

CASSIANO SOUSA ROSA

**INTERAÇÕES INTER-ESPECÍFICAS EM CUPINZEIROS**

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

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
2012

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e  
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

R788i  
2012

Rosa, Cassiano Sousa, 1980-  
Interações inter-específicas em cupinzeiros / Cassiano Sousa  
Rosa. – Viçosa, MG, 2012.  
xvii, 111f. : il. (algumas col.) ; 29cm.

Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza.  
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.  
Referências bibliográficas: f. 91-111

1. Térmita. 2. Mimetismo (Biologia). 3. Staphylinidae.  
4. Besouro. 5. Competição (Biologia). I. Universidade  
Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22. ed. 595.736

CASSIANO SOUSA ROSA

**INTERAÇÕES INTER-ESPECÍFICAS EM CUPINZEIROS**

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

APROVADA: 24 de fevereiro de 2012.

---

Simon Luke Elliot  
(Coorientador)

---

Júlio Neil Cassa Louzada

---

Danival José de Souza

---

José Henrique Schoereder

---

Og Francisco Fonseca de Souza  
(Orientador)

## DEDICATÓRIA

Aos meus pais, meu irmão e à Roberta,  
por terem suportado todo  
este tempo em que eu quase  
nunca tive tempo pra eles.

Agora, na reta final,  
ganhei a jóia mais preciosa  
que alguém pode ganhar.

Ernane!

“todo homem tem seus sentimentos  
todo homem tem seu coração  
todo homem sente o sofrimento  
todo homem sente a solidão  
todo homem se sente por dentro  
como um inocente na prisão

todo homem tem seus argumentos  
todo homem busca a explicação  
todo homem luta contra o tempo  
todo homem cumpre uma missão  
todo homem teve um nascimento  
todo homem acaba num caixão”

Gabriel O Pensador - Diário Noturno

“Tudo o que você faz na vida  
será insignificante! Mas é muito  
importante que você faça!”

---

Mahatma Gandhi

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à Força Suprema que rege e governa este meu mundinho, por me dar força, coragem e competência para findar mais esta etapa da minha vida.

À Universidade Federal de Viçosa pela oportunidade oferecida. À coordenação do Programa de Pós-Graduação em Entomologia por aceitarem e facilitar todos os trâmites (e não foram poucos) para que eu iniciasse meu doutorado. Ao Conselho Nacional de Pesquisa (CNPq) pelo fornecimento da bolsa que possibilitou a realização deste trabalho.

Ao professor Og Francisco de Souza, por me orientar, com suas críticas e sugestões, que contribuíram para o meu crescimento profissional.

Às secretárias, dona Paula, Míriam e Silvânia pela eficiência e dedicação.

Aos membros das bancas de qualificação e desta tese, Tathiana G. Sobrinho, Ricardo I. Campos, Eraldo R. Lima, Simon L. Elliot, Danival J. de Souza, José H. Schoereder, Júlio N. C. Louzada pela disponibilidade e sugestões.

Ao Mauro Ferreira, da Silvicultura, pela ajuda na liofilização das amostras. Ao Tiago, Eder, Ricardo e toda a turma da Agroquímica que me ajudou muito nas discussões dessa parte química de minha tese. E em especial à Flaviane, que além das discussões químicas também me ajudou no aspecto familiar. Valeu prima!

Agradeço aos colegas do Laboratório de Termitologia: Alessandra, Ana, Dani, Fernanda, Teresa e Paulo pela amizade e apoio constante.

Aos amigos da Entomologia e de Viçosa que tornaram este período agra-

dável. A todos os amigos que a distância não separou e mesmo de longe me ajudaram muito. Ana Paula Almeida, Ana Paula Rodrigues, Marquim, Rodrigo, Iel, muito obrigado por existirem!

Esta tese foi inteiramente desenvolvida com software livre (GNU-Linux, L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X R, Inkscape, OpenClipArt, Gimp, entre outros). Agradeço às pessoas anônimas que tornaram isto possível.

Aos professores da graduação e da pós que contribuíram para a minha formação. Em especial, a Titio, Magoo, Maurício(s), que me apresentaram à pesquisa. Ao Gláuco Machado, José Luís Camargo, Erich Fisher, Gustavo Gracioli, Andréa Araujo e Guilherme Mourão que me deram a oportunidade de participar dos dois melhores cursos de campo em Ecologia do país, os cursos da Amazônia e do Pantanal. Tempos bons de muita amizade e aprendizagem.

Aos meus pais, que sempre priorizaram uma educação de qualidade. Ao meu irmão, exemplo de dedicação e auto-confiança que está dando certo na vida. Às avós, tias, primos por entender a minha ausência e por me apoiarem sempre.

E em especial, à Roberta, por entender e aguentar tudo que passamos nestes anos de Viçosa e nesta reta final me dá o maior presente que alguém pode receber. Ernane, eu te amo!

## SUMÁRIO

Lista de Figuras . . . . .	vii
Lista de Tabelas . . . . .	xiii
Resumo . . . . .	xiv
Abstract . . . . .	xvi
<b>1 Perspectivas sobre a coabitação de termitófilos em ninhos de cupins (Insecta: Isoptera)</b>	<b>1</b>
1.1 Introdução . . . . .	2
1.2 Localização . . . . .	5
1.2.1 O que se encontrou até o momento . . . . .	5
1.3 Estratégias utilizadas pelos termitófilos . . . . .	8
1.3.1 Mimetismo . . . . .	8
1.3.1.1 Mimetismo morfológico . . . . .	9
1.3.1.2 Mimetismo químico . . . . .	10
1.3.2 Tamanho do corpo . . . . .	11
1.3.3 Agressividade . . . . .	12
1.4 Consequências da entrada dos termitófilos . . . . .	13
1.4.1 Benefícios para o hospedeiro . . . . .	14
1.4.1.1 Facilitação Social . . . . .	14
1.4.1.2 Liberação de exudato e proteção da colônia . . . . .	16
1.4.1.3 Eliminação de predadores . . . . .	16
1.4.2 Custos para o hospedeiro . . . . .	17
1.5 Termitofauna conhecida e padrões de distribuição . . . . .	18
1.6 Conclusão . . . . .	21
<b>2 Influência do predador sobre a diversidade de invasores em ninhos de cupins</b>	<b>23</b>
2.1 Resumo . . . . .	24
2.2 Introdução . . . . .	25
2.3 Material e Métodos . . . . .	27
2.3.1 Área de Estudo . . . . .	27
2.3.2 Amostragem . . . . .	30
2.3.3 Espécies estudadas . . . . .	33
2.3.3.1 Predadores . . . . .	33
2.3.3.2 Construtores . . . . .	34
2.3.4 Análise Estatística . . . . .	35

2.4	Resultados . . . . .	38
2.5	Discussão . . . . .	40
2.6	Material Suplementar . . . . .	46
<b>3</b>	<b>Termitarium volume as determinant of invasion by obligatory termitophiles and inquilines in <i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Termitidae: Nasutitermitinae)</b>	<b>51</b>
3.1	Abstract . . . . .	52
3.2	Introduction . . . . .	53
3.3	Material and Methods . . . . .	55
3.3.1	Terms definition . . . . .	55
3.3.2	Termite species . . . . .	55
3.3.3	Study site . . . . .	56
3.3.4	Sampling . . . . .	56
3.3.5	Data Analysis . . . . .	58
3.4	Results . . . . .	59
3.5	Discussion . . . . .	61
3.6	Acknowledgements . . . . .	65
<b>4</b>	<b>Chemical mimicry between termites and termitophiles</b>	<b>66</b>
4.1	Introduction . . . . .	67
4.2	Material and Methods . . . . .	70
4.2.1	Study Site . . . . .	70
4.2.2	Species . . . . .	70
4.2.2.1	Termites . . . . .	70
4.2.2.2	Termitophiles . . . . .	71
4.2.3	Sampling . . . . .	74
4.2.4	Analysis of Cuticular hydrocarbons . . . . .	74
4.2.5	Analysis of stable nitrogen isotopes . . . . .	76
4.2.6	Data analysis . . . . .	78
4.2.6.1	CHCs . . . . .	78
4.2.6.2	Isotopes . . . . .	78
4.3	Results . . . . .	79
4.3.1	CHCs . . . . .	80
4.3.2	Isotopes . . . . .	80
4.4	Discussion . . . . .	82
4.4.1	Conclusion . . . . .	85
4.5	Acknowledgements . . . . .	86
4.6	Supplementary material . . . . .	87
<b>5</b>	<b>Conclusões</b>	<b>90</b>
5.1	Referências Bibliográficas . . . . .	92



## LISTA DE FIGURAS

	Página
1.1 Diagrama de hipóteses para explicar a invasão dos ninhos de cupins pelos termitófilos. . . . .	4
1.2 Esquema de um ninho de cupins mostrando o interior onde (a) a parede do ninho com um número inferior de canais utilizados para deslocamento dos indivíduos da colônia e o (b) centro do ninho, onde normalmente a colônia se estabelece, e conseqüentemente possui um número maior de canais utilizados para deslocamento e patrulhamento. . . . .	6
1.3 Ordens de insetos descritas em ninhos de cupins. (a) Quantidade de espécies de termitófilos que ocorrem em ninhos de cupins separados pelas ordens, (b) Proporção de espécies encontradas/espécies descritas de cada ordem e (c) Proporção de espécies encontradas/espécies descritas de cada ordem, eliminando-se os Thysanuras e Zoraptera. Os dados de ocorrência de termitófilos foram extraídos da revisão bibliográfica feita por Rosa (2008) e as informações sobre o número de espécies descritas por cada ordem são de Grimaldi & Engel (2005). . . . .	20

1.4	Relações entre termitófilos e cupins hospedeiros. (a) Número de espécies de termitófilos que são encontrados por espécie de cupim. (b) Número de espécies de cupins em que os ninhos são invadidos pelas espécies de termitófilos. Os dados de ocorrência de termitófilos foram extraídos da revisão bibliográfica feita por Rosa (2008). . . . .	21
2.1	Locais onde foram feitas as coletas. . . . .	30
2.2	O volume do ninho foi calculado pela soma dos cilindros em que ele foi decomposto, mais a calota superior. A calota inferior, foi desconsiderada pois estes ninhos foram coletados em solo rochosos e a parte abaixo do nível do solo era inexistente ou desprezível. . . . .	31

2.3 Resultados estatísticos permitindo a inferência sobre o que está ocorrendo dentro dos cupinzeiros. Neste gráfico hipotético, o eixo  $y$  representa a riqueza de espécies invasoras e o eixo  $x$ , as barras, representam as espécies construtoras e a presença do predador (barras pretas e cinzas). O gráfico **A** mostra um resultado hipotético em que houve interação entre as variáveis explicativas, ou seja, pares de barras que apresentam padrões diferentes, sendo a barra cinza maior do que a barra preta em uma espécie e menor na outra ou vice-versa. Este resultado pode indicar que o predador está sendo atraído por alguma característica ligada à espécie construtora, tipo de ninho, estoque de alimento, etc. Sabe-se que algumas espécies podem possuir mais invasores que outras, mas está é apenas uma possibilidades que podem estar atraindo os predadores, pois características intrínsecas da espécie construtora (como mecanismos de reconhecimento e defesa) é que devem estar regulando a riqueza dentro dos cupinzeiros e não a presença do predador, pois para espécies diferentes, temos um padrão de barras diferentes. Já o gráfico **B** mostra um resultado que pode ser um indicativo de que os predadores estão causando alterações na riqueza de invasores, pois nas duas espécies, quando o predador está presente a riqueza é maior. . . . . 37

- 2.4 Efeito da presença do predador ( $\chi^2 = 9,45$ , g.l.= 96,  $p = 0.0021$ ) e a espécie construtora ( $\chi^2 = 68.23$ , g.l. = 97,  $p < 0,0001$ ) no número de espécies invasoras dentro dos cupinzeiros. Na categoria **Na** estão amalgamadas as três espécies da sub-família Nasutitermitinae que utilizamos neste estudo (*Nasutitermes* cf. *ephratae*, *Velocitermes heteropterus* e *Constrictotermes cyphergaster*), **Cs** é *Cornitermes snyderi* e **Cc** é *Cornitermes cumulans*. . . . . 39
- 2.5 Efeito do volume ( $F_{1,52} = 52,38$ ,  $p < 0,0001$ ) e das espécies construtoras ( $F_{2,50} = 58,02$ ,  $p < 0,0001$ ) sobre o número de indivíduos de invasores dentro de cupinzeiros. **Cc** é a espécie *Constrictotermes cyphergaster*, **Ne** é *Nasutitermes* cf. *ephratae* e **Cs** é o *Cornitermes snyderi*. . . . . 40
- 3.1 Nest volumes were calculated by summing the volumes of cylinders and hemispherical caps into which the nest was visually decomposed. . . . . 58
- 3.2 Relationship between nest volume and the presence of four species of staphilinid (Insecta: Coleoptera) termitophiles in *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae) nests ( $\chi^2=20.756$ , d.f.=36,  $p < 0.001$ ). Sete Lagoas, MG, Brazil, 2008-2011. Logistic regression of Generalized Linear Models with binomial errors and a logit link function. On axis y, 0 indicates the absence of termitophiles whereas 1 indicates their presence. Each dot is a termite nest. . . . . 60

- 3.3 Relationship between nest volume and the presence of *Inquilinitermes microcerus* (Isoptera: Termitidae) inquilines in *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae) nests ( $\chi^2=21.294$ , d.f.=36,  $p < 0.001$ ). Sete Lagoas, MG, Brazil, 2008-2011. Logistic regression of Generalized Linear Models with binomial errors and a logit link function. On axis y, 0 indicates the absence of inquilines whereas 1 indicates their presence. Each dot is a termite nest. . . . . 61
- 4.1 Species found inside the nests of *C. cyphergaster* (**A** - a termite worker). *Corotoca melantho* in dorsal view **B** and lateral view **C**. *Termitocola silvestrii* in dorsal view **D** and lateral view **E**, and *Spirachtha eurymedusa* in dorsal view **F** and lateral view **G**. Bars = 0.5 mm . . . . . 73
- 4.2 Representative gas chromatogram of the cuticular extract of *Constrictotermes cyphergaster* workers (above) and *Corotoca melantho* (below) found in same nest. . . . . 80
- 4.3 Similarity between compounds found in cuticular rises of the individual termites and Staphylinidae of the all nests. Circle are the *Corotoca melantho* (Staphylinidae) and square are the *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera). Same colors indicate that the specimens were found in same nest. . . . . 81
- 4.4  $\delta^{15}\text{N}$  values of termites and Staphylinidae. Letter represent termite nest. Boxes represent  $\delta^{15}\text{N}$  ranges for *Constrictotermes cyphergaster*, “x” represent 3 ‰ more than termite values and the vertical lines represent  $\delta^{15}\text{N}$  values for *Corotoca melantho*. . . 82

- 4.5 Representative gas chromatogram of the cuticular extract of: **a** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Corotoca melantho* (bellow) found in nest “eleven”; and **b** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Corotoca melantho* (bellow) found in nest “twenty”. . . . . 87
- 4.6 Representative gas chromatogram of the cuticular extract of: **a** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Corotoca melantho* (bellow) found in nest “eighteen”; and **b** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Termitoiceus* sp. n. (bellow) found in nest “twenty one”. . . . . 88
- 4.7 Representative gas chromatogram of the cuticular extract of: **a** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Corotoca melantho* (middle) and *Termitocola silvestrii* (bellow) found in nest “one”; and **b** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Corotoca melantho* (middle) and *Termitoiceus* sp. n. (bellow) found in nest “ten”. . . . . 89

## LISTA DE TABELAS

	Página
2.1 Lista de morfo-espécies encontradas nos ninhos de <i>Cornitermes cumulans</i> , coletados no Parque Nacional das Emas, Mineiros-GO. Nas linhas estão os ninhos e as letras <i>c</i> e <i>s</i> indicam <i>com</i> e <i>sem</i> predador, respectivamente. . . . .	47
2.2 Lista de morfo-espécies encontradas nos ninhos de <i>Nasutitermes</i> cf. <i>ephratae</i> coletados em Parauapebas-PA. Nas linhas estão os ninhos e as letras <i>c</i> e <i>s</i> indicam <i>com</i> e <i>sem</i> predador, respectivamente. . . . .	48
2.3 Lista de morfo-espécies encontradas nos ninhos de <i>Constrictotermes cyphergaster</i> e <i>Velocitermes heteropterus</i> coletados em Sete Lagoas-MG. Nas linhas estão os ninhos e as letras <i>c</i> e <i>s</i> indicam <i>com</i> e <i>sem</i> predador, respectivamente. . . . .	49
2.4 Lista de morfo-espécies encontradas nos ninhos coletados em Tangará da Serra-MT. Nas linhas estão os ninhos e as letras <i>c</i> e <i>s</i> indicam <i>com</i> e <i>sem</i> predador, respectivamente. . . . .	50
4.1 Number of individuals of Staphylinidae species collected inside the thirteen nest of the <i>Constrictotermes cyphergaster</i> and <i>Velocitermes heteropterus</i> . . . . .	79

## RESUMO

ROSA, Cassiano Sousa, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2012. **Interações inter-específicas em cupinzeiros**. Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Coorientadores: Eraldo Rodrigues de Lima e Simon Luke Elliot.

Por vários anos, ecólogos de comunidades concentram-se em desenvolver métodos adequados para a detecção de padrões em conjuntos de espécies e identificar processos capazes de gerar tais padrões. Entre estes processos, a presença do predador parece afetar a diversidade em várias comunidades. Além da predação, outras interações e as características intrínsecas das espécies envolvidas também são processos importantes na estruturação de comunidades, principalmente naquelas comunidades associadas a ninhos de insetos sociais. Sendo assim, o objetivo desta tese foi testar o efeito do predador sobre a diversidade de invasores, bem como algumas características intrínsecas que permitem a coexistência de espécies em ninhos de cupins. Para tanto, testamos as seguintes hipóteses: *(i)* a presença do predador afeta a diversidade de invasores em ninhos de cupins; *(ii)* existe um tamanho crítico de ninhos de cupins, acima do qual os coabitantes são mais prováveis de ocorrer; *(iii)* algumas espécies que co-habitam ninhos de cupins possuem mimetismo químico. Dentre os co-habitantes de ninhos de cupins parece ter uma certa especificidade e os Staphylinidae são os mais comumente encontrados. Nossos resultados sugerem que o predador é importante fator regulador da riqueza de espécies invasoras em ninhos de cupins, mas para a abundância de invasores o predador não é importante e sim o volume dos ninhos é que regula esta abundância. Entre os invasores, os Staphylinidae obrigatórios parecem conseguir invadir ninhos menores que 3 l, por outro lado os inquilinos obrigatórios parecem conseguir se estabelecer após os ninhos atingirem um volume maior que 13 l. Dentre os invasores Staphylinidae, algumas espécies possuem hidrocarbonetos cuticulares similares aos de seus



hospedeiros, o que pode facilitar a sua permanência dentro dos ninhos sem serem perturbados. Assim, o presente trabalho auxilia na compreensão dos fatores que podem afetar a coabitação em ninhos de cupins, mostrando a importância do predador e de mecanismos intrínsecas das espécies, como volume do ninho e capacidade de mimetizar os hidrocarbonetos dos seus hospedeiros, sobre a co-existência de espécies nesses ninhos.

## ABSTRACT

ROSA, Cassiano Sousa, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2012. **Interspecific interactions in termite mounds.** Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-advisers: Eraldo Rodrigues de Lima and Simon Luke Elliot.

For several years, community ecologists have focused on developing adequate methods of detecting patterns in species sets and to identify processes that might generate certain patterns. Among these processes, the presence of predator seems to affect the diversity in many communities. But, in addition to predation and other interactions the intrinsic characteristics of the species involved are also important, especially in communities associated with nests of social insects. Thus, this thesis aims to test the effect of the predator, as well as some inherent characteristics that allow the species coexistence inside termite nests. Therefore, we tested the following hypotheses: *(i)* the presence of predators affects the diversity of invaders in termite nests; *(ii)* there is a critical nest size above which cohabitants are more likely to occur, *(iii)* some species that cohabit inside termite nests have chemical mimicry. Among cohabitants species of termite nests seem to exist a termitophiles specificity. Staphylinidae family are the most common. Our results showed that in termite nests where predators are found inside have higher termitophile richness, but the abundance is not affected by predator but the nest's volume is determinant. We have seen that obligatory Staphylinidae seems to be able to invade small nests, on the other hand, termite inquiline seems to be able to invade nest bigger than 16 l. In this family some species have cuticular hydrocarbons similar to those of their hosts, which can help those individual stay undisturbed inside the nests. Thus, this work contributes to understanding the role of predators on prey behavior and the effect on the diversity and also help to understand the mechanisms involved in the invasion and coexistence in termite nests.

Capítulo **1**

Perspectivas sobre a coabitação de  
termitófilos em ninhos de cupins  
(Insecta: Isoptera)

## 1.1 Introdução

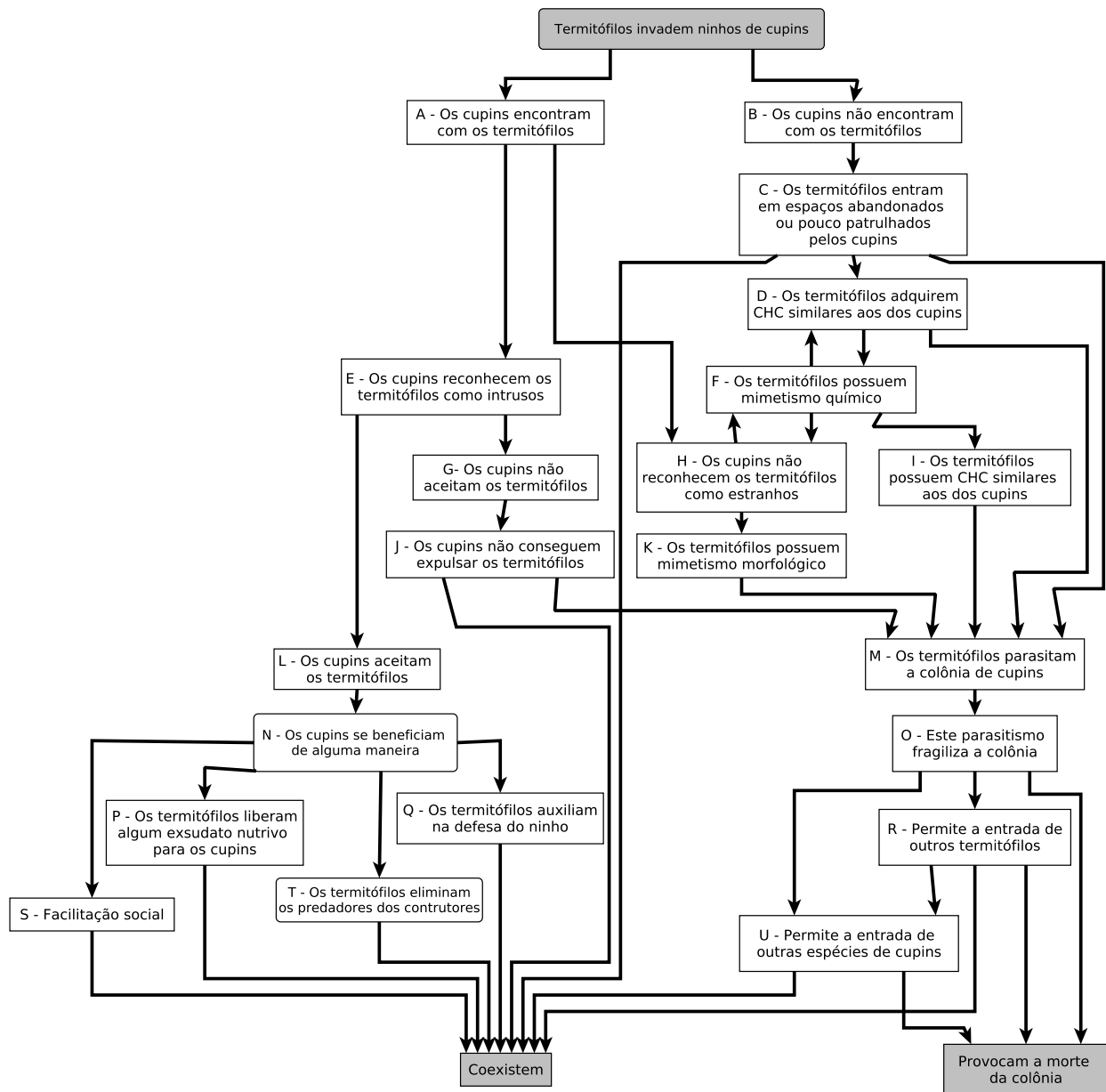
A presença de outros animais habitando ninhos de insetos sociais é um fenômeno frequentemente relatado para formigas (Hölldobler & Wilson, 1990; Brandt *et al.*, 2005), abelhas (Dronnet *et al.*, 2005) e cupins (Kistner, 1969). Os indivíduos que coabitam ninhos de insetos sociais devem buscar alimento, proteção e também estabilidade climática. Isto porque na construção dos ninhos, as colônias conseguem agregar nutrientes nas paredes dos ninhos ou mesmo armazenar o alimento dentro do ninho (Setz *et al.*, 1999), e além de suas paredes serem fortes o suficiente para oferecer proteção contra predadores (Noirot, 1970), elas são construídas de forma a permitir uma temperatura e umidade relativamente estáveis dentro dos ninhos (Singh & Singh, 1981).

Especificamente em cupinzeiros, existe uma grande diversidade de espécies já encontrados co-habitando com os cupins, dentre eles temos vertebrados (Joseph *et al.*, 2011) e invertebrados (Grassé, 1986). Dentre os invertebrados, destaca-se a presença de artrópodes em geral (Emerson, 1935; Kistner, 1969; Cunha & Brandão, 2000), que são conhecidos como termitófilos, mas também encontramos outras espécies de cupins (Eggleton & Bignell, 1997; Cunha *et al.*, 2003), conhecidos como inquilinos. Apesar da grande quantidade de relatos, estudos sobre os mecanismos e possíveis interações existentes entre os termitófilos e seus hospedeiros ainda são raros.

