

UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS - UNIFAL

EDIMAR AGNALDO MOREIRA

**GLÂNDULA FRONTAL DOS SOLDADOS DE
SYNTERMITINAE (TERMITIDAE): UMA ABORDAGEM
ULTRAESTRUTURAL E COMPORTAMENTAL DESSA
NOVA SUBFAMÍLIA DE CUPINS**

Alfenas/MG
2015

EDIMAR AGNALDO MOREIRA

**GLÂNDULA FRONTAL DOS SOLDADOS DE SYNTERMITINAE (TERMITIDAE):
UMA ABORDAGEM ULTRAESTRUTURAL E COMPORTAMENTAL DESSA
NOVA SUBFAMÍLIA DE CUPINS**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Tecnologia Ambiental pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração Diversidade Biológica e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Alberto José Arab Olavarrieta.

Alfenas/MG
2015

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
Biblioteca Central da Universidade Federal de Alfenas

Moreira, Edimar Agnaldo

Glândula frontal dos soldados de Syntermitinae (Termitidae): uma abordagem ultraestrutural e comportamental dessa nova subfamília de cupins. / Edimar Agnaldo Moreira . -- Alfenas/MG, 2015.
63 f.

Orientador: Alberto José Arab Olavarrieta.
Dissertação (Mestrado em Ecologia e Tecnologia Ambiental) -
Universidade Federal de Alfenas, 2015.
Bibliografia.

1. Mecanismos de defesa. 2. Castas. 3. Termita. I. Olavarrieta,
Alberto José Arab. II. Título.

CDD-577



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
Universidade Federal de Alfenas / UNIFAL-MG
Programa de Pós-graduação – Ecologia e Tecnologia Ambiental

Rua Gabriel Monteiro da Silva, 708. Alfenas - MG CEP 37130-000
Fone: (35) 3299-1419 (Coordenação) / (35) 3299-1392 (Secretaria)
www.unifal-mg.edu.br/ppgecoambiental/



EDIMAR AGNALDO MOREIRA

“Glândula frontal dos soldados de Syntermitinae (Termitidae): uma abordagem ultraestrutural e comportamental dessa nova subfamília de cupins”

A Banca julgadora, abaixo assinada, aprova a Dissertação apresentada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ecologia e Tecnologia Ambiental pela Universidade Federal de Alfenas. Área de Pesquisa: Meio Ambiente Sociedade e Diversidade Biológica.

Aprovado em: 27 de agosto de 2015.

Prof. Dr. Alberto José Arab Olavarrieta
Instituição: UFABC

Assinatura:  _____

Prof. Dr. Rogério Grassetto Teixeira da
Cunha
Instituição: UNIFAL-MG

Assinatura:  _____

Prof.^a Dra. Kamila Massuda Ferreira
Garcia
Instituição: FAJ

Assinatura:  _____

Aos meus pais, José & Áurea, a expressão total do carinho, amor e dedicação que se pode ter por alguém. Responsáveis por tudo que ainda serei...

Aos amigos que permaneceram ao meu lado durante os momentos mais complicados e mais felizes neste período...

Dedico a vocês esse pequeno trabalho, perante ao que significam na minha vida...

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Alfenas pela oportunidade oferecida.

Ao Prof^o Alberto Arab, orientador, pela dedicação, conhecimentos transmitidos e confiança depositada na realização deste trabalho.

À Coordenação do Curso de Pós-Graduação pela política de incentivo à produção acadêmica.

Aos Funcionários da instituição que contribuíram no suporte durante as coletas de campo.

Aos companheiros da pós e/ou amigos Juceli França, Ana Raissa Cunha, Daniele Marques, Frederico Alves e Guilherme Domingues, que também fizeram parte da elaboração do trabalho, minha eterna gratidão.

Ao apoio financeiro cedido pela Fapemig, processo CRA-APQ-00878-12, Demanda Universal.

E a todos que de certa forma contribuíram para a realização desse trabalho...

