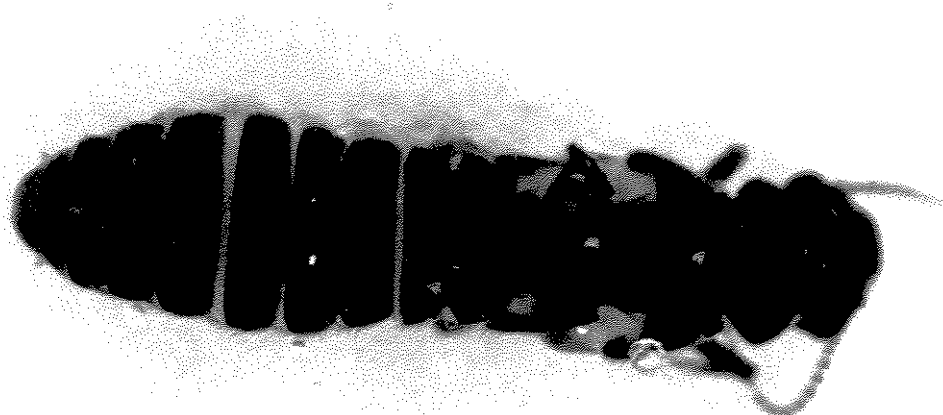


Foto 45. Macho de sp8

1 mm

A causa desse padrão poderia residir na vantagem que um indivíduo mais conspícuo (mais contrastante com o ambiente) teria com o aumento da chance de ser visto pelos possíveis parceiros sexuais. No entanto, isso traria um efeito paralelo, que é o de ser mais notado também pelos seus predadores.

Por esse motivo eu prefiro, ao menos por enquanto, uma interpretação baseada nos trabalhos experimentais de um grupo de pesquisadores sul-africanos (Nel & Hewitt, 1969; Hewitt et al., 1972), que demonstraram, para operários e soldados, uma relação direta entre a tonalidade da pigmentação e a tolerância à radiação solar. É provável que com os alados isso também ocorra, e talvez tenha sido este o motivo pelo qual sp7 (que tem um dos alados mais escuros) foi a única espécie a voar entre 11:00 e 14:00h (Fig. 3), o intervalo com maior intensidade de radiação solar.

X) Comprimento dos alados

As medidas de comprimento dos alados das 24 espécies são exibidas na Tabela XIV, e a relação entre essas medidas e os horários de voo na Tabela XV. Os alados noturnos foram, de modo geral, maiores que os crepusculares e os diurnos, e além das diferenças entre os comprimentos médios, há ainda o fato de que as 3 espécies com os alados de maior comprimento voaram à noite.

Tabela XIV. Comprimento médio (mm) dos alados das 24 espécies

<i>S. wheeleri</i>	20,0	<i>Anoplotermes sp₁</i>	5,2	sp1	6,1
<i>S. molestus</i>	13,5	<i>Anoplotermes sp₂</i>	5,7	sp2	4,7
<i>Armitermes sp₁</i>	7,0	<i>Grigiotermes sp</i>	7,2	sp3	6,5
<i>Armitermes sp₂</i>	5,1	Apicotermatinae 1	3,0	sp4	3,8
<i>C. cumulans</i>	12,1	Apicotermatinae 2	5,3	sp5	3,3
<i>Velocitermes sp</i>	8,1	Apicotermatinae 3	12,0	sp6	6,5
<i>Spinitermes sp</i>	5,2	Apicotermatinae 4	4,8	sp7	4,0
<i>O. heberi</i>	6,0	Apicotermatinae 5	6,5	sp8	6,2

Tabela XV. Relação entre comprimento médio (mm) e horário de vôo dos alados das 24 espécies.

