

CASSIANO SOUSA ROSA

INTERAÇÕES ENTRE CUPINS (INSECTA: ISOPTERA) E
TERMITÓFILOS.

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de “*Magister Scientiae*”.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2008

CASSIANO SOUSA ROSA

INTERAÇÕES ENTRE CUPINS (INSECTA: ISOPTERA) E
TERMITÓFILOS.

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de “*Magister Scientiae*”.

APROVADA: 25 de fevereiro de 2008.

Prof. Rodrigo Ferreira Krüger
(Co-orientador)

Prof. Carlos Frankl Sperber

Prof. Simon Luke Elliot

Prof. Flavia Maria da Silva
Carmo

Prof. Og Francisco Fonseca de Souza
Orientador

Dedicatória

À Roberta por ter passado
este ano de dificuldades a meu lado,
e à família por nunca ter se cansado
de dizer que eu conseguiria.

“(...) Sou um grão de areia no olho do furacão,
No meio à milhões de grãos,
Cada um na sua busca,
Cada bússola num coração,
Cada um lê de uma forma o mesmo ponto de interrogação,
Nem sempre pode se ter fé
Quando chão desaparece embaixo do seu pé.

Acreditando na chance de ser feliz,
Eterna cicatriz,
Eterno aprendiz, das escolhas que fiz,
Sem amor eu nada seria,
Ainda que eu falasse a língua de todas as etnias,
De todas as falanges e facções,
Ainda que eu gritasse os gritos de todas as legiões.

Palavras repetidas, mas quais são as palavras que eu mais quero
repetir na vida?
Felicidade, paz, é
Felicidade, paz, sorte.
Nem sempre se pode ter fé
Mas nem sempre a fraqueza que se sente
Quer dizer que a gente não é forte.”
(Gabriel O Pensador)

Mesmo assim ainda penso que “é preciso amar as pessoas como se não hou-
vesse amanhã, Porque se você parar pra pensar, na verdade não há”
(Legião Urbana).

Mas esse amor, fé e busca têm que ser bem planejadas e pensadas, afinal
“a vida é uma comédia para os que pensam e uma tragédia para os que
sentem” (Horace Walpole).

Agradecimentos

À Força Suprema que rege este mundo por me dar força e coragem para enfrentar mais esta difícil etapa de minha vida.

À minha família que suportou minha ausência. Pai, um exemplo de luta. Mãe, um exemplo de fé. Tiago, exemplo de dedicação e auto-confiança.

À Roberta, companheira, amiga, conselheira, sempre pronta pra agüentar minhas choradeiras, minhas crises de nervo quando acontecia algo no trabalho, em casa, ou na Universidade. Sempre era ela o pára-raios do Cassiano. Deu-me toda a liberdade que precisava, sempre chamando atenção para os exageros. É minha base de equilíbrio.

Ao Daniel, pela dedicação incondicional para que eu entrasse neste programa de pós-graduação e por toda a ajuda durante as disciplinas e experimentos.

À Vi, Vânia e Jú, moradoras do segunda andar de nossa casa. Minha família em Viçosa

Todos os professores da graduação que me apoiaram e sempre me deram força pra continuar minha caminhada.

Demal, Karen, Indi, Kátia, Eli, Negão, Tonhão, Nenê, Fran e todos os colegas que me apoiaram durante essa caminhada.

Todos meus amigos que a distância não separou. E todos grandes amigos que conheci aqui.

À Ana Rodrigues (Carioca), obrigado pela amizade e ajuda nas correções.

Ao Prof^o. Jorge Dergam pela oportunidade de estar aqui hoje.

Aos Prof^{os}. Carlos Sperber e José H. Schoereder e à Prof^a. Carla Ribas. E toda turma da Bio 730, Silvana, Dioenis, Sandra e Farah, se estou aqui hoje vocês têm muita culpa também. Obrigado pela força na coleta de campo e críticas do texto inicial.

Às colegas de laboratório: Alessandra, Ana, Daniela, Fernanda, Marcela e Tereza. Pelas discussões, convívio, companheirismo e principalmente, ensinamentos.

Ao Rodrigo Krüger e Eraldo Lima pelas discussões e sugestões.

Ao Prof^o. Og De Souza, que me deu oportunidade de aprender a fazer pesquisa e escrever sobre ela. Por estar, sempre que possível, disposto a

responder todas as minhas perguntas; muitas vezes a resposta vinha com outras perguntas e com isso me forçava a aprender cada vez mais e não me acomodar.

E a todos que de alguma forma me ajudaram e torceram por mim.

Conteúdo

Página

Lista de Figuras	vii
Lista de Tabelas	viii
Resumo	ix
Abstract	xi
1 Introdução Geral	1
2 Por quê existe coabitação em ninhos de cupins?	3
2.1 Presença de termitófilos em ninhos de cupins	4
2.2 Onde se encontram os termitófilos?	18
2.2.1 Os termitófilos podem estar em lacunas dentro dos ninhos	18
2.3 Os termitófilos podem ser encontrados mas não reconhecidos como intrusos	20
2.3.1 Mimetismo morfológico	20
2.3.2 Mimetismo químico	20
2.4 Termitófilos são encontrados e reconhecidos como intrusos	24
2.4.1 Facilitação Social	25
2.4.2 Agressão e Parasitismo	26
2.5 Conclusão	27
3 Interactions Between Beetle Larvae and Their Termite Hosts (Coleoptera; Isoptera, Nasutitermitinae)	28
Abstract	29
Resumo	30
3.1 Introduction	31

3.2	Material & Methods	32
3.3	Results	33
3.4	Discussion	33
4	Conclusões	37
5	Referências	39

Lista de Figuras

	Página
1 Diagrama de hipóteses para explicar a invasão dos ninhos de cupins pelos termitófilos.	5
2 Estratégia de mimetismo morfológico dos estaflinídeos: (1) Vista lateral onde podemos observar o abdômen se projetando sobre o toráx; (2) Vista dorsal, mostrando as projeções laterais do abdômen. (Fonte: Modificado de Watson, 1973)	21
3 Termitófilo (<i>Termitopullus</i>) carregado por um <i>Nasutitermes</i> para dentro do ninho (Fonte: Modificado de Grassé, 1986).	21
4 Termitófilo (<i>Termitella</i>) alimentando um operário de <i>Nasutitermes</i> (acima); <i>Termitella</i> estimulando a trofilaxia em um operário de <i>Nasutitermes</i> (abaixo). (Fonte: Modificado de Grassé, 1986)	24
5 Proportion of a group of <i>C. cumulans</i> workers still alive as a function of the time they have been confined in Petri dishes in the presence of one Coleoptera: Melolonthidae larva ('Beetle'); one plasticine fake larva ('Plasticine'); or without any larva ('Control').	36

Lista de Tabelas

	Página
1 Alguns relatos de cupins e seus termitófilos.	6

Resumo

ROSA, Cassiano Sousa, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2008. **Interações entre cupins (Insecta: Isoptera) e termitófilos.** Orientador: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-orientadores: Rodrigo Ferreira Krüger e Eraldo Rodrigues de Lima.

Os cupins são insetos eussociais que, normalmente, constroem seus próprios ninhos. Esses ninhos são freqüentemente invadidos por outras espécies de cupins (inquilinos) e de outros animais (termitófilos). Pouco se sabe sobre o motivo pelo qual os termitófilos procuram os ninhos dos cupins, e principalmente quais são as interações existentes entre termitófilos e cupins. Esta dissertação teve como objetivos: (i) compilar o conhecimento existente sobre as possíveis interações entre estas espécies e (ii) testar a hipótese de que interações neutras ou positivas podem ser encontradas entre os cupins construtores *Cornitermes cumulans* e alguns de seus termitófilos. Dentre as possibilidades teóricas pelas quais cupins toleram termitófilos em seus ninhos, identificou-se interações positivas, negativas e neutras, que se originariam de duas estratégias básicas a serem empregadas pelos termitófilos. Por um lado, termitófilos podem passar despercebidos, ocupando o ninho sem serem encontrados pelos cupins. Por outro lado, termitófilos podem ser de fato encontrados pelos cupins, mas obterem sucesso na invasão via mecanismos miméticos ou mesmo por interações positivas. Dentre os vários casos de coabitação entre cupins e termitófilos conhecidos, alguns se enquadram nos três tipos de interações positivas. Entretanto, como nenhum experimento foi relatado na literatura

para testar explicitamente alguma interação, apresentamos neste trabalho um teste da hipótese referida acima. Os dados foram coletados na Mata do Paraíso, Viçosa, MG, Brasil e os indivíduos identificados até o menor nível taxonômico possível. Os resultados não mostraram diferenças significativas na sobrevivência de *C. cumulans* quando colocados com larvas de besouros ou com larvas inanimadas feitas com massa de modelar, indicando que tais cupins não se beneficiam diretamente de exsudatos da larva de besouro nem da mera presença física da mesma. Por outro lado, isto mostra também que não há interações negativas neste caso.

Abstract

ROSA, Cassiano Sousa, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2008. **Interactions Between Termites (Insecta: Isoptera) and Termitophiles.** Adviser: Og Francisco Fonseca de Souza. Co-Advisers: Rodrigo Ferreira Krüger and Eraldo Rodrigues de Lima.

Termites are eussocial insects that usually build their own nests. These nests are frequently invaded by other animal species - including termites - such invaders being known respectively as termitophiles or inquilines. The reasons for termites' tolerance to invaders, as well as the interactions between termitophiles and their termites host, are poorly understood. This work aims (i) to compile the current knowledge on such interactions and (ii) to test the hypothesis that positive or neutral interactions occur between *Cornitermes cumulans* and one of the termitophiles. Among the theoretical possibilities for cohabitation between termite and termitophiles, we identified positive, negative, and neutral interactions, which would arise from two basic strategies employed by the invader. Firstly, termitophiles could occupy the termite nest without being found by their hosts. Secondly, despite being found, termitophiles could succeed through mimetic mechanisms or even positive interactions. Among the several known cases of cohabitations between termites and termitophiles, several can be tipified as one of the three likely interactions. However, as no experiment has been reported to explicitly tests these interactions, we present here a test of the hypothesis referred to above. Data were collected in a Atlantic forest remnant in Viçosa, Brazil and specimens were identified to the lowest possible taxon. Results did not show

significant differences in the survival of *C. cumulans* workers when confined together with (i) only termite individuals, (ii) beetle larvae, and (iii) plasticine fake larvae, indicating that termites did not profit either directly from any exsudate from the beetle larva, neither from the mere physical presence of it. Moreover, this shows also that the beetle larva did not present any negative interaction to the termites.

1 Introdução Geral

Os cupins são animais eussociais, assim como os ratos-toupeira-pelada (Jarvis, 1981), as formigas, algumas vespas, abelhas, trips e até camarões (Duffy, 1996), que habitam colônias que caracterizam-se por apresentarem sobreposição de gerações, divisão de tarefas e presença indivíduos estéreis que auxiliam no cuidado com a prole (Wilson, 1971).

Os térmitas ou cupins podem viver em ninhos epígeos, subterrâneos ou arborícolas. Estes ninhos possuem uma “atmosfera interior” com a temperatura e umidade controladas (Noirot, 1970; Singh & Singh, 1981), o que pode atrair outros animais, principalmente invertebrados, para alimentação, proteção ou utilização para nidificação. A capacidade de modificar o ambiente onde vivem, com a construção de seus ninhos, faz com que os cupins sejam incluídos entre os “engenheiros de ecossistema” (Dangerfield *et al.*, 1998). “Engenheiros de ecossistema” são organismos que afetam a disponibilidade de recursos para outras espécies através de mudanças físicas em materiais bióticos ou abióticos (Jones *et al.*, 1994; Lawton, 1994). De acordo com Loveridge & Moe (2004), a atividade dos cupins contribui até mesmo para a disponibilidade de nutrientes para mamíferos megaherbívoros em sistemas pobres em nutrientes.

Algumas espécies, como *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Isoptera: Nasutitermitinae), podem ser consideradas espécie-chave por serem muito abundantes e por possuírem uma grande quantidade de espécies vivendo em seus ninhos (Redford, 1984). Tais espécies são chamadas “termitófilos” na literatura termítica (Kistner, 1969), um termo usado para se referir aos animais que vivem pelo menos um estágio de sua vida dentro dos ninhos de cupins. Grassé (1986) relatou a existência de termitófilos de diferentes ordens de insetos nos

ninhos dos cupins como: Coleoptera, Diptera, Heteroptera, Blattodea, entre outros invertebrados como por exemplo Colembola e Diplopoda.

A estrutura arquitetônica dos ninhos de *C. cumulans* é bem estudada, com várias citações a respeito de inquilinos coabitando os ninhos (Araujo, 1970; Redford, 1984; Grassé, 1986; Lacher Jr. *et al.*, 1986; Cunha & Brandão, 2000). Porém, estudos sobre interações entre termitófilos e cupins construtores são escassos.

Estas interações ecológicas entre espécies podem ser positivas, negativas, neutras, ou ainda um contínuo entre esses (Price, 1984). Em se tratando de termitófilos e cupins, essas interações são pouco conhecidas, assim como a biologia (Krishna, 1969) e etologia dos termitófilos.

No primeiro capítulo deste trabalho levantamos algumas possíveis explicações e os mecanismos que levam: (i) à coexistência entre cupins e termitófilos ou (ii) à morte da colônia dos construtores (Figura 1). E no segundo capítulo testamos uma dessas hipóteses.