Dada a falta de conhecimento básico sobre essas interações, nós levantamos algumas hipóteses possíveis para explicar a invasão e a coexistência entre cupins e outros invertebrados dentro dos cupinzeiros. Para isso, nós

construímos um fluxograma de hipóteses para explicar a entrada de invertebrados em ninhos de cupins e os possíveis mecanismos que podem permitir que esta invasão cause a (i) morte da colônia ou (ii) coexistência entre invertebrados e construtores (Fig. 1.1). Neste trabalho nós usaremos o termo  
5 termitófilo sempre que estivermos nos referindo aos invertebrados, não cupins, que são encontrados dentro dos cupinzeiros.

Nas seções seguintes, mostraremos algumas evidências que nos levaram a levantar tais hipóteses. Para isso, nos baseamos na literatura corrente, principalmente, sobre invasão de ninhos de formigas e outros insetos sociais,  
10 cujos mecanismos muitas vezes já são bem estudados.



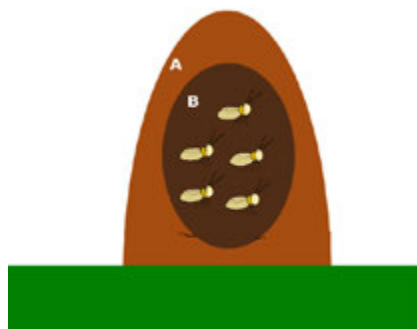
**Figura 1.1:** Diagrama de hipóteses para explicar a invasão dos ninhos de cupins pelos termitófilos.

## 1.2 Localização

### 1.2.1 O que se encontrou até o momento

A parte interna dos ninhos de insetos sociais é composta de diversos compartimentos que apresentam variações específicas entre os grupos, como  
5 por exemplo o jardim de fungo em formigas, os potes de alimentos em abelhas  
e o compartimento de fungos em cupins da sub-família Macrotermitinae  
(Wilson, 1971).

Em ninhos de cupins, além dos compartimentos na parte interna onde se  
localiza a colônia, existem várias galerias nas quais os operários e soldados  
10 se movimentam de um ponto ao outro no ninho (Korb, 2011). Em ninhos  
de paredes mais espessas, como ninhos de *Cornitermes* spp., normalmente  
o número de galerias nas paredes é menor, tornando assim estes lugares  
inalcançáveis para o patrulhamento dos soldados (Costa-Leonardo, 2002) e  
consequentemente mais propício para invasores (Fig. 1.2). São nessas pare-  
15 des espessas e sem galerias que, p. ex., larvas de besouros são comumente  
encontradas em grandes números (Rosa *et al.*, 2008; Japiassu, 2010).



**Figura 1.2:** Esquema de um ninho de cupins mostrando o interior onde (a) a parede do ninho com um número inferior de canais utilizados para deslocamento dos indivíduos da colônia e o (b) centro do ninho, onde normalmente a colônia se estabelece, e consequentemente possui um número maior de canais utilizados para deslocamento e patrulhamento.

Para coabitação em ninhos de formigas, o local no ninho onde o coabitante se estabelece pode indicar qual o benefício que ele busca dentro do ninho e também qual o grau de interação com a espécie hospedeira (Thomas *et al.*, 2005). Na coabitação em ninhos de cupins, também podemos  
 5 observar que diferentes espécies ocupam locais diferentes dentro do ninho. No entanto, os mecanismos envolvidos ainda não estão esclarecidos. Dessa forma, é possível que, assim como nos exemplos envolvendo formigas, os coabitantes de ninhos de cupins podem ter o local onde são encontrados ligados (i) ao benefício que ele busca no ninho e (ii) ao grau de interação do  
 10 coabitante com os indivíduos da espécie hospedeira.

Insetos da subfamília Termitoxeniinae (Diptera: Phoridae) são encontrados nos jardins de fungos dos cupinzeiros da subfamília Macrotermitinae (Malin & Kistner, 1970). Esses coabitantes utilizam uma área que é muito frequentada pelos indivíduos da espécie hospedeira. Em função disso, é possível que haja uma interação constante entre os indivíduos das duas espécies.  
 15 Essa suposição foi confirmada por ensaios em laboratório onde os autores registraram que há contato antenal e comportamento de limpeza entre os



indivíduos das duas espécies (Malin & Kistner, 1970).

Nos ninhos de *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Isoptera: Syntermitinae), são encontradas larvas de besouros (Coleoptera: Melolonthidae) na porção inferior do cupinzeiro (Rosa *et al.*, 2008). As porções inferiores desses ninhos  
5 são próximas das câmaras de aeração que são locais pouco utilizados pelo construtor (Costa-Leonardo, 2002). Desta maneira, é possível que esse coabitante não entre em contato frequente com seu hospedeiro (Figura 1.1B). De fato, Rosa *et al.* (2008) observaram que a presença dessas larvas não afeta a sobrevivência dos indivíduos de *C. cumulans*, corroborando a hipótese de  
10 que há pouca interação entre as espécies. Isto porque, como veremos na seção 1.4.1.1, as interações entre indivíduos pode aumentar a sobrevivência destes (Lenz & Williams, 1980; DeSouza *et al.*, 2001).

Baseado no modelo proposto por Thomas *et al.* (2005) para mirmecófilos, um modelo hipotético para termitófilos seria que: (i) termitófilos en-  
15 contrados na periferia (ex: túneis de forrageamento) do cupinzeiro de uma determinada família, seriam também encontrados em outros cupinzeiros da mesma família; (ii) termitófilos encontrados no interior do cupinzeiro de um determinado gênero, seriam também encontrados em outros cupinzeiros do mesmo gênero; (iii) termitófilos encontrados próximos à câmara real seriam  
20 encontrados apenas nos cupinzeiros da mesma espécie. Em resumo, a localização do termitófilo dentro do cupinzeiro pode ser capaz de indicar o grau de especificidade e parentesco da espécie coabitante com o seu hospedeiro. No entanto, são necessários coletas com metodologia adequada para precisar a localização do termitófilo, bem como experimentos em campo e  
25 laboratório que elucidem que tipo de interação ocorre entre os indivíduos dos termitófilos e seus hospedeiros.

Conforme será explicado a seguir, o mimetismo químico dos hidrocar-

bonetos cuticulares pode ser adquirido por contato com outros indivíduos ou com o ambiente interno do ninho (Turillazzi *et al.*, 2000; Nunes *et al.*, 2011). É possível que os termitófilos possam adquirir os hidrocarbonetos cuticulares da espécie hospedeira através do contato com a parede interna do cupinzeiro. Se essa transferência for eficaz, os termitófilos podem ter sucesso na invasão do ninho por ter adquirido o mimetismo químico pela parede do ninho. Desta maneira, a entrada pelos locais não patrulhados do cupinzeiro pode ser um possível mecanismo para aquisição do mimetismo químico.

### 1.3 Estratégias utilizadas pelos termitófilos

Colônias de cupins possuem uma variedade de estratégias e adaptações defensivas que variam entre as espécies (Šobotník *et al.*, 2010). Dentre estas estratégias, a capacidade que os soldados e os operários têm de reconhecer quimicamente os indivíduos que não pertencem à colônia e atacá-los por meio de comportamentos agressivos (Kaib *et al.*, 2004; Šobotník *et al.*, 2008), é uma das mais importantes. Desta forma, a entrada de indivíduos não pertencentes à colônia, como é o caso dos termitófilos, é um fato bastante intrigante. Abaixo são discutidas três possíveis estratégias utilizadas pelos termitófilos para entrarem nos cupinzeiros.

#### 1.3.1 Mimetismo

Uma vez que os termitófilos são encontrados no interior dos ninhos, em contato com os cupins (Kistner, 1968b, 1970b,d; Kistner & Pasteels, 1970b,a), e que os cupins possuem a capacidade de reconhecer e agredir indivíduos não pertencentes à colônia (Kaib *et al.*, 2004; Šobotník *et al.*,

2008), pode-se sugerir a hipótese de que eles possuam diferentes tipos de mimetismo que possibilitem sua entrada e permanência nestes locais sem que sejam reconhecidos como intrusos (Figura 1.1H). Robinson (1981) define mimetismo como um sistema que “involves an organism (the mimic) which simulates signal properties of another organism (the model) so that the two are confused by a third organism (the operator) and the mimic gains protection, food, or a mating advantage as a consequence of the confusion” (p.19). Com termitófilos, temos alguns exemplos de mimetismo (i) morfológico (Figura 1.1K), como parece existir em estafilinídeos (Kistner, 1969; Watson, 1973; Grassé, 1986) e Zoraptera (Delamare-Deboutteville, 1948) e (ii) químico (Figura 1.1F) (estafilinídeos Howard *et al.* (1980) e capítulo 4).

### 1.3.1.1 Mimetismo morfológico

O mimetismo morfológico é uma estratégia utilizada por vários insetos (Rettenmeyer, 1970) e que vem sendo reportada como estratégia de escape do predador e para conseguir proteção e alimento (Rettenmeyer, 1970; McIver & Stonedahl, 1993, ver revisão). Em organismos sociais este tipo de mimetismo parece ser particularmente comum, com vários registros de indivíduos miméticos dentro de colônias de insetos sociais (Figura 1.1K), principalmente formigas (McIver & Stonedahl, 1993).

Entre os termitófilos, os besouros da família Staphylinidae são os mais conhecidos e estudados (Emerson, 1935; Grassé, 1986; Kistner, 1990; Kanao *et al.*, 2010, e referências). Algumas espécies possuem fisiogastria - que é a dilatação do abdômen, comoum em fêmeas de alguns insetos como as rainhas de cupins - e ainda têm a capacidade de sobrepor o abdômen ao tórax. A fisiogastria apresentada, principalmente pelos membros da tribo Corotocini (Kistner, 1968b), pode ser responsável por deixar o abdome extensiva-

mente mais membranoso, e portanto mais similar aos cupins hospedeiros, que são normalmente menos quitinizados que os estafilínídeos. Além disso, a capacidade de sobrepor o abdome ao tórax promove uma diminuição no tamanho corporal dos besouros, tornando-os mais similares aos cupins, principalmente operários e larvas (Watson, 1973; Sands & Lamb, 1975). Tais evidências são verificadas em *Termitopullus* (Coleoptera: Staphylinidae), que possuem estas características e são carregados pelos operários de seus hospedeiros (*Nasutitermes*) para dentro dos ninhos (Pasteels, 1968; Grassé, 1986), como se fossem ninfas, pois possuem tamanho e formato do corpo semelhante aos das ninfas de cupins. Sendo assim, o mimetismo morfológico parece ser uma estratégia que vem sendo utilizada pelos termitófilos que com isso têm conseguido entrar e se estabelecer dentro dos ninhos dos cupins, sem serem reconhecidos como intrusos.

### 1.3.1.2 Mimetismo químico

O mimetismo químico (Figura 1.1F) também pode ser uma explicação para a coabitação entre termitófilos e cupins, e tem sido reportado em várias taxa (Howard *et al.*, 1980; Vander Meer & Wojcik, 1982; Vauchot *et al.*, 1996; Lenoir *et al.*, 2001).

Em insetos sociais, os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) tem como função principal proteger o animal contra a perda de água. Adicionalmente, estes HCs também são utilizados para o reconhecimento da espécie, colônia ou castas (Singer, 1998; Howard & Blomquist, 2005) e são detectados através do contato antenal (Blomquist & Bagnères, 2010). Existe uma grande especificidade entre os HCs das espécies de cupins, de tal forma que Kaib *et al.* (1991) propõe o uso da análise de HCs na identificação de algumas espécies. Além disso, os cupins também são capazes de reconhecer indivíduos

da mesma espécie porém de outra colônia, exibindo comportamento agressivo aos indivíduos da outra colônia (Kaib *et al.*, 2004; Marins & DeSouza, 2008).

Mesmo com esta capacidade de reconhecimento de integrantes da colônia, os cupinzeiros são constantemente invadidos por outros insetos, que são encontrados interagindo com os cupins (Kistner, 1968b, 1975). Isto nos leva a pergunta: “Como isso é possível?” (Kistner, 1990).

Os invasores podem adquirir os HCs após entrarem no ninhos (Figura 1.1D), ou já possuí-los independente do contato entre as duas espécies (Figura 1.1F). Um exemplo desta primeira opção foi observado por Vander Meer & Wojcik (1982) entre *Myrmecaphodius excavaticollis* (Blandchard) (Coleoptera: Scarabaeidae) e sua formiga hospedeira do gênero *Solenopsis*. Por outro lado, Howard *et al.* (1980) observou que o termitófilo *Trichopsenius frosti* Seevers (Coleoptera:Staphylinidae), possui HCs semelhantes aos de seu hospedeiro, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae), antes mesmo de qualquer contato com o cupim, não encontrando assim dificuldades para entrar e permanecer nos ninhos de *R. flavipes*. Então o mimetismo químico parece ser uma hipótese plausível para explicar a invasão e permanência de termitófilos dentro de cupinzeiros, mas que ainda é pouco explorada pelos pesquisadores.

### 1.3.2 Tamanho do corpo

Para minimizar os conflitos com o hospedeiro, algumas espécies podem utilizar a estratégia de evitar o encontro com o hospedeiro (Figura 1.1B). A estratégia de fuga da espécie que patrulha o ninho é utilizada por besouros da família Staphylinidae que são encontrados em ninhos da formiga *Lasius fuliginosus* Latreille (Formicidae: Fomicinae) (Stoeffler *et al.*, 2011). Es-

ses besouros não produzem substâncias atrativas para a espécie hospedeira, nem possuem mimetismo químico, então, eles utilizam a estratégia de fuga para evitar conflitos com a formiga hospedeira (Stoeffler *et al.*, 2011). Os termitófilos que não possuem algum tipo de mimetismo ou atrativo, podem se valer dessa estratégia para evitar conflitos com o cupim hospedeiro.

As galerias dos cupinzeiros são construídas no tamanho adequado para os indivíduos construtores do ninho. Termitófilos que são menores que seus hospedeiros podem transitar com maior facilidade dentro das galerias. Esse trânsito facilitado dentro das galerias permite que os termitófilos possam evitar o encontro com os hospedeiros, ao utilizarem galerias abandonadas ou menos patrulhadas, como as paredes externas dos ninhos. Se os termitófilos utilizam essa estratégia para entrar no cupinzeiro sem serem percebidos, esperamos que os termitófilos sejam menores que seus hospedeiros. Um exemplo são os indivíduos da espécie *Zorotypus hubbardi* Caudell (Zoraptera: Zorotypidae) que são encontrados dentro dos ninhos do cupim *Reticulitermes flavipes* (Delamare-Deboutteville, 1948; Grassé, 1986). Esses indivíduos são menores que o hospedeiro e preferem as galerias abandonadas do ninho. De acordo com Delamare-Deboutteville (1948) eles não se relacionam com os cupins. É possível que essa espécie utilize a estratégia de fuga para entrar e permanecer dentro do cupinzeiros. Para nosso conhecimento, não existem registros na literatura que comprove o uso dessa estratégia pelos termitófilos.

### 1.3.3 Agressividade

Os termitófilos podem ser reconhecidos ao entrarem no ninho, porém os cupins podem não conseguir expulsá-los (Figura 1.1J). Alguns termitófilos encontrados nos cupinzeiros podem ser animais agressivos e resistentes ao ataque dos cupins, como por exemplo algumas espécies de Neuroptera,

Hemiptera, Blattodea, Orthoptera, Diptera, Coleoptera e Hymenoptera (Delligne *et al.*, 1981) . Além disso, os termitófilos podem ser maiores do que os cupins, exemplo disso são larvas de Melolonthidae encontradas no interior dos ninhos de *C. cumulans* (Rosa *et al.*, 2008). Por se tratarem de larvas  
5 muito maiores que os cupins e até mesmo mais resistentes, é possível que os cupins não consigam expulsá-las, permitindo assim o estabelecimento destes e a formação de galerias muito maiores do que as existentes nos cupinzeiros. Desta maneira, o mecanismo que permite que o termitófilo se estabeleça dentro do cupinzeiro seria a superioridade agressiva em relação ao invasor.  
10 Esta forma de invadir uma colônia é observada na formiga *Temnothorax longispinosus* (Formicidae: Myrmicinae) que entra no ninho de sua hospedeira *Protomognathus americanus* (Formicidae: Myrmicinae) agredindo seus indivíduos (Brandt *et al.*, 2005).

## 1.4 Consequências da entrada dos termitófilos

15 Outra hipótese na associação entre cupins e termitófilos é de que ao invadirem os cupinzeiros, os termitófilos se encontram com indivíduos da espécie hospedeiro e sejam reconhecidos como intrusos (Figura 1.1E). Diante do reconhecimento, a colônia de cupins pode permitir o estabelecimento dos termitófilos em seus ninhos (Figura 1.1L). Alguns mecanismos benéficos à  
20 colônia podem ser propostos para explicar este processo: *(i)* via facilitação social, *(ii)* liberação de exsudatos nutritivos ou *(iii)* auxílio na defesa da colônia (seção 1.4.1).

Por outro lado, os cupins podem ainda não serem capazes de expulsá-los, o que também levaria à coexistência de termitófilos em cupinzeiros.

Estes termitófilos poderiam aumentar os custos para a colônia (p.ex. se alimentando da estrutura do ninho ou de indivíduos da colônia) ou ainda beneficiá-la (p.ex. eliminando predadores de cupins). A seguir trataremos destes dois pontos na seção 1.4.2.

#### 5 1.4.1 Benefícios para o hospedeiro

Existe a possibilidade de uma colônia de cupim ser capaz de reconhecer o intruso e ainda assim não expulsá-lo. Matsuura & Nishida (2001) propõe que durante a fase de crescimento de uma colônia (quando há muitas ninfas em relação ao número de operários), essa colônia fique mais propensa a aceitar  
10 uma fusão de colônias, e dessa maneira aumentar o número de operários trazendo alimento para as ninfas. A estratégia que permite que os cupins “percebam” as vantagens de aceitar um intruso ainda não estão claras. No entanto é esperado que qualquer mudança comportamental que traga um benefício adaptativo à colônia seja mantido na população e a longo prazo na  
15 espécie.

A presença de termitófilos em cupinzeiros também pode ocorrer quando os termitófilos fornecem diretamente algum benefício para colônia (Redford, 1984b). Tal benefício pode ser via facilitação social (Figura 1.1S) (DeSouza *et al.*, 2001), liberação de exsudatos nutritivos (Figura 1.1P) (Grassé, 1986)  
20 ou auxílio na defesa da colônia (Figura 1.1Q) (Higashi & Ito, 1989). Benefícios estes que aumentam a sobrevivência da colônia e, provavelmente, seu valor adaptativo (*fitness*).

##### 1.4.1.1 Facilitação Social

A facilitação social (Figura 1.1S), pode ser definida como padrão com-  
25 portamental de um determinado animal que é iniciado ou aumentado em



ritmo e frequência pela presença ou ação de outros animais (Zajonc, 1965; DeSouza *et al.*, 2001). Tal fenômeno ocorre em uma variedade de animais que vão desde humanos até insetos. Dentre os insetos, estudos de facilitação social já foram comprovados em espécies de formigas (Lamon & Topoff, 5 1985), cupins (DeSouza *et al.*, 2001), vespas (Ruxton *et al.*, 2001), moscas (Díaz-Fleischer & Aluja, 2003), entre outros. Recentemente, a facilitação social também foi observada ocorrendo entre indivíduos de espécies diferentes (ex. Heymann & Buchanan-Smith, 2000; Otis *et al.*, 2006).

Para cupins, especificamente, o processo de facilitação social parece exer- 10 cer uma influência bastante grande (ex. Grassé, 1986; Miramontes & DeSouza, 1996; DeSouza *et al.*, 2001). Lenz & Williams (1980) investigaram a sobrevivência de grupos de *Nasutitermes nigriceps* (Haldeman) (Isoptera: Nasutitermitinae) em ambientes ricos em alimento, mas com tamanhos diferentes de recipientes e relataram que a sobrevivência e o consumo da madeira 15 diminuía com o aumento do recipiente. Esta experiência forneceu uma evidência de que as interações entre indivíduos sociais são importantes para a sobrevivência, uma vez que o aumento do tamanho do recipiente equivale a uma redução da densidade do grupo e conseqüentemente da taxa de contatos e interações entre os indivíduos.

20 A facilitação social é um processo que pode aumentar a sobrevivência dos indivíduos (Lenz & Williams, 1980; DeSouza *et al.*, 2001) em função da densidade do grupo (Grassé, 1986; Miramontes & DeSouza, 1996), e ocorrer entre espécies diferentes (Heymann & Buchanan-Smith, 2000; Otis *et al.*, 2006). Então podemos supor que a presença de termitófilos em ninhos de 25 cupins pode contribuir para que haja facilitação social em ninhos de cupins.

#### 1.4.1.2 Liberação de exudato e proteção da colônia

Cupins não expulsam os indivíduos de algumas espécies de estaflinídeos, como aquelas do gênero *Termitella*, que vivem em constante contato com os seus hospedeiros. Os besouros liberam em seus excrementos uma substância  
5 que nutre os operários de *Nasutitermes* (Grassé, 1986). Tais besouros podem ainda possuir glândulas exócrinas tegumentares que secretam substâncias que nutrem os cupins, que em troca, alimentam os estaflinídeos (Costa-Leonardo, 2002), sugerindo um possível mutualismo entre as espécies.

Higashi & Ito (1989), observaram que ninhos de *Amitermes laurensis*  
10 (Isoptera: Termitinae) que possuíam duas espécies de *Camponotus* (Hymenoptera: Formicidae) são mais vigorosas do que colônias que não possuem tais espécies de formiga em seus ninhos. Os autores sugerem que esta associação entre cupim-formiga é mutualística, onde os cupins fornecem abrigo e provavelmente comida para as formigas e estas protegem os ninhos de cupins  
15 de inimigos naturais.

Apesar de tais benefícios para colônias de cupins serem observados apenas para alguns grupos, como besouros (Grassé, 1986) e formigas (Higashi & Ito, 1989), podemos esperar que este comportamento se estenda aos demais grupos de termitófilos encontrados em cupinzeiros.

#### 20 1.4.1.3 Eliminação de predadores

Cupins são constantemente predados por uma variedade de indivíduos, dentro os quais destacam-se alguns vertebrados (Redford, 1987) e vários invertebrados (Sheppe, 1970). Desta forma, a presença de termitófilos em cupinzeiros pode indicar que alguns destes estejam lá para se alimentarem  
25 dos cupins. Entretanto, estudos recentes indicam que alguns invertebrados presentes nos cupinzeiros estão utilizando a estrutura não para predarem os

cupins, mas sim os outros invertebrados presentes nos cupinzeiros (De Visser *et al.*, 2008, e Capítulo 2).

Dentre os termitófilos, as aranhas são bastante comuns. Para Cunha & Brandão (2000), a presença de aranhas em cupinzeiros está relacionada a dois fatores: (i) utilização de ninhos para abrigo ou (ii) encontro de presas. De Visser *et al.* (2008), estudando as interações entre cupins e seus coabitantes por meio de isótopos estáveis observaram que as aranhas presentes em ninhos de cupins, ocupavam três níveis tróficos acima dos cupins, indicando que se alimentavam de outros invertebrados predadores de cupins. No entanto, algumas aranhas podem preda cupins (Haddad & Dippenaar-Schoeman, 2002; Wesolowska & Haddad, 2002; Haddad & Dippenaar-Schoeman, 2006). Porém, em todos estes trabalhos, os ninhos de *Trinervitermes trinervoides* estavam em processo de senescência, segundo os autores. Sendo assim, estas aranhas parecem não influenciar na morte da colônia, e sim aproveitar desta condição para se alimentar.

Sendo assim, alguns invertebrados encontrados dentro dos ninhos podem beneficiar a colônia de cupins eliminando os predadores destes (Figura 1.1T).

#### 1.4.2 Custos para o hospedeiro

O estabelecimento dos termitófilos em ninhos que os cupins não conseguem expulsá-los pode desencadear um custo para colônia (Figura 1.1M). Este custo pode se caracterizar um parasitismo quando os termitófilos se alimentarem da parede do ninho (Rosa, 2008; observação pessoal) ou predarem indivíduos da colônia, fato este já observado em formigas (Hölldobler & Wilson, 1990) e aranhas (Van den Berg & Dippenaar-Schoeman, 1991). O parasitismo da colônia pelos termitófilos pode tornar o ninho mais susceptível à entrada de outros invasores tanto por enfraquecer sua estrutura física

quanto por deslocar energia da colônia na tentativa de expulsar o invasor. O enfraquecimento provocado por um invasor ocorre em formigas que tem seus indivíduos predados pelo invasor (Foitzik *et al.*, 2009). Se uma colônia de cupins possui sistemas análogos ao das formigas, podemos supor que um in-  
vasor que prejudique a colônia possa desencadear seu enfraquecimento. Esse  
5 enfraquecimento pode, por sua vez, acarretar dois caminhos possíveis: (i) o estabelecimento de mais termitófilos (Figura 1.1R), ou (ii) estabelecimento de outras espécies de cupins (Figura 1.1U).