“Tudo quanto vive, vive porque muda; muda porque passa; e, porque passa, morre. Tudo quanto vive perpetuamente se torna outra coisa, constantemente se nega, se furta à vida.”

Fernando Pessoa

RESUMO

A glândula frontal dos soldados de cupins produz compostos que atuam na defesa da colônia contra inimigos naturais. Morfologicamente os soldados são os responsáveis pela defesa do ninho, porém outros fatores como densidade de indivíduos e aspectos ambientais, podem modificar o comportamento de defesa dessa casta. Os soldados de Syntermitinae apresentam características morfológicas que os definem, no caso a presença de nasus – projeção da caixa cefálica fortemente esclerotizada que abriga a glândula frontal – e mandíbulas desenvolvidas e funcionais. O objetivo deste trabalho foi avaliar o repertório comportamental de defesa de soldados de Syntermitinae em condições laboratoriais. Foram utilizadas as seguintes espécies: *Cornitermes cumulans*, *Embiratermes festivellus*, *Procornitermes araujoi*, *Silvestritermes euamignathus* e *Syntermes obtusus*. Soldados e operários das espécies atuaram na defesa utilizando dos comportamentos de ataque e ameaça, além do comportamento de alarme que foi significativo para alguns bioensaios. Durante os confrontos, as agressões resultavam na mutilação e ou morte dos invasores devido ao o ataque mecânico resultante do pinçar das mandíbulas contra o inimigo inserido. Adicionalmente foram observadas divergências nas respostas comportamentais das espécies, onde os soldados modularam suas respostas comportamentais de acordo com o tipo de agressor. A resposta dos soldados e operários na interação com inimigos naturais foi diferente. Espécies morfológicamente similares apresentaram padrões comportamentais semelhantes. Por outro lado, a secreção da glândula frontal foi capaz de induzir o comportamento de alarma apenas em *C. cumulans* e *P. araujoi*. Os resultados mostraram que o comportamento de defesa não está restrito aos soldados, mas sim com a casta que sofre a invasão, além de que essas respostas são variáveis a partir do contexto social envolvido.

Palavras-chave: Comportamento de Defesa e Alarme. Contexto Social. Cupins.

ABSTRACT

The frontal gland of termite soldiers produces compounds that act in the defense of the colony. Morphologically, soldiers are responsible for defending the nest against natural enemies, but factors such as density and environmental issues can modify the defensive behavior of this caste. Soldiers of Syntermitinae have morphological characteristics that define the subfamily: presence of a nasus (projection of the head) and functional jaws. The objective of this study was to evaluate the behavioral defense repertoire of Syntermitinae soldiers in the social context under laboratory conditions. The following species were used in this study: *Cornitermes cumulans*, *Embiratermes festivellus*, *Procornitermes araujoi*, *Silvestritermes euamignathus* and *Syntermes obtusus*. Both soldiers and workers participated in the defense of the colony. Attacks by both castes resulted in injuries or death of intruders and morphologically related species showed similar behavioral patterns. Additionally, our results suggest that soldiers modulate their behavioral responses according to the type of intruder. On the other hand, the frontal gland secretion was able to induce alarm behavior only in *C. cumulans* and *P. araujoi*. The results suggested that the defensive behavior is not restricted to soldiers and the responses varied according the social context involved.

Key words: Defense and alarm behavior. Social Context. Termites.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	11
2.1	Ordem blattodea - superfamilia termitoidea.....	11
2.2	Organização social e nidificação.....	13
2.3	Sistemas de comunicação.....	16
2.4	Glândula frontal.....	17
2.5	Comportamento de defesa.....	18
3	OBJETIVOS.....	20
3.1	Objetivo geral.....	20
3.2	Objetivos específicos.....	20
4	MATERIAIS E MÉTODOS.....	21
4.1	Morfometria.....	23
4.2	Histologia da Glândula Frontal.....	23
4.3	Comportamento de Defesa.....	24
4.4	Glândula Frontal e Comportamento de Alarme.....	25
5	RESULTADOS.....	27
6	Discussão	49
	Referências	54