2 Por quê existe coabitação em ninhos de cupins?

2.1 Presença de termitófilos em ninhos de cupins

Diferentes espécies de cupins podem construir ninhos epígeos, subterrâneos ou arborícolas. Durante a construção desses ninhos, os cupins modificam o ambiente, agregando nutrientes, saliva, excrementos e removendo partículas dos solos (Noirot, 1970). Características que segundo Dangerfield *et al.* (1998), os coloca na condição de “engenheiros de ecossistema”, modificando o ambiente e deixando-o propício à ocorrência de espécies que antes não habitavam aquele local. Noirot (1970) observou ainda, que os ninhos podem ser fonte de nutrientes para outros cupins (inquilinos), outros invertebrados (termitófilos), vertebrados (Setz *et al.*, 1999) e plantas (Waldemar & Irgang, 2003).

Além de recursos alimentares, o interior dos ninhos também oferece proteção climática, por possuir uma baixa variação de temperatura e umidade (Singh & Singh, 1981), e proteção contra predadores (Noirot, 1970; Redford, 1984).

Com todas estas vantagens, os ninhos de cupins são constantemente invadidos por outras espécies de cupins (Eggerton & Bignell, 1997; Da Cunha *et al.*, 2003) e por termitófilos. Embora tal coabitação seja freqüentemente relatada (Tabela 1), são raros os trabalhos que descrevem o comportamento dos termitófilos e suas interações com os cupins “hospedeiros”.

Em vista da falta de conhecimento básico sobre essas interações, construimos um fluxograma de hipóteses para explicar a entrada dos termitófilos nos ninhos e os possíveis mecanismos que podem desencadear em: (i) morte da colônia ou (ii) coexistência entre termitófilos e construtores (Figura 1).

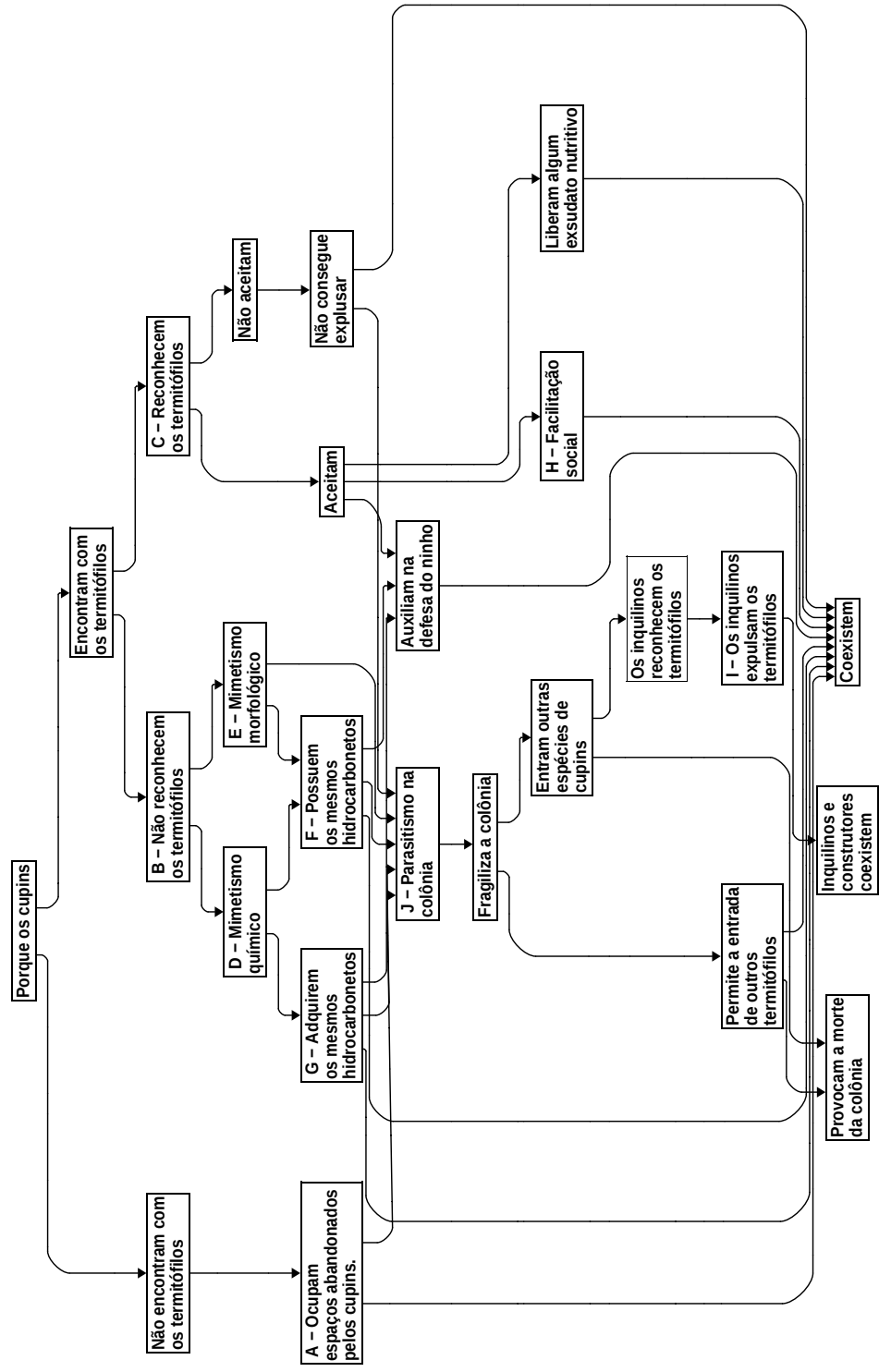


Figura 1: Diagrama de hipóteses para explicar a invasão dos ninhos de cupins pelos termitófilos.

Tabela 1: Alguns relatos de cupins e seus termitófilos.

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
HODOTERMITIDAE		
<i>Hodotermes mossambicus</i> (Hagen)	Thysanura⇒ Ateluridae (2) ¹	(Wygodzinsky, 1970, 1961, in Grassé, 1986)
<i>Microhodotermes</i> Sjoestedt	Thysanura⇒ Ateluridae (3)	(Kistner, 1982, in Grassé, 1986)
<i>M. viator</i> (Latreille)	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	(Wygodzinsky, 1970, in Grassé, 1986)
KALOTERMITIDAE		
<i>Bifiditermes durbanensis</i> (Haviland)	Thysanura⇒ Lepismatidae (1)	Grassé (1986)
<i>Neotermes castaneus</i> (Burmeister)	Diptera⇒ Phoridae (1)	Borgmeier (1923)
RHINOTERMITIDAE		
<i>Coptotermes</i> Wasmann	Heteroptera⇒ Termitaphididae (1)	Myers (1924)
<i>C. acinaciformis</i> (Froggatt)	Heteroptera⇒ Termitaphididae (1), Staphylinidae (4)	(Mjöberg, 1914, in Grassé, 1986); Kistner (1970d); Kistner & Pasteels (1970b)
<i>C. acinaciformis rafrayi</i> Wasmann	Coleoptera⇒ Staphylinidae (3)	Kistner (1970d); Kistner & Pasteels (1970b)
<i>C. brunneus</i> Gay	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Kistner & Pasteels (1970b)
<i>C. ceylonicus</i> Holmgren	Blattodea⇒ Polyphagidae (1)	(Fernando, 1957, in Grassé, 1986)
<i>C. crassus</i> Snyder	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	(Reyes-Castilho & Matinez, 1979, in Grassé, 1986)
<i>C. curvignathus</i> Holmgren	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1970d)
<i>C. frenchi</i> Hill	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Kistner (1970d); Kistner & Pasteels (1970b)

Continua na próxima página

¹Número de espécies de uma determinada família

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
<i>C. heimi</i> (Wasmann)	Heteroptera⇒ Termitaphididae (1)	(Silvestri, 1921, in Grassé, 1986), Myers (1924)
<i>C. lacteus</i> (Froggatt)	Coleoptera⇒ Scarabaeidae (1), Staphylinidae (4)	(Britton, 1957, in Grassé, 1986), Kistner (1970d); Kistner & Pasteels (1970b)
<i>C. sjostedti</i> Holmgren	Collembola⇒ Entomobryidae (1)	(Delamare-Deboutteville, 1948b, in Grassé, 1986)
<i>C. testaceus</i> (Linnaeus)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (3)	(Reyes-Castilho & Matinez, 1979, in Grassé, 1986)
<i>Heteropteraerotermes convexi-notatus</i> (Snyder)	Heteroptera⇒ Termitaphididae (2)	(Myers, 1932, in Grassé, 1986); Myers (1924)
<i>H. crinitus</i> (Emerson)	Heteroptera⇒ Termitaphididae (1)	(Morrison, 1923, in Grassé, 1986)
<i>H. longiceps</i> (Snyder)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1941)
<i>H. tenuis</i> (Hagen)	Heteroptera⇒ Termitaphididae (4)	(Silvestri, 1911; Morrison, 1923, in Grassé, 1986); Myers (1924)
<i>Parrhinotermes browni</i> (Harris)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (5)	Bourguignon <i>et al.</i> (2007)
<i>P. queenslandicus</i> Mjoberg	Coleoptera⇒ Staphylinidae (4)	Bourguignon <i>et al.</i> (2007)
<i>Reticulitermes arenicola</i> Goellner	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1941)
<i>R. flavipes</i> (Kollar)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2), Zoraptera⇒ Zorotypidae (1)	Howard <i>et al.</i> (1980); Grassé (1986); Seevers (1941); Delamare-Deboutteville (1948a)
<i>R. hageni</i> Banks	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Seevers (1941)
<i>R. hesperus</i> Banks	Neuroptera⇒ Berothidae (1)	Johnson & Hagen (1981)
<i>R. lucifugus</i> (Rossi)	Collembola⇒ Cyphoderidae (1)	Grassé (1986)
<i>textitR. speratus</i> (Kolbe)	Staphylinidae (1)	Iwata (1989)
<i>R. virginicus</i> (Banks)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Grassé (1986)

Continua na próxima página

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
<i>Rhinotermes</i> Hagen	Diptera⇒ Phoridae (1)	(Schmitz & Mjöberg, 1924, in Grassé, 1986)
<i>R. marginalis</i> (Linnaeus)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2), Collembola⇒ Cyphoderidae (1)	Seevers (1941); (Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>R. nasutus</i> (Perty)	Coleoptera⇒ Aclopidae (1)	(Cartwright & Woodruff, 1969, in Grassé, 1986)
<i>Schedorhinotermes actuosus</i> (Hill)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1970e)
<i>S. dimorfus</i> (Desneux)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (6)	Bourguignon & Roisin (2006); Bourguignon <i>et al.</i> (2007)
<i>S. intermedius</i> (Brauer)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1970e)
<i>S. lamanianus</i> (Sjoestedt)	Lepidoptera⇒ Tineidae (2),	Brandl <i>et al.</i> (1996)
<i>S. putorius</i> (Sjoestedt)	Heteroptera⇒ Termitaphididae (1), Lepidoptera⇒ Tineidae (1)	(Silvestri, 1911; Harris, 1968, in Grassé, 1986); Myers (1924)
<i>S. reticulatus</i> (Froggatt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Kistner (1970e)
<i>S. seclusus</i> (Hill)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (3)	Bourguignon <i>et al.</i> (2007)
<i>S. translucens</i> (Haviland)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (5)	Bourguignon & Roisin (2006); Bourguignon <i>et al.</i> (2007)
APICOTERMITINAE		
<i>Anoplotermes</i> Mueller	Coleoptera⇒ Staphylinidae (4), Diptera⇒ Phoridae (1), Thysanura⇒ Ateluridae (1), Lepidoptera⇒ Tineidae (1)	(Folson, 1923; Silvestri, 1944; Fenyes, 1921, in Grassé, 1986); Seevers (1941); Borgmeier (1959); Grassé (1986)
<i>A. ater</i> (Hagen)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1941)
<i>A. meridianus</i> Emerson	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1941)
<i>A. pacificus</i> Mueller	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1941)
<i>A. tenebrosus</i> (Kollar)	Thysanura⇒ Ateluridae (2),	(Silvestri, 1903, in Grassé, 1986); Costa-Lima (1938b)
<i>Apicotermes angustatus</i> Sjoestedt	Collembola⇒ Cyphoderidae (1)	(Delamare-Deboutteville, 1958, in Grassé, 1986)

Continua na próxima página

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
<i>Skatitermes</i> Coaton	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	(Kistner, 1975, in Grassé, 1986)
<i>Speculitermes</i> Wasmann	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner & Pasteels (1969)
<i>Ruptitermes silvestrii</i> (Emerson)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1941)
MACROTERMITINAE		
<i>Acanthotermes acanthohorax</i> (Sjoestedt)	Diptera⇒ Phoridae (2), Collembola⇒ Cyphoderidae (1), Isotomidae (1)	(Borgmeier, 1966, in Grassé, 1986); Grassé (1986)
<i>Ancistrotermes crucifer</i> (Sjoestedt)	Diptera⇒ Phoridae (1), Thysanura⇒ Nicoletiidae (1)	Borgmeier (1966); Grassé (1986)
<i>Hypotermes obscuriceps</i> (Wasmann)	Diptera⇒ Phoridae (2)	Grassé (1986); Borgmeier (1964)
<i>Macrotermes</i> Holmgren	Blattodea⇒ Polyphagidae (1), Collembola⇒ Cyphoderidae (1), Entomobryidae (1), Heteroptera⇒ Reduviidae (1)	Grassé (1986); (Shelford, 1907; Coaton & Sheasby, 1973; Breddin, 1904, in Grassé, 1986)
<i>M. falciger</i> (Gerstaecker)	Coleoptera⇒ Pselaphidae (4)	(Leleup, 1974, 1975, in Grassé, 1986)
<i>M. gilvus</i> (Hagen)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1), Endomychidae (1), Thysanura⇒ Ateluridae (2)	Kistner (1969); Grassé (1986); (Kemner, 1924, in Grassé, 1986)
<i>M. bellicosus</i> (Smeathman)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (3), Collembola⇒ Cyphoderidae (2), Thysanura⇒ Nicoletiidae (1), Heteroptera⇒ <i>Acanthaspinarum</i>	Grassé (1986); (Grassé & Poisson, 1940; Denis, 1942; Breddin, 1904, in Grassé, 1986)
<i>M. barneyi</i> Light	Diptera⇒ Phoridae (2)	(Silvestri, 1947, in Grassé, 1986)
<i>M. muelleri</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Pselaphidae (2)	(Leleup, 1974, in Grassé, 1986)
<i>M. natalensis</i> (Haviland)	Diptera⇒ Phoridae (2), Collembola⇒ Cyphoderidae (1), Entomobryidae (1), Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Borgmeier (1964); Grassé (1986); (Silvestri, 1918; Coaton & Sheasby, 1973, in Grassé, 1986)