Espécies diurnas	Espécies crepusculares	Espécies noturnas
3,0	8,1	20,0
12,0	6,0	13,5
4,8	5,2	7,0
6,5	5,7	5,1
6,1	7,2	12,1
4,7	5,3	5,2
6,6		
3,8		
3,3		
6,5		
4,0		
6,2		

Um teste de “F” indicou que essas diferenças são significativas ($F=4,30$; $p<0,05$) e uma comparação das médias pelo teste de Tuckey mostrou a seguinte relação:

Horários	Diurnos	Crepusculares	Noturnos
$\bar{X} \pm s$	$5,62 \pm 2,41$	$6,25 \pm 1,16$	$10,48 \pm 5,85$
n	12	6	6

A medida de comprimento total em animais fixados está sujeita a um erro decorrente do efeito do álcool, que pode provocar modificações - no caso dos térmites, principalmente no abdome. Por esse motivo, procurei fazer as medidas o mais rapidamente possível. Além disso, como esses dados foram usados para comparar as várias espécies - e em todas o procedimento foi o mesmo - acredito que o problema tenha sido minimizado.

A única vez que essa questão esteve presente na literatura, foi no trabalho de Nutting (1979), através de uma pergunta com a qual ele encerra seu artigo: “Por que as espécies com os maiores alados (*Pterotermes*, *Zootermopsis*, *Tenuirostritermes*) voam à noite, e aquela com o menor alado (*Amitermes minimus*) voa durante o dia?” Ele se referia, obviamente, a algumas das 16 espécies cujo vôo ele havia acabado de estudar e, como se vê, o padrão de variação de tamanho em função do horário, registrado no Parque das Emas, foi semelhante àquele descrito para a região de Tucson, no Arizona, por Nutting (1979).

Poderia essa diferença estar relacionada à redução no tamanho dos alados diurnos, como forma de serem menos notados pelos predadores, já que durante o dia estes utilizam principalmente a visão e à noite recorrem a outras formas de percepção, como olfato?

Considerações finais

Este trabalho oferece a possibilidade de algumas reflexões de caráter mais sintético, algumas das quais apontam na direção de futuras linhas de investigação.

Não me pareceu que a decisão sobre o momento do voo seja condicionada por algum tipo de estratégia contra a predação. Acho, ao contrário, que a dependência de condições ambientais favoráveis é tão forte que restringe a possibilidade de que outro mecanismo possa influenciar, de forma significativa, essa decisão. Assim, parece que os térmites investiram em estratégias contra a predação em outras fases do processo de revoadas.

Uma dessas fases é a da liberação dos alados quando, provavelmente, eles são mais susceptíveis à predação. Em primeiro lugar porque é seu primeiro contato com um meio completamente diferente do interior da colônia, o que pode torná-los muito vulneráveis; em segundo lugar, pelo fato de estarem todos saindo de um mesmo ponto, que, uma vez descoberto, torna mais fácil a ação do predador. Não deve ser por outra razão que vários dos comportamentos adotados nesses instantes evidenciaram formas de proteção contra a ação de predadores, apontando em duas direções:

1) A de impedir a aproximação dos predadores, pela presença de grande número de operários e/ou soldados em torno do local de saída, como fizeram *S. wheeleri*, Apicotermatinae 5 e outros, ou nos deslocamentos de *S. molestus*, onde os alados caminham sempre na parte central, cercados por duas largas colunas de operários e, na faixa mais externa, por soldados em inequívoca posição de defesa.

2) A de evitar que o local seja descoberto, como evidenciaram os comportamentos de *sp2* - com a liberação mais lenta de alados entre todas as 24 espécies e com a manutenção de um intervalo entre um indivíduo e outro, de forma a não produzir um fluxo contínuo - e de *Anoplotermes sp2* - com sua tática de revezamento entre os orifícios.

Se, de fato, a susceptibilidade dos alados for maior no ato de saída, estratégias defensivas adotadas nessa fase podem ser mais eficientes do que seriam em qualquer outra e, assim, haveria maior probabilidade de retorno em relação ao investimento feito pela colônia.