## 1.5 Termitofauna conhecida e padrões de distri- buição

10

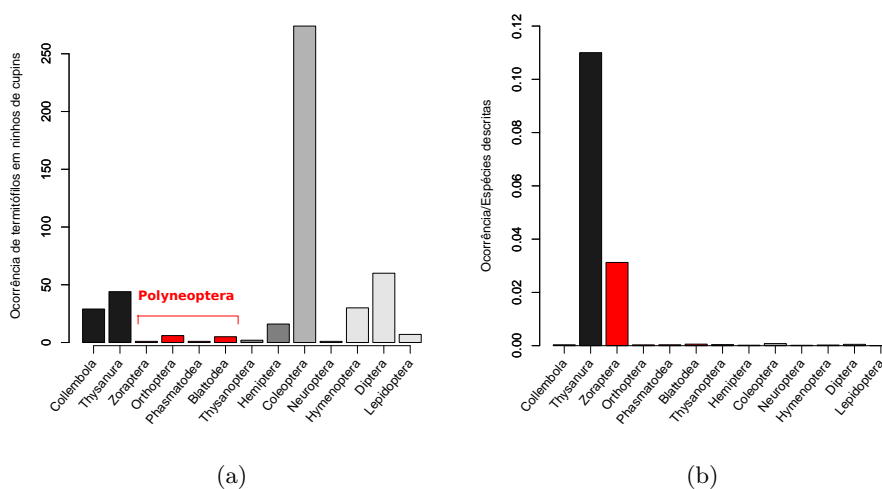
Independente do mecanismo utilizado para invasão e coexistência de termitófilos em ninhos de cupins, é possível distinguir alguns padrões que parecem indicar que o padrão de invasão de ninhos de cupins seja algo mais que parasitismo. Como o exemplo de alguns estafilinídeos que possuem mimes-  
tismo químico (Howard *et al.*, 1980) e até mesmo morfológico com os seus  
15 hospedeiros (Pasteels, 1968; Grassé, 1986), ou ainda que possuem glândulas que secretam substâncias para os operários dos cupins (Kistner, 1973).

A nossa revisão (tabela encontrada em Rosa (2008)) mostra que as ordens Coleoptera e Diptera possuem o maior número de espécies associado a  
20 ninhos de cupins (Fig 1.3(a)). Várias dessas espécies são encontradas exclusivamente nos ninhos de cupins (Kistner, 1969). Além disso, como podemos perceber na Figura 1.4(a), parece haver uma grande especificidade entre termitófilos e cupins hospedeiros, uma vez que mais de 90% das espécies de termitófilos são encontrados em apenas uma espécie de cupim hospedeira.

Por outro lado, os cupins parecem ser, também, eficientes na defesa de seu ninho (Figura 1.4(b)), já que em 50% das espécies de cupins apenas uma espécie de termitófilo consegue invadir. Estes dados nos permitem inferir que o processo evolutivo entre estas espécies parece ter convergido para sistemas com alta especificidade entre cupins e seus termitófilos.

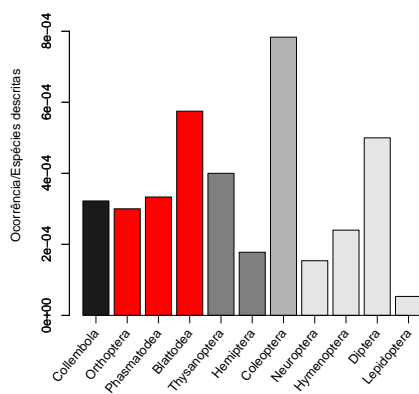
A Figura 1.3(a) mostra as ordens de insetos que possuem representantes encontrados em ninhos de cupins. No entanto, esta imensa maioria de besouros descritos em cupinzeiros pode ter sido simplesmente pelo fato da ordem Coleoptera ser a maior ordem dentre os insetos. Então, existe mais besouros termitófilos porque a ordem Coleoptera é a que possui o maior número de espécies descritas? Para responder a esta pergunta plotamos os dados da figura 1.3(a) divididos pelo número de espécies descritas em cada ordem, e o que encontramos foi uma tendência completamente diferente (Figura 1.3(b)), destacando-se as ordens Thysanura e Zoraptera. Visto que Thysanura e Zoraptera são pouco representativas entre os insetos (com 400 e 32 espécies descritas, respectivamente (Grimaldi & Engel, 2005)), nós retiramos estas ordens e plotamos a figura 1.3(c) mostrando a relação entre as outras ordens de insetos. Neste cenário, a ordem Coleoptera volta a ocupar um lugar de destaque, pois tem um grande número de espécies descritas e o maior número de termitófilos.

No entanto, também não podemos desconsiderar que grande parte das espécies descritas de Thysanura e Zoraptera estão associadas a ninhos de cupins (Fig 1.3(b)). Mas para tirarmos conclusões sobre a evolução desta interação são necessários mais estudos envolvendo estes grupos para entendermos melhor estas associações.



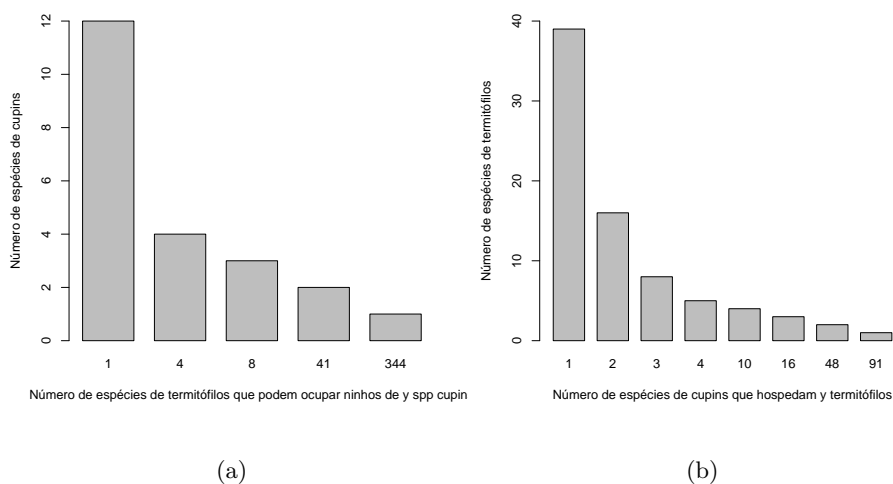
(a)

(b)



(c)

**Figura 1.3:** Ordens de insetos descritas em ninhos de cupins. (a) Quantidade de espécies de termitófilos que ocorrem em ninhos de cupins separados pelas ordens, (b) Proporção de espécies encontradas/espécies descritas de cada ordem e (c) Proporção de espécies encontradas/espécies descritas de cada ordem, eliminando-se os Thysanuras e Zoraptera. Os dados de ocorrência de termitófilos foram extraídos da revisão bibliográfica feita por Rosa (2008) e as informações sobre o número de espécies descritas por cada ordem são de Grimaldi & Engel (2005).



**Figura 1.4:** Relações entre termitófilos e cupins hospedeiros. (a) Número de espécies de termitófilos que são encontrados por espécie de cupim. (b) Número de espécies de cupins em que os ninhos são invadidos pelas espécies de termitófilos. Os dados de ocorrência de termitófilos foram extraídos da revisão bibliográfica feita por Rosa (2008).

## 1.6 Conclusão

Como vimos nos tópicos anteriores, várias hipóteses foram levantadas para tentar explicar a co-habitação em ninhos de cupins (Figura 1.1), mas o nosso conhecimento da morfologia e, principalmente, da etologia dos termitófilos ainda está demasiadamente incompleto para poder desenhar um conceito de aplicação geral. Assim, o atual nível de conhecimento impossibilita o preenchimento dessa grande lacuna. Várias são as dificuldades para se fazer estudos comportamentais entre cupins e seus termitófilos, principalmente em seu habitat natural. No entanto, maiores esforços devem ser feitos nessa área, afim de elucidar a importância dessas interações e o papel delas

na evolução do comportamento social na ordem Isoptera.



Capítulo **2**

Influência do predador sobre a  
diversidade de invasores em ninhos  
de cupins

## 2.1 Resumo

Os ninhos de cupins possuem uma grande quantidade de indivíduos da espécie construtora e de outras espécies que conseguem invadir e coexistir com os cupins. Esta concentração de um grande número de indivíduos atrai vários predadores. No presente estudo, nós iremos avaliar o efeito do predador sobre a abundância e riqueza de indivíduos invasores de ninhos de cupins. Para isso nós coletamos ninhos de cupins em cinco regiões distintas e observamos a presença ou não de aranhas e a diversidade de invasores associados a cada ninho. Nossos resultados revelaram que na presença do predador a riqueza de invasores é maior e o volume do ninhos não afeta esta variável. Por outro lado, a abundância de invasores é afetada positivamente pelo volume dos ninhos, mas não é afetada pela presença do predador. Nos dois casos a identidade da espécie construtora se mostrou importante, indicando que as características intrínsecas das espécies são um fator determinante para o estudo de invasão de ninhos de cupins. Isto porque em ninhos sem o predador, o mecanismo de defesa da espécie construtora parece ser suficiente para permitir a entrada de poucas espécies. Estas poucas espécies que conseguem invadir ninhos sem o predador devem ter estratégias para driblar as defesas da espécie construtora. Por outro lado, na presença do predador, outros mecanismos - como a diminuição da pressão competitiva entre os invasores, ou mesmo uma diminuição na eficiência de defesa por parte da espécie construtora - devem atuar e consequentemente permitir a entrada de um número maior de espécies nesses ninhos.

**Palavras-chave:** Defesa, espécie invasora, riqueza, abundância

## 2.2 Introdução

Durante a busca por alimento, os predadores gastam o mínimo de energia para encontrar e capturar suas presas, minimizando o esforço e aumentando o valor energético que a presa lhes proporciona (Krebs & Davies, 1996).

5 Sendo assim, presas que se encontrem agrupadas (temporal e/ou espacialmente) tendem a atrair predadores.

Os insetos eussociais podem formar colônias de até centenas de milhares de indivíduos em um único ninho (Fittkau & Klinge, 1973; Hölldobler & Wilson, 2009). Os ninhos são estruturas bem evidentes e sésses, o que torna  
10 as colônias de insetos eussociais um adensamento de indivíduos agrupados (Traniello & Leuthold, 2002) e previsíveis no tempo e espaço, atraindo assim predadores vertebrados (Redford, 1987; Hashimoto *et al.*, 2000) e invertebrados (Haddad & Dippenaar-Schoeman, 2002; Wesolowska & Haddad, 2002; Gonçalves *et al.*, 2005; Rosa & DeSouza, 2011).

15 Segundo Grassé (1986), centenas de espécies de outros artrópodes possuem registro em cupinzeiros - nome da estrutura física onde a colônia é encontrada. Estas espécies encontram neles um microclima estável e proteção contra intempéries ambientais (Noirot, 1970). Estas características podem favorecer o crescimento das populações dessas espécies invasoras. Sendo assim,  
20 sim, nestes cupinzeiros estão presentes os cupins e várias outras espécies, o que aumenta a variedade de presas espacialmente agrupadas. Dessa forma, ninhos com alta riqueza e abundância de espécies invasoras tendem a abrigar uma maior diversidade de predadores (Kistner, 1982; Haddad & Dippenaar-Schoeman, 2006; De Visser *et al.*, 2008), do que ninhos que possuem uma

riqueza e abundância menor ou apenas os cupins.

Desde o trabalho de Paine (1966), o predador vem ganhando destaque como fator importante na estruturação da comunidade (ver também Chesson, 2000). O efeito provocado pelo predador (*lato sensu*) ganhou ainda maior visibilidade depois que o conceito de competição aparente foi proposto por Holt (1977) e testado extensivamente desde então (ver refs em Holt *et al.*, 1994; Holt & Lawton, 1994; Chase *et al.*, 2002). Atualmente, sabe-se que o predador pode influenciar na composição de espécies da comunidade não apenas predando indivíduos (Abrams, 1995), mas também afetando o comportamento de uma determinada presa (Schmitz *et al.*, 2004; Griffin & Thaler, 2006). Se o predador se alimenta das presas mais abundantes, ele pode diminuir a competição naquele local, permitindo a entrada de novas espécies, e aumentando a riqueza naquele local. Por outro lado, se este predador é seletivo, ele pode causar extinção local dessa espécie, o que reduziria a riqueza local. Além do efeito sobre a densidade da presa, o predador pode ainda afetar o comportamento da presa, fazendo com que ela evite locais onde o predador esteja presente.

Neste trabalho visamos entender o papel do predador sobre a comunidade de espécies invasoras associada a cupinzeiros. Para isso, observamos o padrão de riqueza e abundância de invasores em ninhos de cupins com e sem o predador. O predador pode ser atraído pela fauna rica e abundante que está presente nos ninhos e a presença dele pode afetar a diversidade dentro dos ninhos. Por outro lado, os predadores podem estar usando o ninho como abrigo e forrageando fora dele. Se os predadores são atraídos pela fauna rica, esperamos que cupinzeiros que possuam uma riqueza maior de invasores, possuam também uma riqueza maior de predadores, e o mesmo padrão para a abundância. Porém, um padrão similar também pode ser

encontrado se os predadores estiverem se alimentando de indivíduos da população da espécie competitivamente mais forte, e com isso permitindo a entrada de novas espécies.

Para tentar diferenciar se o predador é a causa ou a consequência da alta diversidade dentro dos ninhos, utilizamos quatro espécies de cupins construtores. A interação estatística entre a espécie construtora e a presença do predador poderá nos dar um indicativo do que está ocorrendo dentro dos cupinzeiros (*ver detalhes na seção 2.3.4 e Fig. 2.3*). Esta interação pode ser um indicativo de que o predador está sendo atraído por alguma característica ligada à espécie construtora (esta característica pode até ser a diversidade, que é diferente entre as espécies) e não que ele, de alguma maneira provocou esta diversidade. Isto porque ele poderá preferir sempre aqueles ninhos cujos construtores permitem uma alta diversidade de invasores. Por outro lado, os predadores podem usar os cupinzeiros somente como abrigo, forrageando fora dele. Se isso for verdade, não esperamos nenhuma mudança na riqueza e abundância das espécies invasoras em ninhos com e sem os predadores.

## 2.3 Material e Métodos

### 2.3.1 Área de Estudo

As coletas foram realizadas em quatro locais geograficamente distintos - Mineiros - GO, Sete Lagoas - MG, Parauapebas - PA e Tangará da Serra - MT (Fig. 2.1) - que apresentam características fitofisionômicas similares. Mineiros, Sete Lagoas e Tangará da Serra estão inseridos no bioma Cerrado, e Parauapebas no bioma Amazônia. No entanto, as coletas em Parauapebas

foram feitas em manchas com características similares às do Cerrado. Os locais podem ser classificados como ambientes savanóides, com estrato graminoso (contínuo ou descontínuo), presença de árvores e arbustos dispersos na paisagem e solo com restrições nutricionais (Collinson, 1988). Nas áreas estudadas há uma grande ocorrência de cupinzeiros, que, frequentemente são invadidos por outras espécies (Bandeira & Macambira, 1988; Domingos & Gontijo, 1996; Cunha & Brandão, 2000; Constantino, 2005; Costa *et al.*, 2009).

Em Mineiros-GO, as coletas foram feitas no Parque Nacional das Emas, no sudoeste de Goiás (18°19'S e 52°45'O), em abril de 2004. O Parque possui uma área de 132.000 ha marcada por clima tropical quente sub-úmido, tipo Aw, segundo a classificação de Köppen (Kottek *et al.*, 2006), com temperatura média anual de 22 °C. Tipicamente, os meses mais secos vão de junho a agosto e as maiores precipitações ocorrem nos meses de dezembro a março. Durante os meses mais secos ocorrem raios, que podem causar queimadas (Redford, 1985).

No município de Sete Lagoas-MG (19°27'57"S, 44°14'48"O), as coletas foram realizadas em julho de 2008 e em maio de 2011. A altitude local varia de 700 a 900 m. O clima, de acordo com a classificação de Köppen, é do tipo Aw, com inverno seco e verão úmido (Kottek *et al.*, 2006). No ano do estudo, a precipitação média acumulada foi de 1250 mm e a temperatura média variou de 16,2 °C a 26,7 °C (Agritempo, 2009). A área estudada é protegida de alterações antrópicas diretas e sofre queimadas naturais esporadicamente. O período da coleta ocorreu poucos meses após uma queimada que atingiu a área em que se encontravam os cupinzeiros estudados. Ainda assim, o solo estava coberto de gramíneas, e muitas árvores já apresentavam folhas. Os cupinzeiros não apresentavam sinais de danos recentes e, conforme observado

por DeSouza & Albuquerque (2003), os cupins não são sensíveis ao distúrbio provocado pelo fogo. Como todos os cupinzeiros coletados estavam na área atingida, esse evento não tendenciou os dados.

No município de Parauapebas-PA (06°07' S, 50°14' O), as coletas foram realizadas em março de 2010. A altitude local varia de 650 a 889 m. O clima, de acordo com a classificação de Köppen, é do tipo Am, tropical, quente e úmido, com precipitação pluviométrica elevada e estação seca de maio a novembro (Kottek *et al.*, 2006). A precipitação média acumulada no ano do estudo foi de 2010 mm, e a temperatura média no mês de coleta variou de 31 °C a 28,2 °C (INMET, 2010). O período da coleta ocorreu logo após a estação chuvosa.

No município de Tangará da Serra - MT (14°33'26"S e 57°32'14"O), as coletas foram realizadas em dezembro de 2010. O clima, de acordo com a classificação de Köppen, é do tipo Aw, com inverno seco e verão úmido (Kottek *et al.*, 2006). A precipitação média acumulada no ano em Tangará da Serra foi de 1830 mm, sendo que os meses de janeiro a março são os que possuem maiores médias (> 250 mm/mês) (Dallacort *et al.*, 2011).



**Figura 2.1:** Locais onde foram feitas as coletas.

### 2.3.2 Amostragem

Foram feitas as medidas necessárias para o cálculo de volume de cada cupinzeiro antes que este fosse completamente removido. Geralmente, os volumes de ninhos são calculadas utilizando a fórmula da forma geométrica mais aproximada (Coles, 1980; Domingos, 1983; Cunha *et al.*, 2003). Estas formas podem ser cônica, cilíndrica ou elipsóide. Para os ninhos de *Cornitermes cumulans* o volume da parte epígea dos cupinzeiros foi calculado a partir da fórmula:

$$V = 2/3 * r_1 * r_2 . h \quad (2.1)$$

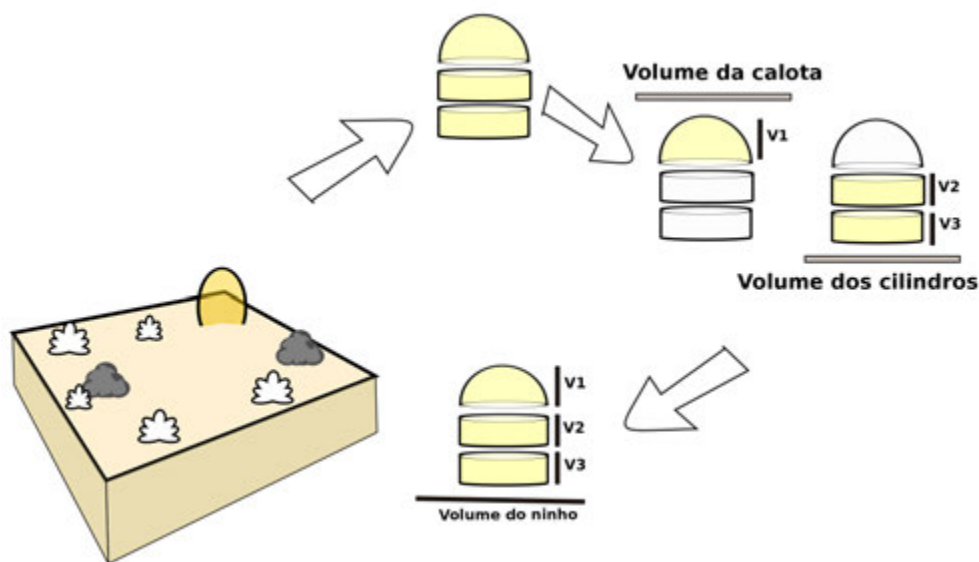
onde  $r_1$  é o diâmetro maior da base,  $r_2$  é o maior diâmetro perpendicular ao primeiro e  $h$  é a altura. Para os ninhos de *Cornitermes snyderi*, o volume



foi calculado a partir da fórmula:

$$V = 1/3 * \pi * r^2 * h \quad (2.2)$$

onde  $r$  é o diâmetro da base e  $h$  é a altura. Já para *Nasutitermes cf. ephratae*, *Constrictotermes cyphergaster* e *Velocitermes heteropterus*, os volumes dos cupinzeiros foram calculados com base no princípio Cavalieri, somando-se os volumes das várias seções cilíndricas transversais em que o ninho foi visualmente dividido e o volume do tampão hemisféricas na extremidade superior do ninho (ver Fig. 2.2) de uma maneira semelhante à descrita por Rodrigues *et al.* (2004).



**Figura 2.2:** O volume do ninho foi calculado pela soma dos cilindros em que ele foi decomposto, mais a calota superior. A calota inferior, foi desconsiderada pois estes ninhos foram coletados em solo rochosos e a parte abaixo do nível do solo era inexistente ou desprezível.

Os 10 cupinzeiros coletados no município de Parauapebas - PA estavam sobre solo litólico, de forma que não possuíam porções abaixo do solo. Os 17 cupinzeiros do município de Sete Lagoas - MG tinham sua porção abaixo

do solo muito pequena, que se destacava do entorno facilmente durante a remoção, garantindo assim que todo o cupinzeiro fosse removido. Os 34 cupinzeiros coletados no Parque Estadual das Emas - GO e os 39 cupinzeiros coletados em Tangará da Serra - MT também possuíam uma porção  
5 abaixo do solo, mas todo o ninho foi quebrado e inspecionado, tendo todos os indivíduos invasores sido coletados. Neste trabalho contabilizamos todos os artrópodes não-eussociais encontrados nos cupinzeiros como sendo as espécies invasores. As espécies eussociais não foram utilizadas por possuírem estratégias de colonização e invasão de ninhos bastante distintos e, possi-  
10 velmente, diferentes dos demais organismos (Ortolani *et al.*, 2008; Turillazzi *et al.*, 2000, Cristaldo *et al.*, dados não publicados).

Os cupinzeiros foram quebrados em fragmentos menores para procura e coleta dos cupins e de todas as outras espécies que coabitavam no cupinzeiro. Os indivíduos das diferentes espécies foram separados em morfoespécies.

15 Cada morfoespécie de invasores foi armazenada e conservada em álcool 80% para posterior identificação. A identificação dos cupins coletados em Parauapebas e Sete Lagoas foi feita segundo Constantino (2002) e por comparação com o material do Museu de Entomologia da UFV - seção Isoptera onde os espécimens foram depositados. Os cupins do Parque Nacional das  
20 Emas e de Tangará da Serra foram identificados também segundo Constantino (2002), e estão depositados na coleção do Laboratório de Zoologia da UNEMAT. A identificação das espécies invasoras foi feita com chaves específicas e, sempre que possível, enviados a especialistas.

### 2.3.3 Espécies estudadas

#### 2.3.3.1 Predadores

Os cupins são um alvo atraente para predadores vertebrados (Redford, 1984a) e invertebrados (Sheppe, 1970), principalmente nas savanas, onde eles  
5 são abundantes, estáveis e onipresentes (Sheppe, 1970; Redford, 1987). As formigas têm recebido maior atenção (Sheppe, 1970; Gonçalves *et al.*, 2005), sendo colocada como o grupo de predadores de cupins mais importante e que provocam a maior mortalidade de cupins (Abe & Darlington, 1985). Entretanto, os outros invertebrados predadores tem recebido menos atenção.  
10 Além disso, a maioria dos estudos é sobre o efeito do predador sobre a colônia dos construtores, e pouco se tem feito para ver o efeito destes predadores sobre a fauna de invasores de cupinzeiros.

Dentre os predadores invertebrados que são encontrados dentro dos cupinzeiros, as aranhas são um dos grupos mais relatados (Haddad &  
15 Dippenaar-Schoeman, 2002; Wesolowska & Haddad, 2002; De Visser *et al.*, 2008; Costa *et al.*, 2009; Japiassu, 2010), depois das formigas. De Visser *et al.* (2008) mostraram que a maioria das aranhas encontradas em cupinzeiros no Serengeti National Park não predam os cupins e sim outros invertebrados que são encontrados dentro dos cupinzeiros, inclusive outros  
20 predadores, como indivíduos das ordens Mantodea, Phasmatodea e Myriapoda. Uma vez que as aranhas são predadores comumente encontradas em cupinzeiros e podem afetar os construtores e outras espécies invasoras, inclusive outros predadores, neste trabalho nós consideramos as aranhas como os predadores modelos.

### 2.3.3.2 Construtores

Todos os ninhos coletados no Parque Nacional das Emas eram de *Cornitermes cumulans*. Os ninhos desta espécie se caracterizam por serem extremamente duros, constituídos de uma parede externa grossa, feita de argila e saliva, seguida por uma região chamada paraécio - espaço entre a parede externa e o interior. A região interna é bem mais mole, de cor escura, com muitas galerias onde a colônia se concentra (Canello, 1989). Ninhos dessa espécie são constantemente invadidos (Redford, 1984b; Rosa *et al.*, 2008; Costa *et al.*, 2009).

Em Sete Lagoas, foram amostrados ninhos de *Constrictotermes cyphergaster* e *Velocitermes heteropterus*. *Con. cyphergaster* constrói ninhos com uma fina e fraca camada de solo (Mathews, 1977). Estes ninhos geralmente são construídos em árvores, entretanto, também podem ser encontrados em solos rochosos (Moura *et al.*, 2006; Vasconcellos *et al.*, 2007). Ninhos ativos podem abrigar muitas espécies, incluindo duas espécies inquilinas obrigatórias: *Inquilinitermes microcerus* (Silvestri, 1901) e *Inquilinitermes fur* (Silvestri, 1901) e um grande número de outros artrópodes, principalmente Staphylinidae (Coleoptera) (Mathews, 1977; Godinho & Lins, 1989; Cunha & Brandão, 2000; Vasconcellos *et al.*, 2007). *V. heteropterus* também constrói ninhos epígeos, mas, diferentemente de *Con. cyphergaster*, *V. heteropterus* pode ser encontrado ocupando partes de ninhos de outras espécies de cupins (Mathews, 1977; Domingos, 1983; Domingos & Gontijo, 1996; Costa *et al.*, 2009).