Continua na próxima página

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
<i>M. subhyalinus</i> (Rambur)	Collembola⇒ Cyphoderidae (4), Thysanura⇒ Nicoletiidae (1), Ateluridae (1), Coleoptera⇒ Pselaphidae (3)	Grassé (1986); (Silvestri, 1918; Delamare-Deboutteville, 1948b; Escherich, 1905; Leleup, 1974, in Grassé, 1986)
<i>M. vitrialatus</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Pselaphidae (2)	(Leleup, 1974, in Grassé, 1986)
<i>Megaprotermes giffardii</i> (Silvestri)	Diptera⇒ Phoridae (1)	(Delachambre, 1966, in Grassé, 1986)
<i>Microtermes</i> Wasmann	Coleoptera⇒ Aclopidae (1), Thysanura⇒ Nicoletidae (1)	(Joseph & Mathad, 1963, in Grassé, 1986); Paulian (1970)
<i>Odontotermes</i> Holmgren	Diptera⇒ Phoridae (1), Coleoptera⇒ Aclopidae (1)	Grassé (1986)
<i>O. badius</i> (Haviland)	Diptera⇒ Phoridae (3)	(Schmitz, 1950, in Grassé, 1986); Borgmeier (1964)
<i>O. bogoriensis</i> (Kemner)	Diptera⇒ Phoridae (1),	(Kemner, 1932, in Grassé, 1986); Borgmeier (1964); Grassé (1986)
<i>O. ceylonicus</i> (Wasmann)	Diptera⇒ Phoridae (2)	Borgmeier (1964)
<i>O. culturarum</i> Sjoestedt	Diptera⇒ Phoridae (3)	Kistner (1969); Malin & Kistner (1970)
<i>O. formosanus</i> (Shiraki)	Diptera⇒ Phoridae (2)	Borgmeier (1964)
<i>O. fulleri</i> (Emerson)	Diptera⇒ Phoridae (2)	Borgmeier (1964)
<i>O. grandiceps</i> Holmgren	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	Grassé (1986)
<i>O. horni</i> (Wasmann)	Diptera⇒ Phoridae (2)	Borgmeier (1964)
<i>O. javanicus</i> Holmgren	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1), Diptera⇒ Phoridae (5),	(Kemner, 1932, in Grassé, 1986); Borgmeier (1964); (Kemner, 1929, in Kistner, 1969)
<i>O. kibarensis</i> (Fuller)	Collembola⇒ Cyphoderidae (1)	(Delamare-Deboutteville, 1958, in Grassé, 1986)
<i>O. latericius</i> (Haviland)	Diptera⇒ Phoridae (2), Hymenoptera⇒ Diapriidae (1), Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Grassé (1986); Borgmeier (1964); (Reichensperger, 1922, in Grassé, 1986)

Continua na próxima página

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
<i>O. longignathus</i> Holmgren	Diptera⇒ Phoridae (1)	Borgmeier (1964)
<i>O. malaccensis</i> Holmgren	Bla⇒ Nocticolidae (1)	(Silvestri, 1946, in Grassé, 1986)
<i>O. nilensis</i> Emerson	Diptera⇒ Phoridae (1)	Borgmeier (1966)
<i>O. obesus</i> (Rambur)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2), Aclopidae (2), Diptera⇒ Phoridae (4), Collembola⇒ Cyphoderidae (1), Heteroptera⇒ Reduviidae (1)	Grassé (1986); Borgmeier (1964); Kistner (1969); (Breddin, 1904, in Grassé, 1986)
<i>O. patruus</i> (Sjoestedt)	Diptera⇒ Phoridae (2)	Malin & Kistner (1970); Borgmeier (1964); Kistner (1969)
<i>O. pauperans</i> (Silvestri)	Collembola⇒ Cyphoderidae (1)	Grassé (1986)
<i>O. redemanni</i> (Wasmann)	Diptera⇒ Phoridae (1), Heteroptera⇒ Reduviidae (1)	Borgmeier (1964); (Breddin, 1904, in Grassé, 1986)
<i>O. takensis</i> Ahmad	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	(Löbl, 1979, in Grassé, 1986)
<i>O. taprobanes</i> (Walker)	Diptera⇒ Phoridae (1), Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	(Bugnion, 1913, in Kistner, 1969); Kistner (1969)
<i>O. tragardhi</i> Holmgren	Coleoptera⇒ Aclopidae (1)	Grassé (1986)
<i>O. transvaalensis</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1), Aclopidae (1), Leiodidae (1), Diptera⇒ Phoridae (2)	Borgmeier (1964); Kistner (1969); Grassé (1986); (Reichensperger, 1922, in Grassé, 1986)
<i>O. vulgaris</i> (Haviland)	Diptera⇒ Phoridae (1)	Grassé (1986); Borgmeier (1964)
<i>Pseudoacanthotermes militaris</i> (Hagen)	Collembola⇒ Cyphoderidae (1),	(Delamare-Deboutteville, 1948b, in Grassé, 1986)
<i>Protermes minutus</i> (Grasse)	Coleoptera⇒ Erotylidae (1), Orthoptera⇒ Gryllidae (1), Collembola⇒ Cyphoderidae (1)	Skelley & Alonso-Zarazaga (2003); Grassé (1986); (Chopard, 1946, in, Grassé, 1986)
<i>P. prorepens</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Erotylidae (1), Diptera⇒ Phoridae (1)	Skelley & Alonso-Zarazaga (2003); (Delachambre, 1966, in Grassé, 1986)

Continua na próxima página

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
NASUTITERMITINAE		
<i>Angularitermes</i> Emerson	Thysanura⇒ Nicoletiidae (1)	Grassé (1986)
<i>A. nasutissimus</i> (Emerson)	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	(Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>Armitermes teevani</i> Emerson	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	(Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>Baucaliotermes hainesi</i> (Fuller)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (3)	Pasteels & Kistner (1970); Kistner (1968)
<i>Coarctotermes</i> Holmgren	Collembola⇒ Cyphoderidae (1)	Grassé (1986)
<i>C. clepsydra</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Sacarabaeidae (1), Aclopidae (1), Diptera⇒ Caliphoridae (1)	Paulian (1970)
<i>Constrictotermes cavifrons</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1), Hymenoptera⇒ Apidae (1)	(Wheeler, 1928, in Kistner, 1969); Camargo & Pedro (2003)
<i>C. cyphergaster</i> (Silvestri)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1), Lepidoptera⇒ Tineidae (1), Hymenoptera⇒ Apidae (3)	Cunha & Brandão (2000); Grassé (1986); Barreto & Castro (2007); Camargo & Pedro (2003); (Silvestri, 1944, in Grassé, 1986)
<i>Cornitermes</i> Wasmann	Coleoptera⇒ Pselaphidae (1), Hydraenidae (1), Staphylinidae (1), Diptera⇒ Phoridae (1)	Borgmeier (1954); Grassé (1986); (Fenyés, 1921, in Grassé, 1986)
<i>C. similis cumulans</i> (Hagen)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Bruch (1931)
<i>C. walkeri</i> Snyder	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Borgmeier (1959)
<i>C. pugnax</i> Emerson	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	(Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>Fulleritermes contractus</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Pasteels & Kistner (1970)
<i>F. tenebricus</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Pasteels & Kistner (1970)
<i>Grallatotermes africanus</i> (Harris)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Kistner (1973)
<i>Hospitalitermes hospitalis</i> (Haviland)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Kistner & Pasteels (1970a)

Continua na próxima página

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
<i>H. umbrinus</i> (Haviland)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1970d)
<i>Lacessitermes laborator</i> (Haviland)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner & Pasteels (1970a)
<i>Leptomyxotermes doriae</i> (Silvestri)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Pasteels & Kistner (1970); Grassé (1986)
<i>Nasutitermes</i> Dudley	Coleoptera⇒ Staphylinidae (5), Psephenidae (1) Diptera⇒ Phoridae (2), Collembola⇒ Cyphoderidae (1)	Watson (1973); Seevers (1946); Borgmeier (1954, 1959); Grassé (1986); (Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>N. acajutlae</i> (Holmgren)	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	(Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>N. acangussu</i> Bandeira & Fontes	Hymenoptera⇒ Apidae (2)	Camargo & Pedro (2003)
<i>N. arborum</i> (Smeathman)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1968)
<i>N. arenarius</i> (Hagen)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	(Silvestri, 1946, in Grassé, 1986)
<i>N. ceylonicus</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1972)
<i>N. chaquimayensis</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Seevers (1946)
<i>N. columbicus</i> Holmgren	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1941)
<i>N. corniger</i> (Motschulsky)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (3), Hymenoptera⇒ Braconidae (1), Apidae (1)	Seevers (1946); Borgmeier (1959); Barreto & Castro (2007); (Cushman, 1923, in Grassé, 1986)
<i>N. corporaali</i> (Wasmann)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1972)
<i>N. costalis</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (3), Thysanura⇒ Ateluridae (1)	Seevers (1941, 1946); Emerson (1935); (Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>N. diabolus</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Grassé (1986)
<i>N. dixonii</i> (Hill)	Hymenoptera⇒ Diapriidae (1)	Grassé (1986)
<i>N. exitiosus</i> (Hill)	Coleoptera⇒ Scarabaeidae(1), Staphylinidae (3)	(Britton, 1957, in Grassé, 1986); Kistner (1970c); Kistner & Pasteels (1970a)

Continua na próxima página

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
<i>N. ephratae</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (7), Histeridae (1) , Hymenoptera⇒ Braconidae (2), Thysanura⇒ Ateluridae (2)	Seevers (1941, 1946); Reichensperger (1932); Solodovnikov (2006); (Brues, 1923; Cushman, 1923; Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>N. fumigatus</i> (Brauer)	Hymenoptera⇒ Diapriidae (1)	Grassé (1986)
<i>N. globiceps</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1946)
<i>N. graveolus</i> (Hill)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner & Pasteels (1970a)
<i>N. guayanae</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (4), Thysanura⇒ Ateluridae (1)	Emerson (1935); (Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>N. indicola</i> (Holmgren & Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1972)
<i>N. infuscatus</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1968)
<i>N. kaudernianus</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Paulian (1970)
<i>N. kemneri</i> Snyder & Emerson	Hymenoptera⇒ Apidae (2)	Camargo & Pedro (2003)
<i>N. latifrons</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Pasteels & Kistner (1970)
<i>N. lujae</i> Wasmann	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Grassé (1986)
<i>N. luzonicus</i> (Oshima)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (3)	Kistner (1972); Grassé (1986)
<i>N. macrocephalus</i> (Silvestri)	Hymenoptera⇒ Apidae (3)	Barreto & Castro (2007)
<i>N. matangensis</i> (Haviland)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Grassé (1986)
<i>N. meinerti</i> (Wasmann)	Coleoptera⇒ Scarabaeidae (2)	Hinton (1934)
<i>N. nigriceps</i>	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Borgmeier (1959)
<i>N. octopilis</i> Banks	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2), Thysanura⇒ Ateluridae (1)	Seevers (1941); (Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>N. peruanus</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (5), Hymenoptera⇒ Apidae (1)	Speicer & Kistner (1980); Seevers (1946); Solodovnikov (2006); Camargo & Pedro (2003)
<i>N. pilosus</i> Snyder	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1946)
<i>N. rufirostris</i> (Hill)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Kistner (1970d)

Continua na próxima página

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
<i>N. similis</i> Emerson	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2), Hymenoptera⇒ Apidae (1)	Emerson (1935); Camargo & Pedro (2003)
<i>N. surinamensis</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2), Thysanura⇒ Ateluridae (2)	Seevers (1941); Solodovnikov (2006); (Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>N. takasagoensis</i> (Shiraki)	Coleoptera⇒ Tenebrionidae (1)	Iwata (1989)
<i>N. tatarendae</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1), Hymenoptera⇒ Apidae (1)	Solodovnikov (2006); Camargo & Pedro (2003)
<i>Procornitermes araujo</i> Emerson	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	(Fenyés, 1921, in Grassé, 1986)
<i>Rhynchotermes perarmatus</i> (Snyder)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Borgmeier (1959)
<i>Syntermes grandis</i> (Rambur)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	(Raffray, 1912; Silvestri, 1945, in Borgmeier, 1954)
<i>S. dirus</i> (Burmeister)	Diptera⇒ Phoridae (1)	Borgmeier (1935)
<i>S. molestus</i> (Burmeister)	Diptera⇒ Phoridae (1), Hymenoptera⇒ Apidae (1)	(Seevers, 1941, in Grassé, 1986); Camargo & Pedro (2003)
<i>S. chaquimayensis</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Aclopidae (2)	(Cartwright & Woodruff, 1969, in Grassé, 1986)
<i>Subulitermes microsoma</i> (Silvestri)	Thysanura⇒ Ateluridae (2)	Costa-Lima (1938b); (Silvestri, 1903, in Grassé, 1986)
<i>S. spinosus</i> (Latreille)	Hymenoptera⇒ Apidae (1)	Camargo & Pedro (2003)
<i>Trinervitermes</i> Holmgren	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1), Collembola⇒ Cyphoderidae (1)	Kistner & Pasteels (1969); Grassé (1986)
<i>T. bettonianus</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1969)
<i>T. dispar</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (8)	Pasteels & Kistner (1970); Kistner (1968)
<i>T. occidentalis</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Pasteels & Kistner (1970)
<i>T. rapulum</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (3)	Pasteels & Kistner (1970); Kistner (1968)

