

ALESSANDRA MARINS

**FATORES QUE PROPICIAM A COABITAÇÃO DE CUPINZEIROS
POR DIFERENTES ESPÉCIES DE CUPINS**

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

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2012

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

T

M339f
2012

Marins, Alessandra, 1979-

Fatores que propiciam a coabitação de cupinzeiros por diferentes espécies de cupins / Alessandra Marins. – Viçosa, MG, 2012.

ix, 72f. : il. ; 29cm.

Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Referências bibliográficas: f. 68-72

1. Térmita - Ecologia. 2. Térmita - Populações.
3. *Nasutitermes*. 4. *Constrictotermes cyphergaster*.
5. *Velocitermes heteropterus*. I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22. ed. 595.736

ALESSANDRA MARINS

**FATORES QUE PROPICIAM A COABITAÇÃO DE CUPINZEIROS
POR DIFERENTES ESPÉCIES DE CUPINS**

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

APROVADA: 27 de fevereiro de 2012.

Karla Suemy Clemente
Yotoko

Júlio Neil Cassa Louzada

Danival José de Souza

Simon Luke Elliot

Og Francisco Fonseca de Souza
(Orientador)

DEDICATÓRIA

Aos meus pedaços por aí: Mãe, Pai e Irmã

AGRADECIMENTOS

O começo de tudo é sempre na família. Obrigada pelo apoio, carinho, amor constante e incondicional. À Jussara, Marcelo, Natacha que tornaram minha busca possível. À minha família em Porto Alegre, obrigada por aceitarem minha ausência e falta de notícias. Às amigas de Viçosa, Clarisse, Dani, Fê, Juliana e Natália pelas conversas animadas e distrações de todos os tipos; e às distantes, Ângela e Maria. À minha família por escolha, Eloá por acreditar em mim mesmo quando eu não acreditava e Fiona por me acalmar com suas gatises.

Aos professores e pesquisadores que contribuíram com a minha formação com conversas, idéias, sugestões de artigos, viagens, correções, participações nas bancas de qualificação e de tese, e etc.: Ricardo Campos, Eraldo Lima, Angelo Pallini, Zhé Henrique, Karla Yotoko, Carlos Sperber, Flávia Maria, Carlos Schaefer, Sam Elliot, Danival de Souza, e Júlio Louzada. Muito obrigada por disporem do seu tempo para me ajudar. Aos colegas de laboratório, Ana, Dani, Fernanda, Teresa, Paulo, Cassiano e Vinícius, pelas conversas, sugestões, críticas e distrações; e pelas horas que passamos juntos revendo prévias, idéias e textos. Em especial à Dani, Paulo e Cassiano pelos trabalhos de campo e pós-campo em conjunto, e ao Paulo pelas correções, sugestões e incentivo na reta final. Ao professor Og DeSouza, pelos ensinamentos, trocas de idéias e não desistir de me ensinar como escrever sobre ciência.

Às instituições financiadoras que tornaram possível a realização desse trabalho, FAPEMIG, CNPq e Capes. À Embrapa Sete Lagoas - MG pelo apoio e logística em campo. À UFV e departamento de entomologia em especial à D. Paula, Míriam e Sylvania, por ajudar em resolver todas as burocracias, carimbos, ofícios e etc. Aos taxonomistas Reginaldo Constantino, Danilo, Eliana Canello e Maurício Rocha, pelas identificações dos cupins. E aos programadores e estatísticos que desenvolveram os programas utilizados nessa tese.

SUMÁRIO

Lista de Figuras	vi
Lista de Tabelas	vii
Resumo	viii
Abstract	x
1 Introdução Geral	1
1.1 Apresentação	2
2 Coabitação de cupins dentro de cupinzeiros: uma revisão	3
2.1 Introdução	4
2.2 Material e Métodos	6
2.3 Resultados	6
2.4 Distribuição hospedeiro-invasor	8
2.5 Possível rota envolvida no estabelecimento de colônias invasoras	10
2.5.1 Aplicabilidade	10
2.5.2 Sequência de eventos	11
2.6 Conclusão	14
2.7 Anexo	15
3 Termite builder species may control termite invader richness inside their mounds.	23
3.1 Abstract	24
3.2 Introduction	25
3.3 Materials and Methods	26
3.3.1 Definitions of Terms	26
3.3.2 Study area	26
3.3.3 Field sampling	27
3.3.3.1 Mound size	27
3.3.3.2 Builder species	28
3.3.3.3 Species richness	28
3.3.4 Statistical Analysis	29
3.4 Results	30
3.5 Discussion	31
3.6 Acknowledgments	34
3.7 Appendix	34
3.7.1 Análises estatísticas detalhadas	34
4 Evidências contra a regra de Emery nos cupins (Isoptera): uma análise do gene citocromo oxidase subunidade II	47
4.1 Resumo	48
4.2 Introdução	49
4.3 Material & Métodos	50
4.3.1 Espécies hospedeiras	51

4.3.2	Espécies invasoras	51
4.3.3	Espécies potenciais invasoras	51
4.3.4	Meta-análise	51
4.3.5	Espécies e sequência gênica	52
4.3.6	Distância genética entre os pares de espécies	52
4.3.7	Análise estatística	54
4.4	Resultados	55
4.5	Discussão	57
4.6	Apêndice	60
4.6.1	Análises estatísticas detalhadas	60
5	Considerações finais	65
6	Referências Bibliográficas	67

LISTA DE FIGURAS

	Página	
2.1	Frequência de espécies de cupins hospedeiras, i.e. que podem ter seus cupinzeiros ativos invadidos por outras espécies de cupins. Número de espécies invasoras: quantas espécies invasoras cada espécie hospedeira já teve registrada.	8
2.2	Frequência de espécies de cupins que podem invadir cupinzeiros construídos por outras espécies de cupins, mesmo com a espécie construtora ativa no cupinzeiro. Número de espécies hospedeiras: em quantas espécies construtoras (hospedeiras) cada espécie invasora já foi registrada. .	9
3.1	Mound size estimation in field collection: P stands for cylinder perimeter and h its height.	28
3.2	Effects of mound size ($\chi^2_{18} = 17.847, p = 0.002$) and the mound termite builder ($\chi^2_{17} = 23.103, p = 0.02$) on the richness of termitophilous termite species occupying mounds in savanna-like ecosystems of Southeastern and Northern Brazil (Cerrado and Amazonia biomes, respectively). Each dot is a mound built by <i>Velocitermes heteropterus</i> (triangles and solid line), <i>Constrictotermes cyphergaster</i> or <i>Nasutitermes</i> cf. <i>ephratae</i> (circles and dashed line).	33
4.1	Distância genética entre cada par de espécies e sua probabilidade de serem coabitantes. Cada ponto é um par de espécie (uma invasora e uma hospedeira); pares com um invasor obrigatório são representados com triângulos pretos, e pares com um invasor facultativo são representados com círculos vazados. $\chi^2 = 119.99, p = 0.73$	57

LISTA DE TABELAS

	Página
3.1 Termite species (builder and termitophilous cohabitants) collected from mounds in savanna-like ecosystems in Southeastern and Northern Brazil (Cerrado and Amazonia biomes, respectively).	31
3.2 Analysis of deviance to test whether locality, builder species, and mound volumes affect the richness of termitophilous termite species within mounds using generalized linear modeling under Poisson error distribution. Values marked with * are statistically significant at $P < 0.05$	32
4.1 Espécies de cupins, suas respectivas famílias e subfamílias, com os registros de coabitação com outra espécie de cupim. O número de registro no GenBank se refere a identidade da sequência de citocromo oxidase subunidade II no banco de dados.	53
4.2 Espécies de cupins, hospedeiras e invasoras, separadas pela distribuição geográfica. “C”: Par de espécies que foram registrados como hospedeiro e invasor em um mesmo cupinzeiro; “NC”: Pares de espécies que poderiam ter sido encontrados no mesmo ninho, mas não foram (espécies invasoras que possuem a capacidade biológica de se estabelecerem dentro de cupinzeiros ativos de outras espécies e possuem capacidade de co-ocorrer com a hospedeira, mas não foram registradas nos seus cupinzeiros). Espécies invasoras que não constroem seus próprios ninhos estão sinalizadas com um asterisco “*”. Abreviação das espécies: <i>Con. cyph.</i> = <i>Constrictotermes cyphergaster</i> , <i>Cor. bequ.</i> = <i>Cornitermes bequaerti</i> , <i>Cor. cumu.</i> = <i>Cornitermes cumulans</i> , <i>Ast. quie.</i> = <i>Astalotermes quietus</i> , <i>Cep. rect.</i> = <i>Cephalotermes rectangularis</i> , <i>Cub. fung.</i> = <i>Cubitermes fungifaber</i> , <i>Pro. arbo.</i> = <i>Procubitermes arborecola</i> , <i>Tho. macr.</i> = <i>Thoracotermes macrothorax</i>	56

RESUMO

MARINS, Alessandra, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro, 2012. **Fatores que propiciam a coabitação de cupinzeiros por diferentes espécies de cupins.** Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Coorientadores: Eraldo Rodrigues de Lima e José Henrique Schoereder.

Os ninhos construídos por insetos eussociais são frequentemente invadidos por espécies oportunistas. Muitas das espécies invasoras também são eussociais, no entanto em vez de construírem seus próprios ninhos, as invasoras usufruem de estruturas já construídas. Os ninhos construídos por cupins (cupinzeiros) são frequentemente invadidos por outras espécies de cupins. Os registros publicados dessas associações são relativamente abundantes, entretanto, a última revisão no assunto foi publicada por Grassé em 1986. Tendo em vista essa lacuna no estudo das invasões de cupinzeiros, o objetivo dessa tese foi: reunir e organizar as informações fragmentadas; e levantar em dois estudos de caso hipóteses para explicar quais fatores propiciam a invasão de cupinzeiros. Para a revisão realizamos: (i) uma compilação de diversos trabalhos sobre o assunto; (ii) verificação de possíveis padrões observados para a ordem Isoptera; e (iii) propomos uma rota de estabelecimento para colônias potenciais invasoras de ninho esse trabalho está apresentado sob a forma de artigo no primeiro capítulo da tese. Os estudos de casos também estão apresentados como artigos nos capítulos 2 e 3 onde foram levantadas as seguintes hipóteses: espécies construtoras podem afetar o número de espécies invasoras em seus ninhos; e a proximidade filogenética entre a espécie invasora e a construtora pode propiciar a associação de coabitação entre as duas espécies. A análise da revisão bibliográfica revelou que as associações são mais generalistas por parte das construtoras e mais especialistas por parte das invasoras. Além disso, as espécies construtoras que têm seus ninhos mais facilmente invadidos são as que oferecem uma grande variedade de recursos de nidificação ou alimentares. As espécies que são mais invasoras são as que podem encontrar seu alimento dentro dos cupinzeiros de outras espécies, possuem uma grande amplitude alimentar e podem entrar no cupinzeiro sem serem expulsos pelo construtor. Vimos também que espécies construtoras podem exercer alguma influência na riqueza de coabitantes de seus ninhos, não apenas pelos fatores físicos da construção do ninho. Propomos que essa influência pode ocorrer em função de algumas espécies hospedeiras também serem invasoras de cupinzeiros alheios, o que pode afetar na forma com que essa espécie interage com seus coabitantes quando ela é hospedeira. Além disso, a proximidade filogenética entre espécies invasoras e a construtora do cupinzeiro não afeta a chance das espécies coabitarem o mesmo cupinzeiro. Ou seja, não encontramos

evidências de que a regra de Emery se aplique aos cupins amostrados nesse trabalho. Também propomos que é possível que os cupins invasores que têm maior vantagem adaptativa são aqueles que não infligem custos ao construtor do cupinzeiro.

ABSTRACT

MARINS, Alessandra, D. Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2012. **Factors that enhance termite cohabitation inside termite mounds.** Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-advisers: Eraldo Rodrigues de Lima and José Henrique Schoereder.

The nests built by eusocial insects are often exploited by opportunistic species. Many invader species are also eusocial, but rather than build their own nests, those species prefer to live inside structures built by other species. The nests built by termites (mounds), are often invaded by other termites species. The available records of these associations are relatively abundant; however, the very last review on the subject was published in 1986 by Grasse. Given this gap in the study of termite invasions, in this thesis we aim to: collect and organize the scattered information, and hypothesize in two case studies factors that may enhance termite invasion in termite mounds. For the review, we conducted: (i) a compilation of several papers on the subject, (ii) verification of possible patterns observed for the order Isoptera, and (iii) propose an establishment route for potential invader colonies; this study is presented as an article in chapter I of this thesis. The case studies are also presented as articles where the following questions were pursued: builder species can affect the number of invasive species in their nests? And the phylogenetic relatedness between invader species and host species can increase the likelihood for cohabitation between the two species? The analysis of the literature review revealed that the associations are more generically for host species and more specialists from invader species. In addition, host species that have their nests invaded more easily are those that offer a wide variety of nesting environment or food resources. The species that are more likely to be invaders are those that can find their food in mounds of other species, have great resource range and can sneak into the mound without being expelled by host individuals. We also verified that builder species can exert some influence on invaders richness of their mounds, not only through mounds physical factors. We propose that this influence may occur due to the existence of host species that are also invader species, which can affect how that this species interacts with their invaders when they are hosts. Moreover, the phylogenetic relatedness between invader and host species does not affect the likelihood of these species to cohabit in the same mound. That is, we found no evidence that Emery's rule applies to the termite species sampled in this study. We also propose that it is possible that termite invaders that have greater adaptive advantage are those that do not inflict costs to the builder of the mound.

Capítulo **1**

Introdução Geral

1.1 Apresentação

O objetivo desta tese foi analisar os principais fatores envolvidos na coabitação de diferentes espécies de cupins dentro de um mesmo cupinzeiro. Para isso, realizamos uma revisão na literatura disponível sobre o assunto e propomos hipóteses a fim
5 de verificar que fatores podem propiciar a coexistência entre a espécie de cupim construtora do ninho e as espécies coabitantes.

Esta tese foi dividida em 6 capítulos, sendo este o capítulo 1. O capítulo 2 apresenta uma revisão de literatura que visa proporcionar ao leitor um maior entendimento do estudo desenvolvido, além de apresentar uma compilação dos registros de
10 coabitação de cupinzeiros por diferentes espécies. Para isso, foi feita uma abordagem teórica sobre o comportamento de nidificação encontrado em insetos e em especial nos cupins e suas implicações para as associações do grupo. Também foi proposta uma sequência de como ocorre o estabelecimento de uma colônia invasora dentro de um cupinzeiro previamente estabelecido. Além de propormos possibilidades para
15 estudos futuros.

Nos capítulos subsequentes 3 e 4 são desenvolvidos estudos de casos onde apresentamos hipóteses elaboradas para o desenvolvimento desta tese. O capítulo 3 testamos a hipótese de que, além do tamanho do cupinzeiro, a identidade do construtor também é importante na determinação de quantas espécies podem colonizar
20 um cupinzeiro. No capítulo 4 investigamos se o parentesco entre a espécie invasora e a construtora pode propiciar a associação de coabitação entre as duas espécies. Vimos nesse trabalho que esse parentesco não afeta a chance das espécies coabitarem o mesmo cupinzeiro. Por fim, no capítulo 5 sintetizamos os principais resultados obtidos, e no capítulo 6 detalhamos as referências bibliográficas utilizadas ao longo
25 dessa tese.

Capítulo **2**

Coabitação de cupins dentro de
cupinzeiros: uma revisão

2.1 Introdução

O comportamento de viver em ninhos é uma característica observada em uma grande variedade de animais (Hansell, 2007) e é uma característica chave para o desenvolvimento da socialidade (Wilson, 2008). Dentro de ninhos, os indivíduos
5 de uma mesma espécie podem encontrar proteção das adversidades ambientais, dos predadores e local para armazenar alimentos. No entanto, as vantagens providas pelo ninho não são direcionadas apenas aos indivíduos da colônia construtora, o que o torna um ambiente propício para ser invadido por outras espécies (Hansell, 1993). A invasão de ninhos é um evento largamente documentado e podemos encontrar
10 exemplos em ninhos de pássaros (Yom-Tov & Geffen, 2006), himenópteros (Wilson, 1971) e cupins (Grassé, 1986).

Um dos exemplos de coabitação de ninhos mais bem estudados são as coabitações dentro de ninhos das formigas. Os formigueiros podem ser invadidos por espécies de insetos como borboletas e dípteros (Thomas et al., 2005), e também por outras es-
15 pécies de formigas (Lenoir et al., 2001; Brandt et al., 2005a). Estudos sobre invasão de ninhos também são encontrados para as abelhas (Dronnet et al., 2005) e vespas (Bagnères et al., 1996). O comportamento das construtoras de ninhos e das espécies invasoras para os himenópteros pode ser verificado tanto no ambiente natural como no laboratório. Essa facilidade permitiu que fossem mensurados os custos e bene-
20 fícios para cada uma das espécies, o que permitiu elucidar muitos dos mecanismos envolvidos nessa coexistência. Como a aquisição de mimetismo químico (Bagnères et al., 1996), as novidades coevolutivas e estratégias evolutivamente estáveis (Brandt et al., 2005b; Nash et al., 2008)

Diferentemente das formigas, os cupins apresentam um comportamento críptico
25 e vivem dentro de ninhos com poucas aberturas óbvias para o exterior (Korb, 2011). Além disso, para muitas espécies de cupins, em especial para as construtoras de ninhos, não há relato de criação bem sucedida de colônias em laboratórios. Esses fatores dificultam o estudo das espécies envolvidas na coabitação e em função disso

o estudo da termitofilia (isto é, dos processos envolvidos na invasão de cupinzeiros) ainda permanece incipiente, quando comparado a estudos similares em outros insetos sociais. Dentro dos cupinzeiros podemos encontrar uma grande diversidade de organismos como morcegos (Dechmann et al., 2004), pássaros (Sanchez-Martinez & Renton, 2009), lagartos (Vitt et al., 2007), aracnídeos e outros artrópodes (De Visser et al., 2008; Costa et al., 2009). Entre os artrópodes destacam-se os insetos como Blatária, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera e Orthoptera (Grassé, 1986; Costa et al., 2009) (ver Rosa, 2008, para revisão). Além disso, existem diversas espécies de cupins que invadem ninhos construídos por outras espécies.

Nesse artigo focamos apenas na coabitação de diferentes espécies de cupins no mesmo cupinzeiro. A invasão dos cupinzeiros por várias espécies da ordem Isoptera é um fenômeno comumente observado. Em ninhos ativos de *Cornitermes cumulans* foram registradas até nove espécies de cupins invadindo o mesmo ninho (Costa, 2005). Além disso, Domingos & Gontijo (1996) encontraram 14 espécies de cupins em um único cupinzeiro. Nesse estudo, registrou-se que 38% dos cupinzeiros do cerrado de Sete Lagoas - MG haviam coabitantes, sendo que em 20% desses cupinzeiros, coabitavam três ou mais espécies. A coabitação de um mesmo ninho por várias espécies do grupo, como encontrado em *C. cumulans*, não é registrado para nenhum outro inseto social (Wilson, 1971). Existem diversos trabalhos publicados com registros de invasão de cupinzeiros por outras espécies de cupins, no entanto a última publicação com uma revisão no tema foi apresentada por Grassé (1986). Dessa maneira, o objetivo desse trabalho é realizar uma compilação no tema com uma análise crítica.

Nessa revisão iremos apresentar (i) uma compilação dos estudos com registros das invasões (ii) verificar os padrões na ocorrência de coabitação ao longo do grupo Isoptera; (iii) propor uma rota de como ocorre o estabelecimento de uma colônia invasora; e (iv) apontar possibilidades para estudos futuros.