Em Parauapebas, foram coletados ninhos de *Nasutitermes cf. ephratae*. Este gênero possui o maior número de espécies entre os cupins, sendo sua taxonomia ainda bastante confusa (Constantino, 1999). Os ninhos desse gênero são geralmente arborícolas e cartonados, mas algumas espécies do

cerrado (Constantino, 1999) e da região amazônica (Bandeira & Macambira, 1988) podem construir ninhos epígeos. *N. cf. ephratae* normalmente constrói seus ninhos em troncos de árvores de 1,5 a 3 metros acima do solo, raramente mais alto que isso. Os ninhos podem atingir um diâmetro de até 60 cm, mas são frequentemente menores, cerca de 25 cm (Mathews, 1977). Até o momento, este parece ser o primeiro registro de ninhos de *N. cf. ephratae* diretamente no solo. Esta espécie também possui muitos registros de invasão (Seevers, 1941, 1946; Grassé, 1986; Solodovnikov, 2006).

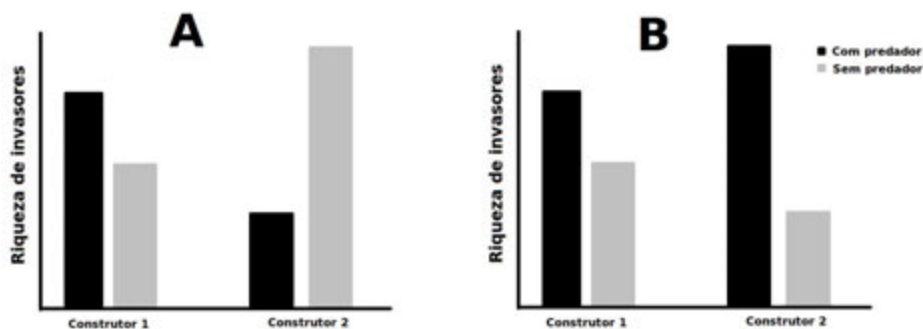
Em Tangará da Serra, os ninhos eram de *Cornitermes snyderi*. Seus ninhos são cônicos, relativamente pequenos (aproximadamente 1 m de altura), com aberturas na parte superior (Canello, 1989). Os ninhos começam abaixo do solo e contêm várias galerias horizontais, forradas com um material escuro endurecido; o topo do ninho é coberto com uma tampa de terra solta, enquanto abaixo do solo, o cilindro é rodeado por um espaço estreito que o separa do solo envolvente (Mathews, 1977). Segundo Canello (1989), é comum a presença de outras espécies de cupins nos ninhos de *Cor. snyderi*, bem como alguns artrópodes, no entanto, até o momento não temos conhecimento de nenhum artigo com registro de artrópodes coabitando em cupinzeiros desta espécie, a não ser o relato da Canello (1989).

#### 2.3.4 Análise Estatística

Os 100 cupinzeiros coletados foram utilizados para a análise de riqueza de invasores nos ninhos, porém apenas 54 puderam ser utilizados para as análises de abundância. Isto ocorreu porque 12 ninhos coletados em 2008 em Sete Lagoas e os 34 coletados no Parque Nacional das Emas não foi coletada a abundância dos invasores.

Foram utilizados Modelos Lineares Generalizados (GLM) para identifi-

car o efeito da presença do predador (variável explicativa) sobre a riqueza e abundância de invasores de cupinzeiros (variáveis resposta). Além disso, a identidade da espécie construtora e o volume dos ninhos (variáveis explicativas) também foram colocados no modelo completo, bem como a interação  
5 entre todas as variáveis explicativas, a fim de observarmos se estas variáveis afetam de alguma forma as variáveis resposta. Neste modelo, a interação entre as variáveis explicativas pode ser um indicativo se o predador está provocando esta mudança ou se ele está sendo atraído por ela. Se encontrarmos ninhos de uma determinada espécie de cupim com alta diversidade,  
10 e com o predador presente e ninhos de outra espécie com baixa diversidade na presença do predador, isto será percebido como uma interação estatística entre estes dois fatores (predador e construtor) (Fig. 2.3).



**Figura 2.3:** Resultados estatísticos permitindo a inferência sobre o que está ocorrendo dentro dos cupinzeiros. Neste gráfico hipotético, o eixo y representa a riqueza de espécies invasoras e o eixo x, as barras, representam as espécies construtoras e a presença do predador (barras pretas e cinzas). O gráfico **A** mostra um resultado hipotético em que houve interação entre as variáveis explicativas, ou seja, pares de barras que apresentam padrões diferentes, sendo a barra cinza maior do que a barra preta em uma espécie e menor na outra ou vice-versa. Este resultado pode indicar que o predador está sendo atraído por alguma característica ligada à espécie construtora, tipo de ninho, estoque de alimento, etc. Sabe-se que algumas espécies podem possuir mais invasores que outras, mas está é apenas uma possibilidade que podem estar atraindo os predadores, pois características intrínsecas da espécie construtora (como mecanismos de reconhecimento e defesa) é que devem estar regulando a riqueza dentro dos cupinzeiros e não a presença do predador, pois para espécies diferentes, temos um padrão de barras diferentes. Já o gráfico **B** mostra um resultado que pode ser um indicativo de que os predadores estão causando alterações na riqueza de invasores, pois nas duas espécies, quando o predador está presente a riqueza é maior.

Todos os GLMs foram submetidos a análises residuais para avaliar a adequação da distribuição do erro (Crawley, 2007), e foi utilizado Poisson para os dados de riqueza e para abundância, quasipoisson, uma vez que os dados estavam sobredispersos (O'Hara & Kotze, 2010). Os modelos mínimos adequados foram gerados por omissão gradual de termos não significativos. Resultados significativos para os níveis da variável construtores (espécies) foram comparados por análise de contraste através da agregação de níveis e comparando mudanças no desvio (Neves *et al.*, 2010). Se o nível de agrega-

ção não alterou significativamente o desvio explicado pelo modelo, os níveis foram reunidos (amalgamados), simplificando o modelo. Todas as análises foram feitas no R (R Development Core Team, 2012).

## 2.4 Resultados

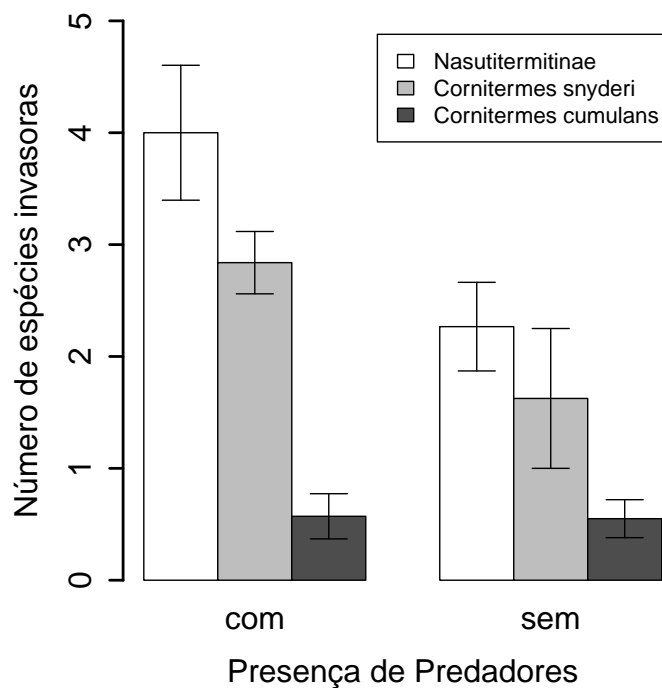
5 Foram coletadas 10 morfoespécies de invasores em ninhos de *Cor. cumu-*  
*lans*, 02 em *Con. cyphergaster*, 10 em *V. heteropterus*, 20 em *N. cf. ephratae*  
 e 23 em *Cor. snyderi* (*material suplementar*).

A riqueza de morfoespécies invasoras foi maior em ninhos onde o pre-  
 dador estava presente do que em ninhos sem o predador ( $\chi^2 = 9,45$ , g.l.=  
 10 96,  $p = 0.0021$ ). Além disso, a espécie construtora também foi importante  
 ( $\chi^2 = 68.23$ , g.l. = 97,  $p < 0,0001$ ), sendo que durante a simplificação do  
 modelo, as espécies da sub-família Nasutitermitinae (*Nasutitermes cf. eph-*  
*ratae*, *Velocitermes heteropterus* e *Constrictotermes cyphergaster*) puderam  
 ser amalgamadas em um único grupo, mas as espécies de Syntermitinae  
 15 (*Cornitermes snydei*, *Cornitermes cumulans*) não (Fig= 2.4). Entretanto,  
 o volume do ninho não afetou a riqueza de invasores ( $p = 0.9$ ).

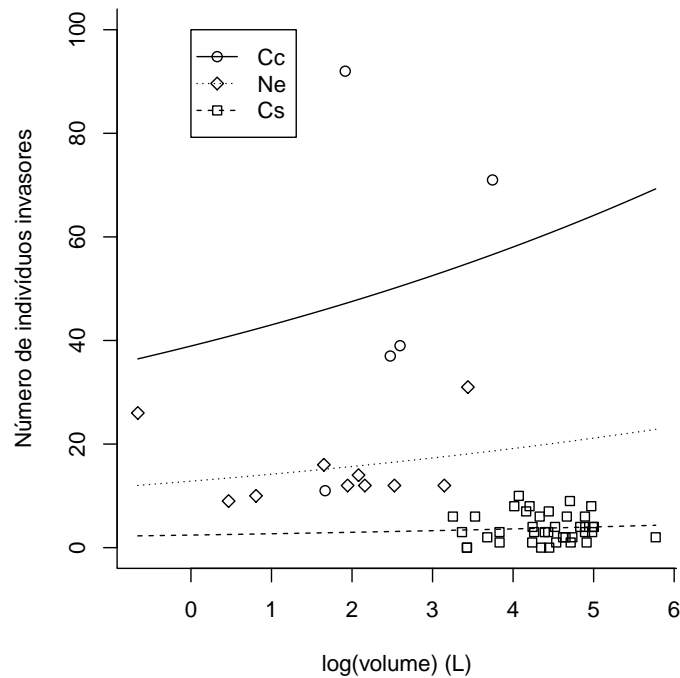
Por outro lado, a presença do predador não afetou o número de indiví-  
 duos de invasores de cupinzeiros ( $p = 0,39$ ). No entanto, o volume teve um  
 efeito positivo sobre a abundância de invasores ( $F_{1,52} = 52,38$ ,  $p < 0,0001$ )  
 20 nas três espécies de construtores ( $F_{2,50} = 58,02$ ,  $p < 0,0001$ , Fig. 2.5), mesmo  
 que com uma ligeira inclinação da curva (p.ex., para *Cornitermes snyderi*  
 a equação da curva é  $y = e^{1.184354+0.001497*x}$ ). Mais uma vez, as espécies  
 da sub-família Nasutitermitinae se mostraram mais susceptíveis à invasão,  
 possuindo um número maior de invasores do que *Cor. snyderi*. Mas, dife-



rentemente do que ocorreu na riqueza, com a abundância estas duas espécies não puderam ser amalgamadas em uma única curva, uma vez que *Con. cyphergaster* possui um número muito maior de invasores que *Nasutitermes cf. ephratae*.



**Figura 2.4:** Efeito da presença do predador ( $\chi^2 = 9,45$ , g.l.= 96,  $p = 0.0021$ ) e a espécie construtora ( $\chi^2 = 68.23$ , g.l. = 97,  $p < 0,0001$ ) no número de espécies invasoras dentro dos cupinzeiros. Na categoria **Na** estão amalgamadas as três espécies da sub-família Nasutitermitinae que utilizamos neste estudo (*Nasutitermes cf. ephratae*, *Velocitermes heteropterus* e *Constrictotermes cyphergaster*), **Cs** é *Cornitermes snyderi* e **Cc** é *Cornitermes cumulans*.



**Figura 2.5:** Efeito do volume ( $F_{1,52} = 52,38$ ,  $p < 0,0001$ ) e das espécies construtoras ( $F_{2,50} = 58,02$ ,  $p < 0,0001$ ) sobre o número de indivíduos de invasores dentro de cupinzeiros. **Cc** é a espécie *Constrictotermes cyphergaster*, **Ne** é *Nasutitermes cf. ephratae* e **Cs** é o *Cornitermes snyderi*.

## 2.5 Discussão

Nossos resultados mostram que ninhos com o predador possuem uma riqueza maior de invasores do que ninhos sem o predador (Fig. 2.4). Este padrão de coabitação pode ser um efeito do predador sobre a diversidade dos invasores ou exatamente o contrário, a maior diversidade de invasores pode estar atraindo os predadores. A separação destes dois efeitos é difícil

de ser feita com os nossos dados. No entanto, temos algumas evidências de que os invasores é que são influenciados pela presença do predador e não o contrário. Se os predadores fossem atraídos para os ninhos que possuem uma maior diversidade de invasores, deveríamos ter encontrado uma diferença significativa na coabitação nas diferentes espécies de cupins, que seria evidenciada pela interação estatística, como mostrado na figura 2.3. Isso ocorreria se os predadores preferissem as espécies que possuem mais invasores, e evitassem cupinzeiros que possuem poucos invasores. Então esta não preferência do predador parece nos indicar que ele afeta a riqueza e não o contrário.

Na ausência do predador poucas espécies conseguem invadir os cupinzeiros, mas este número de invasores varia conforme a espécie construtora (Fig. 2.4). Este resultado pode ser devido à capacidade de defesa das espécies construtoras. A proteção dos cupinzeiros ocorre via estrutura física, que é construída e reconstruída pelos operários e pela ação direta dos soldados, casta especializada na defesa da colônia (Deligne *et al.*, 1981; Noirot & Darlington, 2000). Como todos os ninhos utilizados neste trabalho possuíam a colônia construtora, podemos esperar que os invasores tenham encontrado resistência ao tentar invadir estes cupinzeiros. Esta resistência pode variar de espécie para espécie. Redford (1984a) observou que pequenos mamíferos preferem indivíduos de espécies de cupins sem soldados ou com defesa mista, as espécies com defesa química são evitadas. Além disso, as espécies com defesa química normalmente possuem uma proporção maior de soldados na colônia, do que espécies com defesas mecânicas e/ou mistas (Haverty, 1977). Então esperaríamos que as espécies de Nasutitermitinae possuísem um número menor de espécies invasoras em seus cupinzeiros.

Por outro lado, Cristaldo *et al.* (dados não publicados), observaram que

parece ter um balanceamento entre as estratégias de defesa do ninho, onde espécies que possuem uma proporção menor de soldados e defesa mista, possuem ninhos com paredes mais resistentes que ninhos de espécies com defesa química e maior proporção de soldados. Japiassu (2010) observou que ninhos de *Cor. cumulans* possuem uma maior riqueza associada a seus ninhos, quando comparadas a ninhos de *Nasutitermes* spp.. No entanto, os índices de diversidade apontaram uma maior diversidade em ninhos de *Nasutitermes* do que em *Cornitermes*. Isto pode ser explicado pela grande dominância de uma única (ou poucas) espécies em ninhos de *Cornitermes*, como por exemplo larvas de Scarabaeidae (Japiassu, 2010) que são comumente encontradas associadas às paredes espessas dos ninhos de *Cornitermes*. Esta diferença pôde ser percebida também em nossos resultados quando encontramos um número menor de espécies em ninhos de Syntermitinae (*Cor. cumulans* e *Con. cyphergaster*) (Fig. 2.4) do que em ninhos de Nasutitermitinae.

O volume do ninho pode ter um efeito negativo na capacidade de defesa da colônia e este efeito pode ser expresso de diferentes maneiras, nas diferentes espécies (p.ex. pode afetar o tempo de chegada em uma espécie e em outra afetar o número de indivíduos responde a um distúrbio, (Cristaldo, 2010)). Este efeito do volume pôde ser observado também em nossos resultados, onde o volume afetou positivamente o número de indivíduos dentro dos ninhos (Fig. 2.5). O efeito da área sobre o número de indivíduos vem sendo demonstrado para vários sistemas desde a publicação das ideias de MacArthur & Wilson (1967), e era perfeitamente previsível, uma vez que área maior tem a capacidade de acomodar mais recursos e mais indivíduos.

Nossos resultados nos mostram que além do efeito do volume, a identidade das espécies construtoras também teve efeito diferenciado na abundância de espécies invasoras de cupinzeiros (Fig. 2.5). Ninhos de *Con. cypher-*

*gaster* apresentaram uma abundância maior que os demais e isso pode ser explicado pela alta dominância de algumas espécies de Staphylinidae, como *Corotocha melantho*, *Termitocola silvestrii* e *Spirachtha erymedusa*. Estas espécies são encontradas exclusivamente em ninhos de *Constrictotermes* spp. (Seevers, 1957; Fontes, 1977; Jacobson *et al.*, 1986), o que segundo Kistner (1979) sugere uma coevolução entre estes grupos, permitindo assim o crescimento da população dessas espécies dentro destes ninhos. Nos ninhos das demais espécies, não tivemos uma dominância tão acentuada de nenhuma espécie de invasores.

10 A não significância do efeito do predador sobre a abundância de invasores parece nos indicar que o número de indivíduos dentro do ninho é mesmo determinado pela capacidade do cupinzeiro de abrigar estes indivíduos, ou seja, o volume dos ninhos, como previsto por MacArthur & Wilson (1967).

O padrão encontrado de maior riqueza de espécies em cupinzeiros com o 15 predador pode se dar de pelo menos duas formas: (i) o predador consumindo a presa e, conseqüentemente, levando à diminuição do número de indivíduos (Abrams, 1995), interações mediadas por densidade (DMI - density-mediated interactions) ou (ii) a simples presença do predador pode induzir mudanças no desenvolvimento, morfologia, fisiologia ou comportamento da presa 20 (Werner & Peacor, 2003), interações mediadas por “comportamento” (TMI - trait-mediated interactions). Caso o predador esteja diminuindo a densidade da presa, ele pode, conseqüentemente, diminuir a pressão competitiva sobre as outras espécies que conseguem entrar nos cupinzeiros, mas que não obtinham sucesso porque a espécie previamente existente não permitia. Isto 25 levaria a um aumento na riqueza de espécies.

O predador pode ainda afetar a riqueza de invasores via competição aparente (Holt, 1977). Se o predador se alimenta de mais uma espécie de

invasores, o que parece ser o caso de aranhas em cupinzeiros, ele pode estar se alimentando da espécie que antes era dominante no ninho, permitindo assim a entrada de outras espécies. Entretanto, nossos dados não nos permitem afirmar que ocorre competição entre as espécies encontradas nos cupinzeiros e novos estudos precisam ser feitos com o objetivo de testar especificamente esta hipótese.

Por outro lado, além do efeito sobre os invasores, o predador também pode afetar a espécie construtora, fazendo com que os cupins evitem locais onde o predador esteja presente. Isto provocaria uma diminuição na eficiência de defesa da colônia e, conseqüentemente, possibilitaria a entrada de outras espécies, provocando um aumento na riqueza, como visto em nossos resultados.

Nossos resultados parecem corroborar o argumento de que a defesa dos cupinzeiros pode ser eficiente, uma vez que na ausência do predador poucas espécies são encontradas dentro dos ninhos (Fig. 2.4). Estas poucas espécies devem ter alguma característica que lhes permita driblar as defesas da colônia, como, por exemplo, o mimetismo (ver mais exemplos no Capítulo 1 desta tese).

O mimetismo químico já foi comprovado em algumas espécies que habitam ninhos de insetos sociais (Vander Meer & Wojcik, 1982; Akino *et al.*, 1999; Lorenzi & Bagnères, 2002; Thomas & Settele, 2004; Geiselhardt *et al.*, 2007; Bagnères & Lorenzi, 2010), inclusive em cupinzeiros (Howard *et al.*, 1980). Este tipo de mimetismo pode proporcionar à espécie que o possui a liberdade necessária para se reproduzir e aumentar o tamanho de sua população dentro do ninho, uma vez que a espécie construtora não reconhece estes indivíduos como intrusos. Este crescimento populacional pode explicar a maior abundância em ninhos maiores (Fig. 2.5). Ou seja, em ninhos sem

predador, os mecanismos de defesa da colônia parecem ser fundamentais no controle das espécies invasoras, e apenas poucas espécies (Fig. 2.4) - possivelmente tenham alguma estratégia para driblar a defesa - conseguindo invadir e encontrar nos ninhos um local propício para se reproduzir e aumentar sua  
5 abundância.

A diferença na riqueza de invasores nas diferentes espécies pode se dar pela diferença no tipo de defesa e estrutura do ninho. *Velocitermes heteropterus* é constantemente encontrada coabitando ninhos de outras espécies de cupins (Domingos & Gontijo, 1996; Costa *et al.*, 2009). Já *Con. cyphergaster* e *N. cf. ephratae* possuem muitos registros de invasores em seus  
10 ninhos (Seevers, 1941, 1946; Fontes, 1977; Cunha & Brandão, 2000; Cunha *et al.*, 2003; Solodovnikov, 2006), porém não são comumente encontradas invadindo ninhos de outras espécies de cupins. Isto pode indicar que estas espécies possuem uma tolerância maior a invasão de espécies. Por outro  
15 lado, para *Cor. snyderi*, nós não temos conhecimento de nenhum registro de invasores até o presente trabalho, a não ser o relato da Cancellato (1989). O que pode sugerir que esta espécie possui um sistema de defesa bastante eficiente contra a entrada de invasores. Esta eficiência na defesa de ninhos de *Cor. snyderi* pode ser corroborada ao observarmos a figura 2.5 que nos  
20 mostra que esta espécie é a que apresentou a menor abundância de invasores comparada com as outras duas (*Con. cyphergaster* e *Nasutitermes cf. ephratae*). Para *Cor. cumulans* a estrutura do ninho parece ser muito utilizada por invasores, principalmente quando a colônia dos construtores não está mais presente (Carvalho, 2005; Costa, 2005) e segundo nossos resulta-  
25 dos (Fig. 2.5) a presença da espécie construtora exerce uma forte pressão negativa quanto a invasão de outras espécies.

Nossos resultados indicam que o predador pode ser um importante fator

regulador da diversidade de invasores em cupinzeiros, sendo que em sua presença a riqueza é maior do que em ninhos onde ele não é encontrado. Por outro lado, o predador parece não ter influência na abundância, sendo que para esta variável o volume afeta positivamente. Nos dois casos a identidade

5 da espécie construtora se mostrou importante, indicando que as características intrínsecas das espécies são um fator determinante para o estudo de invasão de ninhos de cupins. Isto porque em ninhos sem o predador, o mecanismo de defesa da espécie construtora parece ser suficiente para permitir a entrada de poucas espécies. Estas poucas espécies que conseguem invadir ni-

10 nhos sem o predador devem ter estratégias para driblar as defesas da espécie construtora. Por outro lado, na presença do predador, outros mecanismos - como a diminuição da pressão competitiva entre os invasores, ou mesmo uma diminuição na eficiência de defesa por parte da espécie construtora - devem atuar e conseqüentemente permiti a entrada de um número maior de

15 espécies nesses ninhos.

## 2.6 Material Suplementar



**Tabela 2.1:** Lista de morfo-espécies encontradas nos ninhos de *Cornitermes cumulans*, coletados no Parque Nacional das Emas, Mineiros-GO. Nas linhas estão os ninhos e as letras c e s indicam com e sem predador, respectivamente.

nest	c1	c2	c3	c4	c5	c6	s1	s2	s3	s4	s5	s6	s7	s8	s9
order															
morpho-species															
Blattaria															
<i>Amazonina neocatanea</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Orthoptera															
Endecous sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Pseudophyllidae sp.</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scorpiones															
<i>Bothriurus araguayae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Scorpiones															
<i>Ananteris sp.</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coleoptera															
Carabidae sp.2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coleoptera															
Tenebrionidae sp.5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Coleoptera															
Scarites sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Coleoptera															
Scarabeidae sp.1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1
Coleoptera															
Tenebrionidae sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

**Tabela 2.2:** Lista de morfo-espécies encontradas nos ninhos de *Nasutitermes cf. ephratae* coletados em Parauapebas-PA. Nas linhas estão os ninhos e as letras c e s indicam com e sem predador, respectivamente.

Order	nest	c2	c3	c4	c5	c6	s1	s2	s3	s4	s5
	Morpho-species										
Coleoptera	Termitomorpha sp1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Acari	Acari sp1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1
Collembola	colembola	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1
Isopoda	isopoda	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Thysanura	thysanura	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0
Acari	Acari sp2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Blattaria	Blattaria sp1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lepitoptera	Larva sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

**Tabela 2.3:** Lista de morfo-espécies encontradas nos ninhos de *Constrictotermes cyphergaster* e *Velocitermes heteropterus* coletados em Sete Lagoas-MG. Nas linhas estão os ninhos e as letras c e s indicam com e sem predador, respectivamente.

Order	Morpho-species	n01	n15	n16	n07	n08	n11	n13	n14	n17
Blattaria	barata	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Collembola	collembola	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Coleoptera	larva\_diptera\_1	0	1	0	1	1	0	0	0	0
	staph\_b2	0	0	1	1	1	0	1	0	0
Hemiptera	Cicadellidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Hemiptera	Cigarra\_larva\_1	0	0	1	0	1	0	0	0	0
Coleoptera	Scolitidae	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Coleoptera	staph\_b1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
Lepidoptera	Larva\_Lep\_3	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Diptera	Phoridae\_1	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Coleoptera	staph\_b3	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Lepidoptera	larva\_lep\_4	0	1	0	0	0	0	0	0	0
Dermaptera	dermaptera	0	0	1	0	0	0	0	0	0
	nID	0	0	1	0	0	0	0	0	0



Chapter **3**

Termitarium volume as determinant  
of invasion by obligatory  
termitophiles and inquilines in  
*Constrictotermes cyphergaster*  
(Termitidae: Nasutitermitinae)

Paulo F. Cristaldo, Cassiano S. Rosa, Daniela F. Florencio,  
Alessandra Marins & Og DeSouza  
*submetido para Insectes Sociaux*

### 3.1 Abstract

A range of organisms can be found inside termite nests where the degree of association can vary from facultative to obligatory dependence. Studies of the dynamics of nest invasion are still unresolved, so how and when co-  
5 inhabitants enter termite nests remain open questions. This study analyzed one specific aspect of the dynamics of termite nest invasion by obligatory termitophiles and inquilines, i.e., whether cohabitants were more likely to invade a nest when it reached a critical nest size. We collected 36 *Constrictotermes cyphergaster* nests of different sizes and sampled their cohabitant  
10 fauna. Our results indicated that the invasion of *Con. cyphergaster* nests by obligatory termitophiles and inquilines was dependent on nest size. There appeared to be a critical nest size above which nests were more prone to invasion. Above this size, there was a significantly higher likelihood of finding obligatory cohabitants. Termitophile species were observed in nests  $\geq$   
15 3 L, whereas inquiline species were only occur in nests  $\geq$  13 L. This may indicate that the obligatory cohabitants studied here did not occupy *Con. cyphergaster* nests at random and that they were dependent on features that made these nests suitable for cohabitation, which are linked to colony development.