Com relação à época do vôo, os térmites, de um modo geral, voam o mais cedo possível, desde que haja uma maior frequência no ritmo das chuvas. Mais de 60% dos vôos ocorreram no 2º terço da estação de revoadas, quando choveu em 67% dos dias. O 3º terço foi o que apresentou o menor número de vôos, apesar de ter mais dias com chuva (50%) que o 1º terço (apenas 30%).

Além dessa observação mais geral, pude notar que o período de vôo dos inquilinos foi mais curto e ocorreu mais próximo do início da

estação, enquanto que o dos construtores de montes foi mais longo e mais tardio. É provável que estes últimos, tendo de cavar o solo, aguardem que ele fique mais úmido, enquanto que os primeiros, além de não necessitarem cavar diretamente o solo, ainda tenham certa urgência na saída, já que têm de encontrar termiteiros de *C. cumulans* (bastante procurados por muitas espécies inquilinas) disponíveis para a ocupação.

Uma evidência de que os alados dependem de um nível mínimo de umidade ambiental é encontrado nos horários de vôo e na ocorrência de eventos simultâneos. À noite, quando a umidade do ar é sempre um pouco mais alta, os horários de vôo se mostraram mais independentes da chuva (alguns eventos ocorreram em momentos distantes das horas de chuva) e verificou-se menor concentração de vôos em eventos simultâneos que durante o dia.

Além disso, os vôos diurnos se concentraram nas primeiras horas da manhã e no final da tarde, não ocorrendo qualquer vôo entre 11:45 e 14:30 h.

Desse ponto de vista, a ocorrência de vôos simultâneos se deve, em minha opinião, mais à limitação que as várias espécies têm em relação às condições ambientais que a qualquer mecanismo adaptativo contra a predação, do qual não encontrei qualquer evidência.

A atração que os alados sofrem em direção às copas das árvores e grandes termiteiros, onde formam concentrações de milhares de indivíduos, a ponto de, algum tempo após o início da revoada estarem todos nesses locais, não restando mais um único indivíduo disperso, parece representar uma característica desenvolvida no sentido de dar mais eficiência ao processo de “calling” e encontro do parceiro. Esse encontro seria muito mais difícil se os indivíduos estivessem todos dispersos numa grande área, que frequentemente alcança vários quilômetros quadrados.

Existiu uma clara diferenciação de tamanhos (representados pelo comprimento total) e cores entre os alados diurnos e noturnos. A Figura 4 representa uma forma inicial de tratar conjuntamente esses dois caracteres. Ela mostra a dispersão dos pontos correspondentes às 24 espécies ao longo dos eixos de comprimento e cor (este último dividido em 4 categorias) e ali foi possível delimitar 2 grupos, um formado pelas espécies diurnas e crepusculares e outro pelas espécies noturnas, entre os quais não há qualquer superposição. Entre os diurnos e os crepusculares há alguma superposição.

Na minha opinião, a distribuição de cores é determinada por limitações ambientais relacionadas à radiação solar. Já os tamanhos, pelo menos para os indivíduos diurnos, podem representar uma adaptação, já que, se fossem grandes, eles seriam mais facilmente percebidos pelos predadores. Esta, contudo, é uma hipótese que necessita de investigações mais consistentes.