2.2 Material e Métodos

A revisão bibliográfica dos artigos encontrados sobre coabitação de cupins em cupinzeiros foi realizada através da utilização das ferramentas de busca ISI Web of Science, Scopus e Scielo. O período de abrangência da busca foi de 1945 até 2011 no ISI Web of Science; de 1960 até 2011 no Scopus; e de 1935 no Scielo. Pesquisamos os termos: “termite” ou “Isoptera” ligados aos termos: “cohabitation”, “coexistence”, “inquilinism” e “termitophiles” e suas respectivas traduções para o português. Além desses artigos, também utilizamos livros específicos sobre biologia e ecologia de cupins, totalizando seis livros: Grassé (1986); Krishna & Weessner (1969, 1970); Mathews (1977); Abe et al. (2000); Bignell et al. (2011); duas teses de doutorado e uma de mestrado (Coles, 1980; Costa, 2005; Florencio, 2010). Dos trabalhos obtidos na revisão utilizamos apenas os que obedeceram aos seguintes critérios: (i) registros de invasão por espécies de cupins diferentes da espécie construtora do cupinzeiro e (ii) o cupim construtor identificado até o nível específico com sua colônia ativa dentro do cupinzeiro.

2.3 Resultados

A busca bibliográfica resultou em 191 artigos, 2 livros, 69 capítulos de livros, 2 teses e 1 dissertação, totalizando em 265 trabalhos. Após o refinamento dos trabalhos encontrados, contamos com 21 estudos que preencheram os critérios da revisão (Anexo: **A**). Nesses estudos encontramos que para pelo menos 50 espécies de cupins existem registros de coabitação em seus cupinzeiros. Essas espécies são construtoras de ninhos epígeos, subterrâneos ou arbóreos, que tiveram registros de outros cupins em seus cupinzeiros ativos, ou seja, a espécie construtora estava presente no cupinzeiro. Nesse trabalho designaremos essas espécies de *espécies hospedeiras*. Algumas espécies têm seus cupinzeiros invadidos por apenas uma espécie. Nos ninhos construídos por *Embiratermes festivellus*, por exemplo, apenas a espécie *Anoplotermes turricola* foi encontrada (Araujo, 1970). No entanto, para algumas espécies construtoras foram encontradas mais de 15 espécies invasoras embora não concomitantemente no mesmo cupinzeiro (Figura: **2.1**). Para as espécies neotropicais

Cornitermes silvestrii e *Cornitermes cumulans* por exemplo, já foram registradas mais de 30 espécies de cupins em seus cupinzeiros ativos (Anexo: **A**).

As espécies que foram encontradas com colônias estabelecidas dentro de cupinzeiros de outras espécies serão designadas de *espécies invasoras*. Após a pesquisa nos estudos selecionados contabilizamos 151 espécies invasoras. Algumas dessas espécies não são capazes de construir seus próprios ninhos, sendo consideradas como invasoras obrigatórias, pois são encontradas apenas dentro dos cupinzeiros de seus hospedeiros (Anexo: **A**). *Inquilinitermes microcerus* é uma espécie invasora obrigatória que possui apenas um hospedeiro, *Constrictotermes cyphergaster*, de maneira que só é encontrada dentro de cupinzeiros de seu hospedeiro (Mathews, 1977; Cunha et al., 2003). No entanto, existem invasoras obrigatórias que podem estar associadas a mais de um hospedeiro, *Nasutitermes kemneri* por exemplo, pode ser encontrado em cupinzeiros de *Armitermes cerradoensis*, *Cornitermes bequaerti*, *Cornitermes silvestrii* ou *Syntermes molestus* (Grassé, 1986; Mathews, 1977). Existem também espécies invasoras que podem construir ninhos epígeos, arborícolas e principalmente difusos no solo (Bouillon, 1970). Essas espécies são consideradas invasoras facultativas, pois podem viver em ninhos próprios ou dentro dos cupinzeiros dos hospedeiros. Algumas invasoras facultativas possuem apenas um hospedeiro, como *Neocapritermes parvus* que pode estar em ninho próprio ou associado com *Cornitermes cumulans* (Redford, 1984; Costa et al., 2009). Existem também invasoras facultativas com vários hospedeiros, como o caso de *Velocitermes heteropterus* que pode construir seu próprio ninho ou estar associado com *Armitermes cerradoensis*, *Cornitermes cumulans*, *Cornitermes silvestrii*, *Syntermes grandis* ou *Syntermes molestus* (Mathews, 1977; Redford, 1984; Cunha & Morais, 2010).

Com base nos dados que obtivemos nessa revisão podemos apenas afirmar que dentro da ordem Isoptera existem pelo menos 50 espécies hospedeiras e 151 espécies invasoras, no entanto, esse número possivelmente é maior pois não é possível obter um censo de todos os cupinzeiros existentes. Em função dessa incerteza podemos apenas afirmar que as espécies possuem no mínimo um dado número de associações. Ou seja, não sabemos se uma espécie hospedeira que se associa com uma invasora poderia apresentar mais associações se fosse mais amostrada, no entanto, podemos

afirmar que ela se associa com pelo menos uma espécie.

2.4 Distribuição hospedeiro-invasor

Podemos ver que a maioria das espécies possuem registros de associações com poucas espécies e a minoria com muitos. Esse padrão geral é o mesmo tanto para as espécies invasoras, quanto para as hospedeiras. No entanto, para as espécies hospedeiras metade das espécies (52%) se associa com uma ou duas espécies e o restante (48%) se associa com três ou mais espécies invasoras. Algumas construtoras de ninhos podem ser hospedeiras de mais de 30 espécies invasoras (Figura: 2.1 e Anexo: A). Para as espécies construtoras as associações podem apresentar uma certa flexibilidade, de maneira que cada espécie invadida possui em média uma gama de espécies com as quais ela pode se associar.

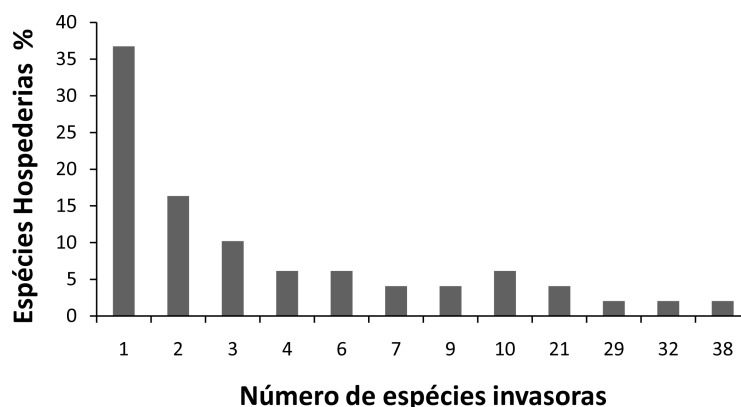


Figura 2.1: Frequência de espécies de cupins hospedeiras, i.e. que podem ter seus cupinzeiros ativos invadidos por outras espécies de cupins. Número de espécies invasoras: quantas espécies invasoras cada espécie hospedeira já teve registrada.

As espécies invasoras apresentam uma variação um pouco diferente, cerca de 85% delas se associam com uma ou duas espécies, e elas podem se associar com no máximo cinco espécies diferentes de construtores (Figura: 2.2). Esses dados indicam que as espécies invasoras possuem pouca flexibilidade de associações, ou seja, dificilmente uma espécie invasora se envolve em invasões com várias espécies hospedeiras.

Em função das diferenças de associações podemos propor que as associações das hospedeiras não possuem uma preferência direcionada a invasoras específicas. Além disso, as invasoras demonstram uma preferência mais estreita pelas suas hospedei-

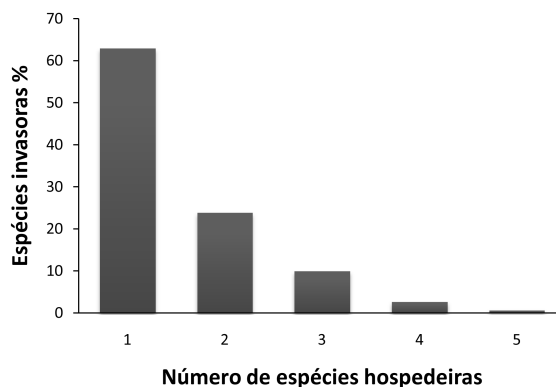


Figura 2.2: Frequência de espécies de cupins que podem invadir cupinzeiros construídos por outras espécies de cupins, mesmo com a espécie construtora ativa no cupinzeiro. Número de espécies hospedeiras: em quantas espécies construtoras (hospedeiras) cada espécie invasora já foi registrada.

ras. Então, se existe algum direcionamento por associações específicas, esse direcionamento deve ocorrer por causa da espécie invasora. É possível que uma dada espécie invasora prefira se associar com uma hospedeira porque apenas dentro dos cupinzeiros da hospedeira seus requerimentos ambientais são preenchidos. No entanto, outros fatores também podem determinar o padrão das associações; o fato de um determinado hospedeiro ser mais abundante pode torná-lo mais coabitado pelos invasores; além disso, os invasores podem ocupar preferencialmente um determinado hospedeiro porque são eliminados dos cupinzeiros das outras espécies.

2.5 Possível rota envolvida no estabelecimento de colônias invasoras

Na literatura específica atual, não existem registros sobre o processo de estabelecimento de uma colônia invasora dentro do ninho hospedeiro. Através da revisão realizada ao longo desse trabalho, organizamos as possíveis sequências de eventos que podem culminar no estabelecimento de uma colônia invasora dentro de um cupinzeiro onde a colônia construtora está ativa. Para isso, iremos considerar que esse processo ocorre de maneira similar ao estabelecimento de uma colônia independente. Os eventos e possibilidades estão detalhados a seguir.

2.5.1 Aplicabilidade

Na ordem Isoptera, a formação de novas colônias ocorre principalmente por dois processos: (i) a liberação dos indivíduos reprodutores, também conhecidos como alados, que irão fundar novas colônias e/ou (ii) o brotamento a partir de uma colônia já estabelecida (Noirot & Darlington, 2000). A formação de novas colônias via brotamento ocorre quando indivíduos estéreis e indivíduos reprodutivos secundários, também chamados de neotênicos¹, de uma colônia já estabelecida migram para um novo local para se estabelecer. Essa nova colônia pode permanecer conectada à colônia de origem, no entanto irá se desenvolver de maneira independente (Noirot, 1970). A formação de novas colônias via alados ocorre quando a colônia atinge um determinado estágio de crescimento e a produção exclusiva de indivíduos estéreis dá lugar a produção conjunta de formas reprodutivas e estéreis (Lepage & Darlington, 2000). Após a maturação das formas reprodutivas, gatilhos ambientais, como umidade e temperatura, desencadeiam uma série de modificações no cupinzeiro que culminam na dispersão de alados (Nutting, 1979), que será discutida no tópico 2.5.2. Como a formação de novas colônias via alados é a principal entre os cupins, nossa proposta de estabelecimento de colônias invasoras focará apenas nesse tipo de formação.

Os cupins alados se dispersam em um evento sazonal em que a colônia pode

¹Cupins neotênicos são indivíduos imaturos que possuem os órgãos reprodutivos funcionais

liberar milhares de indivíduos reprodutores que irão se dispersar, encontrar seus pares reprodutivos em solo e fundar novas colônias (Nutting, 1969). O vôo dos alados não é direcional, sendo altamente influenciado pelo vento e chuva, embora possua um leve fototropismo (Nutting, 1969; Neoh & Lee, 2009). No entanto, existem exceções: alguns invasores como *Inquilinitermes microcerus* não constroem ninhos e são específicos de um construtor (*Constrictotermes cyphergaster*). É possível que a dispersão dessas espécies específicas seja direcionada ao cupinzeiro construído por seus hospedeiros, mas existem poucas informações sobre a biologia básica desse tipo de dispersão. Como a grande maioria das espécies invasoras não possui esse tipo de associação com o construtor, iremos abordar apenas a dispersão passiva das formas reprodutivas.

A seguir representamos de uma maneira geral as prováveis rotas envolvidas no estabelecimento de colônias invasoras dentro dos cupinzeiros de seus hospedeiros. Assim, vamos tratar apenas da reprodução de colônias via alados e da dispersão passiva.

2.5.2 Sequência de eventos

O processo de estabelecimento de uma colônia dentro de um cupinzeiro começa pela dispersão das formas reprodutivas (alados) das espécies invasoras. De acordo com Nutting (1969) o vôo de dispersão não costuma ultrapassar algumas centenas de metros na ausência de vento. No entanto, dados sobre estrutura genética de diferentes populações da espécie *Macrotermes michaelseni* apontam que os alados podem translocar distâncias de até 500 km (Vargo & Husseneder, 2011). Se não existirem cupinzeiros dentro da área de dispersão de uma dada colônia, seus alados apenas terão a opção de construir seu próprio ninho. Nessa situação, a capacidade de construir seu próprio ninho irá determinar se a colônia inicia ou não o processo de invasão do ninho alheio.

Por outro lado, podem existir cupinzeiros de outras espécies dentro da área de dispersão. Após o vôo de dispersão, os reprodutores caem no solo ou sobre a vegetação, perdem as asas e as fêmeas iniciam o chamamento (Bordereau & Pasteels, 2011). O alcance dos compostos químicos do chamamento varia de poucos até dezenas de centímetros (Grassé, 1986). Após a formação dos pares, os reprodutores se

deslocam a procura de um local adequado para dar início à construção da câmara nupcial (Nutting, 1969). Os pares reprodutivos começam a cavar a câmara nupcial mais rápido em solos com maior teor de matéria orgânica (Lima et al., 2006), o que implica que eles são capazes de procurar localmente ambientes mais adequados para o estabelecimento. Cupinzeiros são construídos a partir de solo acrescido de matéria orgânica (Noirot, 1970), sendo assim os reprodutores podem ter a habilidade de reconhecê-los como locais adequados para o estabelecimento (Darlington, 2011). Se um par de reprodutores se encontra longe de um cupinzeiro, ele não terá a possibilidade de identificar o cupinzeiro como local de nidificação. Por outro lado, se ele estiver próximo de um cupinzeiro será possível a identificação desse cupinzeiro como um local adequado para cavar a câmara nupcial.

Após a construção da câmara nupcial, começa a produção da primeira prole que trará alimento para o casal reprodutor. A partir desse momento a colônia incipiente irá crescer em número de indivíduos (Nutting, 1969). Quando a rainha se torna fisiogástrica² é considerado o fim da fase incipiente (Lepage & Darlington, 2000). É possível que uma dada colônia não encontre espaço disponível para esse crescimento dentro do cupinzeiro, ou seja, as porções internas do cupinzeiro podem estar ocupadas pelos indivíduos da colônia residente. Se isso ocorrer, o par reprodutor não terá espaço suficiente para abrigar sua futura prole e a colônia incipiente não poderá se estabelecer. Uma vez que o cupinzeiro tenha espaços não ocupados pela colônia residente, o par reprodutor terá condições de iniciar o crescimento da colônia estabelecida. Quanto maior for o espaço disponível dentro do cupinzeiro, mais indivíduos a colônia invasora poderá produzir, e colônias com um maior número de indivíduos podem sobreviver mais facilmente às casualidades. Essa relação entre espaço disponível no cupinzeiro com maior chance de sucesso da colônia invasora dentro do cupinzeiro pode ser utilizada para explicar porque encontramos mais espécies invasoras em cupinzeiros maiores.

No entanto, os indivíduos da colônia residente são capazes de identificar e agredir indivíduos de outras espécies (Bagneres et al., 1991). Dessa maneira, é possível que a colônia incipiente não aumente de tamanho, ou nem mesmo se estabeleça, em função

²Dilatação do abdome de fêmeas de certos insetos provocada pelo aumento de corpos gordurosos e ovários, ocorre com aumento da capacidade de produzir ovos

da atividade de patrulhamento e defesa da colônia construtora. Se o patrulhamento da colônia residente não for eficiente em reconhecer o intruso, a colônia invasora não será expulsa do cupinzeiro. À medida que o cupinzeiro aumenta de tamanho e a colônia construtora atinge maturidade, o investimento em defesa pode ser al-
5 terado (Lepage & Darlington, 2000). Cristaldo (2010) observou que a eficiência do patrulhamento pela colônia construtora não é sempre maximizada. Em cupinzeiros maiores esse patrulhamento é menos eficiente do que em cupinzeiros menores, isso implica na existência de situações específicas nas quais a colônia construtora não é eficiente em encontrar e expulsar o intruso.

10 Durante o início do estabelecimento da colônia o casal reprodutor sobrevive das reservas de gorduras e da reabsorção dos músculos alares. Eles só irão se alimentar quando seus operários forem capazes de trazer alimento (Lepage & Darlington, 2000). Os operários das colônias invasoras podem se alimentar do material orgânico encontrado nas paredes do cupinzeiro (Lepage & Darlington, 2000), do material de
15 reserva do construtor (Miura & Matsumoto, 1997), ou de acúmulo orgânico (Emerson, 1938). Se os operários dos invasores se alimentarem desse material e o mesmo se encontrar disponível no cupinzeiro, a colônia invasora irá se estabelecer no cupinzeiro.

Florencio (2010) avaliou o recurso utilizado pelos hospedeiros *Constrictotermes*
20 *cyphergaster* e *Velocitermes heteropterus* e seus invasores e verificou que os invasores não utilizam o mesmo recurso que os construtores. Alguns desses invasores não utilizam a mesma fonte de carbono, sendo assim, possivelmente não se alimentam do material disponível dentro do cupinzeiro. Provavelmente essas espécies saem para forragear em busca de alimento. A espécie construtora do cupinzeiro pode dominar
25 todo o recurso utilizado dentro da sua área de forrageamento (Bouillon, 1970), diminuindo o recurso alimentar disponível para outras espécies. De fato, Florencio (2010) encontrou evidências de que a amplitude alimentar dos invasores tende a ser menor do que a amplitude dos construtores, e que o número de espécies invasoras em um cupinzeiro não afeta a amplitude alimentar da colônia construtora. É possível que
30 a área de forrageamento da espécie invasora coincida com a da construtora. Nesse caso, se a espécie invasora utilizar o mesmo recurso da construtora, esse recurso não estará disponível e a invasora não conseguirá se estabelecer. Por outro lado, os inva-

sores que se alimentam de itens diferentes do construtor encontrarão seus recursos disponíveis e poderão estabelecer suas colônias dentro do cupinzeiro.

2.6 Conclusão

Através dessa revisão, pudemos identificar quais situações podem propiciar a
5 ocorrência de espécies invasoras. Propomos a hipótese de que a ocorrência de invasão aumenta quando os requerimentos ambientais dos invasores são preenchidos.

Além disso vimos que a existência de cupinzeiros construídos por espécies hospedeiras dentro da área de dispersão dos invasores é fundamental para que a espécie invasora possa encontrar o cupinzeiro a ser invadido. Adicionalmente, o par repro-
10 dutor da espécie invasora deve reconhecer o cupinzeiro hospedeiro como um local adequado para o estabelecimento de sua colônia. Dentro deste cupinzeiro devem existir espaços vagos para que a colônia invasora tenha espaço para crescer em número de indivíduos. Não podemos esquecer que ao longo do processo de invasão do cupinzeiro alheio a espécie residente deve ser incapaz de reconhecer e expulsar
15 a colônia invasora. Finalmente, é necessário que os requerimentos ambientais das espécies invasoras sejam preenchidos nesse ambiente. Dessa maneira, vemos que é necessário que diversas situações aconteçam para que uma colônia potencial invasora se torne invasora de fato. Quanto mais frequentemente essas situações ocorrerem, mais colônias invasoras teremos.

2.7 Anexo

Espécies de cupins (Isoptera) hospedeiras e suas invasoras

Anexo A: Espécies de cupins com registros de coabitação. Espécies hospedeiras: construtoras de ninhos epigeos, subterrâneos ou arbóreos, que tiveram o registro de outros cupins em seus cupinzeiros ativos. Espécies invasoras: Espécies que se estabelecem em cupinzeiros construídos por outros cupins, com a espécie construtora ativa no cupinzeiro. Espécies invasoras que não são capazes de construir seus próprios ninhos estão marcadas com um asterisco “*”. Fonte indica o estudo em que foi encontrado o registro de coabitação.