20 **Keywords:** *Inquilinitermes*, Staphylinidae, cohabitation, nest size, association

## 3.2 Introduction

Nesting is a characteristic behavior of many invertebrate and vertebrate animals. Nest structures can protect organisms and their offspring from harsh weather and predators (Hansell, 2007), while in some cases they also provide a place for food storage (Noirot & Darlington, 2000). However, organisms that live in nests for long periods may be troubled by cohabitation or nest usurpation. Examples include, but are not restricted to, birds (Kronland, 2007), salamanders (Harris *et al.*, 1995), fishes (Mills & Reynolds, 2002), and social insects (Ortolani *et al.*, 2008; Tsuneoka, 2008). Nest invaders have been reported to be parasites, commensals, mutualists, or a combination of these (Hughes *et al.*, 2008).

In the case of social hymenopterans, the mechanisms and dynamics of nest invasion, as well as the interactions between host species and cohabitants, have been well investigated (e.g., Rettenmeyer *et al.*, 2011). In termites, there have been plenty of reports on the identity of nest invaders, but studies on the mechanisms, dynamics, and interactions of nest invasion are still ongoing (but see Redford, 1984b; Cunha *et al.*, 2003; Costa, 2005; Carrijo *et al.*, 2012).

Organisms that have been found inside termite nests include birds (Brightsmith, 2000), bats (Dechmann *et al.*, 2004), and a range of arthropods (Cunha & Brandão, 2000; Haddad & Dippenaar-Schoeman, 2002; De Visser *et al.*, 2008; Costa *et al.*, 2009; Carrijo *et al.*, 2012), but especially beetles (Costa & Vanin, 2010), ants (Holt & Greenslade, 1979; Diehl *et al.*, 2005), and other termite species (Redford, 1984b; Cunha *et al.*, 2003; Cunha & Morais, 2010; Darlington, 2011).

In general, termite species that are found in other termite nests are known asinquilines and they can be categorized into two types: (*i*) oblig-

atoryinquilines: species that closely interact with the host and that have lost their nest-building ability; (ii) facultativeinquilines: species that retain their nest-building abilities but that can also inhabit nests built by other termite species (Mathews, 1977). Other animals, mainly insects, which are associated with termites nests are known as termitophiles (Kistner, 1990). Some of these species can also be categorized as 'obligatory' provided they spend at least part of their developmental cycle exclusively within termite nests, e.g., some species of Staphylinidae. Others are not restricted to termite nests, so they fall into the 'facultative' category.

Studies of termite cohabitation have revealed a positive relationship between nest size and the number of inquiline (Domingos, 1983; Redford, 1984b; Costa, 2005; Cunha & Morais, 2010) and termitophile species (Carvalho, 2005). To the best of our knowledge, no previous studies have addressed the key aspects of the dynamics of nest invasion. Thus, how and wheninquilines and termitophiles enter termite nests are questions that remain open to investigation. In this paper, we focus on one specific aspect of the dynamics of a termite nest invasion by obligatoryinquilines and termitophiles, i.e., whether there is a critical nest size above which cohabitants are more likely to invade nests. We addressed this question because it is crucial to future research on the biology of termite cohabitants. If invasion occurs after the nest achieves a specific size, cohabitation must be linked to the host colony's development, and this would allow a large range of hypotheses to be tested. In contrast, the absence of a critical nest size for the establishment of cohabitants must indicate that nest invasion can occur irrespective of colony development, which would lead to completely different research questions. As a model for cohabitation, we used the termite builder *Constrictotermes cyphergaster* Silvestri, 1901 (Termitidae: Nasutitermitinae),



its obligatory inquiline *Inquilinitermes microcerus* Silvestri, 1901 (Termitinae: Termitidae), and four species of Coleoptera: Staphylinidae obligatory termitophiles, i.e., *Corotoca melantho* Schiödte, 1853, *Termitocola silvestrii* (Wasmann, 1902), *Spirachtha eurymedusa* Schiödte, 1853, and *Termitoiceus*  
5 sp. n.

### 3.3 Material and Methods

#### 3.3.1 Terms definition

The term 'colony' will be used to refer to the biological structure of termite individuals living together, which includes the reproductive pair,  
10 workers, soldiers, nymphs (semi-mature young), larvae (termitological jargon for recently hatched young), and eggs. This is intended to be distinct from the 'nest', which refers to the physical structure built by termites. 'Inquiline' refers to a termite species that establishes its colonies within a nest previously built by other termite species. Here, 'termitophile' will refer to  
15 four staphylinid species found inside the study nests. The inquiline and termitophile species investigated in this study are considered to be 'obligatory' cohabitants because they are not found outside termite nests.

#### 3.3.2 Termite species

*Con. cyphergaster* is a common termite species in Brazil, Paraguay,  
20 Bolivia, and Northern Argentina (Mathews, 1977; Godinho & Lins, 1989; Moura *et al.*, 2006). In the study site, this species builds fragile nests with weak walls made from a thin layer of soil. However, this species has been observed to build nests with hard clay walls in other Brazilian regions (*pers.*

*obs.*). Nests are often built on trees, although rocks are also used as nest attachments (Moura *et al.*, 2006; Vasconcellos *et al.*, 2007). In some parts of the Brazilian 'Cerrado', incipient nests of this species are epigeous whereas mature nests are arboreal (*pers. obs.*). Active nests can harbor many co-  
5 habitants, including one of two obligatory inquilines, i.e., *I. microcerus* and *Inquilinitermes fur* Silvestri, 1901, and a large number of termitophiles, mainly Staphylinidae (Coleoptera) (Mathews, 1977; Godinho & Lins, 1989; Cunha & Brandão, 2000; Cunha *et al.*, 2003; Vasconcellos *et al.*, 2007).

### 3.3.3 Study site

10 The study was conducted in the 'cerrado' (an environment that is ecologically but not floristically similar to savanna) near Sete Lagoas town (19°27'S, 44°14'W), in the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. The altitude varies from 800 to 900 m above sea level at the study site. The climate is equatorial savanna with a dry winter (Aw), according to the classification of  
15 Köppen (Kottek *et al.*, 2006). The total accumulated rainfall during 2008 was 1469 mm while the mean monthly temperature varied from 16.4°C to 29.1°C (Agritempo, 2009). In 2011, the rainfall was 695.3 mm while the mean monthly temperature varied from 16.9°C to 29.3°C (Agritempo, 2012). Natural fire is recurrent in the entire Cerrado and at this particular site. The  
20 native biota is considered fire-dependent or at least fire-tolerant (Coutinho, 1990; DeSouza & Albuquerque, 2003).

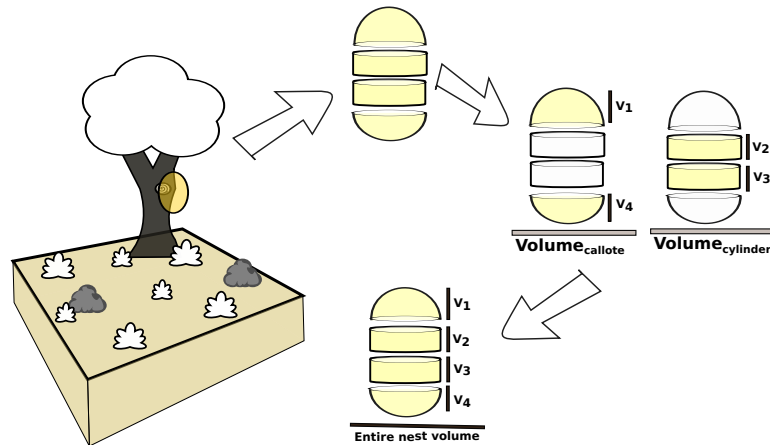
### 3.3.4 Sampling

To test the effect of nest size on the presence of obligatory cohabitants in *Con. cyphergaster* nests, we removed 36 nests of different sizes from trees,  
25 which were measured and dissected thoroughly to search for cohabitants.

All cohabitants found in the nest (including the resident builders) were collected with entomological forceps, placed in 80% alcohol, labeled, and taken to the laboratory for identification. Termites were identified to species level, following Mathews (1977) and specific literature referred to by Constantino  
5 (2002). Identifications were confirmed by comparison with the collection of the Isoptera Section of the Entomological Museum of the Federal University of Viçosa (MEUV), where voucher specimens were deposited. Termitophiles were sent to specialists for identification to the lowest taxonomic level possible.

10 Sampling was conducted in July 2008 and May 2011, during daylight from 7:30 a.m to 2:00 p.m. Only undamaged arboreal nests were inspected.

Nest volumes were recorded as suitable descriptors of size. Volumes of termite nests are usually calculated with a formula for the most approximate geometric form (see Coles, 1980; Domingos, 1983; Cunha *et al.*, 2003). How-  
15 ever, the wide geometric diversity of termite nest forms (Coles De Negret & Redford, 1982), coupled with frequent irregularities in shapes, suggest that this type of approximation will always be prone to significant errors. To minimize this error, nests volumes were calculated based on the Cavalieri principle, by summing up the volumes of several cylindrical cross sections  
20 into which the nest was visually decomposed and the volumes of the hemispherical caps at both ends of the nest (see Fig. 3.1) in a manner similar to that described in Rodrigues *et al.* (2004). To improve accuracy, the volume of tree trunk enveloped by the nest was subtracted from the total estimated volume.



**Figure 3.1:** Nest volumes were calculated by summing the volumes of cylinders and hemispherical caps into which the nest was visually decomposed.

### 3.3.5 Data Analysis

The data were analyzed by logistic regression, a form of generalized linear modeling (GLM) under binomial errors, which is suitable for modeling the effects of one or more continuous or categorical explanatory variables on a binary response variable (Logan, 2010). We aimed to determine the effects of the continuous explanatory variable "nest volume" ( $x$ -var) on the binary response variable "presence/absence of cohabitants" ( $y$ -var).

Logistic models differ from traditional linear regression models because they do not describe the rate of change in the response variable with change in the explanatory variable. Our logistic model describes the likelihood that a given cohabitant would be present in a termitarium of a given size, thereby establishing the likelihood of a relationship between the response and the predictor. A linear model would be inappropriate in this case because it is not bounded by logical probability limits of 0 and 1.

We used a GLM to test whether a sigmoid curve with an asymptote towards 0 and 1 at the  $y$ -axis (i.e., a logistic model) fitted the data better

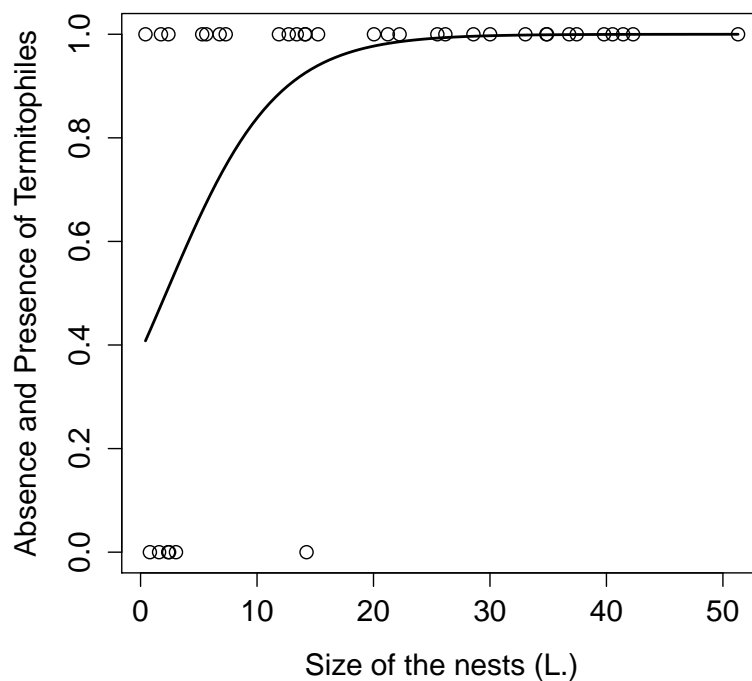
than a horizontal line parallel to the  $x$ -axis, which intercepted the  $y$ -axis at 0.5 (i.e., equal chances of presence and absence). The choice of this sigmoid function ( $H_1$ ) over a horizontal line ( $H_0$ ) would establish a relationship between nest volume and cohabitation and also show that there is a critical nest volume above which cohabitants are more likely to be found in the nest. This critical size would correspond to the inflection point of the sigmoid curve.

Analyses were performed in R (R Development Core Team, 2012), followed by residual analysis to check the suitability of the error distribution and model fitting.

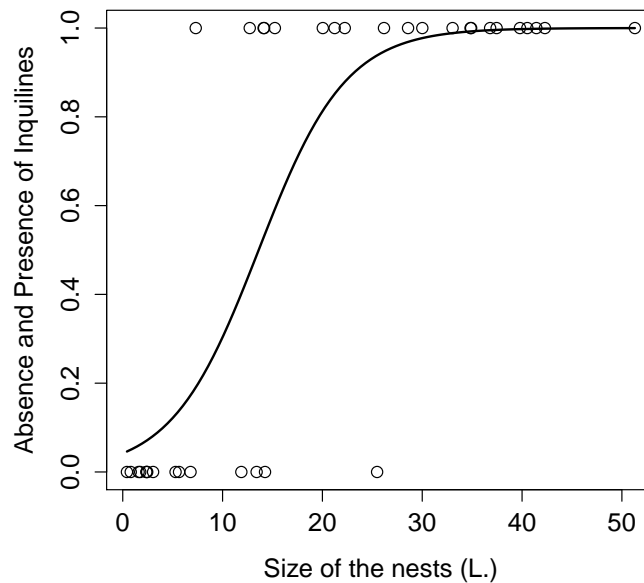
### 3.4 Results

Of the 36 termite nests built by *Con. cyphergaster*, 21 (70%) contained inquilines and termitophiles, nine (25%) contained only termitophiles, while six (16.7%) contained no cohabitants. There were two species of inquilines, i.e., *I. microcerus* and *Heterotermes longiceps* Snyder, 1924 (Rhinotermitidae: Heterotermitinae). Of these, only the first is known to be an obligatory inquiline. *H. longiceps* was found in a single nest alongside *I. microcerus* and staphylinid termitophiles. Among the termitophiles, there were four Staphylinidae species, i.e., *Corotoca melantho*, *Termitocola silvestrii*, *Spirachtha eurymedusa*, and *Termitoiceus* sp. n. *Cor. melantho* was the most frequent and it was present in all 30 nests containing termitophiles, while *T. silvestrii* was found in eight nests, *S. eurymedusa* in three nests and *Termitoiceus* sp. n. in only one nest. Nest volumes ranged from 0.42 L to 51.30 L with an average of 19.49 L. The nest size was correlated with the presence of

termitophiles ( $\chi^2=20.756$ , d.f.=36,  $p < 0.001$ ) and inquiline species ( $\chi^2=21.294$ , d.f.=36,  $p < 0.001$ ). The analyses indicated a critical volume above which cohabitants were more likely to be found in *Con. cyphergaster* nests, and this volume was smaller for termitophiles than inquilines. Termitophiles were more likely to be found in nests  $\geq 3$  L (Fig. 3.2) whereas inquilines were more likely to be found in nests  $\geq 13$  L (Fig. 3.3).



**Figure 3.2:** Relationship between nest volume and the presence of four species of staphilinid (Insecta: Coleoptera) termitophiles in *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae) nests ( $\chi^2=20.756$ , d.f.=36,  $p < 0.001$ ). Sete Lagoas, MG, Brazil, 2008-2011. Logistic regression of Generalized Linear Models with binomial errors and a logit link function. On axis y, 0 indicates the absence of termitophiles whereas 1 indicates their presence. Each dot is a termite nest.



**Figure 3.3:** Relationship between nest volume and the presence of *Inquilinitermes microcerus* (Isoptera: Termitidae) inquilines in *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae) nests ( $\chi^2=21.294$ , d.f.=36,  $p < 0.001$ ). Sete Lagoas, MG, Brazil, 2008-2011. Logistic regression of Generalized Linear Models with binomial errors and a logit link function. On axis y, 0 indicates the absence of inquilines whereas 1 indicates their presence. Each dot is a termite nest.

### 3.5 Discussion

Our results suggest that the invasion of *Con. cyphergaster* nests by obligatory termitophiles and inquilines was dependent on nest size (Figs 3.2 and 3.3). There appeared to be a critical nest size above which nests were more prone to invasion, and above this size there was a significant increase in the likelihood of finding obligatory cohabitants in *Con. cyphergaster* nests.

Several reports have shown a positive correlation between nest size and

the richness and abundance of cohabitants in termite nests, including nests built by *Armitermes euamignathus* Silvestri, 1901 (Termitidae: Syntermitinae) (Domingos, 1983), *Con. cyphergaster* (Cunha *et al.*, 2003), *Cornitermes cumulans* Kollar in Pohl, 1832 (Termitidae: Syntermitinae) (Redford, 5 1984b; Costa, 2005; Carvalho, 2005), *Cornitermes snyderi* Emerson in Snyder, 1949 (Termitidae: Syntermitinae), and *Syntermes grandis* Rambur, 1842 (Termitidae: Syntermitinae) (Cunha & Morais, 2010). The novel finding of our study was that, at least for the cohabitants studied here, this correlation did not hold linearly for all nest sizes, while it dropped to zero 10 cohabitants in nests below a specific size. This may indicate that, rather than randomly invading nests, inquilines and termitophiles can only settle in suitable nests and this suitability was linked to the nest size.

Of the various hypotheses that might explain these result, the simplest one is related to the incremental increase in free space as a nest grows. A 15 correlation is known to exist between nest size and its termite builder population (Darlington & Dransfield, 1987; Martius & Ribeiro, 1997; Scheffrahn *et al.*, 2005; Vasconcellos *et al.*, 2007), but this population is bound to fluctuate seasonally (Buxton, 1981; Lepage & Darlington, 2000; Moura *et al.*, 2006) and some parts of the nest may remain unoccupied by the resident 20 builders (Noirot & Darlington, 2000). It is conceivable that such spaces would be larger and more frequent in bigger nests compared with smaller nests, such that some of these spaces may be largely unpatrolled above a certain nest size. Invaders might therefore enter such unoccupied spaces, leading to the sigmoid function observed in Figs 3.2 and 3.3. This might 25 apply to any free space in nests and also to food storage spaces found in the nests of *Con. cyphergaster*, which are known to house inquilines and termitophiles (Mathews, 1977).



A deeper consideration of our results showed that termitophiles and inquilines differed substantially in terms of the critical nest size correlated with their presence in *Con. cyphergaster* termitaria. Termitophilous staphilinids were more likely to occupy nests that were on average three times smaller than the nests where *I. microcerus* inquilines also occurred. If nest size correlated with nest age in such an species (as it seems to be), one could safely assume that staphilinids were able to invade *Con. cyphergaster* nests earlier than *I. microcerus*. This might demand hypotheses that link the degree of colony maturation to invasion by cohabitants. Termitophile staphilinids here reported seem not to need to be hosted by a fully matured termite colony, but appear to only require that the colony is established and functional. Among them, *Cor. melantho* and *S. eurymedusa* present mimetic physiogastry and are well accepted by their hosts, being licked and fed by termite workers (Costa & Vanin, 2010; Grassé, 1986). It seems therefore that, as long as colony holds enough workers, such staphilinids would be able to establish themselves as termitophiles. On the other hand, the limuloid body of *T. silvestri* seem to obstruct interactions, as it would ease hiding and offer a few contact points on which a termite could grab if trying to attack the beetle. It appears that *T. silvestri* is more linked to the termite's nest microclimate than to the colony itself and, hence, would be able to invade a colony as soon as it attains a size suitable to keep such conditions. In short, a termite nest would be suitable to these staphilinids as soon as it attains a size enough to (i) to hold a minimum critical amount of workes to keep interactions stable or (ii) secure suitable microclimate. Because these conditions are not necessarily linked to full colony maturation, small young nests may be suitable to invasion by such beetles, and this would explain the differences in patterns recorded in Figs. 3.2 and 3.3.

*Inquilinitermes microcerus* seemed to be much more dependent on the maturity of the host colony, because they were found in larger (and possibly older) nests than those occupied by staphilinids. One particular feature of *Con. cyphergaster* nests suggested a link between their maturity and the likelihood of their invasion by *I. microcerus*. These nests originate in the soil, where they first develop an epigeous structure that houses the colony while an arboreal unit is built. When an arboreal unit reaches 7 L in size, the royal couple moves in after migrating from the epigeous unit, which is then abandoned (Vasconcellos *et al.*, 2007). Thus, if *I. microcerus* preferably occupies *Con. cyphergaster* arboreal nests measuring  $\geq 13$  L, they will necessarily invade nests that have been housing a royal couple for a long period and such nests might possibly be fully mature. This hypothetical interdependence between nest maturity and invasion by *I. microcerus* remains open to investigation. However, anecdotal evidence seems to support this hypothesis, because inquilines have been seen to use the structures *Con. cyphergaster* build to release their alates (M.A. Bezerra-Gusmão, *pers. comm.*) and alates are only released from mature nests.

Clearly, all these hypotheses require further testing and we present them as possible explanations to highlight research pathways that might lead to a better understanding of the phenomenon of cohabitation in termite nests. These hypotheses appear to follow naturally from the study reported here, because our focal inquilines and termitophiles did not occupy *Con. cyphergaster* nests at random. Instead, nest invasion was apparently dependent on features that make these nests suitable for cohabitation, which may be linked to colony development.

### 3.6 Acknowledgements

We thank J.M. Waquil from the EMBRAPA for logistic support, R. Constantino for his help in termite identification and E. Caron for the identification of Staphylinidae. This work was partially funded by the Brazilian Council for Research (CNPq), Minas Gerais State Agency for Research Support (FAPEMIG), and Coordination for the Improvement of High Education Personnel (CAPES). ODS holds a Research Fellowship from CNPq. All computational work was performed using free software (GNU-Linux/Debian & Ubuntu, LATEX, Emacs, Inkscape, R, among others). This is contribution n. # of the Termitology Lab at Federal University of Viçosa, Brazil (http://www.isopectera.ufv.br).

Chapter **4**

Chemical mimicry between termites  
and termitophiles

## 4.1 Introduction

The ability to distinguish self from non-self is one of the most essential features of social insects, allowing them to maintain eusocial behavior and preventing competition and predation (Hamilton, 1964; Wilson, 1971). The cuticular odor of individuals is one of the mechanisms of nestmate recognition (Turillazzi *et al.*, 2000; Marten *et al.*, 2009), produced by a mixture of several chemical compounds, especially hydrocarbons (Blomquist & Bagnères, 2010). The cuticular hydrocarbons (CHC) play central roles in waterproofing and chemical communication (Singer, 1998), enabling insects to distinguish between different species, colonies and castes (Howard & Blomquist, 2005). In termites, CHC are apparently species and colony-specific (Howard *et al.*, 1988; Vauchot *et al.*, 1996). As such, when an intruder containing a different blend of CHC enters the colony, it is recognized and attacked by soldiers and workers (Kaib *et al.*, 2004).

However, hundreds of arthropod species live inside termite nests (Kistner, 1969, 1982; Grassé, 1986). Among these arthropod intruders, also called termitophiles, Coleoptera is the group with the most registered species found inside termite nests (see chapter 1, figure 1.4). In other groups, e.g. ant colonies, the interactions between ants and invaders are well studied (Koblick & Kistner, 1965; McIver & Stonedahl, 1993; Schönrogge *et al.*, 2004; Geiselschardt *et al.*, 2007; Stoeffler *et al.*, 2011), but in termite colonies most studies report only the co-occurrence, with no analysis of the interactions between invaders and builders. We currently know of few characteristics that can influence this co-occurrence, such as nest volume (Cristaldo *et al.* - Chapter 3

and Carvalho, 2005); nest hardness and the type of defense (as suggested by Carrijo *et al.*, 2012); as well as the presence of predators (Chapter 2).

In the 1970s, Kistner reported the behavior of termitophiles and described some of their glands (Kistner, 1970a,c; Kistner & Pasteels, 1970a,b; Kistner, 1973). Some Staphylinidae species had a CHC similar to their host, suggesting chemical mimicry (Howard *et al.*, 1980). In that study, the authors stated “the paramount problem of termite-termitophile biology is determining how termitophiles integrate themselves into the social structure of termite colonies”. There are three possible, non-mutually exclusive, hypotheses: (i) chemical deception/mimicry (Howard *et al.*, 1980); (ii) morphological mimicry (Watson, 1973); and (iii) behavioral mimicry (Kistner, 1970a, 1973).

Staphylinidae species are generally considered predators (Resh & Cardé, 2003). Considering that their hydrocarbon profile can be changed by diet (Liang & Silverman, 2000) and that Staphylinidae species can feed on termites (Kistner, 1982), we can suppose that the Staphylinidae hydrocarbon may be acquired via diet and thus could change from one nest to another, since they would be feeding on individuals the *Constrictotermes cyphergaster* in different nest.

In the present study, we suggest that one reason that Staphylinidae species are not expelled from termite nests is because of the high similarity between their CHCs and those of the builder termites. In addition, we argue the acquisition of CHCs by Staphylinidae occurs through diet.