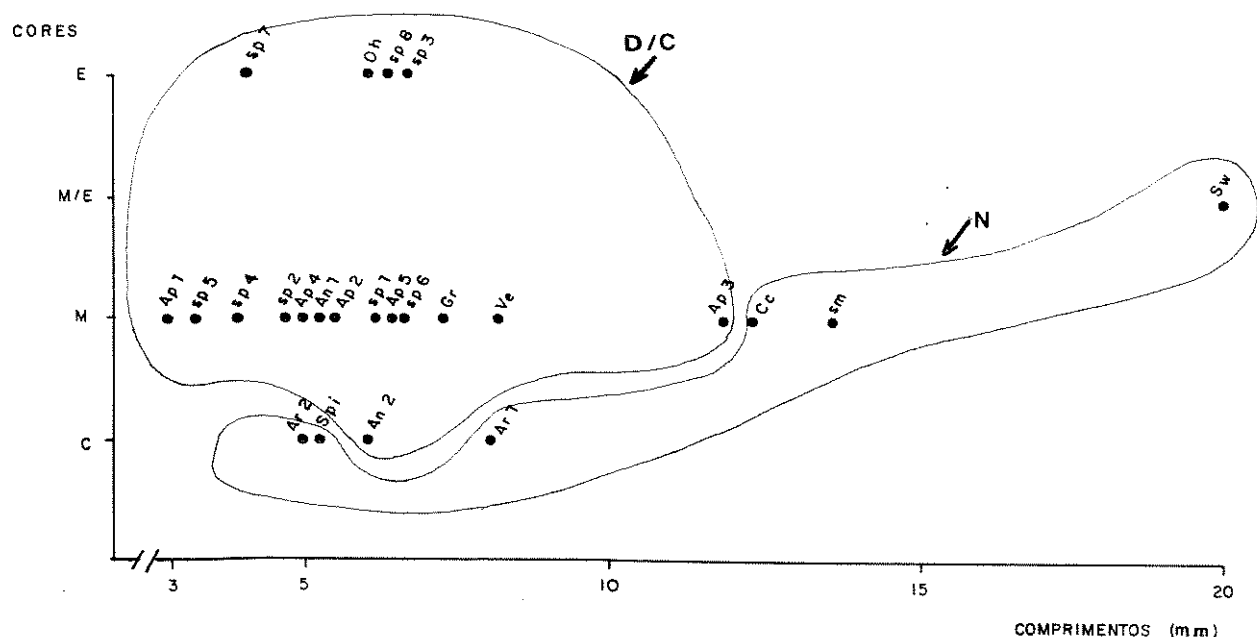


Figura 4. Dispersão das 24 espécies de térmitas ao longo dos eixos de comprimento e cor. C:Claro, M:Médio, M/E:Médio-escuro, E:Escuro; An: *Anoplotermes*, Ap:Apicotermatinae, Ar:*Armitermes*, Cc:*Cornitermes cumulans*, Gr:*Grigiotermes*, Oh:*Orthognathotermes heberi*, Sm: *Syntermes molestus*, Spi:*Spinitermes* sp, Sw:*Syntermes wheleri*, Ve:*Velocitermes* sp. D/C: Espécies diurnas e crepusculares, N: Espécies noturnas.

Em relação a vários aspectos discutidos neste trabalho, (por exemplo cores, tamanhos, simultaneidade), não constatee grandes diferenças entre as espécies diurnas e as crepusculares. Isso pode indicar que, pelo menos para a fauna de térmitas do Parque Nacional das Emas, não há significado em se estabelecer o “crepúsculo” como um horário especial na metodologia de estudo. Os crepusculares podem ser apenas espécies diurnas que utilizam os horários mais tardios.

Conclusões

Embora colônias de algumas espécies já tivessem um contingente de alados prontos para o vôo alguns dias antes, foi necessário que ocorresse uma chuva forte para que as revoadas se iniciassem. Estas, contudo, não se prolongaram por todo o período chuvoso - que na região pesquisada durou de outubro a março - mas apenas pelos seus 2 primeiros meses.

As épocas de revoadas das várias espécies e o próprio momento em que ocorreram os vôos pareceram condicionados por limitações ambientais relacionadas principalmente à umidade. Esse fator deve ter influenciado, também, os horários de vôo das espécies diurnas.

Já os vários tipos de comportamentos observados no ato da liberação dos alados configuraram estratégias contra a predação.

Por fim, o comportamento dos alados após iniciado o vôo (concentrações, variação no tempo entre a saída e o pareamento), aparentemente representaram estratégias para maximizar a capacidade reprodutiva.