Espécies hospedeiras	Espécies invasoras	Fonte
<i>Amitermes evuncifer</i>	<i>Ancistrotermes crucifer</i>	Grasse 1986
	<i>Euchilotermes tensus*</i>	Grasse 1986
<i>Amitermes hastatus</i>	<i>Termes winifredae</i>	Noirot 1970
<i>Amitermes obeuntis</i>	<i>Occasitermes occasus</i>	Gay & Calaby 1970
	<i>Paracapritermes kraepelini*</i>	Gay & Calaby 1970
<i>Anacanthotermes ochraceus</i>	<i>Amitermes evuncifer</i>	Grasse 1986
	<i>Eremotermes indicatus</i>	Grasse 1986
<i>Ancistrotermes crucifer</i>	<i>Rostrotermes cornutus</i>	Grasse 1986
<i>Anoplotermes sp.A</i>	<i>Anoplotermes sp.D</i>	Martius1994
	<i>Coptotermes sp.</i>	Martius1994
	<i>Rhinotermes sp.</i>	Martius1994
<i>Apilitermes longiceps</i>	<i>Furculitermes winifredae</i>	Collins 1980
	<i>Microtermes sp.</i>	Collins 1980
	<i>Nasutitermes elegantulus</i>	Collins 1980
	<i>Noditermes indoensis</i>	Collins 1980
	<i>Orthotermes depressifrons</i>	Collins 1980
	<i>Unguitermes sp.</i>	Collins 1980
<i>Armitermes cerradoensis</i>	<i>Anoplotermes sp. M29</i>	Mathews 1977
	<i>Convexitermes sp.</i>	Mathews 1977
	<i>Crepititermes</i>	Grasse 1986
	<i>Heterotermes sulcatus</i>	Mathews 1977
	<i>Nasutitermes kemneri*</i>	Grasse 1986
	<i>Termes bolivianus</i>	Mathews 1977
	<i>Velocitermes heteropterus</i>	Mathews 1977
<i>Armitermes euamignathus</i>	<i>Dentispicotermes pantanalis</i>	Mathews 1977
	<i>Heterotermes longiceps</i>	Araújo 1970
	<i>Spinitermes brevicornutus</i>	Araújo 1970
<i>Armitermes holmgreni</i>	<i>Nasutitermes callimorphus</i>	Mathews 1977
	<i>Rotunditermes rotundiceps</i>	Mathews 1977
	<i>Subulitermes sp. M50</i>	Mathews 1977
<i>Bellicositermes subhyalunus</i>	<i>Ancistrotermes crucifer</i>	Grasse 1986
	<i>Ateuchotermes tranquillus</i>	Grasse 1986
	<i>Cubitermes proximatus</i>	Grasse 1986
	<i>Euchilotermes tensus*</i>	Grasse 1986
	<i>Megagnathotermes notandus</i>	Grasse 1986
	<i>Noditermes curvatus</i>	Grasse 1986
	<i>Pericapritermes urgens</i>	Grasse 1986
	<i>Pseudacanthotermes spiniger</i>	Grasse 1986
	<i>Thoracotermes brevinotus</i>	Grasse 1986
	<i>Tuberculitermes bycanistes*</i>	Grasse 1986
<i>Cephalotermes rectangularis</i>	<i>Acanthotermes acanthothorax</i>	Grasse 1986
	<i>Adaiphrotermes sp. n1</i>	Eggleton & Bignell 1997

Continua na próxima página

Anexo A: Continuação

Espécies hospedeiras	Espécies invasoras	Fonte
<i>Cephalotermes rectangularis</i>	<i>Ancistrotermes cavithorax</i> *	Grasse 1986
	<i>Pericapritermes appellans</i>	Grasse 1986
	<i>Pseudacanthotermes spiniger</i>	Grasse 1986
	<i>Rostrotermes cornutus</i>	Paulian 1970
	<i>Tuberculitermes bycanistes</i> *	Grasse 1986
<i>Coarctotermes clepsydra</i>	<i>Allotermes paradoxus</i>	Araújo 1970
<i>Constrictotermes cavifrons</i>	<i>Inquilinitermes inquilinus</i> *	Florencio 2010
	<i>Nasutitermes costalis</i>	Grasse 1986
<i>Constrictotermes cyphergaster</i>	<i>Heterotermes longiceps</i>	Florencio 2010
	<i>Inquilinitermes fur</i> *	Grasse 1986
		Mathews 1977
		Silvestri 1903
	<i>Inquilinitermes microcerus</i> *	Grasse 1986
<i>Coptotermes acinaciformis</i>	<i>Ahamitermes hillii</i> *	Grasse 1986
	<i>Ahamitermes nidicola</i> *	Grasse 1986
	<i>Incolitermes pumilus</i> *	Grasse 1986
<i>Coptotermes brunneus</i>	<i>Ahamitermes inclusus</i> *	Grasse 1986
<i>Cornitermes bequaerti</i>	<i>Anoplotermes</i> sp.	Mathews 1977
	<i>Armitermes festivellus</i>	Mathews 1977
	<i>Armitermes projectidens</i>	Mathews 1977
	<i>Cavitermes parvicavus</i>	Mathews 1977
	<i>Convexitermes</i> sp. M47	Mathews 1977
	<i>Crepititermes verruculosus</i>	Grasse 1986
	<i>Curvitermes odontognathus</i>	Mathews 1977
	<i>Cyranotermes timuassu</i>	Mathews 1977
	<i>Cyrilliotermes angulariceps</i>	Mathews 1977
	<i>Cyrilliotermes strictinasus</i>	Mathews 1977
	<i>Dihoplotermes inusitatus</i>	Mathews 1977
	<i>Diversitermes diversimiles</i>	Mathews 1977
	<i>Genuotermes spinifer</i>	Grasse 1986
	<i>Grigitermes metoecus</i>	Mathews 1977
	<i>Labiotermes leptothrix</i>	Mathews 1977
	<i>Microcerotermes exiguus</i>	Mathews 1977
	<i>Nasutitermes kemneri</i> *	Grasse 1986
	<i>Nasutitermes surinamensis</i>	Mathews 1977
	<i>Neocapritermes opacus</i>	Mathews 1977
	<i>Orthognathotermes aduncus</i>	Mathews 1977
	<i>Ruptitermes recondilus</i>	Mathews 1977
<i>Ruptitermes xanthochiton</i>	Mathews 1977	
<i>Serritermes serrifer</i> *	Mathews 1977	
<i>Spinitermes nigrostomus</i>	Mathews 1977	
<i>Spinitermes robustus</i>	Mathews 1977	
<i>Spinitermes trispinosus</i>	Mathews 1977	
<i>Subulitermes</i> sp. M59	Mathews 1977	
<i>Subulitermes</i> sp. M80	Mathews 1977	
<i>Subulitermes</i> sp. M82	Mathews 1977	
	<i>Syntermes molestus</i>	Araújo 1970
<i>Cornitermes cumulans</i>	<i>Angularitermes orestes</i>	Redford 1984
	<i>Angularitermes tiguassu</i>	Costa et al. 2009
	<i>Anoplotermes</i> sp1.	Costa et al. 2009
	<i>Anoplotermes</i> sp2.	Costa et al. 2009

Continua na próxima página

Anexo A: Continuação

Espécies hospedeiras	Espécies invasoras	Fonte	
<i>Cornitermes cumulans</i>	<i>Araujotermes</i> sp.	Costa et al. 2009	
	<i>Armitermes cerradoensis</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Armitermes euamignathus</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Atlantitermes stercophilus</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Cavitermes parmae</i>	Redford 1984	
	<i>Crepititermes verruculosus</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Curvitermes minor</i>	Costa et al. 2009 Redford 1984	
	<i>Curvitermes odontognathus</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Dihoplotermes inusitatus</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Embiratermes festivellus</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Heterotermes tenuis</i>	Costa et al. 2009 Redford 1984	
	<i>Labiotermes orthocephalus</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Neocapritermes parvus</i>	Costa et al. 2009 Redford 1984	
	<i>Orthognathotermes gibberorum</i>	Redford 1984	
	<i>Orthognathotermes mirim</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Orthognathotermes okeyma</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Orthognathotermes weberi</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Ruptitermes</i> sp1.	Costa et al. 2009	
	<i>Ruptitermes</i> sp2.	Costa et al. 2009	
	<i>Serritermes serrifer</i> *	Costa et al. 2009	
	<i>Spinitermes robustus</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Spinitermes robustus</i>	Redford 1984	
	<i>Spinitermes trispinosus</i>	Costa et al. 2009 Redford 1984	
	<i>Subulitermes</i> sp.	Redford 1984	
	<i>Syntermes grandis</i>	Costa et al. 2009	
	<i>Syntermes molestus</i>	Redford 1984	
	<i>Termes</i> sp.	Costa et al. 2009	
	<i>Velocitermes heteropterus</i>	Costa et al. 2009 Cunha & Moraes 2010	
	<i>Velocitermes paucipilis</i>	Redford 1984	
	<i>Cornitermes silvestrii</i>	<i>Angularitermes clypeatus</i>	Mathews 1977
		<i>Anoplotermes turricola</i>	Mathews 1977
		<i>Aparatermes</i> sp.	Cunha & Moraes 2010
		<i>Armitermes cerradoensis</i>	Mathews 1977
<i>Armitermes festivellus</i>		Mathews 1977	
<i>Atlantitermes stercophilus</i>		Cunha & Moraes 2010	
<i>Cavitermes parmae</i>		Mathews 1977	
<i>Coatitermes clevelandi</i>		Mathews 1977	
<i>Crepititermes</i>		Grasse 1986	
<i>Curvitermes minor</i>		Mathews 1977	
<i>Curvitermes odontognathus</i>		Mathews 1977	
<i>Cyranotermes timuassu</i>		Mathews 1977	
<i>Cyrelliotermes strictinasus</i>		Mathews 1977	
<i>Embiratermes festivellus</i>		Cunha & Moraes 2010	
<i>Genuotermes spinifer</i>		Grasse 1986	
<i>Grigiotermes metoecus</i>	Mathews 1977		
<i>Heterotermes longiceps</i>	Mathews 1977		

Continua na próxima página

Anexo A: Continuação

Espécies hospedeiras	Espécies invasoras	Fonte
<i>Cornitermes silvestrii</i>	<i>Heterotermes tenuis</i>	Mathews 1977
	<i>Labiotermes brevilabius</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Labiotermes laticephalus</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Labiotermes leptothrix</i>	Mathews 1977
	<i>Labiotermes longilabius</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Microcerotermes exiguus</i>	Mathews 1977
	<i>Nasutitermes kemneri*</i>	Grasse 1986
	<i>Nasutitermes</i> sp.	Cunha & Moraes 2010
	<i>Neocapritermes araguaia</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Orthognathotermes aduncus</i>	Mathews 1977
	<i>Orthognathotermes gibberorum</i>	Mathews 1977
	<i>Paracornitermes hirsutus</i>	Mathews 1977
	<i>Rhynchotermes diphyes</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Ruptitermes recondilus</i>	Grasse 1986
	<i>Serritermes serrifer*</i>	Mathews 1977
	<i>Spinitermes nigrostomus</i>	Mathews 1977
	<i>Spinitermes trispinosus</i>	Mathews 1977
	<i>Subulitermes microsoma</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Syntermes nanus</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Termes medioculatus</i>	Mathews 1977
	<i>Triangularitermes triangulariceps</i>	Mathews 1977
<i>Velocitermes heteropterus</i>	Araújo 1970 Grasse 1986	
<i>Cubitermes exiguus</i>	<i>Microcerotermes</i> spp.	Collins 1980
<i>Cubitermes fungifaber</i>	<i>Amalotermes phaeocephalus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Apilitermes longiceps</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Astalotermes</i> sp. N2	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Astalotermes</i> sp. N5	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Astalotermes</i> sp. N6	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Ateuchotermes sentosus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Basidentitermes aurivillii</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Coxotermes boukokoensis</i>	Collins 1980
	<i>Cubitermes heghi</i>	Eggleton & Bignell 1997 Collins 1980
	<i>Fastigitermes jucundus</i>	Collins 1980
	<i>Foraminitermes valens</i>	Eggleton & Bignell 1997 Collins 1980
	<i>Jugositermes tuberculatus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Microcerotermes parvus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Microtermes</i> sp.	Collins 1980
	<i>Nasutitermes elegantulus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Nasutitermes lujae</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Noditermes indoensis</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Orthotermes depressifrons</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Postsubulitermes parviconstrictus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Unguitermes trispinosus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Verrucositermes tuberosus</i>	Collins 1980
<i>Cubitermes gaigei</i>	<i>Foraminitermes valens</i>	Collins 1980
<i>Cubitermes heghi</i>	<i>Apilitermes longiceps</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Astalotermes</i> sp. N5	Eggleton & Bignell 1997

Continua na próxima página

Anexo A: Continuação

Espécies hospedeiras	Espécies invasoras	Fonte
<i>Cubitermes heghi</i>	<i>Basidentitermes aurivillii</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Crenetermes albotarsalis</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Fastigitermes jucundus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Jugositermes tuberculatus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Microcerotermes parvus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Microtermes</i> sp.	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Nasutitermes elegantulus</i>	Collins 1980
	<i>Nasutitermes lujae</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Noditermes indoensis</i>	Collins 1980
	<i>Odontotermes</i> sp. 1	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Ophiotermes grandilabius*</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Orthotermes depressifrons</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Pericapritermes chiasognathus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Pericapritermes magnificus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Pericapritermes minimus</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Pericapritermes nigeriana</i>	Eggleton & Bignell 1997
	<i>Termes hospes</i>	Eggleton & Bignell 1997
<i>Tuberculitermes bycanistes*</i>	Collins 1980	
<i>Cubitermes subarquatus</i>	<i>Apagotermes stolidus</i>	Dejean & Ruelle 1995
	<i>Cubitermes subcrenulatus</i>	Dejean & Ruelle 1995
	<i>Fastigitermes jucundus</i>	Dejean & Ruelle 1995
	<i>Furculitermes winifredeae</i>	Dejean & Ruelle 1995
	<i>Microtermes</i> spp.	Dejean & Ruelle 1995
<i>Cubitermes subarquatus</i>	<i>Ophiotermes mandibularis</i>	Dejean & Ruelle 1995
	<i>Orthotermes mansuetus</i>	Dejean & Ruelle 1995
	<i>Pericapritermes urgens</i>	Dejean & Ruelle 1995
<i>Protermes prorepens</i>	Dejean & Ruelle 1995	
<i>Cubitermes umbratus</i>	<i>Euchilotermes umbraticola*</i>	Gay & Calaby 1970
<i>Drepanotermes rubriceps</i>	<i>Tumulitermes peracutus</i>	Araújo 1970
	<i>Duplidentitermes furcatidens</i>	Eggleton & Bignell 1997
<i>Embiratermes festivellus</i>	<i>Anoplotermes turricola</i>	Araújo 1970
<i>Embiratermes neotenicus</i>	<i>Angularitermes orestes</i>	Mathews 1977
	<i>Convexitermes</i> sp. M47	Mathews 1977
	<i>Nasutitermes wheeleri</i>	Mathews 1977
	<i>Orthognathotermes aduncus</i>	Mathews 1977
	<i>Subulitermes</i> sp. M80	Mathews 1977
	<i>Subulitermes</i> sp. M82	Mathews 1977
<i>Hospitalitermes medioflavus</i>	<i>Termes comis</i>	Miura & Matsumoto 1997
	<i>Termes laticornis</i>	Araújo 1970
<i>Labiotermes labralis</i>	<i>Armitermes peruanus</i>	Araújo 1970
	<i>Cavitermes parvicavus</i>	Mathews 1977
	<i>Cylindrotermes</i> sp.	Araújo 1970
	<i>Embiratermes neotenicus</i>	Araújo 1970
	<i>Heterotermes</i> sp.	Araújo 1970
	<i>Nasutitermes major</i>	Araújo 1970
	<i>Nasutitermes wheeleri</i>	Mathews 1977
	<i>Rhinotermes nasutus</i>	Araújo 1970
	<i>Spinitermes nigrostomus</i>	Mathews 1977
<i>Macrotermes bellicosus</i>	<i>Amitermes somaliensis</i>	Grasse 1986
<i>Macrotermes gilvus</i>	<i>Microtermes incertoides</i>	Darlington 2012
<i>Macrotermes michaelsoni</i>	<i>Amitermes messinae</i>	Darlington 2012

Continua na próxima página

Anexo A: Continuação

Espécies hospedeiras	Espécies invasoras	Fonte
<i>Macrotermes michaelsoni</i>	<i>Cubitermes</i> sp.nov	Darlington 2012
	<i>Lepidoterme goliathi</i>	Darlington 2012
	<i>Microcerotermes</i> sp.	Darlington 2012
	<i>Microtermes mulii</i>	Darlington 2012
	<i>Mimeuterme binghami</i>	Darlington 2012
	<i>Pericapriterme dunicola</i>	Darlington 2012
	<i>Promirotermes masaicus</i>	Darlington 2012
	<i>Synacanthotermes zanzibarensis</i>	Boillon 1970
<i>Macrotermes natalensis</i>	<i>Coptotermes sjostedti</i>	Boillon 1970
	<i>Pseudacanthotermes spiniger</i>	Sands 1969
<i>Microcerotermes unidentatus</i>	<i>Microcerotermes longiceps</i>	Paulian 1970
	<i>Microcerotermes minor</i>	Paulian 1970
<i>Microtermes sakalava</i>	<i>Microcerotermes unidentatus</i>	Paulian 1970
<i>Nasutitermes</i> cf. <i>Ephatae</i>	<i>Aparaterme</i> sp.	Marins et al. in prep
	<i>Armitermes</i> sp1	Marins et al. in prep
	<i>Armitermes</i> sp2	Marins et al. in prep
	<i>Termes</i> sp.	Marins et al. in prep
<i>Nasutitermes magnus</i>	<i>Invasiterme insitivus*</i>	Cesar, Bandeira & Oliveira 1986
<i>Nasutitermes minimus</i>	<i>Termes</i> sp.	Paulian 1970
<i>Nasutitermes nigrilus</i>	<i>Glyptotermes</i> sp.	Paulian 1970
<i>Nasutitermes nigrilus</i>	<i>Postelectrotermes howa</i>	Cunha & Moraes 2010
<i>Odontotermes assmuthi</i>	<i>Discupiditerme incola</i>	Grasse 1986
	<i>Microtermes</i> sp.	Grasse 1986
	<i>Speculiterme cyclops</i>	Grasse 1986
<i>Odontotermes ceylonicus</i>	<i>Discupiditerme incola</i>	Grasse 1986
<i>Odontotermes obscuriceps</i>	<i>Discupiditerme incola</i>	Grasse 1986
<i>Odontotermes redemanni</i>	<i>Discupiditerme incola</i>	Grasse 1986
	<i>Microcerotermes bugnioni</i>	Araújo 1970
<i>Procutiterme arboricola</i>	<i>Furculiterme winifredeae</i>	Collins 1980
	<i>Microtermes</i> sp.	Collins 1980
	<i>Nasutiterme diabolus</i>	Collins 1980
	<i>Nasutiterme elegantulus</i>	Collins 1980
<i>Pseudacanthotermes spiniger</i>	<i>Ancistrotermes cavithorax*</i>	Cunha & Moraes 2010
<i>Syntermes grandis</i>	<i>Aparaterme</i> sp.	Cunha & Moraes 2010
	<i>Corniterme silvestrii</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Embiraterme festivellus</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Neocapriterme araguaia</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Subuliterme microsoma</i>	Cunha & Moraes 2010
	<i>Velociterme heteropterus</i>	Grasse 1986
<i>Syntermes molestus</i>	<i>Anoplotermes</i> sp.	Mathews 1977
	<i>Curviterme minor</i>	Mathews 1977
	<i>Nasutiterme kemneri*</i>	Mathews 1977
	<i>Ruptiterme recondilus</i>	Mathews 1977
	<i>Velociterme heteropterus</i>	Araújo 1970
<i>Syntermes spinosus</i>	<i>Spiniterme</i> spp.	Eggleton & Bignell 1997
<i>Trinerviterme trinervius</i>	<i>Amiterme evuncifer</i>	Florencio 2010
<i>Velociterme heteropterus</i>	<i>Anoplotermes</i> sp.3	Florencio 2010
	<i>Armitermes euamignathus</i>	Florencio 2010
	<i>Cyranotermes timuassu</i>	Florencio 2010
	<i>Labiaterme brevilabius</i>	Florencio 2010
	<i>Nasutiterme</i> sp.	Florencio 2010
	<i>Neocapriterme</i> sp.	Florencio 2010
	<i>Procorniterme</i> sp.	Florencio 2010
	<i>Spiniterme trispinosus</i>	Florencio 2010
	<i>Subuliterme</i> sp. 1	Florencio 2010
	<i>Syntermes</i> sp.	Florencio 2010
	<i>Termes bolivianus</i>	Florencio 2010