Biochemical investigations show that insects have the potential to synthesize most of their hydrocarbons, and as a result hydrocarbon composition reflects an insect’s genotype (Lockey, 1976) and may be used in chemical taxonomy (Bagnères & Wicker-Tomas, 2010). Therefore, CHCs have been

proposed to help in the taxonomy of some *taxa* (Lockey, 1991; Espelie *et al.*, 1996; Broza *et al.*, 2000), including termites (Kaib *et al.*, 1991; Haverty *et al.*, 1996, 2005). Despite similarity between individuals of the same species, termites are able to distinguish individuals that belong to their colony, and the  
5 recognition of individuals via CHCs is an important mechanism for identifying intruders (Kaib *et al.*, 2004; Dronnet *et al.*, 2006). Thus, we expect that the establishment of Staphylinidae species in termite nests occurs because of the high similarity between the CHC profiles of Staphylinidae invaders and the host termites. Since the termites are able to identify non-nestmate  
10 individuals, we can suppose that the Staphylinidae invaders have a CHC profile more similar to their hosts than to the Staphylinidae con-specifics who inhabit different nests, and because of this they are not expelled from the nest. If this hypothesis is true, it may be an indication that Staphylinidae change their CHC profile according to the nest invaded. Thus, the next  
15 step to better understanding the mechanisms of coexistence is to clarify how Staphylinidae hydrocarbons change. In this way, we know that CHC may change throughout the life of an insect by inter-individual contact (Nunes *et al.*, 2011) or by diet (Liang & Silverman, 2000).

If the prediction about acquisition of CHC was true, one could expect  
20 finding increased CHC similarity inside the nest, i.e. between the termite host and Staphylinidae within the same nest than between con-specifics in different nests, whether termite-termite or Staphylinidae-Staphylinidae. This similarity could be acquired by contact with parts of the nest or inter-individual or because Staphylinidae eat the host termites. Here we verify  
25 whether or not the Staphylinidae are eating the termites.

## 4.2 Material and Methods

### 4.2.1 Study Site

The study was carried out in Brazilian Savanna (“Cerrado”), near Sete Lagoas town (19°27’ S, 44°14’ W), with altitude varying from 800 to 900 m above the sea level, in the state of Minas Gerais, South-eastern Brazil. The climate is equatorial savanna with dry winter (Aw) according to the classification of Kotttek *et al.* (2006). The fire frequently occurs in these site and the organisms that live there, are fire-tolerant or fire-dependent species (Coutinho, 1990; DeSouza & Albuquerque, 2003).

### 4.2.2 Species

#### 4.2.2.1 Termites

*Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901) and *Velocitermes heteropterus* (Silvestri, 1901) (Termitidae: Nasutitermitinae) are common species in Brazilian savannas (Mathews, 1977; Godinho & Lins, 1989; Moura *et al.*, 2006). *C. cyphergaster* presented nests with reddish to grayish brown coloration, depending on the color of the nearby soil and the nest developmental stage (Vasconcellos *et al.*, 2007). These nests are frequently in trees, but rocks can also be used as substrate for the construction of nests (Moura *et al.*, 2006; Vasconcellos *et al.*, 2007), which usually have a thin layer of soil and a weak wall (Mathews, 1977). Active nests can harbor many organisms, including two obligatory inquilines: *Inquilinitermes microcerus* (Silvestri, 1901) and *Inquilinitermes fur* (Silvestri, 1901) and a great number of termitophiles, mainly Staphylinidae (Coleoptera) which is found only inside the nests of *C. cyphergaster* (Mathews, 1977; Godinho & Lins, 1989; Cunha & Brandão, 2000; Vasconcellos *et al.*, 2007). *V. heteropterus* also builds



epigeal nests which can harbor termitophiles. Unlike *C. cyphergaster*, *V. heteropterus* can also be found occupying mounds of other termite species (Mathews, 1977; Domingos, 1983; Domingos & Gontijo, 1996; Costa *et al.*, 2009). The nests we collected are conical, very soft, crumbly and with dark  
 5 walls, similar to those of *V. paucipilis* as described by Coles De Negret & Redford (1982).

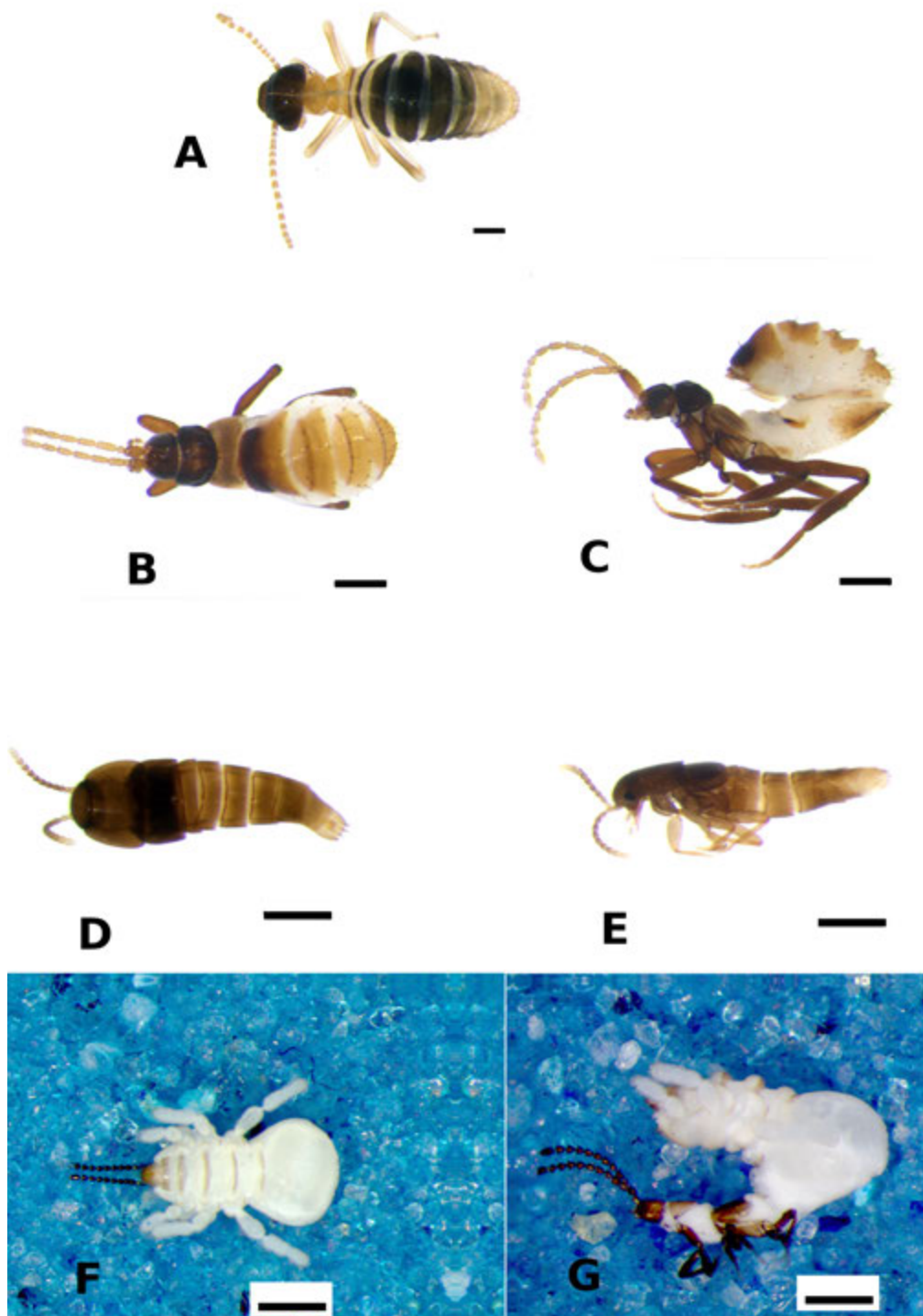
#### 4.2.2.2 Termitophiles

Coleoptera have more termitophiles than any other group, possibly more than all other groups put together. Perhaps for this reason, extensive reviews  
 10 of termitophiles Staphylinidae family have been done (Seevers, 1957; Kistner, 1969, 1982, 1990; Grassé, 1986; Jacobson *et al.*, 1986).

One of the most extraordinary features of Staphylinidae termitophiles is the ability of many species to achieve physogastry (Fig. 4.1 B-C, F-G). Sometimes, this physogastry is followed by secondary sclerotization of some  
 15 or all of the expanded membrane, and is a feature of the Corotocini tribe (Jacobson *et al.*, 1986), here represented by *Corotoca melantho* Schiödte, 1853 (Fig. 4.1 B-C), *Spirachtha eurymedusa* Schiödte, 1853 (Fig. 4.1 F-G) and *Termitoiceus* sp. n. (Seevers, 1957; Kistner, 1982; Jacobson *et al.*, 1986; Kistner, 1990). The abdomen can be further modified to include the  
 20 presence of several pairs of membranous lobes that look like legs (e.g. *S. eurymedusa*) and according Kistner (1979), this feature is used by beetles to integrate themselves into the termite society (Jacobson *et al.*, 1986). These features allowed these species to have a close relationship with their termites hosts, enough to be classified as “true” guests, or symphiles (Kistner, 1979).

25 These three species have so far been found only in *Constrictotermes* spp nests (Seevers, 1957; Fontes, 1977; Jacobson *et al.*, 1986). Whereas

all members of the Corotocini tribe exhibit some degree of physogastry, the majority of the Termitonannini are lumiloid (Seevers, 1957; Kistner, 1969), represented here by *Termitocola silvestrii* (Wasmann 1902) (Fig. 4.1 D-E). *Termitocola silvestrii* have been found exclusively with *C. cyphergaster*  
5 (Seevers, 1957; Kistner, 1979; Cunha & Brandão, 2000).



**Figure 4.1:** Species found inside the nests of *C. cyphergaster* (**A** - a termite worker). *Corotoca melantho* in dorsal view **B** and lateral view **C**. *Termitocola silvestrii* in dorsal view **D** and lateral view **E**, and *Spirachtha eurymedusa* in dorsal view **F** and lateral view **G**. Bars = 0.5 mm

### 4.2.3 Sampling

We sampled 13 termite nests. Each sampled nest did not show any sign of damage and was either epigeic or arboreal. The nests were completely removed from the field and taken to the laboratory. The collections were performed in July 2008 and May 2011 during daylight, from 7:30 a.m. to 4:00 p.m. In the laboratory, the nests were completely and carefully inspected to remove individuals of termite builder species and Staphylinidae species with entomological soft forceps. For each termite builder species and Staphylinidae species present in each nest, two samples were separated: one for taxonomic identification and another for isotopic and CHC profile analyses. Specimens used for identification were preserved in 80% alcohol, labeled, and sub-subsequently identified to species level. The termite builder species were identified to species level, following Mathews (1977) and Constantino (2002). Identifications were confirmed by comparison with the Termite Section of the Entomological Museum of the Federal of Viçosa (MEUV), where voucher specimens were deposited. The Staphylinidae species were sent to a specialist for identification to the lowest taxonomic levels possible. The builder species of each sample nest was determined by matching the nests' physical traits with previously published accounts by Araujo (1970) and Mathews (1977). These traits were: size, geometric form, composition (soil or plant material), wall texture and wall hardness.

### 4.2.4 Analysis of Cuticular hydrocarbons

To obtain the CHC profiles of the termite builder species and the Staphylinidae species, individuals of each species were separated into different glass vials to avoid cuticular hydrocarbon mixings, with 10 workers being of termite builder species and, when possible, 10 individuals of each species of

Staphylinidae. When fewer than 10 individuals of Staphylinidae were found in a termite nest, this particular species was not analyzed. After separation, the individuals were killed by freezing. CHCs were extracted from up to ten individuals by rinsing in 100 $\mu$ l *n*-hexane for 10 min (for details see Haverty  
5 *et al.*, 1996; de Azevedo *et al.*, 2006; Nelson *et al.*, 2008; Marten *et al.*, 2009). Cuticular rinses were evaporated to dryness in order to eliminate volatile constituents.

The rinses were reconstituted with 10 $\mu$ l of *n*-hexane, and aliquots were assayed by gas chromatography (GC-17A v3 Shimadzu, with split/splitless  
10 injectors and flame ionization detector). Components were separated on a fused silica capillary column (EC-5; 30m  $\times$  0.32 mm; film thickness: 0.25  $\mu$ m). The carrier gas was nitrogen at a flow rate of 1.0 ml/min. All GC analyses were done with temperature programming from 150  $^{\circ}$ C increased to 290  $^{\circ}$ C at 7  $^{\circ}$ C/min and held for 15 min.

15 Gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS) analyses were conducted on a GCMS-QP2010 SE Shimadzu equipped with Rtx<sup>®</sup>-5MS, fused silica capillary column (30m-0.25mmID-0.25 $\mu$ m) and operated in splitless mode. A 1 $\mu$ l aliquot was injected into the GC-MS. Each mixture was analyzed using a temperature program from 130  $^{\circ}$ C increased to 290  $^{\circ}$ C at  
20 7  $^{\circ}$ C/min and held for 15 min; with injector temperature at 220  $^{\circ}$ C. Scans were from 40 to 500 m/z at about 2 scan/sec using the electron impact mode (70 eV). The carrier gas was helium at 0.87 ml/min.

The peaks were classified by mass spectrometer and comparison of Kovats retention index (KI) (Carlson *et al.*, 1998) evaluated on the basis of C<sub>20</sub>  
25 to C<sub>34</sub> n-alkane series. In GC-MS, the registered spectra were compared with those reported in electronic libraries (Wiley 7 and Nist 8). For KI

data, we used the following formula:

$$KI_x = 100 \left[ \frac{100(\log T_x - \log T_z)}{(\log T_{(z+1)} - \log T_z)} + z \right] \quad (4.1)$$

where  $x$  is the component of interest,  $T_x$  is the retention time of the component of interest,  $T_z$  is the retention time of the n-alkane with the carbon number eluting before a peak of interest,  $T_{z+1}$  is the retention time of the n-alkane with the carbon number eluting after a peak of interest and  $z$  is the carbon number of the n-alkane with retention time  $T_z$ . The observed retention times registered for the natural compounds were compared with those obtained from a set of n-alkane mixtures, injected under the same experimental conditions to confirm the identification of most compounds  
 10 (Lambardi *et al.*, 2007).

#### 4.2.5 Analysis of stable nitrogen isotopes

Since DeNiro & Epstein (1981), stable nitrogen isotopes have been used to show trophic relationships among organisms. Measurements of  $\delta^{15}\text{N}$  (the ratio of  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  relative to atmospheric nitrogen) of a consumer's tissues  
 15 are usually higher than those of its diet, with the magnitude of the difference being relatively consistent among organisms and denoted by the symbol  $\Delta$  (see details in Vanderklift & Ponsard, 2003), where

$$\Delta = \delta^{15}N_{consumer} - \delta^{15}N_{diet} \quad (4.2)$$

The estimate  $\Delta$  has been used to calculate the trophic position of organisms (Vander Zanden *et al.*, 2000; Post, 2002; Vanderklift & Ponsard, 2003),  
 20 and we are testing whether or not Staphylinidae eat termites, i.e., if they are one trophic level above termites. Therefore, we will analyze the stable

nitrogen isotope of termites and Staphylinidae to determine if Staphylinidae are consuming termites to get a similar CHC profile.

The termite workers of each nest were sampled in 10 replicates of 10 individuals each, to obtain 1,5  $\mu\text{g}$  of material for isotopic analysis, for each replicates. As there were fewer Staphylinidae, we did sample ten individuals whenever possible, but in no nest did we get more than one sample. Each sample was put into a glass with distilled water, and immediately frozen until the time of processing. Water was removed by freeze-drying for about 48 h. This was done to dehydrate the individuals, prevent decomposition and maintain the original values of  $\delta^{15}\text{N}$  (Florencio, 2010; Florencio *et al.*, 2011).

After freeze-drying, the samples were macerated with a mortar and pestle, and sieved to 100 mesh. Nitrogen isotopic ratios of each sample were measured by using an isotope ratio mass spectrometer (IRMS, ANCA-GSL 20-20, SerCon, UK), from the Stable Isotopes Laboratory in the Soils Department at the Federal University of Viçosa (UFV).

The natural abundance of nitrogen  $^{15}\text{N}$  was expressed as per thousand ( $\text{‰}$ ) deviation from standards, with the following equation:

$$\delta X = \frac{R_S - R_I}{R_I} * 1000 \quad (4.3)$$

where  $R_S$  denotes the sample isotopic ratios in the sample by nitrogen  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  and  $R_I$  is the International Standard. The standard for nitrogen is the atmospheric nitrogen (air). The isotope ratio R is the ratio from “heavy” ( $^{15}\text{N}$ ) to “light” ( $^{14}\text{N}$ ), typically, from rare to abundant isotopes relative to an internationally accepted standard. The analytical precision of the measurements is estimated to be  $\pm 0.2\text{‰}$ .

## 4.2.6 Data analysis

### 4.2.6.1 CHCs

We performed a one-way ANOSIM (Clarke, 1993) (analysis of similarities with 10,000 permutations) based on the Jaccard's index as recommended  
5 by Magurran (2005) for binary data (presence/absence of the compounds) to determine similarities and difference between the co-habitants (different species in same nest) and between co-specific (same species in different nests). This data was analyzed using the *vegan* package in R (R Development Core Team, 2012). To visualize differences and similarities, we used the  
10 cluster analysis to look for groups in the data. We used a hierarchical cluster, "starting with each individual as a separate entity and ending up with a single aggregation, using functions such as *hclust*", according suggested by Crawley (2007).

### 4.2.6.2 Isotopes

15 To analyze whether or not Staphylinidae species eat the host termites, we constructed one graph using the range of stable nitrogen isotopes of species from each nest. We plotted an one-dimensional graph (x-axis  $\delta^{15}\text{N}\%$ ) with the isotopic values of both termites and Staphylinidae. This graph allowed us to compare the nitrogen stable isotope values of termites and Staphylinidae  
20 that co-habit the same nest and thus infer the diet of the Staphylinidae.

The range of  $\delta^{15}\text{N}$  for termites of each nest was plotted with the extreme values of  $\delta^{15}\text{N}$  found by each termite sample. For the Staphylinidae, we used a single value, since we did not have replicates from each nest.



### 4.3 Results

*C. melantho* was the termitophile found most frequently in the nests of *C. cyphergaster* (10 of 11 nests), followed by *Termitocola silvestrii*, *Spirachtha eurymedusa* and *Termitoiceus* sp. n. (Table 4.1). In addition to the 11  
 5 nests of *C. cyphergaster*, we also collected two nests of *V. heteropterus*, one of which contained *Termitoiceus* sp. n. (Table 4.1). To the best of our knowledge, this is the first record of *Termitoiceus* in a nest of *C. cyphergaster* (Table 4.1).

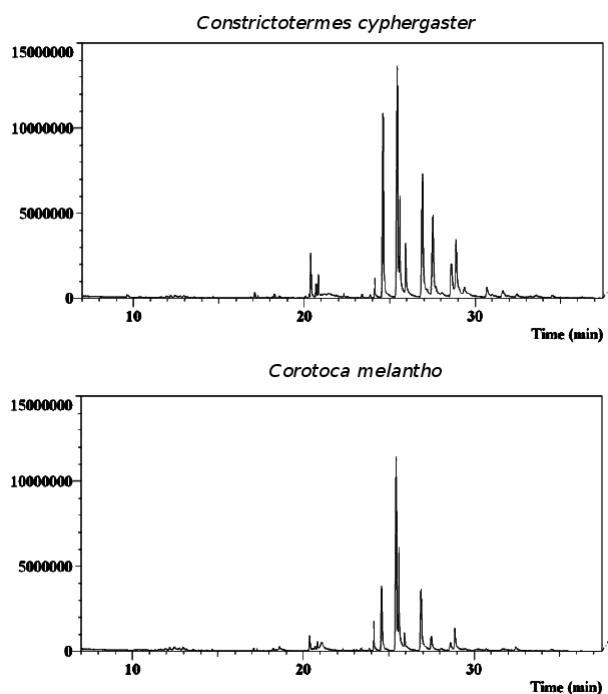
**Table 4.1:** Number of individuals of Staphylinidae species collected inside the thirteen nest of the *Constrictotermes cyphergaster* and *Velocitermes heteropterus*.

nest	Host	<i>Corotoca melantho</i>	<i>Termitocola silvestrii</i>	<i>Spirachtha eurymedusa</i>	<i>Termitoiceus</i> sp. n.
1	<i>C. cyphergaster</i>	17	-	-	-
2	<i>C. cyphergaster</i>	35	54	-	-
3	<i>C. cyphergaster</i>	36	3	-	-
4	<i>C. cyphergaster</i>	10	8	-	-
5	<i>C. cyphergaster</i>	16	7	7	-
6	<i>C. cyphergaster</i>	3	-	12	-
7	<i>C. cyphergaster</i>	20	7	-	1
8	<i>C. cyphergaster</i>	36	13	15	-
9	<i>C. cyphergaster</i>	5	2	-	-
10	<i>C. cyphergaster</i>	21	16	-	-
11	<i>C. cyphergaster</i>	-	-	-	-
12	<i>V. heteropterus</i>	-	-	-	-
13	<i>V. heteropterus</i>	-	-	-	7

### 4.3.1 CHCs

Figure 4.2 shows a typical chromatogram of an extract from workers of *C. cyphergaster* (above) and *C. melantho* (below). The chemical profiles of these species were similar ( $R = -0.051$ ,  $p = 0.82$ ) but different between the  
 5 different nests ( $R = 0.58$ ,  $p < 0.0001$ ).

In the figure 4.3 we can view that five nests remained in same limb of a tree, but no limb have two individuals of the same species (*C. cyphergaster* or *C. melantho*).

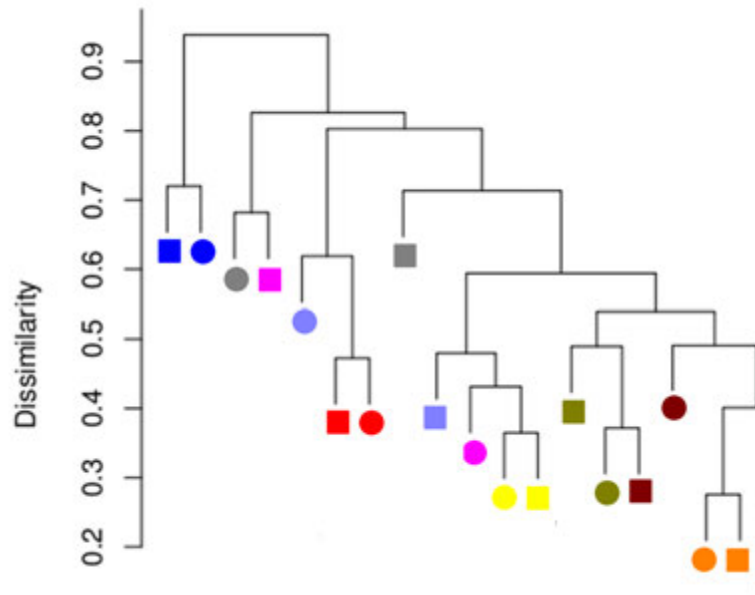


**Figure 4.2:** Representative gas chromatogram of the cuticular extract of *Constrictotermes cyphergaster* workers (above) and *Corotoca melantho* (below) found in same nest.

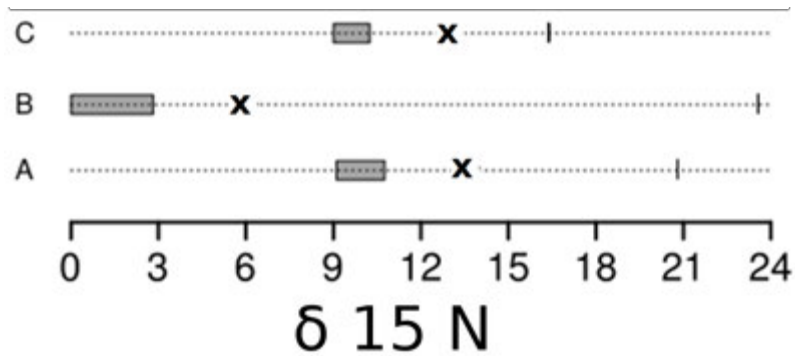
### 4.3.2 Isotopes

10 We have the  $\delta^{15}\text{N}$  values of Staphylinidae, of only three of thirteen nests. The  $\delta^{15}\text{N}$  values of Staphylinidae compared with termites of the same mound

showed that the Staphylinidae were on average two (or more) trophic levels  $13.2\text{ ‰} \pm 7.8\text{ ‰}$  (SD) higher than the termites, indicating that termites are not a significant component of the diets of these Staphylinidae (Fig. 4.4).



**Figure 4.3:** Similarity between compounds found in cuticular rises of the individual termites and Staphylinidae of the all nests. Circle are the *Corotoca melantho* (Staphylinidae) and square are the *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera). Same colors indicate that the specimens were found in same nest.



**Figure 4.4:**  $\delta^{15}N$  values of termites and Staphylinidae. Letter represent termite nest. Boxes represent  $\delta^{15}N$  ranges for *Constrictotermes cyphergaster*, "X" represent 3 ‰ more than termite values and the vertical lines represent  $\delta^{15}N$  values for *Corotoca melantho*.