Os hábitos de cada espécie provavelmente influenciaram os períodos e épocas de vôo. Assim, os inquilinos voaram no início da estação e os construtores mais para o final; As espécies de ninhos subterrâneos

tiveram um período muito curto de vôo e as de construção epígea períodos mais longos.

Existiu uma associação entre as características de cor e tamanho dos alados com os horários de vôo. Assim, alados com pigmentação mais clara voaram à noite e aqueles com coloração mais escura voaram durante o dia. Os alados maiores voaram preferencialmente à noite e os menores preferencialmente durante o dia.

Referências bibliográficas

- Anon. 1981. *Plano de manejo. Parque Nacional das Emas*. Doc. Tec. n° 4. MA-IBDF e FBCN. Brasília.
- Anon., 1989. *Unidades de conservação do Brasil, vol. 1: parques nacionais e reservas biológicas*. IBAMA, Brasília.
- Araujo, R.L. 1977. *Catálogo dos Isoptera do Novo Mundo*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências.
- Cancello, E.M. 1989. *Revisão de Cornitermes Wasmann (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae)*. Tese de Doutorado, Univ. de S. Paulo. S. Paulo.
- Clément, G. 1956. Observations sur l'essaimage d'*Anacanthotermes ochraceus* (Isoptera). *Bull. Soc. Entomol. France*, 61: 98-103
- Domingos, D.J. 1980. *Biologia, densidade e distribuição espacial de duas espécies de Armitermes (Termitidae) em cinco formações vegetais de cerrado*. Tese de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Erize, F. 1977. Brazil's finest national park. *Oryx*, 13: 457-462.
- Everitt, B.S. 1992. *The analysis of contingency tables*, 2nd ed. London, Chapman and Hall.
- Gilbert, L.E. 1980. Food web organization and conservation of neotropical diversity. In: *Conservation Biology*, ed by M.E. Soulé and B.A. Wilcox. Sunderlands, Sinauer Associates, p. 11-34.

- Grasse, P.P. & C. Noirot. 1951. Nouvelles recherches sur la biologie de divers termites champignonnnistes (Macrotermitinae). *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Animale*, 13: 291-342.
- Henderson, G. & K.S. Delaplane. 1994. Formosan subterranean termite swarming behavior and alate sex-ratio (Isoptera: Rhinotermitidae). *Ins. Soc.*, 41: 19-28
- Harris, M.V. & W.A. Sands. 1965. The social organizations of termite colonies. *Symp. Zool. Soc. London*, 14: 113-131.
- Howse, P.E. 1966. Air movement and termite behaviour. *Nature*, 210: 967-968
- Hewitt, P.H., J.J.C. Nel and I. Schoeman. 1972. The solar and ultraviolet radiation tolerances of several termite species. *J. Entomol. Soc. South Africa*, 35: 119-121.
- Leuthold, R.H. 1977. Postflight communication in two termite species, *Trinervitermes bettonianus* and *Hodotermes mossambicus*. *Proc. Int. Congr. Int. Union Study of Soc. Insectes*, 8th. p. 62-64.
- Mathews, A.G.A. 1977. *Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil*. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências.
- Mill, A.E. 1983. Observations on Brazilian termite alate swarm and some structures used in the dispersal of reproductives (Isoptera, Termitidae). *J. Nat. Hist.*, 17: 309-320.