Referências

- Araujo, R. L. (1970) Termites of the Neotropical region, In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weessner, F.), vol. II. Academic Press, pp. 527–571.
- Bouillon, A. (1970). Termites of the Ethiopian region. In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weessner, F.), vol. II. Academic Press, pp. 153–280.
- Cesar, H. L., Bandeira, A. G. & Oliveira, J. G. B. (1986). Estudo da relação de cupins e seus ninhos com a vegetação de campos no Estado do Pará, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, 2, 119-139.
- Collins, N. M. (1980). Inhabitation of epigeal termite (Isoptera) nests by secondary termites in Cameroun rain forest. *Sociobiology*, 5, 47–54.
- Costa, D., Carvalho, R., Lima Filho, G. & Brandão, D. (2009). Inquilines and invertebrate fauna associated with termite nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. *Sociobiology*, 53, 443–453.
- 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). *Sociobiologia* 42 761–770
- Cunha, H. F. & Morais, P. A. M. (2010). Relação espécie-área em cupinzeiros de pastagem, Goiânia-GO, Brasil. *EntomoBrasilis*, 3, 60-63.
- Darlington, J. P. E. C. (2012). Termites (Isoptera) as secondary occupants in mounds of *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) in Kenya. *Insectes Sociaux*, published online.
- Dejean, A. & Ruelle, J. E. (1995). Importance of *Cubitermes* termitaries as shelter for alien incipient termite societies. *Insectes Sociaux*, 42, 129–136.
- Eggleton, P. & Bignell, D. (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.
- Florencio, D. F. (2010). Coexistência de diferentes espécies de cupins em cupinzeiros via diferenciação no uso dos recursos alimentares. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa.
- Gay, F. J. and Calaby, H. (1970). Termites of the Australian Region, In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weessner, F.), vol. II. Academic Press, pp. 393-448.
- Grassé, P. (1986). *Termitologia*, vol. II. Masson, Paris - New York.
- Martius, C. (1994). Termite nest as structural elements of the Amazon floodplain forest. *Andria*, 13, 137-150.
- Mathews (1977). *Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, RJ.
- Miura, T. & Matsumoto, T. (1997). Diet and nest material of the processional termite *Hospitalitermes*, and cohabitation of *Termes* (Isoptera, Termitidae) on Borneo Island. *Insectes Sociaux*, 44, 267-275.
- Noirot, C.H. (1970). The Nests of Termites, In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weessner, F.), vol. II. Academic Press, pp. 393-448.
- Paulian R. (1970). Termites of the Madagascar, In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weessner, F.), vol. II. Academic Press, pp. 643.
- Redford, K.H. (1984). The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica* 16, 112-119.
- Sands W. A. (1969). The association of termites and fungi, In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weessner, F.), vol. I. Academic Press, pp. 598.
- Silvestri, F. (1903). Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell' Africa meridionale, *Redia*, 1-234.

Chapter 3

Termite builder species may control termite invader richness inside their mounds.

3.1 Abstract

Several termite species have been found living inside other termite mounds. There are termite species that build large mounds that may host more than 30 termite species, and species that build small mounds that host few termite species. 5 However, some termite builder with large mounds host few termite species in their mounds. Apparently, not only mound size is affecting termite invaders richness. In this article we tested if termite richness inside a termite mound is affected by the identity of the builder species in addition to mounds' size. We collected 21 termite mounds, calculated their size, identified builder species and number of termite 10 species inside the mounds. Mound size is positively correlated to termite invader richness, and the builder species affected the strength of this correlation. This indicate that there are some host features that may constrained how many termite species are found inside termite mounds.

15 **Keywords:** coexistence, interaction, invasion, cohabitation, social insect.

3.2 Introduction

Inside termite mounds a diverse fauna of termitophilous such as bats (Dechmann et al., 2004), birds (Sanchez-Martinez & Renton, 2009), arthropods as well as colonies of other termite species (Araujo, 1970; De Visser et al., 2008) can coexist along with
5 the builder colony. Some species of termite builders such as *Cornitermes cumulans* (Kollar), can shelter as much as 30 termite species inside its nests, although not simultaneously (Redford, 1984; Costa et al., 2009). In contrast, some species, such as *Nasutitermes magnus* (Froggatt), shelter only one termite cohabitant: *Invasitermes insitivus* (Hill) (Grassé, 1986). There are even several species whose nests do not
10 contain any termite cohabitants, such as *Microcerotermes crassus* Snyder. Although there is such variety on the number of termite species that may coexist with the host, it is not known why some termites host several species, and others host few or none termite species.

Cornitermes cumulans build large mounds that usually reach 2 meters high
15 (Mathews, 1977). In contrast *Nasutitermes* species build small mounds that hardly exceed 1 meter high (Cesar et al., 1986). This seems to implicate that, on average, large mounds may host more termite species than small mounds (as proposed by Coles De Negret & Redford, 1982; Domingos, 1983). However, *Macrotermes* mounds are notably large, usually with 5 meters high, but species from this genus host few
20 termitophilous (eg. Darlington, 2011). In addition, *Armitermes*'s mounds are not higher than 1 meter and yet, more than 10 termite species have been found inside their mounds (Mathews, 1977; Araujo, 1970). Therefore, it seems that, not only mound size affect termite richness, the builder identity also seems important.

In this article we tested if termite richness inside a termite mound is affected by
25 the identity of the builder species in addition to mounds' size. Our null hypothesis is that termite richness inside mounds will be affected only by mound size, regardless of the builder species. Our alternative hypothesis is that builder species along with mound size will explain termite' richness. In order to test this hypothesis, we

collected termite mounds built by different species, estimated mound size and count the number of termite termitophilous.

3.3 Materials and Methods

3.3.1 Definitions of Terms

5 Here, the term *colony* was used to refer to the biological structuring of termite individuals living together; it consists of the reproductive pair, workers, eggs, larvae, and possibly soldiers and secondary reproductives. The term *mound* referred to the physical structure built by termite individuals; *builder* referred to a species that built its own mound; and *termitophilous* to a termite species that established its
10 colonies inside a mound previously built by other termite species. We did not use the word *inquiline* because it is often used as a synonym for *social parasite* and implies a direct association of the cohabitant to its host. For ants the term *inquiline* is used to designate another ant species (Brandt et al., 2005a), as well as to refer to another invertebrate species (Hojo et al., 2009) living in close association to its host.
15 For bees, this term also has the same meaning (see: Dronnet et al., 2005; Kawazoe et al., 2008). However, for termites the word *inquiline* is commonly used only for termite species living inside mounds built by other species, whether or not there is a close association between these two species (Noirot, 1970). Because of the different meanings of the word *inquiline*, we preferred termitophilous, as it is a more neutral
20 term.

3.3.2 Study area

The experiment was carried out in two physiognomically similar but geographically separate locations, in which termite mound cohabitation has already been extensively recorded (Coles De Negret & Redford, 1982; Bandeira & Macambira,
25 1988; Constantino, 2005). In Sete Lagoas municipality (19°27'57" S, 44°14'48" W) Minas Gerais state, Brazil, Cerrado biome, the field sampling was conducted in the dry season, July 2008. Local altitude ranges from 700 to 900 *m* above sea level. According to Köppen's system the climate is classified as Aw, with a dry winter and wet

summer (Kottek et al., 2006). Mean annual precipitation in 2008 was 1250 *mm* and mean temperature during July ranged from 16.2 °C to 26.7 °C (Agritempo, 2009). The area is protected from direct anthropogenic disturbances and is a fire adapted ecosystem. In Parauapebas municipally (06°07'7" S, 50°14'2" W) Pará state, Brazil,
 5 East Amazonia, the field sampling was conducted in the dry season, March 2010. Local altitude ranges from 650 to 889 *m* above sea level. According to Köppen's system the climate is classified as Am, tropical, hot and wet with high levels of precipitation during the wet season (Kottek et al., 2006). Mean annual precipitation in 2010 was 2015 *mm* and mean temperature during March ranged from 28.2 °C to
 10 31 °C (Agritempo, 2009).

3.3.3 Field sampling

We collected only epigeic mounds, without a hypogean portion, easily removed from the soil, and presenting no signs of damage. Additionally, such mounds presented walls soft enough that could be broken into small pieces in the laboratory,
 15 easing thorough examination of their interiors. The mound size, builder species and termite termitophilous species were recorded for each mound as described below.

3.3.3.1 Mound size

Mounds volume can be a proxy to its size because internal structure of the collected mounds is equally complex. Such volumes are commonly calculated using
 20 the formula of the most approximate geometric form (Coles, 1980; Domingos, 1983; Cunha et al., 2003). These forms can be conic, ellipsoid or cylindrical. However, termite mounds may come in diverse forms presenting several irregularities (Coles De Negret & Redford, 1982), which implies that with this approximation there is always a margin of error. In order to minimize this error we estimated several
 25 stacked cylinders in a cross section to the vertical axis of symmetry of the mound. The volume of these cylinders could be summed to estimate the entire mound volume (figure 3.1). This procedure follows the Cavalieri principle, the summation of areas and multiplication of between-section distance (Rodrigues et al., 2004). The volume of each cylinder was calculated according to the formula in equation (3.1), where P

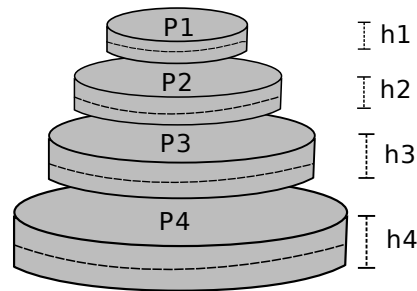


Figure 3.1: Mound size estimation in field collection: P stands for cylinder perimeter and h its height.

is the cylinder's perimeter and h is its height.

$$Volume_{cylinder} = \frac{P^2 * h}{4 * \pi} \quad (3.1)$$

3.3.3.2 Builder species

We collected only epigeic mounds in the same volume range, with walls built out of carton material, and builder species with chemical defense soldiers. The builder species of each sampled mound was determined by matching the mound's physical traits with previously published accounts by Araujo (1970) and Mathews (1977). These traits were: size, geometric form, composition (soil or carton), wall texture and wall hardness.

3.3.3.3 Species richness

Each mound was completely removed, placed in a plastic bag and labeled with local data. In the laboratory, the mounds were broken into small pieces and the termites were collected. The termite individuals from each colony were clustered by morpho-species. The precise identification of each colony was possible because live individuals are noticeably distinct from one species to another in both appearance and behavior. The establishment of a cohabitant species was recorded when there was any evidence that the colony's reproductive pair was sexually active. Such evidences were the presence of eggs, larvae, individuals of distinct instars or castes.

For each morpho-species found in the same mound, a sample was kept in 80% alcohol for identification in the lab. Termite identification was done following Constantino (2002), and sent to specialists. All voucher samples were placed and compared with species samples kept in the Isoptera section of the UFV Entomological Museum (<http://www.insecta.ufv.br/museu>).

3.3.4 Statistical Analysis

To investigate the parameters that can affect the establishment of different termite species in the same termite mound, data were submitted to generalized linear modeling (GLM). The full statistical model included the richness (*i.e.* species count) of termitophilous species as the response variable (y), the mound volume and builder species identity as the explanatory variables (x). Location (Cerrado or Amazonia) was included as a blocking factor, to filter the variance attributable to geographical effects. The model included all simple terms plus interactions between size and builder species. Since our response variable is a discrete unit and do not assume negative values, we used a Poisson error distribution. All the analyses were carried out in R (R Development Core Team, 2010), and were followed by residual analyses to verify error distribution and the suitability for the models employed, including checks for overdispersion.

To avoid problems arising from possible non-orthogonality between any of the explanatory variables, we built several models in which we changed the orders of the variables. In each model the variables were added in a different sequence and all possible combinations were built. Those models were compared to check if there was any difference in the significance levels of the terms.

Model simplification was achieved by extracting non-significant terms ($P > 0.05$) from the model according to their respective complexity, starting with the most complex model. Each term deletion was followed by a deviance analysis with a Chi-squared test, in order to recalculate the deviance. Further simplification was achieved by inspecting the change of deviance in the model by amalgamating levels in the categorical variable builder species identity. Simplification was accepted (and categories were kept collapsed) when such amalgamation did not cause a significant

change in deviance ($P > 0.05$).

3.4 Results

We collected 21 mounds with volumes ranging from 0.44 l to 31.52 l , and averaging 10.24 $l \pm 9.37$. All mounds were (apparently) healthy and with the builder species present. The termitophilous richness inside each mound ranged from zero to 5, with an average of 1.24 ± 1.45 . We found 3 builder species: *Constrictotermes cyphergaster*, *Nasutitermes cf. ephratae* and *Velocitermes heteropterus*. Although *C. cyphergarter* and *N. ephratae* are known to build arboreal nests, they can also be found on the ground (Noirot & Darlington, 2000; Lopez-Hernandez et al., 2006).

In *C. cyphergarter*'s mounds we found an average of 0.25 ± 0.5 termite species. In *N. cf. ephratae*'s mounds there was an average of 0.91 ± 0.94 termite species, and in *V. heteropterus*' mounds an average of 2.5 ± 1.87 termite species. The species composition of termitophilous for each builder species was almost unique for each one of them (Table 3.1).

The number of termitophilous was positively affected by mound's size. For mounds built by *C. cyphergarter*, termite richness inside the mound increased exponentially with mounds volume, however in mounds bigger than 8 l the curve reaches a asymptote around one termitophilous richness (Figure 3.2). In mounds built by *N. cf. ephratae* the curve was statistically identical ($\chi^2_{18} = 18.690$, $P = 0.358$). In mounds built by *V. heteropterus* termitophilous richness also increased exponentially with mounds volume however, only in mounds bigger than 15 l the curve reaches a asymptote, the plateau is around three termitophilous ($\chi^2_{19} = 25.248$, $p = 0.002$; Figure 3.2).

The pattern found for termite termitophilous richness was not affected by their geographical affiliation. No interactions between the variables were statistically significant (Table 3.2). This means that, although the maximum number of termitophilous inside the mound was affected by the identity of the builder species, the correlation between mound volume and termitophilous richness remains constant.

Table 3.1: Termite species (builder and termitophilous cohabitants) collected from mounds in savanna-like ecosystems in Southeastern and Northern Brazil (Cerrado and Amazonia biomes, respectively).

Builder species	Locality	Termitophilous species
<i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Silvestri, 1901)	Sete Lagoas	<i>Heterotermes longiceps</i> (Snyder, 1924)
		<i>Inquilinitermes microcerus</i> (Silvestri, 1901)
<i>Velocitermes heteropterus</i> (Silvestri, 1901)	Sete Lagoas	<i>Anoplotermes</i> sp.3
		<i>Armitermes euamignathus</i> Silvestri, 1901
		<i>Cyranotermes timuassu</i> Araujo, 1970
		<i>Labiotermes brevilabius</i> Emerson & Banks, 1965
		<i>Nasutitermes</i> sp.
		<i>Neocapritermes</i> sp.
		<i>Procornitermes</i> sp.
		<i>Spinitermes trispinosus</i> (Hagen, 1858)
		<i>Subulitermes</i> sp. 1
		<i>Syntermes</i> sp.
<i>Termes bolivianus</i> (Snyder, 1926)		
<i>Nasutitermes</i> cf. <i>ephratae</i> (Holmgren, 1910)	Parauapebas	? <i>Aparatermes</i> sp.
		<i>Armitermes euamignathus</i>
		<i>Armitermes holmgreni</i> Snyder, 1926
		<i>Armitermes lanei</i> Canter, 1968
		<i>Grigiotermes</i> sp.
		<i>Termes</i> sp.

3.5 Discussion

Our hypothesis was that, in addition to mounds volume, the identity of the builder species would predict termite richness inside the mound. This hypothesis was confirmed in the studied mounds, we found that the builder species identity

5 provoked a variation on mounds richness that was not explained by the volume alone. These results indicate that termite builder species may control how many termite species are found inside their mounds.

Table 3.2: Analysis of deviance to test whether locality, builder species, and mound volumes affect the richness of termitophilous termite species within mounds using generalized linear modeling under Poisson error distribution. Values marked with * are statistically significant at $P < 0.05$.

	Df [†]	Residual Deviance	P
Complete model	5	34.807	0.004
Locality	1	32.779	0.154
Builder species	1	23.103	0.002*
Volume	1	17.847	0.022*
Builder:Vol	2	17.263	0.747
Error	15		

† - degrees of freedom

As already found by previously articles (Cunha et al., 2003; Costa, 2005; Cunha & Morais, 2010), termitophilous richness was positively affected by mound size. However, our results also showed that there is a saturation point that has never been detected before. We found that there is a maximum number of species inside termite
5 mounds, after this number reached, the increase in mound size do not increases mound richness. The termite richness inside a mound may be constrained not only by the defense of the builder colony, but by biological interaction between cohabitant species, since interaction of the same trophic level tend to increase local species saturation (Russell et al., 2006). Also, external factors such as specific predators or
10 host choice on the mound's habitat may prevent more termite species to colonize termite mounds.

Mounds built by *V. heteropterus* had higher termitophilous richness compared with *C. cyphergaster* and *N. cf. ephratae* (Figure 3.2). This suggests that *V. heteropterus* may differ from the other builders in how it interacts with its termi-
15 tophilous species. Unlike *C. cyphergaster* and *N. cf. ephratae*, *V. heteropterus* is a builder species that is frequently found as termitophilous in other termite nests. Their colonies can be found inside mounds built by *Armitermes cerradoensis*, *Cornitermes cumulans*, *Cornitermes snyderi* and *Syntermes molestus* (Mathews, 1977; Redford, 1984; Costa, 2005). The characteristic of living as termitophilous may
20 alter how termitophilous individuals recognize non-nestmates. Species that are exclusively builders may promptly recognize non-nestmate individuals, thus presenting less termitophilous in their mounds. In comparison, species that may build its own mound and also coexist in foreign mounds, might delay non-nestmate recognition, since this strategy would minimize energy costs attached to unnecessary conflicts

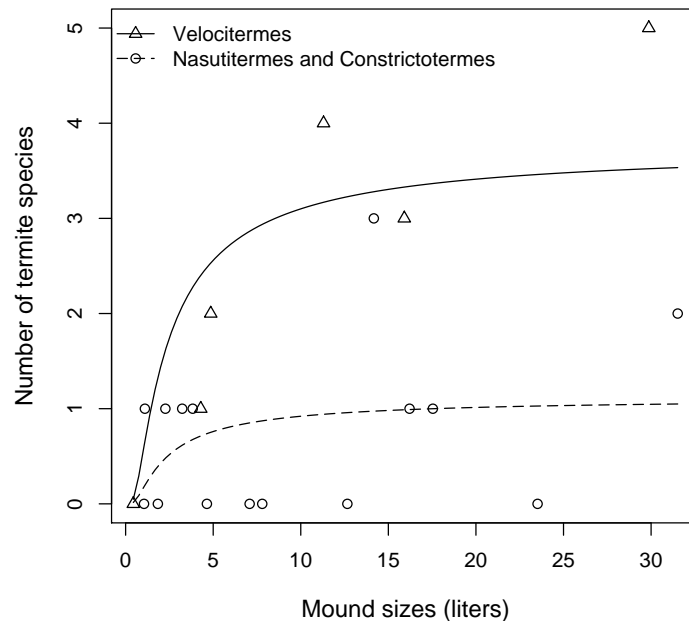


Figure 3.2: Effects of mound size ($\chi^2_{18} = 17.847$, $p = 0.002$) and the mound termite builder ($\chi^2_{17} = 23.103$, $p = 0.02$) on the richness of termitophilous termite species occupying mounds in savanna-like ecosystems of Southeastern and Northern Brazil (Cerrado and Amazonia biomes, respectively). Each dot is a mound built by *Velocitermes heteropterus* (triangles and solid line), *Constrictotermes cyphergaster* or *Nasutitermes cf. ephratae* (circles and dashed line).