1 INTRODUÇÃO

Cupins ou térmitas são insetos eussociais da Ordem Blattodea (Termitoidea). Existem cerca de 2858 espécies de cupins que estão distribuídas principalmente nos trópicos e subtropicais do mundo, sendo que na região Neotropical é de aproximadamente 537 espécies (CONSTANTINO, 2007). As colônias de cupins estão formadas pelos reprodutores primários, os operários (responsáveis pelo forrageamento do alimento, cuidado do rei e a rainha e dos ovos e construção do ninho) e a casta dos soldados responsáveis pela defesa da colônia contra inimigos naturais (CANCELLO, 1989; KRISHNA; WEESNER, 1969). Também podem ser encontrados reprodutores secundários os quais substituem os reprodutores primários em caso da morte do rei ou da rainha, ou também durante o crescimento e/ou partição da colônia. A casta dos soldados está ausente em algumas espécies de cupins nas quais a defesa da colônia é executada pela casta dos operários como será descrito posteriormente

A subfamília Nasutitermitinae (Termitidae) é caracterizada pela presença de um nasus na cápsula cefálica dos soldados, que consiste em um alongamento do rostro abrigando a glândula frontal que pode se estender da extremidade do nasus até abdômen, sendo utilizado para ejetar compostos defensivos contra inimigos (Fig – 1). Baseado em caracteres morfológicos, tem sido sugerido que o nasus dos soldados de Nasutitermitinae teve uma origem monofilética, sendo a presença de mandíbulas nos soldados um caráter ancestral onde as mandíbulas foram reduzidas ao longo da evolução (SCHOLTZ et al., 2008; PRESTWICH, 1983b). Contudo, Engel e Krishna (2004) sugeriram uma nova classificação para Termitidae, transferindo aqueles gêneros de Nasutitermitinae onde os soldados apresentam mandíbulas funcionais para uma nova subfamília chamada Syntermitinae.

A nova classificação (Syntermitinae) proposta por Engel e Krishna (2004), não leva em conta a estrutura da principal glândula envolvida na defesa dos soldados dentro de um grupo onde essa casta utiliza os dois tipos de defesa (química e mecânica) e ainda apresenta uma grande variação da morfologia do nasus e formato das mandíbulas, com gêneros que apresentam soldados com nasus bem desenvolvido e mandíbulas estreitas (ex. *Armitermes* e *Rhynchotermes*) e gêneros onde os soldados possuem um nasus curto e mandíbulas robustas (ex. *Syntermes*, *Procornitermes* e *Cornitermes*) (PRESTWICH, 1983a). O objetivo deste trabalho é avaliar o comportamento de defesa de soldados de espécies de cupins nasutos mandibulados representativas no Brasil no contexto da morfologia do nasus e mandíbulas.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

A revisão bibliográfica foi elaborada em tópicos de acordo com a progressividade de temas que abordem as 3 principais esferas do trabalho: Morfologia, Comportamento e Organização Social.