Continua na próxima página

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
<i>T. rhodesiensis</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (4)	Pasteels & Kistner (1970); Kistner (1968)
<i>T. trinervius</i> (Rambur)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	(Wasmann, 1894; Raffray, 1914, in Grassé, 1986)
<i>T. trinervoides</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (6), Thysanoptera⇒ Phlaeothripidae (2)	Pasteels & Kistner (1970); Kistner (1968, 1969); (Trägårdh, 1907; Hartwing, 1967, in Kistner, 1969)
<i>Velocitermes beebei</i> (Emerson)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Seevers (1941)
<i>V. heteropterus</i> (Silvestri)	Lepidoptera⇒ Tineidae (1)	(Silvestri, 1944, in Grassé, 1986)
TERMITINAE		
<i>Amitermes amifer</i> Silvestri	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	Costa-Lima (1938b)
<i>A. dentatus</i> (Haviland)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1941)
<i>A. evuncifer</i> Silvestri	Collembola⇒ Cyphoderidae (1)	Grassé (1986)
<i>A. excellens</i> Silvestri	Hymenoptera⇒ Apidae (4)	Camargo & Pedro (2003)
<i>A. foreli</i> Wasmann	Heteroptera⇒ Termitaphididae (1)	Myers (1924)
<i>Basidentitermes aurivillii</i> (Sjoestedt)	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	Grassé (1986)
<i>B. potens</i> Silvestri	Collembola⇒ Cyphoderidae (1), Thysanura⇒ Ateluridae (1)	Grassé (1986); (Delamare-Deboutteville, 1948b, in Grassé, 1986)
<i>Cavitermes tuberosus</i> (Emerson)	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	(Folson, 1923, in Grassé, 1986)
<i>Cephalotermes rectangularis</i> (Sjoestedt)	Collembola⇒ Cyphoderidae (2)	Grassé (1986)
<i>Capritermes capricornis</i> Wasmann	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Paulian (1970)
<i>Cubitermes aemulus</i> Silvestri	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	Grassé (1986)
<i>C. heghi</i> Sjoestedt	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Grassé (1986)

Continua na próxima página

Tabela 1: Continuação

Hospedeiro	Termitófilo	Referência
<i>C. severus</i> Silvestri	Thysanura⇒ Nicoletiidae (1), Ateluridae (1)	Grassé (1986)
<i>Drepanotermes perniger</i> (Froggatt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	(Kistner & Watson, 1972, in Grassé, 1986)
<i>D. rubriceps</i> (Froggatt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	(Kistner & Watson, 1972, in Grassé, 1986)
<i>Microcerotermes sikorae</i> (Wasmann)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (2)	Paulian (1970)
<i>M. bequaertianus</i> (Sjoestedt)	Coleoptera⇒ Aderidae (1)	(Grassé & Lesperon, 1937, in Grassé, 1986)
<i>M. turnei</i> (Froggatt)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Kistner (1970a)
<i>M. fuscotibialis</i> (Sjoestedt)	Collembola⇒ Cyphoderidae (1), Coleoptera⇒ Aderidae (1)	(Denis, 1942; Silvestri, 1918, in Grassé, 1986)
<i>M. strunki</i> (Sorensen)	Hymenoptera⇒ Apidae (1)	Camargo & Pedro (2003)
<i>Neocapritermes opacus</i> (Hagen)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Seevers (1941)
<i>Pericapritermes appellans</i> Silvestri	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	(Silvestri, 1918, in Grassé, 1986)
<i>Procubitermes sjöstedti</i> (von Rosen)	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	(Silvestri, 1918, in Grassé, 1986)
<i>Termes</i> Linnaeus	Diptera⇒ Phoridae (1), Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Borgmeier (1966); Kistner (1970b)
<i>T. baculiformis</i> (Holmgren)	Coleoptera⇒ Staphylinidae (1)	Paulian (1970)
<i>T. hispaniolae</i> (Banks)	Hymenoptera⇒ Apidae (1)	Camargo & Pedro (2003)
<i>T. medioculatus</i> Emerson	Hymenoptera⇒ Apidae (1)	Camargo & Pedro (2003)
<i>T. nigrinus</i> (Silvestri)	Coleoptera⇒ Histeridae (1)	(Mann, 1923, in Grassé, 1986)
<i>Thoracotermes macrothorax</i> (Sjoestedt)	Thysanura⇒ Ateluridae (1)	(Silvestri, 1918, in Grassé, 1986)
TERMOPSIDAE		
<i>Zootermopsis angusticollis</i> (Hagen)	Coleoptera⇒ Leiodidae (1)	(Schwarz, 1893, in Grassé, 1986)

2.2 Onde se encontram os termitófilos?

A localização dos termitófilos nos ninhos não é definida na maioria dos artigos que tratam do assunto, normalmente os artigos relatam apenas a ocorrência de termitófilos nos ninhos. Esta observação pode ser de grande importância para determinação da existência de algum tipo de interação entre termitófilos e cupins e se os termitófilos são específicos de uma determinada espécie, gênero ou família de cupins. Thomas *et al.* (2005) estudando formigas e os animais que habitam seus ninhos (mirmecófilos), observaram que quanto mais próximo da câmara real do formigueiro se encontravam os mirmecófilos, mais específicos eles eram. Ou seja, animais encontrados dentro, ou muito próximos da câmara real de um determinado ninho eram específicos daquela população. Por outro lado, animais encontrados nas trilhas de forrageamento, longe da câmara real, foram encontrados também em ninhos de outras espécies e até em ninhos de sub-famílias diferentes. Trabalhos desta natureza, em espécies de cupins, ainda são escassos. Existem apenas relatos que descrevem alguns termitófilos encontrados próximo ao fungo cultivado por algumas espécies da sub-família Macrotermitinae (Malin & Kistner, 1970).

2.2.1 Os termitófilos podem estar em lacunas dentro dos ninhos

Uma vez dentro dos ninhos, os termitófilos podem estar ocupando espaços abandonados ou pouco patrulhados pelos cupins (Figura 1A).

Alguns insetos menores que os operários dos cupins, podem estar dentro dos ninhos sem que sejam percebidos. Bouillon (1970) observou que em ninhos onde ocorre a coabitação entre cupins, os cupins inquilinos são normalmente menores que os construtores, ou hospedeiros. Além disso, Coles (1980) observou que os inquilinos nem sempre ocupavam todo o ninho, ficando restritos à partes deste. Isso também poderia caracterizar uma ocupação de espaços menos patrulhados. Sendo menores e ocupando espaços

pouco patrulhados estes animais poderiam não ser encontrados pelos cupins construtores.

Zorotypus hubbardi Caudell (Zoraptera: Zorotypidae) é uma espécie que possui menos de 2 mm de comprimento, e é encontrada associada aos ninhos de cupins na América do Norte e França (Delamare-Deboutteville, 1948a; Grassé, 1986). Tais indivíduos encontram proteção, ambiente favorável e alimento nos ninhos subterrâneos de algumas espécies da família Rhinotermitidae e não encontram resistência por parte desses cupins, pois preferem galerias que são pouco visitadas pelos construtores dos ninhos, onde encontram maior quantidade de matéria orgânica úmida (Delamare-Deboutteville, 1948a).

Em ninho de *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Isoptera: Nasutitermitinae) foram encontradas larvas de coleópteros da família Melolonthidae na parte inferior do ninho, o que também pode caracterizar uma ocupação de espaços pouco patrulhados pelos soldados (Rosa *et al.*, 2008).

2.3 Os termitófilos podem ser encontrados mas não reconhecidos como intrusos

Uma vez que os termitófilos permanecem no interior dos ninhos, em contato com os cupins, pode-se sugerir a hipótese de que eles possuam diferentes tipos de mimetismo que possibilitem sua entrada e permanência nestes locais sem que sejam reconhecidos (Figura 1B). Este mimetismo pode ser (i) morfológico (Figura 1E), como em estafilínídeos (Kistner, 1969; Watson, 1973; Grassé, 1986) e Zoraptera (Delamare-Deboutteville, 1948a) ou (ii) químico (Figura 1D) (estafilínídeos Howard *et al.* (1980)).

2.3.1 Mimetismo morfológico

Quando existe a coabitação em ninhos de cupins e os termitófilos não são reconhecidos, podemos supor que estes termitófilos sejam morfológicamente miméticos a alguma casta dos cupins (Figura 1E).

Entre os termitófilos, os besouros da família Staphylinidae são os mais conhecidos e estudados (Emerson, 1935; Kistner, 1969; Watson, 1973; Grassé, 1986; Kistner, 1990). Algumas espécies têm a capacidade de sobrepor o abdômen ao tórax, conseguindo assim diminuir seu comprimento corporal. Assim, com o tamanho corporal reduzido e com o abdômen possuindo projeções laterais, os termitófilos mimetizam morfológicamente as ninfas dos cupins (Figura 2). Tais evidências também são verificadas em *Termitopulus* (Coleoptera: Staphylinidae), que são carregados pelos operários de seus hospedeiros (*Nasutitermes*) para dentro dos ninhos (Pasteels, 1968; Grassé, 1986), como se fossem ninfas (Figura 3), pois possuem tamanho e formato do corpo semelhante aos das ninfas de cupins.

2.3.2 Mimetismo químico

O mimetismo químico (Figura 1D) também pode ser uma explicação para a coabitação entre termitófilos e cupins, e tem sido reportado em vários taxa.

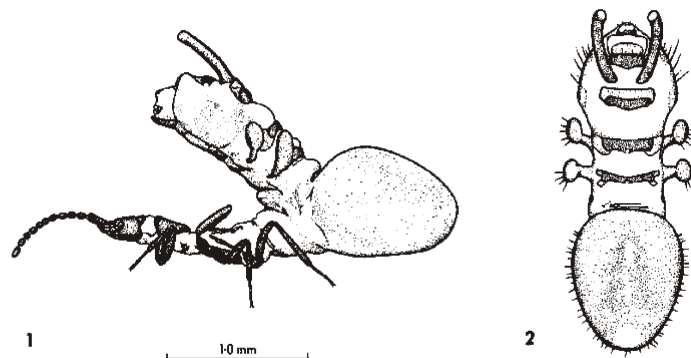


Figura 2: Estratégia de mimetismo morfológico dos estafilínídeos: (1) Vista lateral onde podemos observar o abdômen se projetando sobre o toráx; (2) Vista dorsal, mostrando as projeções laterais do abdômen. (Fonte: Modificado de Watson, 1973)

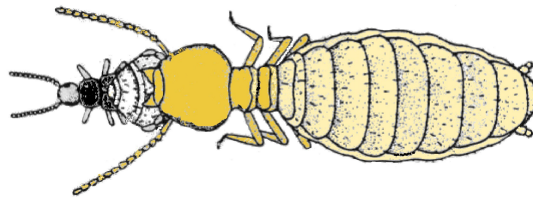


Figura 3: Termitófilo (*Termitopullus*) carregado por um *Nasutitermes* para dentro do ninho (Fonte: Modificado de Grassé, 1986).

Em insetos sociais, os hidrocarbonetos são utilizados para o reconhecimento da espécie, colônia ou castas (Howard & Blomquist, 2005) e são detectados através do contato antenal. Mesmo com as diferenças existentes na composição dos hidrocarbonetos cuticulares dos indivíduos, alguns inquilinos de insetos sociais possuem hidrocarbonetos bem semelhantes aos dos hospedeiros (Howard *et al.*, 1980; Vander Meer & Wojcik, 1982; Vauchot *et al.*, 1996; Lenoir *et al.*, 2001). Turillazzi *et al.* (2000) observaram que a espécie inquilina *Polistes sulcifer* (Zimmermann) (Hymenoptera: Vespidae), e sua hospedeira *Polistes dominulus* (Christ), não possuem semelhanças entre seus hidrocarbonetos quando vivem separadas. No entanto, após invadir o ninho de *P.*

dominulus com comportamento agressivo e matar a rainha, a fêmea de *P. sulcifer* torna-se dominante na colônia. Depois de 90 minutos dentro da colônia o parasita começa a modificar seu perfil de hidrocarbonetos e 3 dias após a invasão os hidrocarbonetos já são indistinguíveis. Outro exemplo em que o parasita adquire hidrocarbonetos semelhantes ao de seu hospedeiro foi demonstrado por Dronnet *et al.* (2005). Howard *et al.* (1980) observaram que o termitófilo *Trichopsenius frosti* Seevers (Coleoptera: Staphylinidae), produz hidrocarbonetos cuticulares semelhantes aos de seu hospedeiro, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae), antes mesmo de qualquer contato com o cupim, não encontrando assim dificuldades para entrar e permanecer nos ninhos de *R. flavipes*. Esses dois exemplos mostram que a semelhança de hidrocarbonetos entre os invasores e hospedeiros pode ser adquirida com o convívio (Figura 1G), ou ser similar independentemente do contato entre as duas espécies (Figura 1F).