- Miller, E.M. 1969. Caste differentiation in the lower termites. In: K. Krishna and F.C. Weesner (eds) *Biology of Termites*, Vol 1. N. York, Academic Press. p. 283-310.
- Myles, T.G. 1988. Dealation in termites (Isoptera). *Sociobiology*, 14: 61-88.
- Nel, J.J.C. & P.H. Hewitt. 1969. Effect of solar radiation on the harvester termite *Hodotermes mossambicus* (Hagen). *Nature*, 223: 862-863.
- Nielsen, M.G. & G. Josens. 1978 Production by ants and termites. In: M.V. Brian (ed) *Production ecology of ants and termites*. Cambridge, Cambridge Univ. Press. p. 45-53.
- Noirot, C. 1985a. Pathways of caste development in the lower termtes. In: *Caste differentiation in social insetcs*, ed by J.A.L. Watson, B.M. Okot-Kotber and C. Noirot. Oxford, Pergamon Press, p. 41-57.
- Noirot, C. 1985b. Differentiation of reproductives in higher termites. In: *Caste differentiation in social insetcs*, ed by J.A.L. Watson, B.M. Okot-Kotber and C. Noirot. Oxford, Pergamon Press, p. 177-186.
- Nutting, W.L. 1966. Colonizing flights and associated activities of termites. *Psyche*, 73: 131-149.
- Nutting, W.L. 1969. Flight and colony foundation. In: K. Krishna and F.C. Weesner (eds) *Biology of Termites*, Vol 1. N. York, Academic Press. p. 233-282.
- Nutting, W.L. 1979. Termite flight periods: strategies for predator avoidance? *Sociobiology*, 4: 141-151.

- Nutting, W.L. & M.I. Haverty. 1976. Seasonal production of alates by five species of termites in an Arizona desert grassland. *Sociobiology*, 2: 145-153.
- Redford, K.H. 1984a. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica*, 16: 112-119
- Redford, K.H. 1984b. Mammalian predation on termites: tests with the burrowing mouse *Oxymycterus roberti* and its prey. *Oecologia*, 65: 145-152.
- Redford, K.H. 1985. Emas National Park and the plight of the Brazilian cerrados. *Oryx*, 19: 210-214.
- Redford, K.H. & J.G. Dorea. 1984. The nutritional value of invertebrates with emphasis on ants and termites as food for mammals. *J. Zool. Lond.*, 203: 385-395.
- Ruelle, J.E. 1964. L'essaimage de *Macrotermes natalensis* dans la region de Léopoldville (Isoptera, Termitidae). In: A. Bouillon, (ed) *Etudes sur les termites africains*. Paris, Masson. p. 231-245.
- Sands, W.A. 1965. A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae). *Bull. Brit. Mus. nat. Hist. Ent., Suppl* 4: 1-172
- Schubart, O. & F.K. Rawitscher. 1950. Notas sobre o movimento de água subterrânea de Emas. *Bol. Fac. Fil. Ciênc. e Letr. USP* 109. Botânica, 8: 69-73.

- Siegel, S. 1956. *Nonparametric statistics for the bahavioral sciences*. Tokyo, McGraw-Hill Kogakusha, Ltd.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf, 1981. *Biostatistics*. San Francisco, Freeman
- Stearns, S.C. 1976. Life-history tactics: a review of the ideas. *Quart. Rev. Biol.*, 51: 3-47.
- Thorne, B.L. 1983. Alate production and sex ratio in colonies of the Neotropical termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera; Termitidae). *Oecologia*, 58: 103-109.
- Watson, J.A.L. & J.J.Sewell. 1981. The origin and evolution of caste systems in termites. *Sociobiology*, 6: 101-118.
- Whitham, T.G., J. Maschinsky, K.C. Larson and K.N. Paige. 1991. Plant responses to herbivory: The continuum from negative to positive and underlying physiological mechanisms. In: P.W. Price, T.M Lewinsohn, G.W. Fernandes and W.W. Benson (eds) *Plant-animal interactions: Evolutionary Ecology in tropical and temperate regions*. N. York, John Wiley & Sons. p. 227-256.
- Wilkinson, W. 1962. Dispersal of alates and establishment of new colonies in *Cryptotermes havilandi* (Isoptera, Kalotermitidae). *Bull. Entomol. Res.*, 53: 265-286.
- Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology, the new synthesis*. Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press. p. 37-43.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. N. York, Hafner.