## 4.4 Discussion

In this work we tested the hypothesis that Staphylinidae species and host termites share highly similar CHC profiles that prevent the termites from recognizing them as strangers and consequently expelling the Staphylinidae from the nest. In addition, we argue that the Staphylinidae acquire CHC profiles similar to their hosts because of their diet. Our results support evidence that the CHCs of Staphylinidae are similar to those of their hosts (Fig. 4.2 and supplementary material). For the Staphylinidae to be able to live within the nests in constant integration with the termite colony, some behavioral, chemical or morphological modification was expected. This is because the termites have various strategies to defend their nests, and the workers, and especially the soldiers (Noirot & Darlington, 2000; Deligne *et al.*, 1981) are capable of recognizing and expelling invaders (Kaib *et al.*, 2004). Therefore, if the Staphylinidae did not have any strategy to over-

come these defenses, they would not be permitted within the nests. Moreover, chemical mimicry is a strategy used by various species which invade the nests of social insects (Akino *et al.*, 1999; Elmes *et al.*, 1999; Lorenzi & Bagnères, 2002; Dronnet *et al.*, 2005; Schönrogge *et al.*, 2008). The termites have a caste of soldiers specialized and morphologically adapted for the defense of the colony. This caste has modifications such as a strong sclerotization of the head, enlarged mandibles, a stopperlike shape, and a frontal gland able to produce a defensive secretion (Roisin, 2000). The workers are also of great importance in helping to defend the colony by building and repairing the nest, and even burying some invaders (Deligne *et al.*, 1981). But the efficiency of these defenses seems to diminish as nest size increases, as Cristaldo *et al.* (data not published) observed that when a nest is disturbed by researchers, the workers are slower to arrive and lower in number in larger nests. Another fact that seems to support defense inefficiency with an increase in volume is the positive relationship between the number of invaders and the volume of the nest as found by various authors (Costa, 2005; Carvalho, 2005; Cunha & Morais, 2010). However, Staphylinidae can invade the nests even when these nests are very small (Cristaldo *et al.*, chapter 3) and consequently well defended. This further indicates their need for a strategy to avoid detection by the host termites.

Another important characteristic of termites is the capacity to recognize organisms that are not part of the colony, thus causing agonistic behavior and attempting to expel them (Thorne, 1982; Šobotník *et al.*, 2008). Chemical signals, via CHCs, seem to have great importance in this recognition (Kaib *et al.*, 2004). Our results show that the similarity of CHCs is greater between termites and Staphylinidae that are in the same nest than co-specifics (Fig. 4.3). It is also known that different termite colonies have

different CHC profiles and that the termites have the capacity to recognize other individuals of their same colony. Therefore chemical mimicry is important for the Staphylinidae to remain in the nests, reducing the chance of them being recognized as strangers and consequently being expelled.

5 Another possibility is that the Staphylinidae achieve this high similarity by direct contact with the internal walls of the nest. Haverty *et al.* (2005) showed that the feces of termites have CHCs similar to those found in individuals of the colony. As the walls of termite nests are built with outside material (particles of clay, sand and organic material) cemented together  
10 with feces or saliva (Eggleton, 2011), this could be one explanation for the high CHC similarity of Staphylinidae. However, our data are not sufficient to accept or reject this hypothesis, and future work must be done with this specific objective.

Our results also indicate that these termitophiles should not be able to  
15 achieve this similarity by eating the host termites. According to some reviews on isotopic analyses, there is a gain of approximately 3 ‰ in the value of  $\delta^{15}\text{N}$  at each trophic level (Vander Zanden *et al.*, 2000; Post, 2002; Vanderkluft & Ponsard, 2003). According to our data, all of the Staphylinidae had more than 8 ‰ to more than their termite host (Fig. 4.4). This in-  
20 dicates that the beetles are not feeding on their termite hosts. According to Seevers (1957), Staphylinidae feeding on host termite should not be a stable evolutionary strategy and perhaps what is happening inside the nests is that the beetles are being fed by termites. Nevertheless, if this were true, the isotopic values should not have such discrepancies. Florencio (data  
25 not published) found very similar values between workers and soldiers of at least three different termite species. Since the soldiers are fed by the workers, if the same is occurring with the beetles, we would expect that their

isotropic nitrogen values would be more similar. Instead, the beetles have much greater values than those found in the workers, possibly two trophic levels higher. This may indicate that the beetles are feeding on other termitophiles that are feeding on the termites, thus making the relationship  
5 between termites and Staphylinidae a mutualistic one, where the termites offer shelter and protection against environmental elements and the beetles offer protection against parasites (predators or pathogens). Similar results were found by De Visser *et al.* (2008) with spiders in termite nests at African Savanna. Nevertheless, our results are not conclusive about the actual diet  
10 of these Staphylinidae and future works will be necessary to support this hypothesis, since we do not have isotopic analyses of other organisms that may be feeding on the termites, such as mites (Grassé, 1986).

Since termites are blind and recognize each other via antennal contact, chemical mimicry seems to be essential for the beetles to avoid being rec-  
15 ognized as invaders and expelled from the nest. However, morphological mimicry also seems to be used by some species (e.g. *Spirachtha eurymedusa*). Sands & Lamb (1975) reported similarity of the larvae of *Coatonachthodes* and *Spirachtha* with the second larval stage of their hosts, *Fulleritermes* and *Nasutitermes*, respectively. This mimicry may indicate to the workers that  
20 that individual is a larvae that urgently needs to be fed (Kistner, 1968a; Sands & Lamb, 1975; Kistner, 1979). In these cases, to have the morphology of the first larval stage may be important, not only to not be expelled, but also to be fed by the workers.

#### 4.4.1 Conclusion

25 Our results show that the high similarity of chemical compounds present in the cuticle of the beetle may be an explanation for the Staphylinidae not

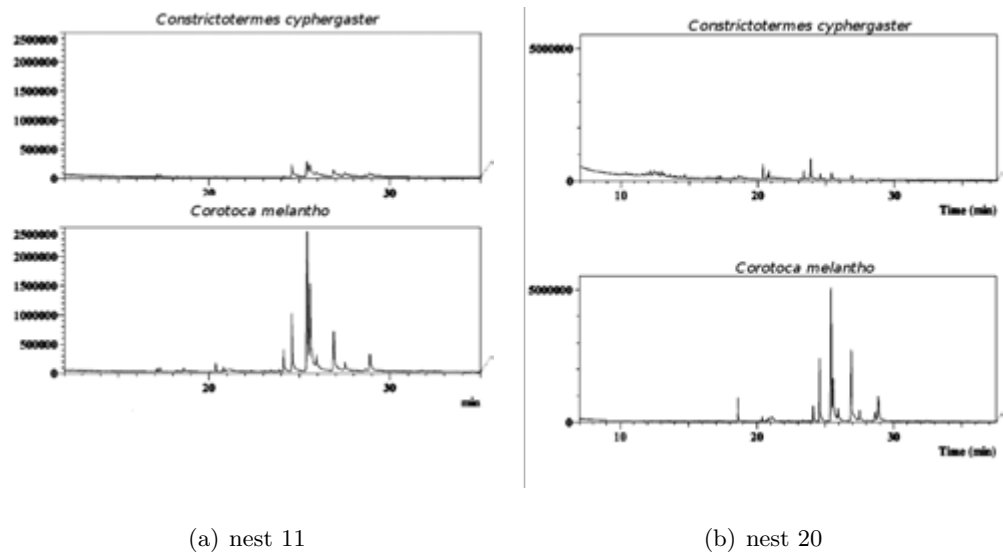
to be expelled from the nest. We also show that the similarity is greater between the invader and host in the same nest than between termites of the same species but in different nests, or Staphylinidae of the same species but different nests. Moreover, we conclude that these Staphylinidae did not get this high similarity by feeding on termite individuals of the colony where they are found, but because they have isotropic values much higher than those of termites, they could be eating other organisms which feed on termites, which may make them mutualists.

## 4.5 Acknowledgements

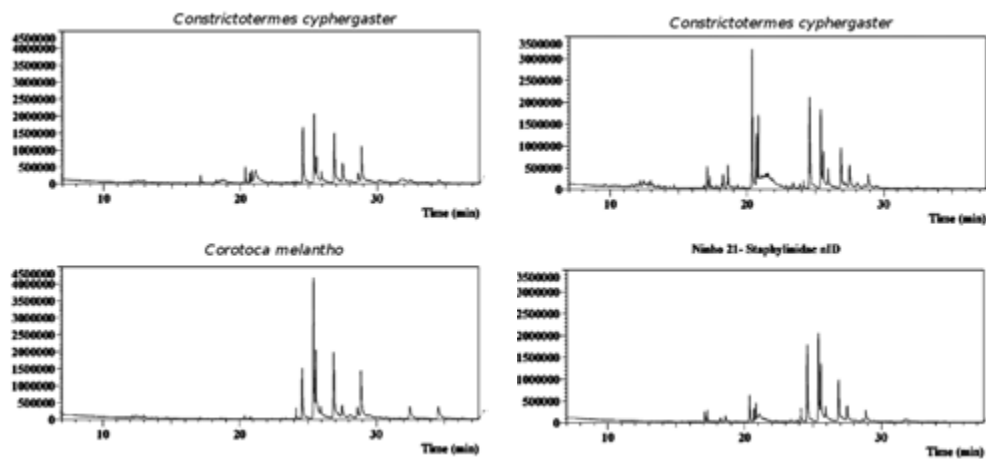
We thank E. Caron for the identification of Staphylinidae, I. R. Silva and laboratory technicians for the help in isotopic analysis, J.M. Waquil from the EMBRAPA for the logistic support. This work was partially funded by Brazilian Council for Research (CNPq), Minas Gerais State Agency for Research Support (FAPEMIG) and Coordination for the Improvement of High Education Personnel (CAPES). CSR and ODS hold a CNPq fellowship. All computational work was performed using free software (GNU-Linux/Debian & Ubuntu, L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>X Emacs, Inkscape, R, among others). This is contribution n. # of the Termitology Lab at Federal University of Viçosa, Brazil - (<http://www.isoptera.ufv.br>).



## 4.6 Supplementary material



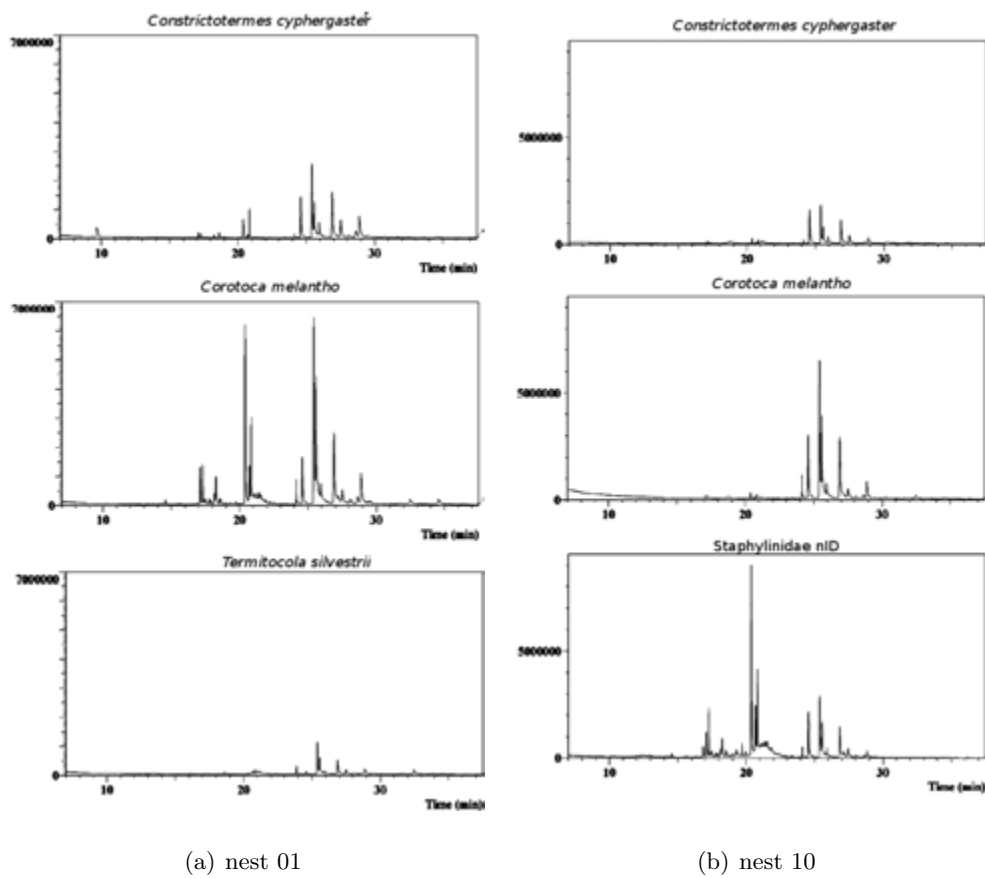
**Figure 4.5:** Representative gas chromatogram of the cuticular extract of: **a** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Corotoca melantho* (bellow) found in nest “eleven”; and **b** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Corotoca melantho* (bellow) found in nest “twenty”.



(a) nest 18

(b) nest 21

**Figure 4.6:** Representative gas chromatogram of the cuticular extract of: **a** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Corotoca melantho* (bellow) found in nest "eighteen"; and **b** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Termitoiceus* sp. n. (bellow) found in nest "twenty one".



**Figure 4.7:** Representative gas chromatogram of the cuticular extract of: **a** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Corotoca melantho* (middle) and *Termitocola silvestrii* (bellow) found in nest "one"; and **b** *Constrictotermes cyphergaster* workers (above), *Corotoca melantho* (middle) and *Termitoiceus* sp. n. (bellow) found in nest "ten".

# Capítulo 5

## Conclusões

No primeiro capítulos desta teses, tratamos de levantar algumas hipóteses para tentar explicar a coexistência entre os termitófilos e os cupins hospedeiros, mas vimos também

1. que a coexistência entre cupins e termitófilos parece ser regida por uma certa especificidade, uma vez que a maioria dos termitófilos só é encontrada associada a uma espécie de cupim. Além disso, os cupins parecem conseguir se defender bem, uma vez que a maioria das espécies possui apenas uma espécie de termitófilo associada.

Os resultados desta tese reforçam a ideia que:

1. os predadores exercem grande influência sobre a comunidade de espécies invasores de ninhos de cupins, mas as características intrínsecas das espécies construtoras, que afetam a defesa do ninho, bem como as características dos ninhos (como volume), também devem ser levadas em consideração.
  - (a) As poucas espécies que conseguem invadir ninhos sem o predador devem ter estratégias para driblar as defesas da espécie constru-

tora. Por outro lado, na presença do predador, outros mecanismos - como a diminuição da pressão competitiva entre os invasores, ou mesmo uma diminuição na eficiência de defesa por parte da espécie construtora - devem atuar e conseqüentemente permitir a entrada de um número maior de espécies nesses ninhos.

2. O volume do cupinzeiro se mostrou mais uma vez um fator determinante na invasão destes e que a identidade das espécies invasoras são importantes neste processo de invasão.

(a) Vimos, por exemplo, que a invasão de ninhos é dependente do volume deste e que os termitófilos são mais prováveis de serem encontrados em ninhos de 3 l ou mais, enquanto que os inquilinos são mais prováveis de serem encontrados em ninhos de 13 l ou mais.

3. Vimos ainda que o mimetismo químico está presente em algumas espécies de Staphylinidae encontrados em ninhos de cupins. Estes besouros possuem um perfil de hidrocarbonetos similar aos dos cupins dos ninhos onde são encontrados, e parece que estes hidrocarbonetos não são conseguidos via predação de cupins, uma vez que os isótopos de nitrogênio indicam que estes besouros estão dois níveis tróficos acima dos cupins.

## 5.1 Referências Bibliográficas

- Abe, T. & Darlington, J. (1985). Distribution and abundance of a mound-building termite, *Macrotermes michaelseni*, with special reference to its subterranean colonies and ant predators. *Physiology and Ecology Japan*, 22, 59–74.
- Abrams, P. (1995). Implications of dynamically variable traits for identifying, classifying, and measuring direct and indirect effects in ecological communities. *The American Naturalist*, 146, 112–134.
- Agritempo (2009). *Sistema de Monitoramento Agrometeorológico*. Embrapa Informática Agropecuária. <http://www.agritempo.gov.br/agroclima/sumario> (accessed 13 July 2009).
- Agritempo (2012). *Sistema de Monitoramento Agrometeorológico*. Embrapa Informática Agropecuária. <http://www.agritempo.gov.br/agroclima/sumario> (accessed 30 January 2012).
- Akino, T. K.; Knapp, J. J.; Thomas, J. A. & Elmes, G. W. (1999). Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266, 1419–1426.
- Araujo, R. (1970). *Biology of termites*, Academic Press, vol. II, chap. Termites of the neotropical region. pp. 527–571.
- Bagnères, A. G. & Lorenzi, C. (2010). *Insect hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology*, Cambridge University Press, Cambridge, chap. Chemical deception/mimicry using cuticular hydrocarbons. pp. 282–324.

- Bagnères, A. G. & Wicker-Tomas, C. (2010). *Insect hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology*, Cambridge University Press, chap. Chemical taxonomy with hydrocarbons. pp. 121–162.
- Bandeira, A. & Macambira, M. (1988). Térmitas de Carajás, estado do Pará, Brasil: composição faunística, distribuição e hábito alimentar. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 4, 175–190.
- Blomquist, G. J. & Bagnères, A.-G., eds. (2010). *Insect Hydrocarbons: Biology, Biochemistry, and Chemical Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Brandt, M.; Foitzik, S.; Fischer-Blass, B. & Heinze, J. (2005). The coevolutionary dynamics of obligate ant social parasite system-between prudence and antagonism. *Biological Reviews*, 80, 251–267.
- Brightsmith, D. J. (2000). Use of arboreal termitaria by nesting birds in the peruvian amazon. *The Condor*, 102, 529–538.
- Broza, M.; Nation, J. L.; Milne, K. & Harrison, J. (2000). Cuticular Hydrocarbons as a Tool Supporting Recognition of *Gryllotalpa tali* and *G. marismortui* (Orthoptera: Gryllotalpidae) as distinct species in Israel. *Annals of the Entomological Society of America*, 93, 1022–1030.
- Buxton, R. D. (1981). Changes in the composition and activities of termite communities in relation to changing rainfall. *Oecologia*, 51, 371–378.
- Cancello, E. (1989). *Revisão de Cornitermes Wasmann (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae)*. Ph.D. thesis, Universidade de São Paulo - USP.
- Carlson, D. A.; Bernier, U. R. & Sutton, B. D. (1998). Elution patterns from capillary gc for methyl-branched alkanes. *Journal of Chemical Ecology*, 24, 1845–1865.
- Carrijo, T. F.; Gonçalves, R. B. & Santos, R. G. (2012). Review of bees as guests in termite nests, with a new record of the communal bee, *Gaesochira obscura*

- (Smith, 1879) (Hymenoptera, Apidae), in nests of *Anoplotermes banksi* Emerson, 1925 (Isoptera, Termitidae, Apicotermitinae). *Insectes Sociaux*, on line.
- Carvalho, R. A. (2005). *Estudo sobre a fauna de invertebrados associados a ninhos de Cornitermes cumulans (Kollar) no Parque Estadual da Emas, Mineiros, Goiás*. Master's thesis, Universidade Federal de Goiás, Brazil.
- Chase, J. M.; Abrams, P. A.; Grover, J. P.; Diehl, S.; Chesson, P.; Holt, R. D.; Richards, S. A.; Nisbet, R. M. & Case, T. J. (2002). The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters*, 5, 302–315.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecological Systems*, 31, 343–366.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Coles, H. (1980). *Defensive strategies in the ecology of neotropical termites*. Ph.D. thesis, Southampton University, U.K. 243pp.
- Coles De Negret, H. R. & Redford, K. (1982). The biology of nine termite species from the cerrado of Central Brazil. *Psyche*, 89, 81–106.
- Collinson, A. (1988). *Introduction to world vegetation*. Unwin Hyman Ltda, London, UK.
- Constantino, R. (1999). Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 40, 387–448.
- Constantino, R. (2002). An illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. *Zootaxa*, 67, 1–40.
- Constantino, R. (2005). *Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado*, Ministério do Meio Ambiente, chap. 19. pp. 319–333.



- Costa, C. & Vanin, S. A. (2010). Coleoptera larval fauna associated with termite nests (Isoptera) with emphasis on the "Bioluminescent termite nests" from Central Brazil. *Psyche*, 2010, 1–13.
- Costa, D. A. (2005). *Inquilinos associados a ninhos de Cornitermes cumulans (Isoptera: Termitidae) em uma área de campo no Parque Nacional das Emas, GO*. Master's thesis, Universidade Federal de Goiás.
- Costa, D. A.; Carvalho, R. A.; Lima-Filho, G. F. & Brandão, D. (2009). Inquilines and invertebrate fauna associated with termite nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas Nacional Park, Mineiros, Goiás, Brazil. *Sociobiology*, 53, 443–453.
- Costa-Leonardo, A. (2002). *Cupins-praga: Morfologia, Biologia e Controle*. UNESP, Rio Claro-SP.
- Coutinho, L. M. (1990). Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In: *Fire in the tropical biota: Ecosystem processes and global challenges* (ed. Goldammer, J. G.), Springer-Verlag, vol. 84. pp. 82–105.
- Crawley, M. J. (2007). *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd.
- Cristaldo, P. F. (2010). *Mecanismos de defesa em ninhos de cupins (Insecta: Isoptera)*. Master's thesis, Universidade Federal de Viçosa, Brazil.
- Cunha, H. & Brandão, D. (2000). Invertebrates Associated with the Neotropical Termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitinae, Nasutitermitinae). *Sociobiology*, 37, 593–599.
- Cunha, H. & Morais, P. P. A. M. (2010). Relação espécie-área em cupinzeiros de pastagem, Goiânia-GO, Brasil. *EntomoBrasilis*, 3, 60–63.
- Cunha, H. F.; Costa, D. A.; Santo, K. D.; Silva, L. O. & Brandão, D. (2003). Relationship between *Constrictotermes cyphergaster* and inquiline termites in the cerrado (isoptera : Termitidae). *Sociobiology*, 42, 761–770.

- Dallacort, R.; Martins, J. A.; Inoue, M. H.; de Freitas, P. S. L. & Coletti, A. J. (2011). Rain distribution in tangará da serra, mid-northern mato grosso state, brazil. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 33, 193–200.
- Darlington, J. P. E. C. (2011). Termites (Isoptera) as secondary occupants in mounds of *Macrotermes michaelseni* (sjostedt) in Kenya. *Insectes Sociaux, on line*.
- Darlington, J. P. E. C. & Dransfield, R. D. (1987). Size relationships in nests populations and mound parameters in the *Macrotermes michaelseni* in Kenya. *Insect Soc*, 34, 165–180.
- de Azevedo, N. R.; Ferri, P. H.; Seraphin, J. C. & Brandao, D. (2006). Chemical composition and intraspecific variability of the volatile constituents from the defensive secretion of *Constrictotermes cyphergaster* (isoptera, termitidae, nasutitermitinae). *Sociobiology*, 47, 891–902.
- De Visser, S. N.; Freymann, B. P. & Schnyder, H. (2008). Trophic interactions among invertebrates in termitaria in the african savanna: a stable isotope approach. *Ecological Entomology*, 33, 758–764.
- Dechmann, D. K. N.; Kalko, E. K. V. & Kerth, G. (2004). Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *liphistoma silvicolu*m roosts in active termite nests. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 1037–1050.
- Delamare-Deboutteville, C. (1948). Observation sur l'éthologie des zoraptères. la question de leur vie sociale et de leurs prétendus rapports avec les termites. *Rev. Entomol.*, 19, 347–352.
- Deligne, J.; Quennedey, A. & Murray, S. B. (1981). *Social Insects Vol. II*, Academic Press, chap. The enemies and defense mechanisms of termites. pp. 1–76.
- DeNiro, M. J. & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45, 341–351.

- DeSouza, O. & Albuquerque, L. B. (2003). Effects of fire on termite generic richness in a savanna-like ecosystem ('Cerrado') of central Brazil. *Sociobiology*, 42, 639–649.
- DeSouza, O.; Miramontes, O.; Santos, C. & Bernardo, D. (2001). Social facilitation affecting tolerance to poisoning in termites (Insecta, Isoptera). *Insectes Sociaux*, 48, 21–24.
- Díaz-Fleischer, F. & Aluja, M. (2003). Influenci of Conspecific Presence, Experience, and Host Quality on Oviposition Behavior and Clutch Size Determination in *Anastrepha ludens* (Diptera:Tephritidae). *Journal of Insect Behavior*, 16(4), 537–553.
- Diehl, E.; Junqueira, L. K. & Berti-Filho, E. (2005). Ant and Termite mound coinhabitants in the wetlands of Santo Antônio da Patrulha, Rio Grande do Sul, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 65, 431–437.
- Domingos, D. (1983). O ninho de *Armitermes euamignathus* (Isoptera, Termitidae) características gerais, crescimento e associações. *Ciência e Cultura*, 35, 783–790.
- Domingos, D. & Gontijo, T. A. (1996). Multi-occupation of termite mounds in cerrado vegetation in south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, 56, 717–723.
- Dronnet, S.; Lohou, C.; Christides, J. P. & Bagnères, A. G. (2006). Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* feytaud. *Journal Of Chemical Ecology*, 32, 1027–1042.
- Dronnet, S.; Simon, X.; Verhaeghe, J. C.; Rasmont, P. & Errard, C. (2005). Bumblebee inquilinism in *Bombus (Fernaldaepsithyrus) sylvestris* (hymenoptera, apiidae): behavioural and chemical analyses of host-parasite interactions. *Apidologie*, 36, 59–70.
- Eggleton, P. (2011). *An introduction to Termites: Biology, Taxonomy and Functional Morphology*, Springer, chap. 1. pp. 1–26.

- Eggleton, P. & Bignell, D. E. (1997). Secondary occupation of epigeal termite (isoptera) mounds by other termites in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon, and its biological significance. *Journal of African Zoology*, 111, 489–498.
- Elmes, G. W.; Barr, B.; Thomas, J. A. & Clarke, R. T. (1999). Extreme host specificity by *Microdon mutabilis* (Diptera: Syrphidae), a social parasite of ants. *Proceedings Of The Royal Society Of London Series B-Biological Sciences*, 266, 447–453.
- Emerson, A. E. (1935). Termitophile distribution and quantitative characters indicators of physiological speciation in British Guiana Termites (Isoptera). *Annals of the Entomological Society America*, 28, 369–395.
- Espelie, K. E.; Berisford, C. W. & Dahlsten, D. L. (1996). Use of cuticular hydrocarbons in bark beetle parasitoid taxonomy: A study of *Roptrocercus xylophagorum* (Ratzeburg) (Hymenoptera: Torymidae) from the United States, Europe and Australia. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry and Molecular Biology*, 113, 193–198.
- Fittkau, E. J. & Klinge, H. (1973). On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica*, 5, 2–14.
- Florencio, D. F. (2010). *Coexistência de espécies de cupins em cupinzeiros via diferenciação no uso dos recursos alimentares*. Ph.D. thesis, Universidade Federal de Viçosa.
- Florencio, D. F.; Rosa, C. S.; Marins, A.; Cristaldo, P. F.; Araujo, A. P.; Silva, I. R. & DeSouza, O. (2011). How to preserve termite samples in the field for carbon and nitrogen stable isotopes studies? *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 25, 243–246.
- Foitzik, S.; Achenbach, A. & Brandt, M. (2009). Locally adapted social parasite affects density, social structure, and life history of its ant hosts. *Ecology*, 90, 1195–1206.