As larvas de *Maculinea rebeli* Hirschke (Lepidoptera: Lycaenidae), após passarem os primeiros três ínstares de seu desenvolvimento se alimentando na planta hospedeira, caem no solo. Este momento coincide com o momento de maior atividade de forrageamento das formigas do gênero *Myrmica* Latreille. Quando as operárias das formigas encontram as larvas de *M. rebeli*, elas as carregam para dentro dos ninhos, onde são tratadas como se fossem larvas de formigas. Durante o período em que estão na planta hospedeira, as lagartas passam do primeiro para o terceiro instar rapidamente, porém, crescem pouco e ganham pouco peso (Akino *et al.*, 1999; Thomas *et al.*, 2005). Além de possuírem um tamanho corporal semelhante aos das larvas de *Myrmica* quando são colocadas para dentro dos ninhos, as larvas de *M. rebeli* possuem hidrocarbonetos cuticulares muito semelhantes aos de sua hospedeira (*Myrmica*) (Akino *et al.*, 1999). Este é um caso de parasitismo social (Figura 1J) que Schmid-Hempel (1998) conceitua como sendo a relação entre duas espécies em que os benefícios do parasita são o cuidado de sua prole pelo hospedeiro ou a utilização de recursos que *a priori* seriam destinadas ao seu hospedeiro. O parasitismo social pode ser classificado como

temporário, “escravidão”, inquilinismo, entre outros (Schmid-Hempel, 1998). Então a relação entre *Myrmica* e *M. rebeli* seria um caso de parasitismo tipo “escravidão”, onde a larva é alimentada pelos operários das formigas.

Os hidrocarbonetos cuticulares dos cupins são aparentemente espécie-específicos (Howard, 1978; Howard *et al.*, 1988; Vauchot *et al.*, 1996). No entanto, o besouro estafilínídeo *Trichopsenius frosti* possui o perfil de hidrocarbonetos cuticulares qualitativamente muito semelhante ao seu hospedeiro *Reticulitermes flavipes* (Howard *et al.*, 1980). Mas a abundância relativa desses hidrocarbonetos não é equivalente a nenhuma casta específica do hospedeiro. Isso pode ser resultado do contato entre o termitófilo e as várias castas de hospedeiro (Dettner & Liepert, 1994).

2.4 Termitófilos são encontrados e reconhecidos como intrusos

Os termitófilos podem entrar nos ninhos e serem reconhecidos como intrusos pelos cupins (Figura 1C). Após o reconhecimento, os cupins podem aceitar ou não os termitófilos. Nos casos em que há aceitação, pode ocorrer porque: (i) os termitófilos conferem algum benefício para o hospedeiro, como auxílio na defesa da colônia, fornecimento de exsudatos nutritivos ou ainda porque promovem facilitação social. Por outro lado, cupins podem ainda, não aceitar a presença dos termitófilos, mas não serem capazes de expulsá-los, o que também levaria à coexistência no ninho.

Os cupins permitem a presença de algumas espécies de estaflinídeos, como aquelas do gênero *Termitella*, que vivem em constante contato com os seus hospedeiros. Os besouros liberam em seus excrementos uma substância que nutre os operários de *Nasutitermes* (Grassé, 1986). Tais besouros podem ainda possuir glândulas exócrinas tegumentares que secretam substâncias que nutrem os cupins, que em troca, alimentam os estaflinídeos (Costa-Leonardo, 2002), caracterizando interação positiva (Figura 4).

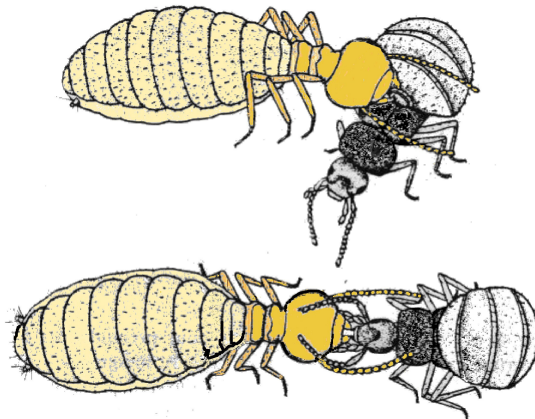


Figura 4: Termitófilo (*Termitella*) alimentando um operário de *Nasutitermes* (acima); *Termitella* estimulando a trofilaxia em um operário de *Nasutitermes* (abaixo). (Fonte: Modificado de Grassé, 1986)

2.4.1 Facilitação Social

A presença dos termitófilos dentro dos ninhos pode ser permitida, caso eles possam promover alguma interação positiva com os cupins. Uma possível interação é a facilitação social (Figura 1H), que Zajonc (1965) conceituou como sendo a presença de outros indivíduos da mesma espécie gerando alterações comportamentais nos indivíduos. Este fenômeno já foi verificado em espécies de invertebrados como centopéias (Hosey *et al.*, 1985), formigas (Lamon & Topoff, 1985), vespas (Ruxton *et al.*, 2001), moscas (Díaz-Fleischer & Aluja, 2003), entre outros. Mais recentemente, a facilitação social foi também relatada entre indivíduos de espécies diferentes (Heymann & Buchanan-Smith, 2000; Otis *et al.*, 2006).

Lenz & Williams (1980) investigaram a sobrevivência de grupos de *Nasutitermes nigriceps* (Haldeman) (Isoptera: Nasutitermitinae) em ambientes ricos em alimento, mas com tamanhos diferentes de recipientes e relataram que a sobrevivência e o consumo da madeira diminuía com o aumento do recipiente. Esta experiência forneceu uma evidência de que as interações entre indivíduos sociais são importantes para a sobrevivência, uma vez que o aumento do tamanho do recipiente equivaleu a uma redução da densidade do grupo e consequentemente da taxa de contatos e interações entre os indivíduos. Em outro trabalho, Grassé (1986) comentou sobre a correlação entre o tamanho do grupo e a longevidade de térmitas, mas não deixou claro se suas experiências foram realizadas com ou sem fonte de alimento. No entanto, Grassé (1986) indicou que os térmitas foram mantidos em circunstâncias ótimas, o que sugere que o alimento estava disponível.

Sabe-se que a facilitação social pode ocorrer entre espécies diferentes (Heymann & Buchanan-Smith, 2000; Otis *et al.*, 2006), e que pode aumentar a sobrevivência dos indivíduos (Lenz & Williams, 1980; DeSouza *et al.*, 2001) em função da densidade do grupo (Grassé, 1986; Miramontes & DeSouza, 1996). Assim, podemos supor que espécies que habitam os ninhos de cupins contribuem para que ocorra a facilitação social.

2.4.2 Agressão e Parasitismo

Os termitófilos podem ser animais agressivos e resistentes ao ataque dos soldados dos cupins e conseguem assim invadir seus ninhos. Exemplo disso são as larvas de Scarabaeidae que podem ser encontradas no interior dos ninhos (observação pessoal). Por se tratarem de larvas muito maiores que os cupins, eles não conseguem expulsá-las, se tornando assim um parasita por se alimentarem, aparentemente, das paredes do ninho, formando galerias muito maiores do que as existentes. Isso pode tornar o ninho mais susceptível à entrada de outros invasores tanto por enfraquecer sua estrutura física quanto por deslocar energia da colônia na tentativa de expulsar o invasor. O enfraquecimento da colônia pode acarretar em dois caminhos possíveis: (i) o estabelecimento de mais termitófilos e possivelmente a morte da colônia, ou (ii) estabelecimento de outras espécies de cupins que podem possuir mecanismos de defesa mais eficientes que os construtores. Neste caso, embora seja possível a entrada de um cupin inquilino, o ninho seria mais protegido contra a invasão por termitófilos (Figura 1I).

2.5 Conclusão

A co-habitação pode ser explicada por diversas possibilidades (Figura 1) mas o nosso conhecimento da morfologia e da etologia dos termitófilos é demasiadamente incompleto para poder desenhar um conceito de aplicação geral (Grassé, 1986). O que impossibilita o preenchimento de uma grande lacuna no conhecimento. É possível distinguir, entretanto, algumas interações entre termitófilos e cupins construtores que indicam ser a termitofilia algo mais do que um simples parasitismo. Como o exemplo de alguns estafilínídeos que possuem mimetismo químico e até mesmo morfológico com os seus hospedeiro, ou que possuem glândulas que secretam substâncias nutritivas para os operários dos cupins.

A tabela 1 nos mostra que as famílias Staphylinidae (Coleoptera) e Phoridae (Diptera), são as que possuem maior número de espécies associadas a ninhos de cupins. Sendo que várias dessas espécies são encontradas exclusivamente nos ninhos de cupins.

No capítulo seguinte, nós testamos uma das possíveis interações. Utilizamos *Cornitermes cumulans* e larvas de besouros para testar a existência interação positiva entre as espécies.

3 Interactions Between Beetle Larvae and Their Termite Hosts (Coleoptera; Isoptera, Nasutitermitinae)

Cassiano Sousa Rosa, Alessandra Marins & Og DeSouza
Sociobiology (2008), 51(1), 191-197

Interactions Between Beetle Larvae and Their Termite Hosts (Coleoptera; Isoptera, Nasutitermitinae)

Cassiano S. Rosa¹, Alessandra Marins² & Og DeSouza³

Abstract

Nests of the Neotropical mound building *Cornitermes cumulans* (Kollar) termites are frequently invaded by other species, but the mechanisms that allow such an invasion are not completely understood yet. Due to the costs involved in nest building and maintenance, one could suspect that, in the event that the builder is not able to defeat the intruder, selection would not favour strongly negative interactions between the intruder and the builder. Therefore, the purpose of this paper was to test the hypothesis that neutral or positive interactions can be found between *C. cumulans* and some of their termitophiles. To do so, we have tested whether the presence of an intruder would affect the mortality of its termite hosts, once these are confined together in a Petri dish. Larvae of Coleoptera: Melolonthidae commonly found in such nests were taken as the model termitophiles. Fake larvae made out of plasticine were used in another treatment in order to account for disruption of termite's social facilitated survival which could be caused by the mere physical (as opposed to biological) presence of a strange body in the Petri dish. Survival of termites confined with a larva (real or fake one) did not differ from survival of termites without it. Such results seem point out that termites did not profit either directly from any exsudate from the beetle larva, neither from the mere physical presence of it. Moreover, this shows also that the beetle larva did not present any negative interaction to the termites.

Keywords: *Cornitermes cumulans*, Melolonthidae, interactions, termitophiles, nest intruders.

¹Animal Biology Graduate Program

²Entomology Graduate Program

³Dept. Animal Biology-UFV, 36570-000 Viçosa MG Brazil. og.souza@ufv.br

Interações Entre Larvas de Besouros e Seus Cupins Hospedeiros (Coleoptera; Isoptera, Nasutitermitinae)

Cassiano S. Rosa¹, Alessandra Marins² & Og DeSouza³

Resumo

Os ninhos dos cupins neotropicais *Cornitermes cumulans* (Kollar) são freqüentemente invadidos por outras espécies, mas os mecanismos que permitem tal invasão não estão completamente compreendido. Devido aos custos envolvidos na construção e manutenção ninho, pode-se suspeitar que, na eventualidade do construtor não ser capaz de derrotar o intruso, a seleção não iria favorecer interações negativas entre o intruso e o construtor. Portanto, o objetivo deste trabalho foi testar a hipótese de que interações neutras ou positivas podem ser encontrados entre *C. cumulans* e seus termitófilos. Para isso, testamos se a presença de um intruso iria afetar a mortalidade dos cupins hospedeiros, uma vez que estes estão confinados juntos em uma placa de Petri. Larvas de Coleoptera: Melolonthidae encontrados em ninhos foram tomadas como termitófilos. Falsas larvas feitas de massa de modelar foram utilizadas em um outro tratamento, afim de observar a influência da facilitação social na sobrevivência dos cupins que poderiam ser causados pela mera presença física (em oposição aos biológicos) de um corpo estranho na placa de Petri. A sobrevivência dos cupins confinados com uma larva (real ou falsa), não diferem da sobrevivência dos cupins sem ela. Esses resultados parecem assinalar que cupins não se beneficiam diretamente de qualquer exsudato da larva de besouro, nem da mera presença física da mesma. Por outro lado, isto mostra também que a larva de besouro não apresenta qualquer interação negativa com os cupins.

Palavras-chave: *Cornitermes cumulans*, Melolonthidae, interações, termitófilos, intrusos de ninhos.

¹Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

²Programa de Pós-Graduação em Entomologia

³Dept. Biologia Animal-UFV, 36570-000 Viçosa MG Brasil. og.souza@ufv.br

3.1 Introduction

An impressive range of vertebrate and invertebrate species can be associated to termites' epigeous nests, either cohabiting with the nest builder, or living in nest's cavities without direct contact to the builder. Such species are normally referred to as 'termitophiles', and can be as diverse as microorganisms, plants, insects, amphibians, reptiles, mammals, among others (Grassé, 1986). Termite species which live in other termites' nests are normally referred to as 'inquilines' (Kistner, 1969) to distinguish them from other termitophiles.

Differently from the ecology and behaviour of intruders of ants' nests, which are well studied since the beginning of last century (or before, see Thomas *et al.*, 2005), the processes determining the interactions between termites and their cohabitants have only recently received attention. It is now known that some termitophiles seem to hold a mutualistic interaction with termites, as is the case of some beetles (Coleoptera: Staphylinidae) which possess exocrine glands whose exsudates are licked by termite workers in exchange of stomodeal regurgitations to the beetles (Pasteels & Kistner, 1971). Several other termitophiles would not present such an obvious positive interaction to their hosts, and it is generally agreed that a wide variety of interaction patterns can be found, from outright predators to social parasites to scavengers (Kistner, 1990).

The Neotropical mound building *Cornitermes cumulans* (Kollar) termites are no exception to this: their mounds are well known to shelter an enormous diversity of intruders, either vertebrates or invertebrates (Redford, 1984; Lacher Jr. *et al.*, 1986), but so far the interactions between the builder and its termitophiles have been inferred more than explicitly tested.

Nest construction by termites requires a great amount of time, energy and building materials, but brings the benefit of providing a safe environment to the colony that builds it. Therefore, it is plausible to suspect that, in the event that the builder is not able to defeat the intruder, selection would favour neutral or positive (rather than negative) interactions between them. The purpose of this paper is to test the hypothesis that neutral or positive interactions can be found between *C. cumulans* and some of their termitophiles.