(Matsuura & Nishida, 2001). As a consequence, these mounds would present more termite species as cohabitants. If termitophilous species that may also build its own mound present a higher chance of accepting intruders as nestmate, this process can explain why *V. heteropterus* presented more termitophilous.

5 The effect of host species identity in its guests is easily noted in the cases where the interaction is obligatory and specific (Grassé, 1986). For example, *Serritermes serrifer*, is only found in mounds built by *Cornitermes* and the species of *Inquilinitermes* are only found in nests of *Constrictotermes* (Mathews, 1977). However, facultative associations between host and its termitophilous consist in the majority
 10 of termite-termite associations (Bouillon, 1970) and yet, it was not clear if the effect of the builder identity in those association was due to the size of the mound alone. Specific studies are still needed to understand which factors may drive termite saturation inside a mound, and why this saturation depends on the host species identity. However, in this article we suggest that not only mound size is responsible
 15 for controlling termitophilous richness, but the identity of the builder species is also

a determinant factor in the richness of termite species inside the mound, even for non-specific and facultative host-termitophilous association.

3.6 Acknowledgments

The authors would like to thanks R. Constantino and M. Rocha for termite
 5 identifications, and J.M. Waquil from the EMBRAPA for the logistic support. This
 work was partially funded by FAPEMIG, CNPq and CAPES. All computational
 work was performed using free software (GNU-Linux/Debian, LATEX, XEmacs,
 Inkscape, R, OpenClipArt, among others). This is contribution # of the Termitology
 Lab at Federal University of Vicosa, Brazil (<http://www.isoptera.ufv.br>).

10 3.7 Appendix

3.7.1 Análises estatísticas detalhadas

Com o intuito de elucidar os parâmetros que afetam o estabelecimento de dife-
 rentes colônias num mesmo cupinzeiro foram coletados 12 cupinzeiros selecionados
 arbitrariamente no município de Sete Lagoas - MG e 11 cupinzeiros no município de
 15 Parauapebas - PA.

De cada cupinzeiro foi registrado em campo seu tamanho, riqueza e espécie
 construtora. A idéia é que o número de espécies que são encontradas num cupinzeiro
 é uma função da interação entre seu tamanho e espécie construtora.

Os ninhos foram construídos por três espécies: *Velocitermes*, *Constrictotermes*,
 20 e *Nasutitermes*.

A interação com a variável construtor foi incluída para termos a certeza de qual
 é a influência do construtor no modelo: (i) se ele afeta na maneira de como o volume
 afeta a riqueza (interação significativa) ou (ii) se ele afeta apenas na quantidade
 inicial de coabitantes (mudando apenas o intercepto).

25 Carregando os dados

```
> dados <- read.table("tabelaR7LagCarajas2.csv", header = T)
> attach(dados)
> summary(dados)
```

Ninho	Local	vol	Construtor
N04 : 2	Carajas:11	Min. : 0.44	Constrictotermes: 4
N07 : 2	SeteL :10	1st Qu.: 3.23	Nasutitermes :11
N08 : 2		Median : 7.08	Velocitermes : 6

```

N11      : 2          Mean   :10.24
N12      : 2          3rd Qu.:15.91
N01      : 1          Max.    :31.52
(Other):10
  riqCupim
Min.     :1.000
1st Qu.  :1.000
Median   :2.000
Mean     :2.238
3rd Qu.  :3.000
Max.     :6.000

```

```
> dados
```

	Ninho	Local	vol	Construtor	riqCupim
1	N04	SeteL	1.84	Constrictotermes	1
2	N07	SeteL	15.91	Velocitermes	4
3	N08	SeteL	4.86	Velocitermes	3
4	N11	SeteL	3.83	Constrictotermes	2
5	N12	SeteL	0.44	Velocitermes	1
6	N13	SeteL	11.30	Velocitermes	5
7	N14	SeteL	7.80	Constrictotermes	1
8	N15	SeteL	4.29	Velocitermes	2
9	N16	SeteL	29.87	Velocitermes	6
10	N17	SeteL	4.64	Constrictotermes	1
11	N01	Carajas	7.08	Nasutitermes	1
12	N02	Carajas	31.52	Nasutitermes	3
13	N03	Carajas	2.27	Nasutitermes	2
14	N04	Carajas	12.66	Nasutitermes	1
15	N05	Carajas	23.52	Nasutitermes	1
16	N07	Carajas	17.54	Nasutitermes	2
17	N08	Carajas	16.21	Nasutitermes	2
18	N09	Carajas	1.05	Nasutitermes	1
19	N10	Carajas	3.23	Nasutitermes	2
20	N11	Carajas	1.10	Nasutitermes	2
21	N12	Carajas	14.17	Nasutitermes	4

Ajustando os dados

A variável `riqCupim` inclui o construtor, por isso vamos retirá-lo, para ter nesta variável somente a riqueza de inquilinos:

```
> riqCupim1 <- riqCupim - 1
```

Distribuição Poisson

```

> m2 <- glm(riqCupim1 ~ Local + Construtor * vol, poisson)
> mnuloP <- glm(riqCupim1 ~ 1, poisson)
> anova(m2, mnuloP, test = "Chi")

```

Analysis of Deviance Table

Model 1: riqCupim1 ~ Local + Construtor * vol

Model 2: riqCupim1 ~ 1

	Resid.	Df	Resid.	Dev	Df	Deviance	P(> Chi)
1	15		17.263				
2	20		34.807	-5	-17.544		0.004

```
> anova(m2, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: poisson, link: log

Response: riqCupim1

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid.	Dev	P(> Chi)
NULL				20		34.807	
Local	1	2.028		19		32.779	0.154
Construtor	1	9.676		18		23.103	0.002
vol	1	5.256		17		17.847	0.022
Construtor:vol	2	0.584		15		17.263	0.747

```
> summary(m2)
```

Call:

```
glm(formula = riqCupim1 ~ Local + Construtor * vol, family = poisson)
```

Deviance Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-1.56259	-0.85727	-0.02758	0.36636	1.69327

Coefficients: (1 not defined because of singularities)

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.4681	0.5559	-0.842	0.400
LocalSeteL	-0.2285	2.2812	-0.100	0.920
ConstrutorNasutitermes	NA	NA	NA	NA
ConstrutorVelocitermes	0.8729	2.2628	0.386	0.700
vol	-0.1655	0.5153	-0.321	0.748
ConstrutorNasutitermes:vol	0.1938	0.5162	0.375	0.707
ConstrutorVelocitermes:vol	0.2185	0.5158	0.424	0.672

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

Null deviance: 34.807 on 20 degrees of freedom
 Residual deviance: 17.263 on 15 degrees of freedom
 AIC: 61.22

Number of Fisher Scoring iterations: 6

Alterando a ordem do modelo

```
> m2a <- glm(riqCupim1 ~ Local + Construtor * vol, poisson)
> anova(m2a, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: poisson, link: log

Response: riqCupim1

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid.	Dev	P(> Chi)
NULL				20		34.807	
Local	1	2.028		19		32.779	0.154
Construtor	1	9.676		18		23.103	0.002
vol	1	5.256		17		17.847	0.022
Construtor:vol	2	0.584		15		17.263	0.747

```
> m2c <- glm(riqCupim1 ~ Local + vol * Construtor, poisson)
> anova(m2c, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: poisson, link: log

Response: riqCupim1

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid.	Dev	P(> Chi)
NULL				20		34.807	
Local	1	2.028		19		32.779	0.154
vol	1	9.556		18		23.224	0.002
Construtor	1	5.377		17		17.847	0.020
vol:Construtor	2	0.584		15		17.263	0.747

```
> m2f <- glm(riqCupim1 ~ Construtor * vol + Local, poisson)
> anova(m2a, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: poisson, link: log

Response: riqCupim1

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid. Dev	P(> Chi)
NULL				20	34.807	
Local	1	2.028		19	32.779	0.154
Construtor	1	9.676		18	23.103	0.002
vol	1	5.256		17	17.847	0.022
Construtor:vol	2	0.584		15	17.263	0.747

```
> m2h <- glm(riqCupim1 ~ vol * Construtor + Local, poisson)
> anova(m2c, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: poisson, link: log

Response: riqCupim1

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid. Dev	P(> Chi)
NULL				20	34.807	
Local	1	2.028		19	32.779	0.154
vol	1	9.556		18	23.224	0.002
Construtor	1	5.377		17	17.847	0.020
vol:Construtor	2	0.584		15	17.263	0.747

Em todas as posições, as significâncias não se alteram.

Simplificando o modelo

```
> m2b <- update(m2a, ~. - Construtor:vol)
> anova(m2b, m2a, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model 1: riqCupim1 ~ Local + Construtor + vol

Model 2: riqCupim1 ~ Local + Construtor * vol

	Resid. Df	Resid. Dev	Df	Deviance	P(> Chi)
1	17	17.8472			
2	15	17.2631	2	0.5841	0.7467

```
> anova(m2b, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: poisson, link: log

Response: riqCupim1

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid.	Dev	P(> Chi)
NULL				20		34.807	
Local	1	2.028		19		32.779	0.154
Construtor	1	9.676		18		23.103	0.002
vol	1	5.256		17		17.847	0.022

Os modelos não diferem entre si, posso tirar interação Construtor:vol.

O LOCAL não é significativo, no entanto não irei tirar ele do modelo porque os cupinzeiros de cada local estão no mesmo bloco.

```
> m2c <- update(m2b, ~. - vol)
> anova(m2c, m2b, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

```
Model 1: riqCupim1 ~ Local + Construtor
Model 2: riqCupim1 ~ Local + Construtor + vol
  Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)
1      18    23.1033
2      17    17.8472  1   5.2562    0.0219
```

```
> anova(m2c, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: poisson, link: log

Response: riqCupim1

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid.	Dev	P(> Chi)
NULL				20		34.807	
Local	1	2.028		19		32.779	0.154
Construtor	1	9.676		18		23.103	0.002

Os modelos diferem entre si, não posso tirar vol.

5 Modelo Final Poisson

```
> anova(m2b, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: poisson, link: log

Response: riqCupim1

Terms added sequentially (first to last)

```

          Df Deviance Resid. Df Resid. Dev P(>|Chi|)
NULL                20    34.807
Local                1     2.028    19    32.779    0.154
Construtor          1     9.676    18    23.103    0.002
vol                 1     5.256    17    17.847    0.022

> summary(m2b)

Call:
glm(formula = riqCupim1 ~ Local + Construtor + vol, family = poisson)

Deviance Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-1.68283 -0.75787 -0.05701  0.51645  1.71618

Coefficients: (1 not defined because of singularities)
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)
(Intercept)   -0.70626    0.43735  -1.615  0.1063
LocalSeteL    -0.88249    1.07030  -0.825  0.4096
ConstrutorNasutitermes      NA         NA      NA      NA
ConstrutorVelocitermes  1.91731    1.05375   1.820  0.0688 .
vol            0.04373    0.01866   2.343  0.0191 *
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

    Null deviance: 34.807  on 20  degrees of freedom
Residual deviance: 17.847  on 17  degrees of freedom
AIC: 57.805

Number of Fisher Scoring iterations: 5

> library(RRJ)

=====
RRJ is a multi-functional package writen in R language, which the main
objective is to facilitate the use and to implement new functionalities
in R statistical system

Funtions:
rdiagnostic: Make a diagnostic residuals plot.
plotbar: Use barplot2 from gregmisc package instead.
gpsmanimport: Import coordinates from GPSMan Trajectories.
plotmap: Make maps from gpsmanimport dataset.
popgraph: Make populations graphs.
survregraph: Make a survival graph.
curve3d: Make a 3D plot using a similar syntax to the syntax of curve.

use ?functionname for help.

RRJ version 0.6.4 is now loaded
=====

```

Juntando os construtores

```

> tapply(riqCupim1, Construtor, mean)

Constrictotermes      Nasutitermes      Velocitermes
      0.2500000      0.9090909      2.5000000

> 0.909 - 0.25

[1] 0.659

> 2.5 - 0.909

[1] 1.591

> Construtor2 <- Construtor
> levels(Construtor2)

[1] "Constrictotermes" "Nasutitermes"      "Velocitermes"

> levels(Construtor2)[1] <- "ConstriNasu"
> levels(Construtor2)[2] <- "ConstriNasu"
> levels(Construtor2)

[1] "ConstriNasu" "Velocitermes"

```

Testando os 2 modelos:

```

> m2b1 <- glm(riqCupim1 ~ Construtor2 + vol, poisson)
> anova(m2b, m2b1, test = "Chi")

```

Analysis of Deviance Table

```

Model 1: riqCupim1 ~ Local + Construtor + vol
Model 2: riqCupim1 ~ Construtor2 + vol
  Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)
1         17    17.8472
2         18    18.6907 -1  -0.8436   0.3584

```

Os dois modelos não diferem entre si, posso usar o modelo mais simples:

```

> anova(m2b1, mnuloP, test = "Chi")

```

Analysis of Deviance Table

```

Model 1: riqCupim1 ~ Construtor2 + vol
Model 2: riqCupim1 ~ 1
  Resid. Df Resid. Dev Df Deviance P(>|Chi|)
1         18    18.691
2         20    34.807 -2  -16.117 0.0003165

```

```
> anova(m2b1, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: poisson, link: log

Response: riqCupim1

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	P(> Chi)
NULL			20	34.807	
Construtor2	1	9.559	19	25.248	0.002
vol	1	6.557	18	18.691	0.010

```
> summary(m2b1)
```

Call:

```
glm(formula = riqCupim1 ~ Construtor2 + vol, family = poisson)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.62595	-1.01361	0.04543	0.63110	1.86102

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.88925	0.39987	-2.224	0.02616 *
Construtor2Velocitermes	1.14713	0.39874	2.877	0.00402 **
vol	0.04809	0.01821	2.641	0.00827 **

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

Null deviance: 34.807 on 20 degrees of freedom

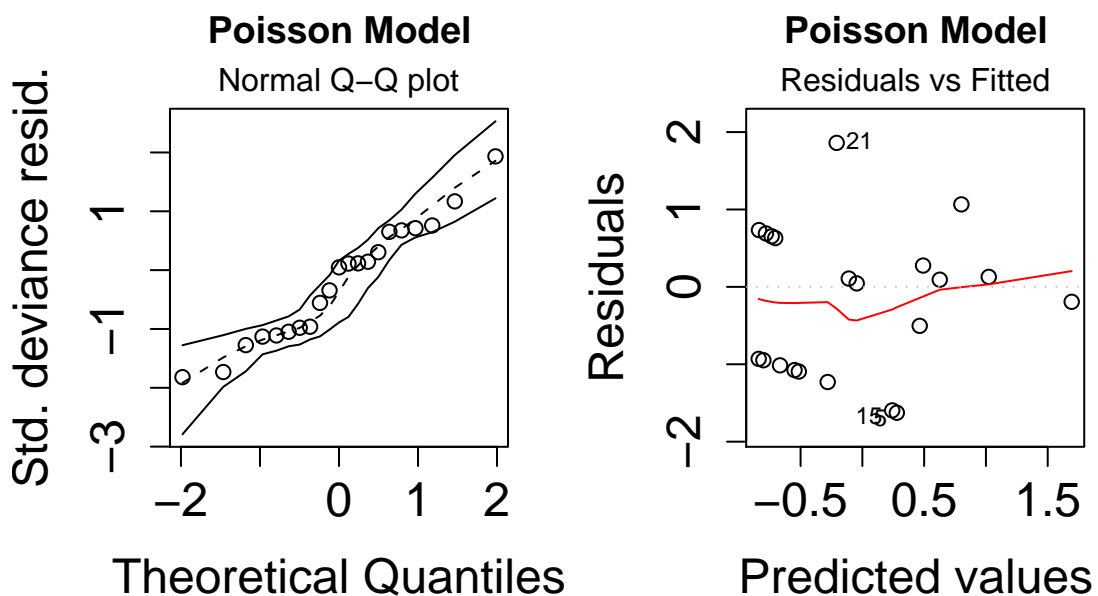
Residual deviance: 18.691 on 18 degrees of freedom

AIC: 56.648

Number of Fisher Scoring iterations: 5

Resíduos

```
> rdiagnostic(m2b1)
```



Ajustando a curva

A curva do modelo poisson é exponencial positiva, mas os dados parecem se ajustar melhor com uma exponencial negativa que resultaria em uma assíntota.

```
> m2b1neg <- glm(riqCupim1 ~ Construtor2 + I(1/vol), poisson)
> anova(m2b1neg, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: poisson, link: log

Response: riqCupim1

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid.	Df	Resid. Dev	P(> Chi)
NULL				20	34.807	
Construtor2	1	9.559		19	25.248	0.002
I(1/vol)	1	7.358		18	17.890	0.007

```
> summary(m2b1neg)
```

Call:

```
glm(formula = riqCupim1 ~ Construtor2 + I(1/vol), family = poisson)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.4338	-1.0252	-0.1832	0.4484	1.6424

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.1090	0.3621	0.301	0.76347
Construtor2Velocitermes	1.2141	0.4014	3.025	0.00249 **
I(1/vol)	-1.9170	1.1790	-1.626	0.10395

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for poisson family taken to be 1)

Null deviance: 34.807 on 20 degrees of freedom

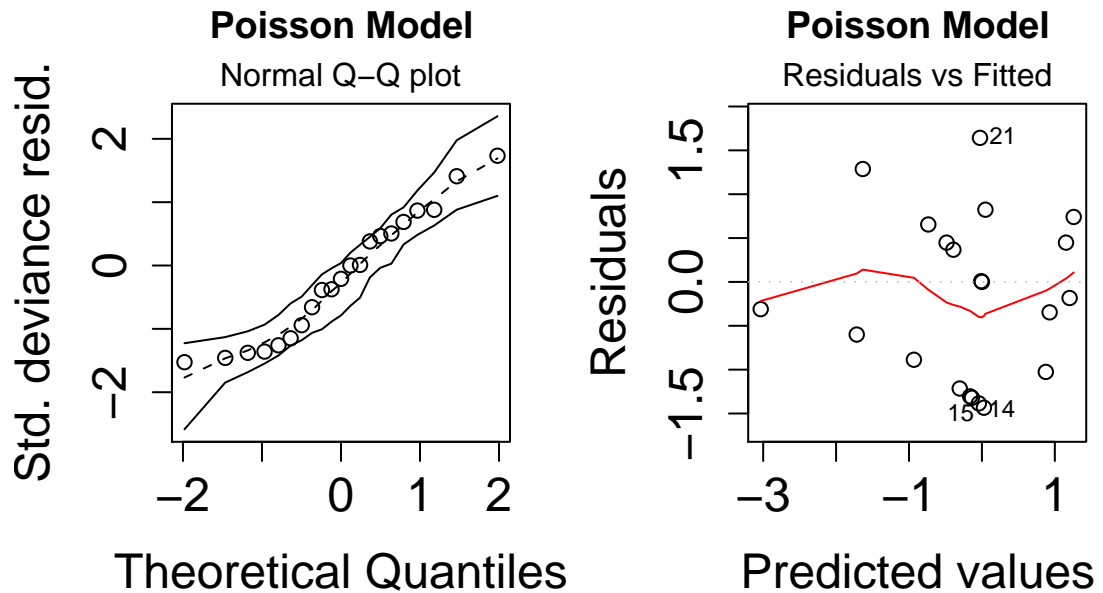
Residual deviance: 17.890 on 18 degrees of freedom

AIC: 55.848

Number of Fisher Scoring iterations: 5

Resíduos

```
> rdiagnostic(m2b1neg)
```



Resumo

Dentre os fatores que podem afetar a riqueza de invasores dentro de um cupinzeiro, apenas, volume e tipo de construtor são significativos. A identidade do construtor não muda como o volume afeta a riqueza de invasores. O local de coleta também não é importante, lembrando que ambos locais são cerrado.