- Fontes, L. (1977). Notes on the termitophilus genus *Corotoca*, with a new species from Brazil (Coleoptera, Staphylinidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 21, 69–74.
- Geiselhardt, S. F.; Peschke, K. & Nagel, P. (2007). A review of myrmecophily in ant nest beetles (Coleoptera : Carabidae : Paussinae): linking early observations with recent findings. *Naturwissenschaften*, 94, 871–894.
- Godinho, A. & Lins, L. (1989). Aspectos da ecologia de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) em Cerrado, Sete Lagoas, MG. *Revista Brasileira de Biologia*, 49, 703–708.
- Gonçalves, T. T.; Reis, R.; DeSouza, O. & Ribeiro, S. P. (2005). Predation and interference competition between ants (Hymenoptera : Formicidae) and arboreal termites (Isoptera : Termitidae). *Sociobiology*, 46, 409–419.
- Grassé, P. (1986). *Termitologia*, vol. III. Masson, Paris - New York.
- Griffin, C. A. M. & Thaler, J. S. (2006). Insect predators affect plant resistance via density- and trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters*, 9, 338–346.
- Grimaldi, D. & Engel, M. S. (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press.
- Haddad, C. R. & Dippenaar-Schoeman, A. S. (2002). The influence of mound structure on the diversity of spiders (Araneae) inhabiting the abandoned mounds of the snouted harvester termite *Trinervitermes trinervoides*. *Journal of Arachnology*, 30, 403–408.
- Haddad, C. R. & Dippenaar-Schoeman, A. S. (2006). Spider (Araneae) inhabiting abandoned mounds of the snouted harvester termite *Trinervitermes trinervoides* (Sjöstedt) (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae) in the Free State, South Africa, With notes on their biology. *Navorsinge van die Nasionale Museum, Bloemfontein*, 22, 1–14.
- Hamilton, W. (1964). The genetical evolution of social behaviour. i. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1–16.

- Hansell, M. (2007). *Built by Animals: The natural history of animal architecture*. Oxford University Press, Oxford.
- Harris, R. N.; Hawes, W. W.; Knight, I. T.; Carreno, C. A. & Vess, T. J. (1995). An experimental analysis of joint nesting the salamander *Hemidactylium scutatum* (Caudata: Plethodontidae): the effects of population density. *Animal Behaviour*, 50, 1309–1316.
- Hashimoto, C.; Furuichi, T. & Tashiro, Y. (2000). Ant dipping and meat eating by wild chimpanzees in the kalinzu forest, uganda. *Primates*, 41, 103 – 108.
- Haverty, M. (1977). The proportion of soldiers in termite colonies: a list and a bibliography (Isoptera). *Sociobiology*, 2, 199–216.
- Haverty, M.; Thorne, B. & Nelson, L. (1996). Hydrocarbons of *Nasutitermes acajutlae* and comparison of methodologies for sampling cuticular hydrocarbons of caribbean termites for taxonomic and ecological studies. *Journal of Chemical Ecology*, 22, 2081–2109.
- Haverty, M.; Woodrow, R.; Nelson, L. J. & Grace, J. K. (2005). Identification of termite species by the hydrocarbons in their feces. *Journal of Chemical Ecology*, 31, 2119–2151.
- Heymann, E. W. & Buchanan-Smith, H. M. (2000). The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. *Biological Reviews*, 75, 169–190.
- Higashi, S. & Ito, F. (1989). Defense of termitaria by termitophilous ants. *Oecologia*, 80, 145–147.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O. (2009). *The Super-Organism: The Beauty, Elegance, and Strangeness of Insect Societies*. W. W. Norton & Company, New York - London.

- Holt, J. & Greenslade, P. (1979). Ants (Hymenoptera: Formicidae) in mounds of *Amitermes laurensis* (Isoptera: Termitidae). *Journal of the Australian Entomological Society*, 18, 349–361.
- Holt, R. D. (1977). Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12, 197–229.
- Holt, R. D.; Grover, J. & Tilman, D. (1994). Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *The American Naturalist*, 144, 741.
- Holt, R. D. & Lawton, J. H. (1994). The ecological consequences of shared natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 25, 495–520.
- Howard, R. W. & Blomquist, G. (2005). Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology*, 50, 371–393.
- Howard, R. W.; McDaniel, C. A. & Blomquist, G. (1980). Chemical mimicry as an integrating mechanism: cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. *Science*, 210, 431–433.
- Howard, R. W.; Thorne, B. L.; Levings, S. C. & McDaniel, C. A. (1988). Cuticular hydrocarbons as chemotactic characters for *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) and *N. epharate* (Holmgren) (Isoptera: Termitidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 81, 395–399.
- Hughes, D. P.; Pierce, N. E. & Boomsma, J. J. (2008). Social insect symbionts: evolution in homeostatic fortresses. *Trends In Ecology & Evolution*, 23, 672–677.
- INMET (2010). *Instituto Nacional de Meteorologia*. (accessed 16 March 2010).  
URL <http://www.inmet.gov.br/html/clima.php>
- Jacobson, H. R.; Kistner, D. H. & Pasteels, J. M. (1986). Generic revision, phylogenetic classification, and phylogeny of the termitophilous Tribe Corotocini (Coleoptera, Staphylinidae). *Sociobiology*, 12, 1–245.

- Japiassu, R. (2010). *Efeito do regime de queima sobre a fauna associada a cupinzeiros no Distrito Federal*. Master's thesis, Universidade de Brasília.
- Joseph, G. S.; Cumming, G. S.; Cumming, D. H. M.; Mahlangu, Z.; Altwegg, R. & Seymour, C. L. (2011). Large termitaria act as refugia for tall trees, deadwood and cavity-using birds in a miombo woodland. *Landscape Ecology*, 26, 439–448.
- Kaib, M.; Brandl, R. & Bagine, R. K. N. (1991). Cuticular hydrocarbon profiles - a valuable tool in termite taxonomy. *Naturwissenschaften*, 78, 176–179.
- Kaib, M.; Jmhasly, P.; Wilfert, L.; Durka, W.; Franke, S.; Francke, W.; Leuthold, R. H. & Brandl, R. (2004). Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. *Journal of Chemical Ecology*, 30, 365–385.
- Kanao, T.; Maruyama, M. & Sakchoowong, W. (2010). Two new species of Aleocharinae (Coleoptera, Staphylinidae) found in fungus gardens of *Odontotermes* termites (Isoptera, Termitidae, Macrotermitinae) in Khao Yai National Park, Thailand. *ZooKeys*, 49, 77–86.
- Kistner, D. H. (1968a). Revision of the African Species of the Termitophilous Tribe Corotocini (Coleoptera: Staphylinidae). I. A New Genus and Species from Ovamboland and Its Zoogeographic Significance. *Journal of the New York Entomological Society*, 76, 213–221.
- Kistner, D. H. (1968b). Revision of the African species of the termitophilous tribe Corotocini (Coleoptera, Staphylinidae) II. The genera *Termitomimus* Tragarth and *Nasutimimus* new genus and their relationships. *The Coleopterists' Bulletin*, 22, 65–93.
- Kistner, D. H. (1969). The biology of termitophiles. In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weesner, F.), Academic Press, New York and London, vol. I, chap. XVII. pp. 525–557.
- Kistner, D. H. (1970a). Australian Termitophiles Associated with *Microcerotermes* (Isoptera: Amitermitinae). I A new subtribe, genus, and species (Coleoptera, Staphylinidae) with notes on their behavior. *Pacific Insects*, 12, 9–15.



- Kistner, D. H. (1970b). A new Genus and Species of Termitophilous Staphylinidae (Coleoptera) Associated with *Termes* in Australia. *Pacific Insects*, 12, 17–20.
- Kistner, D. H. (1970c). A new Genus, Species, and Subtribe of Termitophilous Staphylinidae from Australia (Coleoptera) - with a description of its Glands. *Pacific Insects*, 12, 499–506.
- Kistner, D. H. (1970d). New termitophilous Staphylinidae (Coleoptera) from Hodotermitidae (Isoptera) nests. *Journal of the New York Entomological Society*, 78, 2–16.
- Kistner, D. H. (1973). The Termitophiles Staphylinidae Associated with *Grallatotermes* in Africa; Their Taxonomy, Behavior, and a Survey of Their Glands of External Secretion. *Annals of the Entomological Society America*, 66, 197–222.
- Kistner, D. H. (1975). A new species of the termitophilous tribe Skatitoxenini with notes on its interactions with its host Termites. *Cimbebasia (A)*, 4, 99–114.
- Kistner, D. H. (1979). Social and evolutionary significance of social insect symbionts. In: *Social Insects* (ed. Hermann, H. R.), Academic Press, New York, vol. I. pp. 339–413.
- Kistner, D. H. (1982). The social insect's bestiary. In: *Social Insects*, Academic Press, vol. III, chap. XVII. pp. 1–244.
- Kistner, D. H. (1990). The integration of foreign insects into termite societies or why do termites tolerate foreign insects in their societies. *Sociobiology*, 17, 191–215.
- Kistner, D. H. & Pasteels, J. M. (1970a). Revision of the Termitophilous Tribe Pseudoperinthini (Coleoptera: Staphylinidae) - with a discussion of some integumentary glands and the relationships of termitophiles and their hosts. *Pacific Insects*, 12, 67–84.
- Kistner, D. H. & Pasteels, J. M. (1970b). Taxonomic Revision of the Termitophilous Subtribe Coptotermoeiina (Coleoptera: Staphylinidae) - with a description

- of some integumentary glands and a numerical analyses of their relationships. *Pacific Insects*, 12, 85–115.
- Koblick, T. A. & Kistner, D. H. (1965). A Revision of th Species of the Genus *Myrmecchusa* from Tropical Africa with Noles on Their Behavior and Their Relationship to the Pygostenini (Coleoptera:Staphylinidae). *Annals of the Entomological Society Amererica*, 58, 28–44.
- Korb, J. (2011). *Termite mound architecture, from function to construction*, Springer, London, chap. 13. pp. 349–374.
- Kottek, M.; Grieser, J.; Beck, C.; Rudolf, B. & Rubel, F. (2006). World map of the Kopen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15, 259–263.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1996). *Introdução a Ecologia Comportamental*. Atheneu, São Paulo.
- Kronland, W. J. (2007). Nest usurpation by Red-headed Woodpeckers in Southeastern Montana. *The Wilson Journal of Ornithology*, 119, 486–489.
- Lambardi, D.; Dani, F. R.; Turillazzi, S. & Boomsma, J. J. (2007). Chemical mimicry in an incipient leaf-cutting ant social parasite. *Behavioral Ecology And Sociobiology*, 61, 843–851.
- Lamon, B. & Topoff, H. (1985). Social Facilitation of Eclosion in the Fire Ant, *Solenopsis invicta*. *Developmental Psychobiology*, 18(5), 367–374.
- Lenoir, A.; D’Ettorre, P.; Errard, C. & Hefetz, A. (2001). Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annual Review of Entomology*, 46, 573–599.
- Lenz, M. & Williams, E. (1980). Influence of container, matrix volume and group size and feeding activity in species of *Coptotermes* and *Nasutitermes* (isoptera: Rhinotermitidae, termitidae). *Material und Organismen*, 15, 25–46.

- Lepage, M. & Darlington, J. P. E. C. (2000). *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*, Kluwer Academic, chap. Population dynamics of termites. pp. 333–361.
- Liang, D. & Silverman, J. (2000). "you are what you eat": Diet modifies cuticular hydrocarbons and nestmate recognition in the argentine ant, *Linepithema humile*. *Naturwissenschaften*, 87, 412–416.
- Lockey, K. H. (1976). Cuticular hydrocarbons of *Locusta*, *Schistocerca*, and *Periplaneta*, and their role in waterproofing. *Insect Biochemistry*, 6, 457–472.
- Lockey, K. H. (1991). Insect hydrocarbon classes: Implications for chemotaxonomy. *Insect Biochemistry*, 21, 91–97.
- Logan, M. (2010). *Biostatistical design and analysis using R: a practical guide*. Wiley-Blackwell, Garsington Road, Oxford.
- Lorenzi, M. C. & Bagnères, A. G. (2002). Concealing identity and mimicking hosts: a dual chemical strategy for a single parasite? (*Polistes atrimandibularis*, Hymenoptera: Vespidae). *Parasitology*, 125, 507–512.
- MacArthur, R. & Wilson, E. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Magurran, A. E. (2005). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing Ltd.
- Malin, R. G. & Kistner, D. H. (1970). Behavioral and Anatomical Studies on Adults of *Termtophilomyia* an *Termitosagma* (Diptera: Phoridae). *Annals of the Entomological Society America*, 63, 1370–1382.
- Marins, A. & DeSouza, O. (2008). Nestmate Recognition en *Cornitermes cumulans* Termites (Insecta: Isoptera). *Sociobiology*, 51, 255–263.
- Marten, A.; Kaib, M. & Brandl, R. (2009). Cuticular hydrocarbon phenotypes do not indicate cryptic species in fungus-growing termites (isoptera: Macrotermitinae). *Journal Of Chemical Ecology*, 35, 572–579.

- Martius, C. & Ribeiro, J. A. (1997). Colony population and biomass in nests of the Amazonian forest termite *Anoplotermes banksi* Emerson (Isoptera, Termitidae). *Stud Neotrop Fauna Environ*, 31, 82–86.
- Mathews (1977). *Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, RJ.
- Matsuura, K. & Nishida, T. (2001). Colony fusion in a termite: What makes the society open? *Insectes Sociaux*, 48, 378–383.
- McIver, J. D. & Stonedahl, G. (1993). Myrmecomorphy: Morphological and Behavioral Mimicry of ants. *Annual Review of Entomology*, 38, 351–379.
- Mills, S. C. & Reynolds, J. D. (2002). Host species preferences by bitterling, *Rhodeus sericeus*, spawning in freshwater mussels and consequences for offspring survival. *Animal Behaviour*, 63, 1029–1036.
- Miramontes, O. & DeSouza, O. (1996). The nonlinear dynamics of survival and social facilitation in termites. *Journal of Theoretical Biology*, 181, 373–380.
- Moura, E.; Vasconcellos, A.; Araújo, V. & Bandeira, A. (2006). Seasonality on foraging behaviour of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Insectes Sociaux*, 53, 472–479.
- Nelson, L. J.; Cool, L. G.; Solek, C. W. & Haverty, M. I. (2008). Cuticular hydrocarbons and soldier defense secretions of *Reticulitermes* in Southern California: A critical analysis of the taxonomy of the genus in North America. *Journal of Chemical Ecology*, 34, 1452–1475.
- Neves, F. S.; Oliveira, V. H. F.; do Espírito-Santo, M. M.; de Mello, F. Z. V.; Louzada, J.; Sanchez-Azofeifa, A. & Fernandes, G. W. (2010). Successional and Seasonal Changes in a Community of Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a Brazilian Tropical Dry Forest. *Natureza & Conservação*, 8, 160–164.
- Noirot, C. (1970). The nests of termites. In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weesner, F.), Academic Press, New York and London, vol. II, chap. III. pp. 73–125.

- Noirot, C. & Darlington, J. P. E. C. (2000). *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*, Kluwer Academic, chap. Termite Nest: Architecture, Regulation and Defence. pp. 121–139.
- Nunes, T.; Mateus, S.; Turatti, I.; Morgan, E. & Zucchi, R. (2011). Nestmate recognition in the stingless bee *Frieseomelitta varia* (hymenoptera, apidae, meliponini): Sources of chemical signals. *Animal Behaviour*, 81, 463–467.
- Ortolani, I.; Turillazzi, S. & Cervo, R. (2008). Spring usurpation restlessness: A wasp social parasite adapts its seasonal activity to the host cycle. *Ethology*, 114, 782–788.
- Otis, G. W.; Locke, B.; McKenzie, N. G.; Cheung, D.; MacLeod, E.; Careless, P. & Kwoon, A. (2006). Local Enhancement in Mud-Puddling Swallowtail Butterflies (*Battus philenor* and *Papilio glaucus*). *Journal of Insect Behavior*, 19(6), 685–698.
- O’Hara, R. B. & Kotze, D. J. (2010). Do not log-transform count data. *Methods in Ecology & Evolution*, 1, 118–122.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100, 66–75.
- Pasteels, J. M. (1968). Les aleocharinae des genres *Termitopullus* (coleoptera), *Catalina* (termitonannini, perinthina), *Termitusa* (termitohospitini, termitusina). *Insectes Sociaux*, 16, 1–26.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703–718.
- R Development Core Team (2012). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.  
URL <http://www.R-project.org>
- Redford, K. (1984a). Mammalian predation on termites: test with the burrowing mouse *Oxymycterus robertii* and its prey. *Oecologia*, 65, 145–152.

- Redford, K. (1984b). The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica*, 16, 112–119.
- Redford, K. H. (1985). Ema's National Park and the plight of the Brazilian cerrados. *Oryx*, 19, 210–214.
- Redford, K. H. (1987). Ants and termites as food: patterns of mammalian myrmecophagy. In: *Current Mammalogy* (ed. Genoways, H. H.), Plenum Press, New York, vol. 1. p. 349–399.
- Resh, V. H. & Cardé, R. T., eds. (2003). *Encyclopedia of insects*. Academic Press.
- Rettenmeyer, C. W. (1970). Insect mimicry. *Annual Review of Entomology*, 15, 43–74.
- Rettenmeyer, C. W.; Rettenmeyer, M. E.; Joseph, J. & Berghoff, S. M. (2011). The largest animal association centered on one species: the army ant *Eciton burchellii* and its more than 300 associates. *Insectes Sociaux*, 58, 281–292.
- Robinson, M. H. (1981). A stick is a stick and not worth eating: on the definition of mimicry. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16, 15–20.
- Rodrigues, A. L.; Arteni, N. S.; Abel, C.; Zylbersztejn, D.; Chazan, R.; Viola, G.; Xavier, L.; Achaval, M. & Netto, C. A. (2004). Tactile stimulation and maternal separation prevent hippocampal damage in rats submitted to neonatal hypoxia-ischemia. *Brain Research*, 1002, 94–99.
- Roisin, Y. (2000). Diversity and evolution of caste patterns. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology* (eds. Abe, T.; Bignell, D. E. & Higashi, M.), Kluwer Academic, Netherlands, chap. 5. pp. 95–119.
- Rosa, C. S. (2008). *Interações entre cupins (Insecta: Isoptera) e termitófilos*. Master's thesis, Universidade Federal de Vicosa.
- Rosa, C. S. & DeSouza, O. (2011). Spiders, Ants And An Amazonian Myrmecophyte: A Tale Of Trophic Cascades. *Sociobiology*, 58, 403–418.

- Rosa, C. S.; Marins, A. & DeSouza, O. (2008). Interactions Between Beetle Larvae and Their Termite Hosts (Coleoptera; Isoptera, Nasutitermitinae). *Sociobiology*, 51, 191–197.
- Ruxton, G. D.; Lee, J. & Hansell, M. H. (2001). Wasps enter and leave their nest at regular intervals. *Insectes Sociaux*, 48, 363–365.
- Sands, W. A. & Lamb, R. W. (1975). Systematic position of *Kaudernitermes* gen. n. (isoptera-termitidae, nasutitermitinae) and its relevance to host relationships of termitophilous staphylinid beetles. *Journal of Entomology Series B - Taxonomy & Systematics*, 44, 189–200.
- Scheffrahn, R. H.; Krecek, J.; Szalanski, A. L. & Austin, J. W. (2005). Synonymy of neotropical arboreal termites *Nasutitermes corniger* and *N. costalis* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), with evidence from morphology, genetics, and biogeography. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 98, 273–281.
- Schmitz, O.; Krivan, V. & Ovadia, O. (2004). Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters*, 7, 153–163.
- Schönrogge, K.; Wardlaw, J.; Peters, A.; Everett, S.; Thomas, J. & Elmes, G. (2004). Changes in chemical signature and host specificity from larval retrieval to full social integration in the myrmecophilous butterfly *Maculinea rebeli*. *Journal of Chemical Ecology*, 30, 91–107.
- Schönrogge, K.; Napper, E.; Birkett, M.; Woodcock, C.; Pickett, J. & Thomas, J. (2008). Host recognition by the specialist hoverfly *Microdon mutabilis*, a social parasite of the ant *Formica lemni*. *Journal of Chemical Ecology*, 34, 168–178.
- Seevers, C. H. (1941). New termitophilous Diptera from the Neotropics. *Fieldiana Zoology*, 24, 175–193.
- Seevers, C. H. (1946). New Aleocharine Beetles from Central and South American Termite Nest (Staphylinidae). *Rev. Entomol.*, 17, 247–265.
- Seevers, C. H. (1957). A monograph on the termitophilous Staphylinidae (Coleoptera). *Fieldiana Zoology*, 40, 1–334.

- Setz, E. Z. F.; Enzweiler, J.; Solferini, V. N.; Amêndo, M. P. & Berton, R. S. (1999). Geophagy in the golden-faced saki monkey (*Pithecia pithecia chrysocephala*) in the Central Amazon. *Journal of Zoology (London)*, 243, 91–103.
- Sheppe, W. (1970). Invertebrate predation on termite of the African savanna. *Insectes Sociaux*, 17, 205–218.
- Singer, T. L. (1998). Roles of Hydrocarbons in the Recognition Systems of Insects. *American Zoologist*, 38, 394–405.
- Singh, U. R. & Singh, S. J. (1981). Temperature and humidity relations of termites. *Pedobiologia*, 21, 211–216.
- Solodovnikov, A. Y. (2006). Adult and larval descriptions of a new termitophilous genus of the tribe Staphylinini with two species from South America (Coleoptera: Staphylinidae). *Proc. Russ. Entomol. Soc.*, 77, 274–283.
- Stoeffler, M.; Tolasch, T. & Steidle, J. (2011). Three beetles-three concepts. different defensive strategies of congeneric myrmecophilous beetles. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, Inpress, 1–9.
- Thomas, J.; Schönrogge, K. & Elmes, G. (2005). Specializations and host associations of social parasites of ants. In: *Insect Evolutionary Ecology* (eds. Fellowes, M.; Holloway, G. & Rolff, J.), Royal Entomological Society, chap. 17. pp. 475–514.
- Thomas, J. A. & Settele, J. (2004). Butterfly mimics of ants. *Nature*, 432, 283–284.
- Thorne, B. (1982). Termite-termite interactions: workers as an agonistic caste. *Psyche*, 89, 133–150.
- Traniello, J. F. A. & Leuthold, R. H. (2002). Behavior and ecology of foraging in termites. In: *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology* (eds. Abe, T.; Bignell, D. E. & Higashi, M.), Kluwer Academic, Dordrecht, Netherlands, chap. 7. pp. 141–168.



- Tsuneoka, Y. (2008). Host colony usurpation by the queen of the Japanese pirate ant, *Polyergus samurai* (Hymenoptera : Formicidae). *Journal of Ethology*, 26, 243–247.
- Turillazzi, S.; Sledge, M. F.; Dani, F. R.; Cervo, R.; Massolo, A. & Fondelli, L. (2000). Social Hackers: Interaction in the Host Chemical Recognition System by a Paper Wasp Social Parasite. *Naturwissenschaften*, 87, 172–176.
- Van den Berg, A. & Dippenaar-Schoeman, A. S. (1991). Ground living spiders from an area where the harvest termite *Hodotermes mossambicus* occurs in south Africa. *Phytophylactica*, 23, 247–253.
- Vander Meer, R. K. & Wojcik, D. P. (1982). Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science*, 218, 806–808.
- Vander Zanden, M. J.; Shuter, B. J.; Lester, N. P. & Rasmussen, J. B. (2000). Within- and among-population variation in the trophic position of a pelagic predator, lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 725–731.
- Vanderklift, M. A. & Ponsard, S. (2003). Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136, 169–182.
- Vasconcellos, A.; Araújo, V. F. P.; Moura, F. M. S. & Bandeira, A. G. (2007). Biomass and Population Structure of *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri) (Isoptera: Termitidae) in the Dry Forest of Caatinga, Northeastern Brazil. *Neotropical Entomology*, 36, 693–698.
- Vauchot, B.; Provost, E.; Bagnères, A. G. & Clement, J. L. (1996). Regulation of the chemical signatures of two termite species, *Reticulitermes santonensis* and *Reticulitermes lucifugus grassei*, living in mixed experimental colonies. *Journal of Insect Physiology*, 42, 309–321.
- Šobotník, J.; Hanus, R. & Roisin, Y. (2008). Agonistic behavior of the termite *Prorhinotermes canalifrons* (Isoptera : Rhinotermitidae) . *Journal of Insect Behavior*, 21, 521–534.

- Šobotník, J.; Jirosová, A. & Hanus, R. (2010). Chemical warfare in termite. *Journal of Insect Physiology*, 56, 1012–1021.
- Watson, J. A. L. (1973). *Austrospirachtha mimetes*, A New Termitophilous Co-rotocine From Northern Australia (Coleoptera: Staphylinidae). *Journal of the Australian Entomological Society*, 12, 307–310.
- Werner, E. E. & Peacor, S. D. (2003). A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*, 84, 1083–1100.
- Wesolowska, W. & Haddad, C. R. (2002). A new termitivorous jumping spider from South Africa (Araneae Salticidae). *Tropical Zoology*, 15, 197–207.
- Wilson, E. O. (1971). *The Insect Societies*. Harvard: Belknap Press.
- Zajonc, R. (1965). Social facilitation. *Science*, 149, 269–274.