3.2 Material & Methods

The experiment was performed using workers (third instar and beyond) collected from one field nest of *C. cumulans* (Isoptera, Termitidae), in Viçosa, state of Minas Gerais, in southeastern Brazil. *Cornitermes* spp. are Neotropical termite species occurring in several habitats, including forests, ‘cerrados’ (Brazilian savannas) and man-modified habitats, such as pastures or even gardens within cities, where they feed on living and dead grass and herbs (Cancello, 1989). Several species of this genus (among them *C. cumulans*) build large epigeous nests which are simultaneously inhabited by inquilines, such as other termite genera, ants, beetles, birds, snakes, etc (Redford, 1984). Larvae of Coleoptera: Melolonthidae found in such nests were taken as the model termitophiles.

Termites and termitophiles were collected in 23 June 2007, within a 195 ha of a tropical rain forest remnant of Brazilian Atlantic Forest, located at 20°48′07″ S and 42°51′31″ W. Termites identification followed the literature Cancello (1989), being subsequently confirmed by comparison with the collection of the Termite Section of the Entomological Museum (UFVB) of the Federal University of Viçosa (<http://www.insecta.ufv.br/museum>) where voucher specimens were deposited. Beetle identity kindly provided by F. Vaz-de-Melo.

The experiment aimed to inspect whether the presence of the beetle larva guest would affect the mortality of its termite hosts, once these are confined together in a Petri dish (9.8 diameter × 1.4 cm high), in the absence of food and water. To do so, the following treatments have been set up, each of them with 20 termite workers in the Petri dish: (i) termites plus one beetle larvae; (ii) termites plus a ‘fake larvae’ made out of atoxic plasticine; and (iii) termites only. The ‘fake larvae’ treatment was included to allow to discriminate between biological (the beetle larva itself) and physical (the plasticine fake larva) effects of confining termites with a strange ‘body’. That is, because termite survival depends strongly on inter-individual contacts (DeSouza *et al.*, 2001), the mere presence of a physical obstacle in the Petri dish could increase termite mortality due to diminished social facilitation. Such mortality could be wrongly interpreted as a negative biological interaction of the beetle larva on the termites, if a fake larva treatment was not included in the analysis.

Every treatment was replicated four times. Petri dishes have been kept in a controlled temperature chamber under ($25^{\circ}\text{C} \pm 0.5$) in the dark, from where they have been taken out only for less than 5 min, each time observations were

made. Observations consisted of counting the number of dead termite workers every 12 hours, until everyone was found dead. The data was subjected to survival analysis, under Weibull distribution, in R (R Development Core Team, 2006).

3.3 Results

Survival of *C. cumulans* workers confined in Petri dishes was not affected by either the presence of Coleoptera: Melolonthidae larvae, nor by the plasticine fake larvae, since survival curves for these treatments did not differ from that for termites confined in the absence of larvae (Fig.5; $p = 0.23$). During the experiments, some workers have been spotted presenting agonistic behaviour towards beetle larvae, but this did not result in any injury to neither of them.

Taken together, such results seem point out that termites did not profit either directly from any exsudate from the beetle larva, neither were they affected by mere physical presence of it. Moreover, this shows also that the beetle larvae did not present any negative interaction to the termites.

3.4 Discussion

The interactions between termites and their cohabitants still need deeper study. At least two general questions can be posed regarding this: (i) why do termitophiles look for termite nests?; and (ii) why do termites allow intruders in their nests?

In theory, intruders would break into termite nests in search of free-enemy space, food, or for shelter from environmental harshness, which seems to explain the immature termitophiles frequently found in the nests (Redford, 1984; Kistner, 1969). In addition, termitophiles may be simply acting as scavengers, feeding on the garbage found in nests chambers, as suggested by Costa *et al.* (1988) for mirmecophile and termitophile Aphodiinae, Cetoniinae and Dynastinae coleopterans. Specifically for termitophiles, Noirot (1970) states that the termite's nest walls would present a rich source of nutrients. On their turn, termite hosts may tolerate their guests because they can not defeat them, because the guest rewards termites, or even because such guests are simply not noted. Negative interactions of the kind 'defeated tolerance' have not been reported for termite-termitophiles, as far as we are aware. Rewarding in the form of exsudates are already reported

for Coleoptera: Staphylinidae inhabiting termite nests (Pasteels & Kistner, 1971), a kind of interaction extensively reported for some mirmecophile lepidopterans (Thomas *et al.*, 2005). Similarly, disguising specially in the form of morphological mimicry, is well reported for termitophile staphilinids (Abdelgalil & Kistner, 1987, and papers therein) but not for beetles.

Our results provide a first glance on parts of the above questions. The absence of any effects of beetle larva on the survival of termite workers reported here, combined with the observed harmless aggressivity of these workers towards such an intruder, seem to denounce that *C. cumulans* workers do not interact negatively with the beetle larva nor do they profit directly from this guest presence. It is therefore plausible to suspect that neither these termites feed on nutritious exsudates from the larva nor does the larva pose a threat to the termites. That is to say, termites albeit detecting such an intruder, do tolerate it. Our data do not answer whether aggressivity towards beetle larvae bursts naturally inside *C. cumulans* or it was observed here only as a consequence of the stress inflicted by experimental conditions. Despite that, one can state that some intruder recognition is in place, because termites attacked the larva but not their nestmates. That may indicate that no chemical disguise is involved.

Concluding, such results support the hypothesis that *C. cumulans* and their beetle larvae guests tend to interact more in a neutral or positive manner rather than to engage in strongly negative contests.

Acknowledgements

This work was funded by Fapemig, Capes, and CNPq. AM was supported by a CNPq Msc studentship, and ODS a CNPq Fellowship (#30.7740/2004-8). We thank all the staff of the Lab of Termitologia as well as Prof. J.H.Schoereder, Prof. C.Sperber and our colleagues from the discipline BIO730-Ecologia de Populações, all from Federal University of Viçosa, Brazil, for profitable discussion and all the help in lab and field work. This is contribution no. 37 from Lab. de Termitologia (<http://www.isoptera.ufv.br>). This article was prepared using Open Source software including Linux-Debian, OpenOffice, XEmacs, emacs, R, GIMP, FireFox and LaTeX.

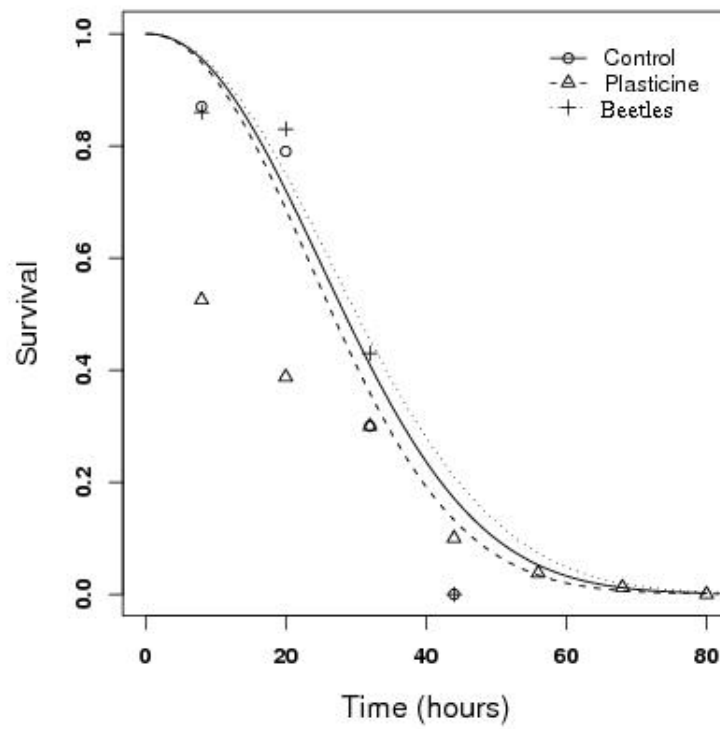


Figure 5: Proportion of a group of *C. cumulans* workers still alive as a function of the time they have been confined in Petri dishes in the presence of one Coleoptera: Melolonthidae larva ('Beetle'); one plasticine fake larva ('Plasticine'); or without any larva ('Control').

4 Conclusões

Apesar do pouco conhecimento sobre as interações entre cupins e termitófilos, as hipóteses levantadas neste trabalho, nos permitem supor vários possíveis mecanismos que levam à coexistência ou à morte da colônia. Estes mecanismos podem se originar de interações:

1. Positivas para as duas espécies e levar a uma coexistência pacífica e com vantagens para ambas as partes;
2. Positivas para uma e negativa para a outra. Neste caso, o hospedeiro poderia ser a espécie que sofreria o parasitismo social. Este parasitismo, por parte dos termitófilos, poderia levar à morte da colônia, ou apenas enfraquecê-la. Com o enfraquecimento da colônia, outros termitófilos poderiam invadi-la e levar à morte, ou ainda permitir a entrada de outros cupins, com mecanismos de defesa diferentes e mais eficientes que expulsariam os termitófilos e passariam a coabitar o ninho com os construtores.
3. Positivas para uma e neutra para a outra, não afetando assim a vida na colônia, ocupando lugares abandonados dos ninhos.

No entanto, em ninhos de cupins os estudos são escassos e apontam um grande campo de trabalho a ser explorado pelos cientistas. Segundo Constantino (2005) o conhecimento da fauna de cupins do Brasil está muito concentrada em poucos locais, próximos aos grandes centros de pesquisa. Como não conhecemos bem nem a nossa termitofauna, sabemos menos ainda dos termitófilos que vivem em seus ninhos. Entre as mais de 350 combinações diferentes entre termitófilos e cupins (tabela 1), menos de 20 foram observadas no Brasil, se concentrando nos trabalhos de Borgmeier (1923, 1935, 1954, 1959), Costa-Lima (1938a) e Cunha & Brandão (2000).

Em nosso trabalho com *Cornitermes cumulans* e seus hospedeiros, não observamos diferença na sobrevivência dos cupins entre os tratamentos: (i) larva de besouro e cupim, (ii) massa de modelar e cupim e (iii) cupins sozinhos. A ausência de efeitos da larva do besouro na sobrevivência dos cupins,

combinado com o comportamento agressivo destes operários com a larva, podem denunciar que *C. cumulans* não interagem positivamente com as larvas nem lucram com sua presença. Com isso, é plausível suspeitar que os cupins não se alimentaram de nenhum tipo de exsudato nutritivo proveniente da larva de besouro. Apesar do estresse pelas condições experimentais, os operários não atacaram outros cupins (Marins & DeSouza, 2008), mas mostraram comportamento agressivo com a larva de besouro. Isso pode indicar que a larva não possui nenhum tipo de mimetismo químico.

Apesar dos cupins serem um grupo muito diverso, podendo construir seus ninhos subterrâneos, epígeos ou arborícolas, e em cada uma dessas edificações pode haver termitófilos distintos, é plausível supor que existe um princípio universal que explique a termitofilia. A tabela 1 nos mostra que algumas várias são os estudos descritivos de termitófilos, sendo que as famílias Staphylinidae (Coleoptera) e Phoridae (Diptera) são as que possuem maior número de espécies descritas em ninhos de cupins. Nestas duas famílias, vários são os casos de espécies que ocorrem exclusivamente em ninhos de cupins. Existem ainda, espécies de termitófilos que parecem ser específicas de algumas espécies ou gêneros de cupins, como *Spirachthodes madecassus* (Coleoptera: Staphylinidae) em seu hospedeiro *Nasutitermes kaudernianus* (Paulian, 1970), *Termitonannus* (Coleoptera: Staphylinidae) em *Anoplotermes* (Seevers, 1941), entre outros. Como o conhecimento sobre termitófilos ainda está em fase descritiva, estudos futuros que tentem compreender estas interações à luz da evolução de termitófilos e cupins são de suma importância. Estudos do comportamento dos termitófilos e de seu papel na colônia poderão ser úteis para a compreensão da evolução da eussocialidade em algumas ordens da Classe Insecta (Kistner, 1969; Singer, 1998).

5 Referências

- Abdelgalil, F. A. & Kistner, D. H. (1987). New species and records of australian termitophiles associated with coptotermes in australia (coleoptera, staphylinidae). *Sociobiology*, 13, 153–165.
- Akino, T. K.; Thomas, J. A. & Elmes, G. W. (1999). Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proc. Roy. Soc. Lond. B*, 266, 1419–1426.
- Araujo, R. (1970). *Biology of termites*, Academic Press, vol. II, chap. Termites of the neotropical region. pp. 527–571.
- Barreto, L. S. & Castro, M. S. (2007). Ecologia de nidificação de abelhas do gênero *Partamona* (Hymenoptera: Apidae) na caatinga. Milagres, Bahia. *Biota Neotropica*, 7, 87–92.
- Borgmeier, T. (1923). Uma nova especie de Termitophila de *Dohrniphora dahl* (Diptera-Phoridae). Com uma lista dos Phorideos do Brasil até hoje conhecidos. *Rev. Museu Paulista*, 13, 1215–1224.
- Borgmeier, T. (1935). Eine augenlose termitophile Phoride aus Brasilien, nebst Beschreibung einer neuen Pheidolomyia (dipt. phoridae). *Rev. Entomol.*, 5, 488–495.
- Borgmeier, T. (1954). Zur Kenntnis der Termitophilen Pselaphiden Brasiliens (Coleoptera. Pselaphidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 14, 201–214.
- Borgmeier, T. (1959). Vier neue Gattungen und einige neue Arten termitophiler Staphyliniden aus Costa Rica un Brasilien (Coleoptera, Staphylinidae). *Studia Entomol.*, 2, 289–308.