Gráfico Final

```
> plot(riqCupim1 ~ vol, pch = c(1, 2)[codes = Construtor2], ylab =
+ "Number of termite species",
+ xlab = "Mound sizes (liters)", cex.lab = 1.2)
> legend("topleft", c("Velocitermes", "Nasutitermes and
+ Constrictotermes"),
```

```
+      pch = c(2, 1), lty = c(1, 5), bty = "n")
> curve(exp(0.109 + (-1.917/x)), lty = 5, add = T)
> curve(exp((0.109 + 1.2141) + (-1.917/x)), lty = 1, add = T)

> detach(dados)
> rm(list = ls(all = T))
```

Capítulo **4**

Evidências contra a regra de Emery nos cupins (Isoptera): uma análise do gene citocromo oxidase subunidade II

4.1 Resumo

A invasão de ninhos por insetos sociais é comumente observada entre os himenópteros. Principalmente nas formigas, espécies invasoras tendem a ser filogeneticamente próximas às suas hospedeiras, generalização conhecida como regra de Emery. Esse tipo de invasão de ninhos também é encontrado dentro de ninhos de cupins, no entanto não sabemos se a regra de Emery é encontrada para o grupo Isoptera. Nesse estudo verificaremos como o parentesco entre duas espécies pode afetar a chance de elas coabitarem o mesmo ninho. O parentesco entre as espécies foi calculado pela distância nas sequências do gene citocromo oxidase subunidade II. Foi realizada uma análise de regressão logística correlacionando distância filogenética entre espécies invasoras e hospedeiras com a ocorrência de coabitação no mesmo cupinzeiro. A distância filogenética entre as espécies não afetou a chance de coabitação entre elas. Não encontramos evidências de que os cupins avaliados nesse trabalho obedecessem à regra de Emery. Esse resultado pode indicar que os mecanismos usados pelos cupins invasores são diferentes dos mecanismos usados pelas formigas.

Keywords: parasitismo social, coexistência, cupinzeiro, filogênia, invasores, hospedeiros.

4.2 Introdução

A invasão de ninhos por espécies oportunistas é um problema enfrentado frequentemente por animais que constroem ninhos (Hansell, 1993). Um exemplo clássico é encontrado em ninhos de pássaros, em que a fêmea invasora retira um ovo residente e coloca seu ovo parasita no lugar (Yom-Tov & Geffen, 2006). Entre os insetos sociais, muitas vezes os invasores são espécies sociais do mesmo grupo do construtor do ninho (Wilson, 1971). Entre os himenópteras, formigas do gênero *Myrmica* frequentemente invadem ninhos de outras espécies desse gênero (Jansen et al., 2010), e algumas abelhas da tribo Allodapine vivem apenas em ninhos de outras abelhas (Smith et al., 2007). Em alguns casos, a rainha da espécie invasora produz apenas reprodutores, e sua prole é alimentada pelas operárias da rainha hospedeira (eg. Sumner et al., 2004). Assim como nos pássaros, esse tipo de associação diminui o valor adaptativo do hospedeiro, e provoca uma corrida armamentista entre as espécies (Brandt et al., 2005a). Dentro dos ninhos de cupins (também conhecidos como cupinzeiros) observam-se muitos cupins invasores, mesmo quando a colônia construtora está presente no cupinzeiro (Grassé, 1986). No entanto, problemas com adequações metodológicas dificultaram os estudos sobre como os cupins interagem dentro do cupinzeiro, conseqüentemente, os custos e benefícios dessas associações ainda são desconhecidos.

Nas associações entre os hiymenópteras, Emery em 1909 observou que formigas parasitas que são alimentadas pelo hospedeiro são mais aparentadas com seus hospedeiros do que invasoras que não são alimentadas pelo hospedeiro (Buschinger, 1986). Essa tendência ficou conhecida como regra de Emery, e tem sido muito utilizada como uma hipótese de como a invasão de ninhos evoluiu. Nessa hipótese, a espécie invasora e hospedeira derivam de um ancestral recente, e o surgimento do parasitismo social está ligado a eventos de especiação que separam as espécies (Wilson, 1971; Buschinger, 1986). No entanto, muitos estudos vêm mostrando exceções (eg. Sumner et al., 2004; Carpenter & Perera, 2006), e atualmente está difícil

verificar uma tendência geral no estudo da co-evolução de invasoras e hospedeiras (Buschinger, 2009; Jansen et al., 2010). Não obstante, uma forma mais ampla da regra de Emery prediz que invasoras e hospedeiras são parentes próximos, mas não espécies irmãs. Essa forma mais ampla é encontrada em muitas espécies de formigas que compartilham a prole com a hospedeira (Huang & Dornhaus, 2008).

Os himenópteros se comunicam principalmente por sinais químicos (Billen, 2006), e esses sinais são em parte determinados geneticamente (Holldobler, 1995). Então, duas espécies de formigas que divergiram a pouco tempo do ancestral comum possuem muitos compostos químicos semelhantes, e quanto mais compostos em comum, mais fácil é o disfarce da espécie invasora (Maschwitz et al., 2000). Provavelmente é em função dessa semelhança química que a regra de Emery é observada em muitos himenópteros (Huang & Dornhaus, 2008).

A invasão de cupinzeiros é um fenômeno frequentemente observado em diversos ambientes (Bouillon, 1970; Redford, 1984; Eggleton & Bignell, 1997). Em cupinzeiros construídos por *Cornitermes cumulans* por exemplo, já foram registrados um total de 28 espécies invasoras (Costa et al., 2009), e em um único cupinzeiro até nove espécies foram encontradas junto com o construtor (Costa, 2005). Apesar do número expressivo nos registros das coabitações, poucos estudos foram direcionados a entender quais fatores estão promovendo esses processos.

Nesse trabalho iremos buscar evidências da regra de Emery para cupins. Para isso iremos amostrar pares de espécies coabitantes e não coabitantes; e correlacionar a presença da coabitação com a distância genética entre os pares.

4.3 Material & Métodos

Para verificar se observamos evidências da regra de Emery nos cupins, nós testamos se a probabilidade de duas espécies (uma invasora e uma hospedeira) coabitarem o mesmo cupinzeiro aumenta com a proximidade genética entre elas. No entanto, não podemos considerar como espécie não invasora todas as espécies de cupins que não foram registradas dentro dos cupinzeiros de uma determinada espécie. Se duas espécies não ocorrem naturalmente no mesmo local não é válido considerá-las como

não coabitantes, pois não existe possibilidade dessas espécies se encontrarem. Da mesma maneira, espécies que não possuem a capacidade de se estabelecer dentro de cupinzeiros ativos de outra espécie não são potenciais invasoras, e não é válido considerá-las como não coabitantes. Por isso, para o desenvolvimento do teste seguimos os seguintes critérios:

4.3.1 Espécies hospedeiras

Espécies que constroem cupinzeiros epígeos, subterrâneos ou arbóreos, que tiveram registros de outros cupins em seus cupinzeiros ativos, ou seja, com a colônia construtora presente no cupinzeiro.

4.3.2 Espécies invasoras

Espécies que foram encontradas com suas colônias estabelecidas dentro de cupinzeiros de outras espécies, sendo que a colônia construtora se encontrava presente no cupinzeiro. A maioria dos cupins invasores são capazes de construir seus próprios ninhos, dessa maneira são espécies que não dependem do hospedeiro para sobreviver (facultativos) (Mathews, 1977). No entanto, alguns invasores perderam a capacidade de construir seus próprios ninhos, sendo espécies altamente dependentes do hospedeiro para sobreviver (obrigatórios) (Emerson, 1938).

4.3.3 Espécies potenciais invasoras

Cada espécie hospedeira possui sua gama de potenciais invasoras. As potenciais invasoras são aquelas que: (i) já foram registradas como espécies invasoras em outras hospedeiras, ou seja, possuem a capacidade biológica de se estabelecerem dentro de cupinzeiros ativos de outras espécies; e (ii) ocorrem no mesmo local que a espécie hospedeira, ou seja, possuem capacidade de co-ocorrer com a hospedeira. Dessa maneira, só são consideradas espécies potenciais invasoras aquelas que poderiam invadir uma determinada hospedeira, mas não foram registradas nos seus cupinzeiros.

4.3.4 Meta-análise

Existe um risco de registrarmos uma espécie como potencial invasora por causa de falta de amostragem em uma determinada região. Por isso, optamos trabalhar com

a meta-análise de trabalhos com metodologia direcionada à procura de coabitantes e que foram coletados no mesmo local. Utilizamos quatro estudos que descreveram as associações de coabitação na região de Camarões, África (Collins, 1980; Grassé, 1986; Dejean & Ruelle, 1995; Eggleton & Bignell, 1997); e cinco estudos direcionados aos coabitantes do cerrado brasileiro (Araujo, 1970; Mathews, 1977; Cunha et al., 2003; Costa et al., 2009; Florencio, 2010) (Tabela: 4.2). Tais estudos cobrem duas regiões biogeográficas (Etiópica e Neotropical) e dois ambientes (Floresta tropical úmida e savana, respectivamente). Nesses locais a fauna de cupins é reconhecidamente abundante, diversa e com muitos registros de coabitação de cupinzeiros (Bouillon, 1970; Constantino, 2005). Com isso, esperamos ampliar as chances de obter padrões consistentes para a ordem Isoptera.

4.3.5 Espécies e sequência gênica

Para calcularmos a distância genética entre as espécies utilizamos as sequências gênicas catalogadas no banco de dados on line: GenBank, disponível pelo National Center for Biotechnology Information (NCBI <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). O gene citocromo oxidase subunidade II (coxII) é o gene com maior representatividade no GenBank em se tratando de espécies de cupins. Utilizamos nesse trabalho todas as espécies registradas pelos estudos citados acima (seção: 4.3.4) que possuíam suas sequências do gene coxII cadastradas no GenBank. O número de acesso de cada espécie encontra-se na Tabela 4.1.

4.3.6 Distância genética entre os pares de espécies

As sequências gênicas das espécies foram traduzidas para aminoácidos e manualmente corrigidas no programa MEGA 5.0 (Tamura et al., 2011), então o alinhamento foi executado utilizando o algoritmo MUSCLE (Edgar, 2004). A distância genética entre duas sequências gênicas é estimada a partir de quantas bases nitrogenadas diferem entre elas. No entanto, as chances de uma base nitrogenada ser substituída por outra não é constante, por isso é necessário calcular um modelo de substituição adequado para a amostra sequenciada. Através das características do alinhamento foi calculado qual é o modelo de substituição mais adequado pelo critério informativo bayesiano (BIC). O modelo de substituição escolhido pelo programa foi o proposto

por Tamura & Nei (1993). Desta maneira, foram calculadas as distâncias genéticas entre: as espécies hospedeiras e suas invasoras (pares coabitantes) e as espécies hospedeiras e suas potenciais invasoras (pares não coabitantes). Todos os cálculos foram realizados no programa MEGA 5.0 (Tamura et al., 2011).

Tabela 4.1: Espécies de cupins, suas respectivas famílias e subfamílias, com os registros de coabitação com outra espécie de cupim. O número de registro no GenBank se refere a identidade da sequência de citocromo oxidase subunidade II no banco de dados.

Espécies	Autores	Número no GenBank
Rhinotermitidae		
Heterotermitinae		
<i>Heterotermes longiceps</i> (Snyder, 1924)	Araujo (1970); Mathews (1977); Florencio (2010)	AY553138.1
<i>Heterotermes tenuis</i> (Hagen, 1858)	Mathews (1977); Costa et al. (2009)	DQ442139.1
Serritermitidae		
Serritermitinae		
<i>Serritermes serrifer</i> (Hagen & Bates, 1858)	Araujo (1970); Mathews (1977); Costa et al. (2009)	AF220598.1
Termitidae		
Apicotermítinae		
<i>Amalotermes phaeocephalus</i> Sands, 1972	Eggleton & Bignell (1997)	DQ442063.1
<i>Astalotermes quietus</i> (Silvestri, 1914)	Eggleton & Bignell (1997)	DQ442085.1
<i>Ateuchotermes sentosus</i> Sands, 1972	Eggleton & Bignell (1997)	DQ442088.1
<i>Coxotermes boukokoensis</i> Grasse & Noirot, 1954	Collins (1980); Eggleton & Bignell (1997)	DQ442107.1
<i>Jugositermes tuberculatus</i> Emerson, 1928	Eggleton & Bignell (1997)	DQ442146.1
Foraminitermitinae		
<i>Foraminitermes valens</i> (Silvestri, 1915)	Collins (1980)	DQ442129
Nasutitermitinae		
<i>Constrictotermes cyphergaster</i> (Silvestri, 1901)	Mathews (1977); Cunha et al. (2003); Florencio (2010)	EU253898.1
<i>Nasutitermes lujae</i> Wasmann, 1911	Collins (1980); Eggleton & Bignell (1997)	DQ442191.1
<i>Verrucositermes tuberosus</i> Emerson, 1960	Eggleton & Bignell (1997)	DQ442265.1
Syntermitinae		
<i>Cornitermes bequaerti</i> Emerson, 1952	Mathews (1977)	AF149743.1
<i>Cornitermes cumulans</i> (Kollar in Pohl, 1832)	Araujo (1970); Mathews (1977); Costa et al. (2009)	AF149739.1
<i>Cyrrillotermes angulariceps</i> (Mathews, 1977)	Mathews (1977)	DQ442115
<i>Syntermes grandis</i> (Rambur, 1842)	Costa et al. (2009)	EU253903
Termitinae		
<i>Apilitermes longiceps</i> (Sjöstedt 1899)	Collins (1980); Eggleton & Bignell (1997)	DQ442079.1
<i>Basidentitermes aurivillii</i> (Sjöstedt)	Eggleton & Bignell (1997)	DQ442090
<i>Cephalotermes rectangularis</i> (Sjöstedt)	Grassé (1986); Eggleton & Bignell (1997)	DQ442097
<i>Cubitermes fungifaber</i> (Sjöstedt)	Collins (1980); Eggleton & Bignell (1997)	DQ442112.1
<i>Dihoplotermes inusitatus</i>	Mathews (1977);	DQ442118.1

Continua na próxima página

Tabela 4.1: Continuação

Espécies	Autores	Número no GenBank
Araujo, 1961	Costa et al. (2009)	
<i>Fastigitermes jucundus</i> (Sjöstedt 1924)	Collins (1980); Dejean & Ruelle (1995); Eggleton & Bignell (1997)	DQ442128
<i>Microcerotermes parvus</i> (Haviland 1898)	Eggleton & Bignell (1997)	DQ442167
<i>Procupitermes arboricola</i> (Sjöstedt)	Collins (1980); Eggleton & Bignell (1997)	DQ442226.1
<i>Spinitermes trispinosus</i> (Hagen & Bates in Hagen, 1858)	Mathews (1977); Costa et al. (2009); Florencio (2010)	DQ442245.1
<i>Thoracotermes macrothorax</i> (Sjöstedt)	Collins (1980); Eggleton & Bignell (1997)	DQ442254.1
<i>Tuberculitermes bycanistes</i> (Sjöstedt)	Grassé (1986); Eggleton & Bignell (1997)	DQ442258.1

4.3.7 Análise estatística

Os dados foram submetidos a uma regressão logística, um tipo de modelos lineares generalizados (GLM) sob distribuição Binomial. Essa regressão é adequada para modelar os efeitos de variáveis explicativas (contínuas ou categóricas) em variáveis respostas binárias (Logan, 2010). No nosso caso, queremos medir, para cada par de espécies, o efeito da variável explicativa contínua “distância genética”(x-var) na variável resposta binária “existência de registro de coabitação”(y-var). Como podem existir eventuais desvios provocados pela relação de dependência entre invasores e hospedeiros (ver seção: **4.3.2**), iremos incluir no modelo uma variável explicativa representando os dois estados de dependência do invasor: “obrigatório ou facultativo”(x-var).

Modelos logísticos diferem dos modelos lineares tradicionais porque eles não descrevem a taxa de mudança na variável resposta à medida que a variável explicativa muda. Ao invés disso, um modelo de regressão logística estabelece quão provável é a correlação entre a variável resposta e a variável explicativa. Isso portanto, descreve a probabilidade de um dado par de espécies, com um certo grau de distância genética, coexistir em um mesmo cupinzeiro, como invasora e hospedeira. Um modelo linear seria inapropriado porque ele não está atrelado aos limites de probabilidade logística entre zero e um.

Portanto, utilizamos uma regressão logística para verificar se uma curva sigmoide assintótica em zero e um no eixo y (i.e., um modelo logístico) se ajusta aos dados melhor do que uma linha horizontal que intercepta o eixo y em 0,5 (i.e., um modelo

nulo). A escolha da sigmóide (H_1) ao invés da linha horizontal (H_0) significa que existe uma correlação entre parentesco e coabitação. A covariável que representa os dois estados de dependência do invasor permite que a curva sigmoideal seja dividida em duas curvas, ambas sigmoideais, permitindo testar se a correlação entre parentesco e coabitação existe para ambos invasores (i.e. obrigatório ou facultativo).

4.4 Resultados

O alinhamento das sequências de *coxII* resultaram em 561 sítios alinhados, das quais 246 são variáveis entre as espécies. Das 27 espécies amostradas, quatro espécies são hospedeiras que constroem cupinzeiros invadidos por outros cupins; quatro são hospedeiras que também podem ser invasoras em outros ninhos; 17 são invasoras que podem se estabelecer sozinhas em seus próprios ninhos; e duas são espécies que se estabelecem exclusivamente dentro de cupinzeiros previamente construídos (Tabela 4.2). A chance de uma espécie invasora e uma hospedeira coabitarem o mesmo cupinzeiro não foi afetada pela distância genética entre os pares de espécies (Figura: 4.1, $\chi^2 = 119.77$, $p = 0.63$), e nem pela dependência do hospedeiro facultativo ou obrigatório (Figura 4.1, $\chi^2 = 118.72$, $p = 0.28$).

Tabela 4.2: Espécies de cupins, hospedeiras e invasoras, separadas pela distribuição geográfica. "C": Par de espécies que foram registrados como hospedeiro e invasor em um mesmo cupinzeiro; "NC": Pares de espécies que poderiam ter sido encontrados no mesmo ninho, mas não foram (espécies invasoras que possuem a capacidade biológica de se estabelecerem dentro de cupinzeiros ativos de outras espécies e possuem capacidade de co-ocorrer com a hospedeira, mas não foram registradas nos seus cupinzeiros). Espécies invasoras que não constroem seus próprios ninhos estão sinalizadas com um asterisco "*". Abreviação das espécies: *Con. cyph.*=*Constrictotermes cyphergaster*, *Cor. bequ.*=*Cornitermes bequaerti*, *Cor. cumu.*=*Cornitermes cumulans*, *Ast. quie.*=*Astalotermes quietus*, *Cep. rect.*=*Cephalotermes rectangularis*, *Cub. fung.*=*Cubitermes fungifaber*, *Pro. arbo.*=*Procubitermes arboricola*, *Tho. macr.*=*Thoracotermes macrothorax*.