- Borgmeier, T. (1964). A generic revision of the Termitoxeniinae, with the description of a new species from Burna (Diptera: Phoridae). *Studia Entomol.*, 7, 73–95.
- Borgmeier, T. (1966). Über einige afrikanische, bei Termiten gefundene Phoriden, nebst Bemerkungen über die Gattung *Termitophorides*. *Studia Entomol.*, 9, 417–428.
- Bouillon, A. (1970). *Biology of Termites*, Academic Press, vol. II, chap. Termites of the Ethiopian region. pp. 153–280.
- Bourguignon, T.; Pasteels, J. M. & Roisin, Y. (2007). Taxonomy, distribution and host specificity of the termitophile tribe Trichopseniini (Coleoptera: Staphylinidae) in New Guinea and adjacent islands. *Insect Syst. Evol.*, 38, 405–425.
- Bourguignon, T. & Roisin, Y. (2006). A New Genus and Three Species of Termitophilous Staphylinids (Coleoptera: Staphylinidae) Associated with *Schedorhinotermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) in New Guinea. *Sociobiology*, 48, 395–407.
- Brandl, R.; Bagine, R. N. K. & Kaib, M. (1996). The distribution of *Schedorhinotermes lamanianus* (Isoptera: Rhinotermitidae) and its termitophile *Paraclystis* (Lepidoptera: Tineidae) in Kenya: its importance for understanding east African biogeography. *Glob. Ecol. Biog. Lett.*, 5, 143–148.
- Bredden, G. (1904). Rhynchoten aus Ameisen und Termitenbauten. *Ann. Soc. Entomol. Belgique*, 48, 407–416.
- Britton, E. B. (1957). A revision of the Australian chafers (Coleoptera: Scarabaeidae, Melolonthinae). *British Mus. Nat. Hist. Dept. Entomol. London*, 1, 1–185.
- Bruch, C. (1931). Algunos mirmecófilos y termitófilos nuevos y poco conocidos de la Argentina. *Rev. Entomol.*, 1, 387–395.
- Brues, C. T. (1923). *Termtibracon* a termitophilous Braconid from British Guiana. *Zoologica, N. Y.*, 3, 432.
- Bugnion, E. (1913). *Termitoxenia*. Etude anatomo-histologique. *Ann. Soc. Entomol. Belg.*, 57, 23–44.

- Camargo, J. M. F. & Pedro, S. R. M. (2003). Meliponini neotropicais: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae, Apinae) - bionomia e biogeografia. *Rev. Bras. Entom.*, 47, 311–372.
- Cancello, E. (1989). *Revisão de Cornitermes Wasmann (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae)*. Ph.D. thesis, Universidade de São Paulo - USP.
- Cartwright, O. L. & Woodruff, R. E. (1969). Ten *Rhyparus* from the western hemisphere (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiinae). *Smithson. Contrib. Zool.*, 21, 1–9.
- Chopard, L. (1946). Description d'un Gryllide termitophile de l'Afrique Occidentale. *Bull. Soc. Entomol. France*, 51, 114–116.
- Coaton, W. G. H. & Sheasby, J. L. (1973). The genus *Schdorchinotermes* silv. (Rhinotermitidae). *Cimbebasia*, 3, 9–17.
- Coles, H. (1980). *Defensive strategies in the ecology of neotropical termites*. Ph.D. thesis, Southampton University, U.K. 243pp.
- Constantino, R. (2005). *Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado*, Ministério do Meio Ambiente, chap. 19. pp. 319–333.
- Costa, C.; Vanin, S. A. & Casari-Chen, S. A. (1988). *Larvas de Coleoptera do Brasil*. FAPESP.
- Costa-Leonardo, A. (2002). *Cupins-praga: Morfologia, Biologia e Controle*. UNESP, Rio Claro-SP.
- Costa-Lima, A. (1938a). Ordem isoptera. In: *Insetos do Brasil*, Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro, Série Didática 2.
- Costa-Lima, A. (1938b). Ordem thysanura. In: *Insetos do Brasil*, Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro, Série Didática 2.
- Cunha, H. & Brandão, D. (2000). Invertebrates Associated with the Neotropical Termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitinae, Nasutitermitinae). *Sociobiology*, 37, 593–599.
- Cushman, R. A. (1923). A new subfamily of Braconidae (Hym.) from termite nests. *Proc. Ent. Soc. Washington*, 25, 54–56.

- Da Cunha, H. F.; Costa, D. A.; Santo, K. D.; Silva, L. O. & Brandao, D. (2003). Relationship between *Constrictotermes cyphergaster* and inquiline termites in the cerrado (isoptera : Termitidae). *Sociobiology*, 42, 761–770.
- Dangerfield, J.; McCarthy, T. & Ellery, W. (1998). The mound-building *Macrotermes michaelseni* as an ecosystem engineer. *J. Trop. Eco.*, 14, 507–520.
- Delachambre, J. (1966). Recherches sur les termitoxeniidae (Diptera). 2. description de deux nouvelles especes africaines. *Insectes Sociaux*, 13, 105–116.
- Delamare-Deboutteville, C. (1948a). Observation sur l'ethologie des zo-raptiles. la question de leur vie sociale et de leurs prétendus rapports avec les termites. *Rev. Entomol.*, 19, 347–352.
- Delamare-Deboutteville, C. (1948b). Recherches sur les Collemboles termitophiles et mymécophiles. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 85, 261–425.
- Delamare-Deboutteville, C. (1958). Collemboles termitophiles de l'Angola, récoltés par A. Barros Machado. In: *Serviços Culturais*, Companhia de diamantes de Angola, Lisboa.
- Denis, R. (1942). Notes sur quelques Collemboles termitophiles. *Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Ani. Sér.*, 4, 1–19.
- DeSouza, O.; Miramontes, O.; Santos, C. & Bernardo, D. (2001). Social facilitation affecting tolerance to poisoning in termites (Insecta, Isoptera). *Insectes Sociaux*, 48, 21–24.
- Dettner, K. & Liepert, C. (1994). Chemical Mimicry and Camouflage. *Annu. Rev. Entomol.*, 39, 129–154.
- Díaz-Fleischer, F. & Aluja, M. (2003). Influence of Conspecific Presence, Experience, and Host Quality on Oviposition Behavior and Clutch Size Determination in *Anastrepha ludens* (Diptera:Tephritidae). *J. Insect Beh.*, 16(4), 537–553.
- Dronnet, S.; Simon, X.; Verhaeghe, J. C.; Rasmont, P. & Errard, C. (2005). Bumblebee inquilinism in *Bombus (Fernaldaepsithyrus) sylvestris* (hymenoptera, apidae): behavioural and chemical analyses of host-parasite interactions. *Apidologie*, 36, 59–70.

- Duffy, J. E. (1996). Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature*, 381, 512–514.
- Eggleton, P. & Bignell, D. E. (1997). Secondary occupation of epigeal termite (isoptera) mounds by other termites in the Mbalmayo Forest Reserve, southern Cameroon, and its biological significance. *J. Afr. Zool.*, 111, 489–498.
- Emerson, A. E. (1935). Termitophile distribution and quantitative characters indicators of physiological speciation in bristish guiana Termites. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 28, 369–395.
- Escherich, K. (1905). Das System der Lepismatiden. *Zool. Stuttgart*, 18, 1–164.
- Fenyés, A. (1918-1921). Coleoptera. Family Staphylinidae, subfamily Aleocharinae. *Gen. insectorum*, 173 A-C, 1–453.
- Fernando, W. (1957). *Sphecophila ravana* sp. n., a new termitophilous cockroach from Ceylan. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 10, 81–84.
- Folson, J. W. (1923). Termitophilous Apterygota from British Guiana. *Zool. N. Y.*, 3, 383–408.
- Grassé, P. (1986). *Termitologia*, vol. III. Masson, Paris - New York.
- Grassé, P. P. & Lesperon, L. (1937). Notes histologiques et biologiques sur une larve de Coléoptère termitophile *Troctontus silvestrii*. *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 79, 463–486.
- Grassé, P. P. & Poisson, R. (1940). Recherches sur les Insectes termitophiles. I. Une nouvelle espèce de *Termitodiscus* (Coleopt. Staphylinidae) et son éthologie. *Bull. Soc. Entomol. France*, 8, 84–90.
- Harris, W. V. (1968). African termites of the genus *Schedorhinotermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) and associated termtophiles (Lepdoptera: Tineidae). *Proc. Roy. Ent. Soc. London*, 37, 103–113.
- Hartwing, E. K. (1967). Termitophilous Tysanoptera from South Africa. *J. Entomol. Soc. South Afr.*, 29, 44–47.
- Heymann, E. W. & Buchanan-Smith, H. M. (2000). The behavioural ecology of mixed-species troops of callitrichine primates. *Biol. Rev.*, 75, 169–190.

- Hinton, H. E. (1934). A second species of the genus *Termitodius* (Col. Scarabaeidae). *Rev. Entomol.*, 4, 240–342.
- Hosey, E.; Wood, M.; Thompson, R. & Druck, P. (1985). Social facilitation in a 'non-social' animal, the centipede *Itomus forficatus*. *Beh. Proc.*, 10, 123–130.
- Howard, R. W. (1978). Proctodeal Feeding by Termitophilous Staphylinidae Associated with *Reticulitermes virginicus* (Banks). *Science*, 201, 541–543.
- Howard, R. W. & Blomquist, G. (2005). Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Ann. Rev. Entomol.*, 50, 371–393.
- Howard, R. W.; McDaniel, C. A. & Blomquist, G. (1980). Chemical mimicry as an integrating mechanisms: cuticular hydrocarbons of a termitophile and its host. *Science*, 210, 431–433.
- Howard, R. W.; Thorne, B. L.; Levings, S. C. & McDaniel, C. A. (1988). Cuticular hydrocarbons as chemotactic characters for *Nasutitermes corniger* (Motschulsky) and *N. ephraate* (Holmgren) (Isoptera: Termitidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 81, 395–399.
- Iwata, R. (1989). Notes on the Termitophilous Coleoptera. *Japanese Journal of Entomology*, 57, 917–918.
- Jarvis, J. U. M. (1981). Eusociality in a Mammal - Cooperative Breeding in Naked Mole-Rat Colonies. *Science*, 212, 571–573.
- Johnson, J. B. & Hagen, K. S. (1981). A neuropterous larva uses an allomone to attack termites. *Nature*, 289, 506–507.
- Jones, C.; Lawton, J. & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69, 373–386.
- Joseph, K. J. & Mathad, S. B. (1963). A new genus of termitophilous Atelurinae (Thysanura: Nicoletidae) from India. *Insectes Sociaux*, 10, 379–386.
- Kemner, D. H. (1932). Zur Kenntnis der Javanschen Termitoxenien. *Entomol. Tidskr.*, 17, 17–29.

- Kemner, N. (1924). Ueber die Lebensweise und Entwicklung des angeblich myrmecophilen oder termitophilen genus *Trochoideus* (Coleoptera, Endomych.). *Tidskr. Ent. Nederland. Ent. Ver.*, 67, 180–194.
- Kemner, N. (1929). Die Lebensweise des *Doryloxenus* auf Java and Wasmann's Hypothese über seinen Wirtswechsel. *Entomol. Tidskr.*, 50, 214–223.
- Kistner, D. H. (1968). Revision of the African species of the termitophilous tribe Corotocini (Coleoptera, Staphylinidae) II. The genera *Termitomimus* Tragardh and *Nasutimimus* new genus and their relationships. *Coleop. Bull.*, 22, 65–93.
- Kistner, D. H. (1969). The biology of termitophiles. In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weesner, F.), Academic Press, New York and London, vol. I, chap. XVII. pp. 525–557.
- Kistner, D. H. (1970a). Australian Termitophiles Associated with *Microcerotermes* (Isoptera: Amitermitinae). I A new subtribe, genus, and species (Coleoptera, Staphylinidae) with notes on their behavior. *Pacific Insects*, 12, 9–15.
- Kistner, D. H. (1970b). A new Genus and Species of Termitophilous Staphylinidae (Coleoptera) Associated with *Termes* in Australia. *Pacific Insects*, 12, 17–20.
- Kistner, D. H. (1970c). A new Genus, Species, and Subtribe of Termitophilous Staphylinidae from Australia (Coleoptera) - with a description of its Glands. *Pacific Insects*, 12, 499–506.
- Kistner, D. H. (1970d). Revision of the Termitophilous Tribe Termitohospitini (Coleoptera: Staphylinidae) - I the Genus *Hetairotermes* with a Numerical Analysis of the Relationships of Australian species. *Pacific Insects*, 12, 465–484.
- Kistner, D. H. (1970e). Taxonomic Revision of the Termitophilous Tribe Termitohospitini (Coleoptera: Staphylinidae). II The genus *Termitoecia* Bernhauer. *Pacific Insects*, 12, 485–491.
- Kistner, D. H. (1972). Termitophiles from nests of *Nasutitermes* collected by Alfred E. Emerson in the Orient (Coleoptera: Staphylinidae). *Pacific Insects*, 14, 679–696.