Cerrado brasileiro					
Espécies invasoras	Espécies hospedeiras				
	<i>Con. cyph.</i>	<i>Cor. bequ.</i>	<i>Cor. cumu.</i>		
<i>Cyrtillotermes angulariceps</i>	NC	C	NC		
<i>Dihoplotermes inusitatus</i>	NC	C	C		
<i>Heterotermes tenuis</i>	NC	NC	C		
<i>Serritermes serrifer*</i>	NC	C	C		
<i>Spinitermes trispinosus</i>	NC	C	C		
<i>Syntermes grandis</i>	NC	NC	C		
<i>Heterotermes longiceps</i>	C	NC	NC		
Camarões					
Espécies invasoras	Espécies hospedeiras				
	<i>Ast. quie.</i>	<i>Cep. rect.</i>	<i>Cub. fung.</i>	<i>Pro. arbo.</i>	<i>Tho. macr.</i>
<i>Amalotermes phaeocephalus</i>	NC	NC	C	NC	NC
<i>Apilitermes longiceps</i>	NC	NC	C	NC	NC
<i>Ateuchotermes sentosus</i>	C	NC	NC	NC	C
<i>Basidentitermes aurivillii</i>	NC	NC	C	NC	NC
<i>Cephalotermes rectangularis</i>	C	-	NC	NC	NC
<i>Coxotermes boukokoensis</i>	NC	NC	C	NC	NC
<i>Cubitermes fungifaber</i>	NC	NC	-	NC	C
<i>Fastigitermes jucundus</i>	C	NC	C	NC	NC
<i>Foraminitermes valens</i>	NC	NC	C	NC	NC
<i>Jugositermes tuberculatus</i>	NC	NC	C	NC	NC
<i>Microcerotermes parvus</i>	C	NC	C	C	NC
<i>Nasutitermes lujae</i>	NC	NC	C	NC	NC
<i>Procubitermes arboricola</i>	C	NC	NC	-	NC
<i>Thoracotermes macrothorax</i>	NC	NC	C	NC	-
<i>Tuberculitermes bycanistes*</i>	NC	C	NC	NC	NC
<i>Verrucositermes tuberosus</i>	NC	NC	C	NC	NC

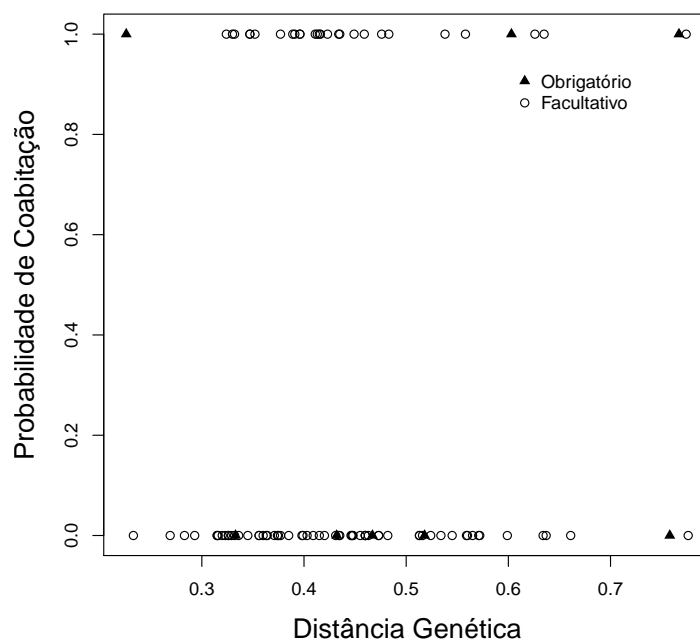


Figura 4.1: Distância genética entre cada par de espécies e sua probabilidade de serem coabitantes. Cada ponto é um par de espécie (uma invasora e uma hospedeira); pares com um invasor obrigatório são representados com triângulos pretos, e pares com um invasor facultativo são representados com círculos vazados. $\chi^2 = 119.99$, $p = 0.73$.

4.5 Discussão

A proximidade filogenética entre espécies invasoras e hospedeiras aqui estudadas não provocou aumento na probabilidade dessas espécies serem coabitantes em um mesmo cupinzeiro. Ou seja, não observamos evidências de que a regra de Emery se aplique aos cupins amostrados por esse estudo. Esse resultado é o mesmo para os invasores obrigatórios ou facultativos (Fig: 4.1). A falta de correlação entre a distância genética e a probabilidade de coabitação pode indicar que os mecanismos utilizados pelos cupins invasores são diferentes dos mecanismos utilizados pelas formigas.

Realmente, os cupins apresentam algumas peculiaridades que tornam sua invasão diferente da invasão das formigas. Dado o tipo de construções que os cupins fazem é possível que o disfarce químico não seja necessário pelo menos no momento do esta-

belecimento da colônia invasora. Existem certos tipos de espécies construtoras que aumentam o volume de seus ninhos, mas não aumentam o número de indivíduos na mesma proporção (Josens & Soki, 2010), o que provoca a existência de espaços não utilizados pelo construtor do ninho. É possível que as espécies invasoras se estabeleçam prioritariamente nesses espaços não utilizados pelo construtor e, portanto não necessitem de disfarce químico. De fato, os indivíduos das espécies invasoras utilizam suas próprias galerias que não são compartilhadas com outras espécies (Coles, 1980).

Florencio (2010) verificou que as espécies invasoras não sobrepõem seus nichos alimentares com a construtora do cupinzeiro; e que a amplitude alimentar da colônia construtora não é afetada pelo aumento de espécies invasoras em seu cupinzeiro (Florencio, 2010). Aparentemente os invasores que conseguem se estabelecer junto com a colônia construtora do ninho não desviam recursos alimentares oriundos diretamente da colônia invadida e podem não apresentar custos óbvios aos construtores. Isso não implica que todas as espécies invasoras são inócuas à colônia construtora, é possível a existência de espécies invasoras que apresentam custos ao construtor, no entanto esses invasores só se estabelecem em cupinzeiros onde a colônia construtora encontra-se em estado de senescência ou morta. Por exemplo, Redford (1984, Tabela:2) observou que cupinzeiros com a colônia construtora ausente apresentam um maior número de espécies invasoras. No entanto, esses invasores não foram amostrados nesse estudo, já que nosso interesse está voltado à interação entre a invasora e sua hospedeira.

Foitzik et al. (2009) mostraram que os altos custos infligidos pela espécie invasora no valor adaptativo da espécie invadida provocam estratégias co-adaptativas e uma das principais estratégias das formigas invasoras é o mimetismo químico (Buschinger, 2009). Em um trabalho de revisão, Huang & Dornhaus (2008) mostraram que as formigas que contam com o mimetismo químico para invadir o ninho da hospedeira seguem a regra de Emery. Os cupins invasores amostrados no nosso estudo não tendem a seguir essa regra. É possível que a presença desses cupins invasores não provoque um custo tão alto na colônia construtora do cupinzeiro, e por isso não existam estratégias adaptativas que evitem a entrada dos invasores.

É possível que os cupins invasores seguiram um caminho evolutivo diferente das

formigas. Propomos uma hipótese que de os cupins invasores que têm maior vantagem adaptativa não são aqueles que infligem altos custos ao construtor e passam despercebidos pela semelhança química; mas sim aqueles que não infligem custos ao construtor e dessa maneira não provocam uma resposta coevolutiva do construtor. Essa segunda estratégia dos invasores permitiria que certas espécies construtoras abrigassem colônias invasoras em seus cupinzeiros sem terem diminuídos seus valores adaptativos.

Essa proposta poderia explicar o resultado encontrado no nosso conjunto de dados. No entanto, estudos adicionais testando a regra de Emery em mais espécies seriam bem vindos para confirmação do que nós encontramos. Se a nossa proposta para explicar a ausência de regra de Emery estiver correta é esperado que em estudos de campo a presença natural de colônias invasoras não afete o valor adaptativo das colônias hospedeiras.

4.6 Apêndice

4.6.1 Análises estatísticas detalhadas

Carregando os dados

Dados referentes às análises para testar se a proximidade filogenética entre duas espécies de cupins afeta a probabilidade dessas espécies estabelecerem uma associação de coabitação. As duas espécies são: uma espécie de cupim que possui a capacidade de invadir cupinzeiros ativos de outras espécies (denominada de invasora), e uma espécie de cupim que tem seus cupinzeiros ativos invadidos por outros cupins (denominada de invadida).

```
> dados <- read.table("ConstVsInquil_Localid_Constroi.txt", header = T)
> attach(dados)
> summary(dados)
```

Especie_Construtora		Especie_Inquilina	
Astalotermes_quietus	:16	Amalotermes_phaeocephalus:	5
Cephalotermes_rectangularis	:15	Apilitermes_longiceps	: 5
Cubitermes_fungifaber	:15	Ateuchotermes_sentosus	: 5
Procubitermes_arboricola	:15	Basidentitermes_aurivillii:	5
Thoracotermes_macrothorax	:15	Coxotermes_boukokoensis	: 5
Constrictotermes_cyphergaster:	7	Fastigitermes_jucundus	: 5
(Other)	:14	(Other)	:67

Localidade	Coab	Dist	ConstroiNinho
AfricaOeste:76	Min. :0.0000	Min. :0.2260	N:11
Cerrado :21	1st Qu.:0.0000	1st Qu.:0.3560	S:86
	Median :0.0000	Median :0.4230	
	Mean :0.3093	Mean :0.4424	
	3rd Qu.:1.0000	3rd Qu.:0.5130	
	Max. :1.0000	Max. :0.7760	

```
> dados
```

	Especie_Construtora	Especie_Inquilina	Localidade	Coab	Dist	ConstroiNinho
1	Astalotermes_quietus	Tuberculitermes_bycanistes	AfricaOeste	0	0.333	N
2	Cephalotermes_rectangularis	Tuberculitermes_bycanistes	AfricaOeste	1	0.226	N
3	Constrictotermes_cyphergaster	Serritermes_serrifer	Cerrado	0	0.758	N
4	Constrictotermes_cyphergaster	Spinitermes_trispinosus	Cerrado	0	0.398	N
5	Cornitermes_bequaerti	Serritermes_serrifer	Cerrado	1	0.767	N
6	Cornitermes_bequaerti	Spinitermes_trispinosus	Cerrado	1	0.389	N
7	Cornitermes_cumulans	Serritermes_serrifer	Cerrado	1	0.603	N
8	Cornitermes_cumulans	Spinitermes_trispinosus	Cerrado	1	0.476	N
9	Cubitermes_fungifaber	Tuberculitermes_bycanistes	AfricaOeste	0	0.467	N
10	Procubitermes_arboricola	Tuberculitermes_bycanistes	AfricaOeste	0	0.432	N
11	Thoracotermes_macrothorax	Tuberculitermes_bycanistes	AfricaOeste	0	0.518	N
12	Astalotermes_quietus	Amalotermes_phaeocephalus	AfricaOeste	0	0.332	S
13	Astalotermes_quietus	Apilitermes_longiceps	AfricaOeste	0	0.661	S
14	Astalotermes_quietus	Ateuchotermes_sentosus	AfricaOeste	1	0.324	S
15	Astalotermes_quietus	Basidentitermes_aurivillii	AfricaOeste	0	0.448	S
16	Astalotermes_quietus	Cephalotermes_rectangularis	AfricaOeste	1	0.423	S

17	Astalotermes_quietus	Coxotermes_boukokoensis	AfricaOeste	0	0.283	S
18	Astalotermes_quietus	Cubitermes_fungifaber	AfricaOeste	0	0.374	S
19	Astalotermes_quietus	Fastigitermes_jucundus	AfricaOeste	1	0.416	S
20	Astalotermes_quietus	Foraminitermes_valens	AfricaOeste	0	0.360	S
21	Astalotermes_quietus	Jugositermes_tuberculatus	AfricaOeste	0	0.431	S
22	Astalotermes_quietus	Microcerotermes_parvus	AfricaOeste	1	0.396	S
23	Astalotermes_quietus	Nasutitermes_lujae	AfricaOeste	0	0.571	S
24	Astalotermes_quietus	Procubitermes_arboricola	AfricaOeste	1	0.459	S
25	Astalotermes_quietus	Thoracotermes_macrothorax	AfricaOeste	0	0.415	S
26	Astalotermes_quietus	Verrucositermes_tuberosus	AfricaOeste	0	0.377	S
27	Cephalotermes_rectangularis	Amalotermes_phaeocephalus	AfricaOeste	0	0.516	S
28	Cephalotermes_rectangularis	Apilitermes_longiceps	AfricaOeste	0	0.329	S
29	Cephalotermes_rectangularis	Ateuchotermes_sentosus	AfricaOeste	0	0.455	S
30	Cephalotermes_rectangularis	Basidentitermes_aurivillii	AfricaOeste	0	0.323	S
31	Cephalotermes_rectangularis	Coxotermes_boukokoensis	AfricaOeste	0	0.316	S
32	Cephalotermes_rectangularis	Cubitermes_fungifaber	AfricaOeste	0	0.326	S
33	Cephalotermes_rectangularis	Fastigitermes_jucundus	AfricaOeste	0	0.269	S
34	Cephalotermes_rectangularis	Foraminitermes_valens	AfricaOeste	0	0.524	S
35	Cephalotermes_rectangularis	Jugositermes_tuberculatus	AfricaOeste	0	0.293	S
36	Cephalotermes_rectangularis	Microcerotermes_parvus	AfricaOeste	0	0.315	S
37	Cephalotermes_rectangularis	Nasutitermes_lujae	AfricaOeste	0	0.364	S
38	Cephalotermes_rectangularis	Procubitermes_arboricola	AfricaOeste	0	0.460	S
39	Cephalotermes_rectangularis	Thoracotermes_macrothorax	AfricaOeste	0	0.356	S
40	Cephalotermes_rectangularis	Verrucositermes_tuberosus	AfricaOeste	0	0.336	S
41	Constrictotermes_cyphergaster	Cyrilliotermes_angulariceps	Cerrado	0	0.320	S
42	Constrictotermes_cyphergaster	Dihoplotermes_inusitatus	Cerrado	0	0.399	S
43	Constrictotermes_cyphergaster	Heterotermes_longiceps	Cerrado	1	0.635	S
44	Constrictotermes_cyphergaster	Heterotermes_tenuis	Cerrado	0	0.482	S
45	Constrictotermes_cyphergaster	Syntermes_grandis	Cerrado	0	0.463	S
46	Cornitermes_bequaerti	Cyrilliotermes_angulariceps	Cerrado	1	0.352	S
47	Cornitermes_bequaerti	Dihoplotermes_inusitatus	Cerrado	1	0.435	S
48	Cornitermes_bequaerti	Heterotermes_longiceps	Cerrado	0	0.776	S
49	Cornitermes_bequaerti	Heterotermes_tenuis	Cerrado	0	0.559	S
50	Cornitermes_bequaerti	Syntermes_grandis	Cerrado	0	0.345	S
51	Cornitermes_cumulans	Cyrilliotermes_angulariceps	Cerrado	0	0.409	S
52	Cornitermes_cumulans	Dihoplotermes_inusitatus	Cerrado	1	0.391	S
53	Cornitermes_cumulans	Heterotermes_longiceps	Cerrado	0	0.565	S
54	Cornitermes_cumulans	Heterotermes_tenuis	Cerrado	1	0.558	S
55	Cornitermes_cumulans	Syntermes_grandis	Cerrado	1	0.377	S
56	Cubitermes_fungifaber	Amalotermes_phaeocephalus	AfricaOeste	1	0.449	S
57	Cubitermes_fungifaber	Apilitermes_longiceps	AfricaOeste	1	0.413	S
58	Cubitermes_fungifaber	Ateuchotermes_sentosus	AfricaOeste	0	0.385	S
59	Cubitermes_fungifaber	Basidentitermes_aurivillii	AfricaOeste	1	0.332	S
60	Cubitermes_fungifaber	Cephalotermes_rectangularis	AfricaOeste	0	0.326	S
61	Cubitermes_fungifaber	Coxotermes_boukokoensis	AfricaOeste	1	0.774	S
62	Cubitermes_fungifaber	Fastigitermes_jucundus	AfricaOeste	1	0.330	S
63	Cubitermes_fungifaber	Foraminitermes_valens	AfricaOeste	1	0.415	S
64	Cubitermes_fungifaber	Jugositermes_tuberculatus	AfricaOeste	1	0.626	S
65	Cubitermes_fungifaber	Microcerotermes_parvus	AfricaOeste	1	0.538	S
66	Cubitermes_fungifaber	Nasutitermes_lujae	AfricaOeste	1	0.434	S
67	Cubitermes_fungifaber	Procubitermes_arboricola	AfricaOeste	0	0.473	S
68	Cubitermes_fungifaber	Thoracotermes_macrothorax	AfricaOeste	1	0.347	S
69	Cubitermes_fungifaber	Verrucositermes_tuberosus	AfricaOeste	1	0.396	S
70	Procubitermes_arboricola	Amalotermes_phaeocephalus	AfricaOeste	0	0.363	S
71	Procubitermes_arboricola	Apilitermes_longiceps	AfricaOeste	0	0.560	S
72	Procubitermes_arboricola	Ateuchotermes_sentosus	AfricaOeste	0	0.599	S
73	Procubitermes_arboricola	Basidentitermes_aurivillii	AfricaOeste	0	0.371	S
74	Procubitermes_arboricola	Cephalotermes_rectangularis	AfricaOeste	0	0.460	S
75	Procubitermes_arboricola	Coxotermes_boukokoensis	AfricaOeste	0	0.420	S
76	Procubitermes_arboricola	Cubitermes_fungifaber	AfricaOeste	0	0.473	S
77	Procubitermes_arboricola	Fastigitermes_jucundus	AfricaOeste	0	0.447	S
78	Procubitermes_arboricola	Foraminitermes_valens	AfricaOeste	0	0.534	S
79	Procubitermes_arboricola	Jugositermes_tuberculatus	AfricaOeste	0	0.545	S
80	Procubitermes_arboricola	Microcerotermes_parvus	AfricaOeste	1	0.411	S
81	Procubitermes_arboricola	Nasutitermes_lujae	AfricaOeste	0	0.435	S
82	Procubitermes_arboricola	Thoracotermes_macrothorax	AfricaOeste	0	0.513	S
83	Procubitermes_arboricola	Verrucositermes_tuberosus	AfricaOeste	0	0.637	S
84	Thoracotermes_macrothorax	Amalotermes_phaeocephalus	AfricaOeste	0	0.460	S
85	Thoracotermes_macrothorax	Apilitermes_longiceps	AfricaOeste	0	0.375	S
86	Thoracotermes_macrothorax	Ateuchotermes_sentosus	AfricaOeste	1	0.483	S
87	Thoracotermes_macrothorax	Basidentitermes_aurivillii	AfricaOeste	0	0.446	S
88	Thoracotermes_macrothorax	Cephalotermes_rectangularis	AfricaOeste	0	0.356	S

89	Thoracotermes_macrothorax	Coxotermes_boukokoensis	AfricaOeste	0	0.447	S
90	Thoracotermes_macrothorax	Cubitermes_fungifaber	AfricaOeste	1	0.347	S
91	Thoracotermes_macrothorax	Fastigitermes_jucundus	AfricaOeste	0	0.233	S
92	Thoracotermes_macrothorax	Foraminitermes_valens	AfricaOeste	0	0.634	S
93	Thoracotermes_macrothorax	Jugositermes_tuberculatus	AfricaOeste	0	0.434	S
94	Thoracotermes_macrothorax	Microcerotermes_parvus	AfricaOeste	0	0.572	S
95	Thoracotermes_macrothorax	Nasutitermes_lujae	AfricaOeste	0	0.403	S
96	Thoracotermes_macrothorax	Procubitermes_arboricola	AfricaOeste	0	0.513	S
97	Thoracotermes_macrothorax	Verrucositermes_tuberosus	AfricaOeste	0	0.315	S

Criando o modelo e verificando a distribuição dos dados

```
> m1 <- glm(Coab ~ Dist * ConstroiNinho, family = binomial)
> summary(m1)
```

Call:

```
glm(formula = Coab ~ Dist * ConstroiNinho, family = binomial)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.1358	-0.8375	-0.8103	1.4647	1.6085

Coefficients:

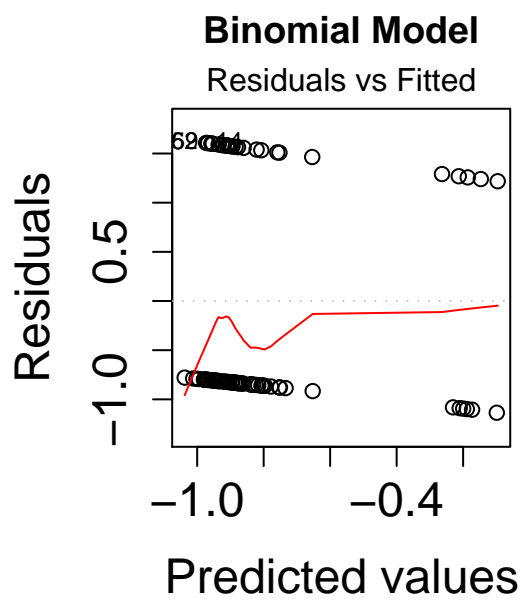
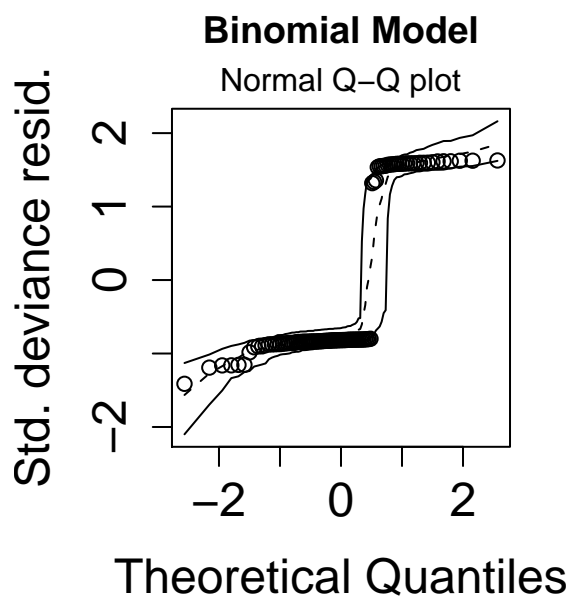
	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.3336	1.9530	-0.171	0.864
Dist	0.3098	3.8001	0.082	0.935
ConstroiNinhoS	-0.8691	2.1885	-0.397	0.691
Dist:ConstroiNinhoS	0.3992	4.3806	0.091	0.927

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 119.99 on 96 degrees of freedom
 Residual deviance: 118.72 on 93 degrees of freedom
 AIC: 126.72

Number of Fisher Scoring iterations: 4

```
> library(RRJ)
> rdiagnostic(m1)
```



Testando o modelo

```
> anova(m1, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model: binomial, link: logit

Response: Coab

Terms added sequentially (first to last)

	Df	Deviance	Resid. Df	Resid. Dev	P(> Chi)
NULL			96	119.993	
Dist	1	0.224	95	119.769	0.636
ConstroiNinho	1	1.037	94	118.732	0.309
Dist:ConstroiNinho	1	0.008	93	118.724	0.927

```
> m1.nulo <- glm(Coab ~ 1, family = binomial)
> anova(m1, m1.nulo, test = "Chi")
```

Analysis of Deviance Table

Model 1: Coab ~ Dist * ConstroiNinho

Model 2: Coab ~ 1

	Resid. Df	Resid. Dev	Df	Deviance	P(> Chi)
1	93	118.724			
2	96	119.993	-3	-1.269	0.736

Conclusão

O modelo estatístico está adequado. Aceitamos a hipótese nula: A distância filogenética entre duas espécies não afeta a probabilidade das espécies estabelecerem uma associação de coabitação.

```
> detach(dados)
```

Considerações finais

Frente a revisão dos dados sobre coabitação de cupinzeiros por diferentes espécies podemos concluir que:

1. As espécies hospedeiras podem se associar com uma gama grande de espécies invasoras e suas associações parecem não ter uma preferência por espécies invasoras;
2. as espécies invasoras se associam majoritariamente com apenas uma ou duas espécies hospedeiras, o que pode indicar uma preferência estreita por suas hospedeiras;
3. a família Termitidae e subfamília Syntermitinae foram os grupos que apresentam um número acima do esperado de espécies hospedeiras. Esses grupos são aqueles que possuem muitas espécies que oferecem uma grande variedade de recursos de nidificação ou alimentares para as espécies invasoras;
4. a família Termitidae e as subfamílias Cubitermitinae e Syntermitinae foram os grupos que apresentam um número acima do esperado de espécies invasoras. Esses grupos são aqueles que possuem muitas espécies que apresentam:
 - (a) uma grande amplitude alimentar, o que lhes permite encontrar alimento dentro ou fora do cupinzeiro;
 - (b) não são expulsos do cupinzeiro, possivelmente evitando o encontro com os indivíduos da espécie residente no cupinzeiro.

Frente aos estudos de caso dessa tese podemos concluir que:

1. A identidade da espécie construtora, junto com o volume do cupinzeiro, são importantes na determinação de quantas espécies irão coabitar um mesmo cupinzeiro;
2. a espécie construtora do cupinzeiro possui algum efeito interativo sobre seus coabitantes;

3. o fato de uma espécie hospedeira também ser invasora de cupinzeiros alheios pode afetar na forma com que essa espécie interage com seus coabitantes quando ela é hospedeira;
4. não encontramos evidências de que a regra de Emery se aplique aos cupins amostrados nesse trabalho;
5. propomos uma hipótese que de os cupins invasores que têm maior vantagem adaptativa são aqueles que não infligem custos ao construtor.

Referências Bibliográficas

- ABE, T.; BIGNELL, D.; HIGASHI, H. **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Kluwer Academic Publishers, 2000.
- AGRITEMPO. Sistema de Monitoramento Agrometeorológico. Empresa Informática Agropecuária., 2009. [WWW document]. URL <http://www.agritempo.gov.br/agroclima/sumario>.
- ARAUJO, R. L. Termites of the Neotropical region. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F., (Ed.), **Biology of Termites**, Academic Press, Iiv., 1970.
- BAGNERES, A. G.; KILLIAN, A.; CLEMENT, J. L.; LANGE, C. Interspecific recognition among termites of the genus *Reticulitermes* - evidence for a role for the cuticular hydrocarbons. **Journal of Chemical Ecology**, v.17, n.12, p.2397–2420, 1991.
- BAGNÈRES, A. G.; LORENZI, M.; DUSTICIER, G.; TURILLAZZI, S.; CLÉMENT, J. L. Chemical usurpation of a nest by paper wasp parasites. **Science**, v.272, n.5263, p.889–892, 1996.
- BANDEIRA, A. G.; MACAMBIRA, M. L. J. Térmitas de Carajás, estado do Pará, Brasil: Composição faunística, distribuição e hábito alimentar. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v.4, p.175–190, 1988.
- BIGNELL, D.; ROISIN, Y.; LO, N. **Biology of termites: a modern synthesis**. Springer, 2011.
- BILLEN, J. Signal variety and communication in social insects. **Proceedings Netherlands Entomological Society Meeting**, v.17, p.9–25, 2006.
- BORDEREAU, C.; PASTEELS, J. M. Pheromones and chemical ecology of dispersal and foraging in termites. In: BIGNELL, D.; ROISIN, Y.; LO, N., (Ed.), **Biology of termites: a modern synthesis**, Springer, 2011.
- BOUILLON, A. Termites of the Ethiopian region. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F., (Ed.), **Biology of Termites**, Academic Press, Iiv., 1970.

- BRANDT, M.; FOITZIK, S.; FISCHER-BLASS, B.; HEINZE, J. The coevolutionary dynamics of obligate ant social parasite system - between prudence and antagonism. **Biological Reviews**, v.80, n.2, p.251–267, 2005a.
- BRANDT, M.; HEINZE, J.; SCHMITT, T.; FOITZIK, S. A chemical level in the coevolutionary arms race between an ant social parasite and its hosts. **Journal of Evolutionary Biology**, v.18, n.3, p.576–586, 2005b.
- BUSCHINGER, A. Evolution of social parasitism in ants. **Trends in Ecology and Evolution**, v.1, n.6, p.155–160, 1986.
- BUSCHINGER, A. Social parasitism among ants: A review (Hymenoptera: Formicidae). **Myrmecological News**, v.12, p.219–235, 2009.
- CARPENTER, J.; PERERA, E. Phylogenetic relationships among Yellowjackets and the evolution of social parasitism (Hymenoptera: Vespidae, Vespinae). **American Museum Novitates**, , n.3507, p.1–19, 2006.
- CESAR, H.; BANDEIRA, A.; OLIVEIRA, J. Estudo da relação de cupins e seus ninhos com a vegetação de campos no Estado do Pará, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v.2, n.2, p.119–139, 1986.
- COLES, H. R. Defensive strategies in the ecology of Neotropical termites, 1980. 1-2p. Tese (Doutorado) - Southampton University, U.K. 243pp.
- COLES DE NEGRET, H. R.; REDFORD, K. The biology of nine termite species from the cerrado of Central Brazil. **Psyche**, v.89, p.81–106, 1982.
- COLLINS, N. M. Inhabitation of epigeal termite (Isoptera) nests by secondary termites in Cameroun rain forest. **Sociobiology**, v.5, p.47–54, 1980.
- CONSTANTINO, R. Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado. In: SCARIOT, A.; SOUSA-SILVA, J. C.; FELFITI, J. M., (Ed.), **Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação**, Ministério do Meio Ambiente, 19, 2005.
- COSTA, D.; CARVALHO, R.; LIMA FILHO, G.; BRANDÃO, D. Inquilines and invertebrate fauna associated with termite nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. **Sociobiology**, v.53, p.443–453, 2009.
- COSTA, D. A. Inquilinos Associados a Ninhos de *Cornitermes cumulans* (Isoptera: Termitidae) em uma área de campo no Parque Nacional das Emas, GO., 2005. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Goiânia, Brazil.
- CRISTALDO, P. F. Mecanismos de defesa em ninhos de cupins (Insecta: Isoptera), 2010. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Brazil.
- CUNHA, H.; MORAIS, P. Relação espécie-área em cupinzeiros de pastagem, Goiânia-GO, Brasil. **EntomoBrasilis**, v.3, n.3, p.60–63, 2010.
- CUNHA, H. F.; COSTA, D. A.; SANTO, K. D.; SILVA, L. O.; BRANDÃO, D. Relationship between *Constrictotermes cyphergaster* and inquiline termites in the Cerrado (Isoptera : Termitidae). **Sociobiology**, v.42, n.3, p.761–770, 2003.

- DARLINGTON, J. Termites (Isoptera) as secondary occupants in mounds of *Macrotermes michaelseni* (Sjöstedt) in Kenya. **Insectes Sociaux**, p.1–7, 2011.
- DE VISSER, S.; FREYMAN, B.; SCHNYDER, H. Trophic interactions among invertebrates in termitaria in the African savanna: A stable isotope approach. **Ecological Entomology**, v.33, n.6, p.758–764, 2008.
- DECHMANN, D. K. N.; KALKO, E. K. V.; KERTH, G. Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silvicolum* roosts in active termite nests. **Evolutionary Ecology Research**, v.6, n.7, p.1037–1050, 2004.
- DEJEAN, A.; RUELLE, J. E. Importance of *Cubitermes* Termitaries as Shelter for Alien Incipient Termite Societies. **Insectes Sociaux**, v.42, n.2, p.129–136, 1995.
- DOMINGOS, D. O ninho de *Armitermes euamignathus* (Isoptera, Termitidae) características gerais, crescimento e associações. **Ciência e cultura**, v.35, p.783–790, 1983.
- DOMINGOS, D.; GONTIJO, T. A. Multi-occupation of termite mounds in cerrado vegetation in south-eastern Brazil. **Revista Brasileira de Biologia**, v.56, n.4, p.717–723, 1996.
- DRONNET, S.; SIMON, X.; VERHAEGHE, J. C.; RASMONT, P.; ERRARD, C. Bumblebee inquilinism in *Bombus (Fernaldaepsithyrus) sylvestris* (Hymenoptera, Apidae): behavioural and chemical analyses of host-parasite interactions. **Apidologie**, v.36, n.1, p.59–70, 2005.
- EDGAR, R. MUSCLE: Multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic Acids Research**, v.32, n.5, p.1792–1797, 2004.
- EGGLETON, P.; BIGNELL, D. 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**, v.111, n.6, p.489–498, 1997.
- EMERSON, A. E. Termite nests – a study of the phylogeny of behavior. **Ecological Monographs**, v.8, p.247–284, 1938.
- FLORENCIO, D. F. Coexistência de diferentes espécies de cupins em cupinzeiros via diferenciação no uso dos recursos alimentares., 2010. 205-207p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
- FOITZIK, S.; ACHENBACH, A.; BRANDT, M. Locally adapted social parasite affects density, social structure, and life history of its ant hosts. **Ecology**, v.90, n.5, p.1195–1206, 2009.
- GRASSÉ, P. **Termitologia**. Paris - New York: Masson, 1986. Iiv.
- HANSELL, M. **Built by animals, The natural history of animal architecture**. Oxford University Press Inc., New York: Oxford University Press, 2007.
- HANSELL, M. H. The Ecological Impact of Animal Nests and Burrows. **Functional Ecology**, v.7, n.1, p.5–12, 1993.

- HOJO, M. K.; WADA-KATSUMATA, A.; AKINO, T.; YAMAGUCHI, S.; OZAKI, M.; YAMAOKA, R. Chemical disguise as particular caste of host ants in the ant inquiline parasite *Niphanda fusca* (Lepidoptera: Lycaenidae). **Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences**, v.276, p.551–558, 2009.
- HOLLDOBLER, B. The chemistry of social regulation - multicomponent signals in ant societies. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.92, p.19–22, 1995.
- HUANG, M.; DORNHAUS, A. A meta-analysis of ant social parasitism: Host characteristics of different parasitism types and a test of Emery's rule. **Ecological Entomology**, v.33, n.5, p.589–596, 2008.
- JANSEN, G.; SAVOLAINEN, R.; VEPSÄLÄINEN, K. Phylogeny, divergence-time estimation, biogeography and social parasite-host relationships of the Holarctic ant genus *Myrmica* (Hymenoptera: Formicidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.56, n.1, p.294–304, 2010.
- JOSENS, G.; SOKI, K. Relation between termite numbers and the size of their mounds. **Insectes Sociaux**, v.57, n.3, p.303–316, 2010.
- KAWAZOE, K.; KAWAKITA, A.; KAMEDA, Y.; KATO, M. Redundant species, cryptic host-associated divergence, and secondary shift in Sennertia mites (Acari: Chaetodactylidae) associated with four large carpenter bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopa) in the Japanese island arc. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.49, n.2, p.503 – 513, 2008.
- KORB, J. Termite Mound Architecture, from Function to Construction. In: BIGNELL, D.; ROISIN, Y.; LO, N., (Ed.), **Biology of termites: a modern synthesis**, Springer, 2011.
- KOTTEK, M.; GRIESER, J.; BECK, C.; RUDOLF, B.; RUBEL, F. World map of the Kopen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, v.15, p.259–263, 2006.
- KRISHNA, K.; WEESSNER, F. M. **Biology of Termites**. Academic Press, 1969. Iv.
- KRISHNA, K.; WEESSNER, F. M. **Biology of Termites**. Academic Press, 1970. IIv.
- LENOIR, A.; D'ETTORRE, P.; ERRARD, C.; HEFETZ, A. Chemical ecology and social parasitism in ants. **Annual Review of Entomology**, v.46, p.573–599, 2001.
- LEPAGE, M.; DARLINGTON, J. Population dynamics of termites. In: ABE, T.; BIGNELL, D.; HIGASHI, H., (Ed.), **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**, Kluwer Academic Publishers, 2000.
- LIMA, M. M.; GONÇALVES, T.; DESOUZA, O.; REIS-JR, R. Nesting site selection by *Coptotermes gestroi* (Insecta:Isoptera). **Sociobiology**, v.48, n.2, 2006.
- LOGAN, M. **Biostatistical design and analysis using R**. Willey-Blackwell Publishig, 2010.

- LOPEZ-HERNANDEZ, D.; BROSSARD, M.; FARDEAU, J. C.; LEPAGE, M. Effect of different termite feeding groups on P sorption and P availability in African and South American savannas. **Biology and Fertility of Soils**, v.42, n.3, p.207–214, 2006.
- MASCHWITZ, U.; DOROW, W.; BUSCHINGER, A.; KALYTITA, G. Social parasitism involving ants of different subfamilies: *Polyrhachis lama* (Formicinae) an obligatory inquiline of *Diacamma* sp. (Ponerinae) in Java. **Insectes Sociaux**, v.47, n.1, p.27–35, 2000.
- MATHEWS. **Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil**. Rio de Janeiro, RJ: Academia Brasileira de Ciências, 1977. 267p.
- MATSUURA, K.; NISHIDA, T. Colony fusion in a termite: What makes the society open? **Insectes Sociaux**, v.48, n.4, p.378–383, 2001.
- MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Diet and nest material of the processional termite *Hospitalitermes*, and cohabitation of *Termes* (Isoptera, Termitidae) on Borneo Island. **Insectes Sociaux**, v.44, p.267–275, 1997.
- NASH, D. R.; ALS, T. D.; MAILE, R.; JONES, G. R.; BOOMSMA, J. J. A Mosaic of Chemical Coevolution in a Large Blue Butterfly. **Science**, v.319, n.5859, p.88–90, 2008.
- NEOH, K. B.; LEE, C. Y. Flight Activity of Two Sympatric Termite Species, *Macrotermes gilvus* and *Macrotermes carbonarius* (Termitidae: Macrotermitinae). **Environmental Entomology**, v.38, n.6, p.1697–1706, 2009.
- NOIROT, C. The nests of termites. In: KRISHNA, K.; WESSNER, F., (Ed.), **Biology of Termites**, Academic Press, IIv., 1970.
- NOIROT, C.; DARLINGTON, J. Termite Nest: Architecture, Regulation and Defence. In: ABE, T.; BIGNELL, D.; HIGASHI, H., (Ed.), **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**, Kluwer Academic Publishers, 2000.
- NUTTING, W. Flight and colony foundation. In: KRISHNA, K.; WESSNER, F., (Ed.), **Biology of termites** New York: , Academic Press, 1v., 1969.
- NUTTING, W. Termite flight periods: strategies for predator avoidance? **Sociobiology**, v.4, n.2, p.141–151, 1979.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2010. ISBN 3-900051-07-0.
- REDFORD, K. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. **Biotropica**, v.16, n.2, p.112–119, 1984.
- RODRIGUES, A. L.; ARTENI, N. S.; ABEL, C.; ZYLBERSZTEJN, D.; CHAZAN, R.; VIOLA, G.; XAVIER, L.; ACHAVAL, M.; NETTO, C. A. Tactile stimulation and maternal separation prevent hippocampal damage in rats submitted to neonatal hypoxia-ischemia. **Brain Research**, v.1002, n.1-2, p.94 – 99, 2004.
- ROSA, C. S. Interações entre cupins (Insecta: Isoptera) e termitófilos., 2008. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

- RUSSELL, R.; WOOD, S. A.; ALLISON, G.; MENGE, B. A. Scale, Environment, and Trophic Status: The Context Dependency of Community Saturation in Rocky Intertidal Communities. **The American Naturalist**, v.167, n.6, p.pp. E158–E170, 2006.
- SANCHEZ-MARTINEZ, T. C.; RENTON, K. Availability and selection of arboreal termitaria as nest-sites by Orange-fronted Parakeets *Aratinga canicularis* in conserved and modified landscapes in Mexico. **Ibis**, v.151, n.2, p.311–320, 2009.
- SMITH, J.; TIERNEY, S.; PARK, Y.; FULLER, S.; SCHWARZ, M. Origins of social parasitism: The importance of divergence ages in phylogenetic studies. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.43, n.3, p.1131–1137, 2007.
- SUMNER, S.; AANEN, D. K.; DELABIE, J.; BOOMSMA, J. J. The evolution of social parasitism in *Acromyrmex* leaf-cutting ants: a test of Emery's rule. **Insectes Sociaux**, v.51, n.1, p.37–42, 2004.
- TAMURA, K.; NEI, M. Estimation of the number of nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzees. **Molecular Biology and Evolution**, v.10, n.3, p.512–526, 1993.
- TAMURA, K.; PETERSON, D.; PETERSON, N.; STECHERM, G.; NEI, M.; KUMAR, S. MEGA 5.0: Molecular Evolutionary Genetics Analyses using Likelihood, Distance and Parsimony methods. **Molecular Biology and Evolution**, 2011.
- THOMAS, J.; SCHÖNROGGE, K.; ELMES, G. Specializations and host associations of social parasites of ants. In: FELLOWES, M.; HOLLOWAY, G.; ROLFF, J., (Ed.), **Insect Evolutionary Ecology**, Royal Entomological Society, 17, 2005.
- VARGO, E. L.; HUSSENER, C. Genetic Structure of termites colonies and population. In: BIGNELL, D.; ROISIN, Y.; LO, N., (Ed.), **Biology of termites: a modern synthesis**, Springer, 2011.
- VITT, L.; SHEPARD, D.; CALDWELL, J.; VIEIRA, G.; FRANÇA, F.; COLLI, G. Living with your food: Geckos in termitaria of Cantão. **Journal of Zoology**, v.272, n.3, p.321–328, 2007.
- WILSON, E. **The Insect Societies**. Massachusetts: Harvard University Press, 1971.
- WILSON, E. One giant leap: How insects achieved altruism and colonial life. **BioScience**, v.58, n.1, p.17–25, 2008.
- YOM-TOV, Y.; GEFFEN, E. On the origin of brood parasitism in altricial birds. **Behavioral Ecology**, v.17, n.2, p.196–205, 2006.