- Kistner, D. H. (1973). The Termitophiles Staphylinidae Associated with *Grallatotermes* in Africa; Their Taxonomy, Behavior, and a Survey of Their Glands of External Secretion. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 66, 197–222.
- Kistner, D. H. (1975). A new species of the termitophilous tribe Skatitoxenini with notes on its interactions with its host Termites. *Cimbebasia (A)*, 4, 99–114.
- Kistner, D. H. (1982). The social insect's bestiary. In: *Social Insects*, Academic Press, vol. III, chap. XVII. pp. 1–244.
- Kistner, D. H. (1990). The integration of foreign insects into termite societies or why do termites tolerate foreign insects in their societies. *Sociobiology*, 17, 191–215.
- Kistner, D. H. & Pasteels, J. M. (1969). A New Tribe, Genus, and Species of Termitophilous Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae) from South-West Africa with a Description of Its Integumentary Glands. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 62, 1189–1202.
- Kistner, D. H. & Pasteels, J. M. (1970a). Revision of the Termitophilous Tribe Pseudoperinthini (Coleoptera: Staphylinidae) - with a discussion of some integumentary glands and the relationships of termitophiles and their hosts. *Pacific Insects*, 12, 67–84.
- Kistner, D. H. & Pasteels, J. M. (1970b). Taxonomic Revision of the Termitophilous Subtribe Coptotermoeiina (Coleoptera: Staphylinidae) - with a description of some integumentary glands and a numerical analyses of their relationships. *Pacific Insects*, 12, 85–115.
- Kistner, D. H. & Watson, J. A. L. (1972). A new tribe of termitophilous Aleocharinae (Coleoptera: Staphylinidae) from Australia. *Aust. Journ. Zool.*, 17, 1–24.
- Krishna, K. (1969). Introduction. In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weesner, F.), Academic Press, New York and London, vol. I, chap. XVII. pp. 1–17.
- Lacher Jr., T.; Egler, I.; Alho, C. & Mares, M. (1986). Termite community composition and mound characteristics in two grassland formations in central Brazil. *Biotropica*, 18, 356–359.

- Lamon, B. & Topoff, H. (1985). Social Facilitation of Eclosion in the Fire Ant, *Solenopsis invicta*. *Developmental Psychobiology*, 18(5), 367–374.
- Lawton, J. (1994). What do species do in ecosystems? *Oikos*, 71, 367–374.
- Leleup, N. (1974). Coleoptera: Pselaphidae. 1. Batrisini, Goniacerini, Ctenistini, Tmesiphorini et Tyrini. *S. Afr. Anim. Life*, 15, 480–508.
- Leleup, N. (1975). Contributions à l'étude des Coléoptère Pselaphides de l'Afrique. 19. Genres et espèces termitobies de la région éthiopienne. *Bull. Ann. Soc. R. Entomol. Belg.*, 111, 210–247.
- Lenoir, A.; D'Ettorre, P.; Errard, C. & Hefetz, A. (2001). Chemical ecology and social parasitism in ants. *Ann. Rev. Entomol.*, 46, 573–599.
- Lenz, M. & Williams, E. (1980). Influence of container, matrix volume and group size and feeding activity in species of *Coptotermes* and *Nasutitermes* (isoptera: Rhinotermitidae, termitidae). *Material und Organismen*, 15, 25–46.
- Löbl, I. (1979). Two new Sumatran Scaphidiidae associated with termites and one new species of the genus *Scaphiosoma* Leach from Java (Coleoptera). *Sociobiology*, 4, 321–328.
- Loveridge, J. P. & Moe, S. R. (2004). Termitaria as browsing hotspots for african megaherbivores in miombo woodland. *J. Trop. Ecol.*, 20, 337–343.
- Malin, R. G. & Kistner, D. H. (1970). Behavioral and Anatomical Studies on Adults of *Termtophilomyia* an *Termitosagma* (Diptera: Phoridae). *Ann. Entomol. Sco. Amer.*, 63, 1370–1382.
- Mann, W. M. (1923). New genera and species of termitophilous Coleoptera from northern South America. *Zoologica N. Y.*, 28, 151–155.
- Marins, A. & DeSouza, O. (2008). Nestmate Recognition en *Cornitermes cumulans* Termites (Insecta: Isoptera). *Sociobiology*, 51, 255–263.
- Miramontes, O. & DeSouza, O. (1996). The nonlinear dynamics of survival and social facilitation in termites. *J. Theor. Biol.*, 181, 373–380.
- Mjöberg, E. G. (1914). Preliminary description of a new representative of the family Termitocoridae. *Entomol. Tidskr.*, 35, 98.

- Morrison, H. (1923). Three apparently new species of *Termitaphis*. *Zoologica, N. Y.*, 3, 403–408.
- Myers, J. G. (1924). On the systematic position of the Family Termitaphididae. *Psyche*, 31, 259–278.
- Myers, J. G. (1932). Observations on the family Termitaphididae (Hemiptera: Heteroptera) with the description of a new species from Jamaica. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 9, 366–372.
- Noirot, C. (1970). The nests of termites. In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weesner, F.), Academic Press, New York and London, vol. II, chap. III. pp. 73–125.
- Otis, G. W.; Locke, B.; McKenzie, N. G.; Cheung, D.; MacLeod, E.; Careless, P. & Kwoon, A. (2006). Local Enhancement in Mud-Puddling Swallowtail Butterflies (*Battus philenor* and *Papilio glaucus*). *Journal of Insect Behavior*, 19(6), 685–698.
- Pasteels, J. & Kistner, D. (1971). Revision of the termitophilous subfamily trichopseniinae (coleoptera: Staphylinidae). ii. the remainder of the genera with a representational study of the gland systems and a discussion of their relationships. *Misc. Publ. Entomol. Soc. Amer.*, 7, 351–399.
- Pasteels, J. M. (1968). Les aleocharinae des genres *Termitopulus* (coleoptera), *Catalina* (termitonannini, perinthina), *Termitusa* (termitohospitini, termitusina). *Insectes Sociaux*, 16, 1–26.
- Pasteels, J. M. & Kistner, D. H. (1970). A Taxonomic Revision of the Termitophilous Subtribe Perinthina (Coleoptera: Staphylinidae). I. The Genera *Paraperinthus*, *Perinthodes* and *Physoperinthus* with a Discussion of Their Integumentary Glands and Their Relationships. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 63, 546–562.
- Paulian, R. (1970). The Termites of Madagascar. In: *Biology of Termites* (eds. Krishna, K. & Weesner, F.), Academic Press, New York and London, vol. II, chap. VI. pp. 281–295.
- Price, P. W. (1984). *Insect Ecology*. John Wiley & Sons, INC, New York.

- R Development Core Team (2006). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
URL <http://www.R-project.org>
- Raffray, A. (1912). Espèces nouvelles de Psélaphides exotiques. *Ann. Soc. Ent. France*, 80, 425–450.
- Raffray, A. (1914). Description of new genus and species of termitophilous Pselaphidae, *Gasterotropis* n. g. *Ann. South. Afr. Mus.*, 10, 409.
- Redford, K. (1984). The termitaria of *Cornitermes cumulans* (isoptera, termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica*, 16, 112–119.
- Reichensperger, A. (1922). Neue afrikanische Paussiden und Termitophilen. *Entomol. Mitt.*, 11, 34–83.
- Reichensperger, A. (1932). Ecitophilen und Termitophilen aus Costa Rica (I), nesbt Bmerkungen über Fühlerbildung bei Mimecition (Col. Hist. Staph.). *Rev. Entomol.*, 2, 6–15.
- Reyes-Castillo, P. & Martinez, A. (1979). Nuevos Rhyparini neotropicales, con notas sobre su biologia (Coleop. Scar., Aphociinae). *Fol. Entomol. Mex.*, 41, 115–133.
- Rosa, C. S.; Marins, A. & DeSouza, O. (2008). Interactions Between Beetle Larvae and Their Termite Hosts (Coleoptera; Isoptera, Nasutitermitinae). *Sociobiology*, 51, 191–197.
- Ruxton, G. D.; Lee, J. & Hansell, M. H. (2001). Wasps enter and leave their nest at regular intervals. *Insectes Sociaux*, 48, 363–365.
- Schmid-Hempel, P. (1998). *Parasites in social insectes*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1st ed.
- Schmitz, H. (1950). Ueber die Gattung *Thaumatoxena*, nesbt Beschreibung einer neuen Art aus dem Uelle-Gebiet. *Rev. Zool. Bot. Africaine.*, 43, 11–58.
- Schmitz, H. & Mjöberg, E. (1924). Results of Dr. Mjöberg Swedish scientific expedition to Australia. *Ark. f. Zool.*, 16, 1–8.

- Schwarz, E. A. (1893). Additions to the lists of North American termitophilous and myrmecophilous (Coleoptera). *Proc. Wah. Entom. Soc.*, 3, 73–77.
- Seevers, C. H. (1941). New termitophilous Diptera from the Neotropics. *Feldiana Zool.*, 24, 175–193.
- Seevers, C. H. (1946). New Aleocharine Beetles from Central and South American Termite Nest (Staphylinidae). *Rev. Entomol.*, 17, 247–265.
- Setz, E. Z. F.; Enzweiler, J.; Solferini, V. N.; Amêndo, M. P. & Berton, R. S. (1999). Geophagy in the golden-faced saki monkey (*Pithecia pithecia chrysocephala*) in the Central Amazon. *J. Zool., Lond.*, 243, 91–103.
- Shelford, R. (1907). Blattoidea in Sjöstedt's Kilimanjaro. *Meru Expedition*, 17, 13–48.
- Silvestri, F. (1903). Contribuzione alla conscenza dei Termitidi e Termitofili dell' Africa meridionale. *Redia*, 1, 1–234.
- Silvestri, F. (1911). Sulla posizione sistematica del genere *Termitophis* wasm. (Hemiptera) con descrizione di due species nuove. *Boll. Lab. Zool. Portici.*, 5, 231–236.
- Silvestri, F. (1918). Contribuzione alla conscenza dei Termitidi e Termitofili dell' Africa occidentale. II. Termitofili, part II. *Boll. Lab. Zool. R. Scu. Agr.*, 14, 265–319.
- Silvestri, F. (1921). A new specie of *Termitophis* (Hemipt. Heteropt.) from India. *Rec. Indian Mus.*, 22, 71–74.
- Silvestri, F. (1944). Nuovo genere di Lepidoptera Tineide termitofilo del Brasile. *Boll. Lab. Entomol. Agr.*, 3, 344–353.
- Silvestri, F. (1945). Primo contributo alla conoscenza dei Termitofili viventi con species di *Syntermes*. *Comm. Pont. Acad.*, 9, 515–559.
- Silvestri, F. (1946). Nuoci Stafilinidi Termitofili dell' America meridionale. *Rend. Accad. Sci. Soc. Reale Napoli*, 14, 1–24.
- Silvestri, F. (1947). Contributo alla conoscenza dei Termitodiscinae e Cephaloplectinae (Staphylinidae, Coleoptera) termitofili. *Arch. Zool Ital.*, 31, 123–149.

- Singer, T. L. (1998). Roles of Hydrocarbons in the Recognition Systems of Insects. *Amer. Zool.*, 38, 394–405.
- Singh, U. R. & Singh, S. J. (1981). Temperature and humidity relations of termites. *Pedobiologia*, 21, 211–216.
- Skelley, P. E. & Alonso-Zarazaga, M. A. (2003). Synonymy of *Rhamphidera* Skelley with *Bancous* Pic, termitophilous fungus beetles (Coleoptera: Erotylidae). *Insecta Mundi*, 17, 107–109.
- Solodovnikov, A. Y. (2006). Adult and larval descriptions of a new termitophilous genus of the tribe Staphylinini with two species from South America (Coleoptera: Staphylinidae). *Proc. Russ. Entomol. Soc.*, 77, 274–283.
- Speicer, R. M. & Kistner, D. H. (1980). The behavior of exocrine gland system of *Termitoides marginatus* (Coleoptera: Staphylinidae) with a description of the genus end species. *Sociobiology*, 5, 215–248.
- Thomas, J.; Schönrogge, K. & Elmes, G. (2005). Specializations and host associations of social parasites of ants. In: *Insect Evolutionary Ecology* (eds. Fellowes, M.; Holloway, G. & Rolff, J.), Royal Entomological Society, chap. 17. pp. 475–514.
- Trägårdh, I. (1907). Description of *Termitomimus*, a new genus of termitophilous, physogastric Aleocharini, with notes on its anatomy. *Zool. Stud. Tillag. Prof. T. Tullberg. Upsala*, 172–190.
- Turillazzi, S.; Sledge, M. F.; Dani, F. R.; Cervo, R.; Massolo, A. & Fondelli, L. (2000). Social Hackers: Interaction in the Host Chemical Recognition System by a Paper Wasp Social Parasite. *Naturwissenschaften*, 87, 172–176.
- Vander Meer, R. K. & Wojcik, D. P. (1982). Chemical mimicry in the myrmecophilous beetle *Myrmecaphodius excavaticollis*. *Science*, 218, 806–808.
- Vauchot, B.; Provost, E.; Bagnères, A. G. & Clement, J. L. (1996). Regulation of the chemical signatures of two termite species, *reticulitermes santonensis* and *reticulitermes lucifugus grassei*, living in mixed experimental colonies. *J. Insect Physiol.*, 42, 309–321.

Waldemar, C. C. & Irgang, B. E. (2003). A Ocorrência do Mutualismo Facultativo entre *Dyckia martina* backer (Bromeliaceae) e o Cupim *Cortaritermes silvestrii* holmgren (nasutitermitinae), em Afloramentos Rochosos no Parque Estadual de Itapuã, Viamão, RS. *Acta bot. bras.*, 17, 37–48.

Wasmann, E. (1894). *Kritisches Verzeichniss der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden.*, vol. I. Masson, Berlin.

Watson, J. A. L. (1973). *Austrospirachtha mimetes*, A New Termitophilous Corotocine From Northern Australia (Coleoptera: Staphylinidae). *J. Aust. Ent. Soc.*, 12, 307–310.

Wheeler, W. M. (1928). *The Social Insects*. Kegan Paul, Trench, Trubner & Co., London.

Wilson, E. O. (1971). *The Insect Societies*. Harvard: Belknap Press.

Wygodzinsky, P. (1961). A new genus of termitophilous Atelirinae from South Africa (Thysanura: Nicoletidae). *J. Entomol. Soc. Southern Africa*, 24, 104–109.

Wygodzinsky, P. (1970). Thysanura associated with termites in Southern Africa (Insecta). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 142, 211–254.

Zajonc, R. (1965). Social facilitation. *Science*, 149, 269–274.