2.1 Ordem Blattodea - Superfamília Termitoidea

No Brasil, a superfamília Termitoidea compreende quatro Famílias: Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae (CONSTANTINO, 2002). A Família Kalotermitidae contém espécies que vivem dentro da madeira seca e nunca constroem ninhos. A Família Rhinotermitidae contém os cupins subterrâneos, muitos deles considerados pragas de importância econômica. Eles forrageiam abaixo e algumas vezes acima do solo para atingir o alimento que consiste principalmente de madeira morta, intacta ou em deterioração, mas também podem atacar plantas vivas isoladas ou em culturas (WALLER, 1988). Serritermitidae está representada somente por duas espécies encontradas em florestas e em ninhos habitados por outras espécies de cupins. Finalmente, a Família Termitidae é a mais diversa e compreende a subfamília Apicotermitinae nos quais a casta dos soldados está ausente na maioria das espécies, a subfamília Nasutitermitinae, cujos soldados possuem nasus (alongamento da cápsula cefálica contendo a abertura da glândula frontal à qual é utilizada para a defesa contra inimigos naturais), e a subfamília Termitinae, amplamente distribuída nos trópicos contendo espécies que se alimentam de fungos e algumas poucas espécies que atacam madeira. De acordo com Constantino (2002), a subfamília Nasutitermitinae é a mais diversa e contém espécies que apresentam soldados com nasus e mandíbulas vestigiais (principalmente do gênero *Nasutitermes*) e espécies que apresentam soldados com nasus e mandíbulas bem desenvolvidas (gêneros *Syntermes*, *Cornitermes*, *Procornitermes*, *Labiotermes*, *Cahualitermes*, *Embiraetermes*, *Armitermes*, *Curvitermes*, *Cyrillioetermes*, *Macuxitermes*, *Noirotermes*, *Ibitermes* e *Rhychoetermes*). Contudo, um estudo recente propõe a exclusão dos gêneros com soldados mandibulados de Nasutitermitinae em uma nova subfamília chamada Syntermitinae (ENGEL; KRISHNA, 2004).



Figura 1 - Soldado de *Silvestritermes euamignathus*;

Ns) nasus;

Mb) mandíbula;

Fonte: Moreira (2015).

Os cupins são predominantemente detritívoros e se alimentam de material celulósico ou húmus. Muitos são capazes de se alimentar de madeira seca e uns poucos atacam plantas vivas, sendo considerados importantes desde o ponto de vista ecológico (na degradação de material celulósico de origem vegetal mantendo o balanço de carbono meio ambiente) e económico (no caso de espécies praga na agricultura e de estruturas de madeira construídas pelo homem) (SCHARF; TARTAR, 2008b). A existência de microrganismos no trato digestivo dos cupins é essencial para os cupins degradarem a celulose das fontes de alimento Breznak, (2002); Breznak; Brune (1994), porém novas evidências vêm mostrando que os cupins produzem nas glândulas salivares e no intestino médio suas próprias enzimas (endo- β -1,4-glucanase e β -glicosidase) capazes de degradar celulose Fujita *et al.*, (2008); Tokuda *et al.*, (2002), aumentando a eficiência da degradação e absorção da celulose no sistema digestivo. Além disso, essas substâncias, junto com secreções das glândulas labiais do tórax poderiam atuar como fagoestimulantes dos operários durante o comportamento de forrageamento. Sendo assim, os cupins são considerados uns dos mais importantes biorreatores no planeta.

Os cupins ocupam nos ecossistemas a posição de consumidores primários, por atuarem em uma vasta variedade de material orgânico celulósico, fazem isso nos processos de decomposição, humificação, trituração e mineralização (FONTES, 1998; COSTA-LEONARDO, 2002). Segundo os mesmos autores os cupins, apresentam grande eficiência na

ciclagem de nutrientes e por serem parte da dieta de uma grande variedade de animais, favorecendo o estabelecimento de redes tróficas.

Nos ecossistemas tropicais os cupins desempenham importantes papéis ecológicos, considerando primeiramente na alteração que estes podem causar no habitat que estão ocupando, que são compostas pelos aspectos da paisagem, como a construção dos ninhos ocasionando diferenças topográficas e até mesmo nas alterações das propriedades do solo atuando em processos de decomposição, ciclagem, bioturbação entre outros (HOLT; LEPAGE, 2000).

Como estes insetos possuem o hábito de acumular material vegetal dentro dos ninhos e utilizam de material fecal e saliva para a construção dos túneis, deixando o local rico em nutrientes e minerais, já que estes animais possuem a capacidade de armazenar nutrientes no cupinzeiro tendo influências sobre os ciclos do Carbono e Nitrogênio (CASTRO; JÚNIOR, 2002; SILVA; MENDONÇA, 2007; LEE; WOOD, 1971). Além disso esses insetos atuam também na bioturbação do solo, essa atividade de revolvimento do solo contribui para a distribuição de nutrientes nas camadas do solo (SILVA; MENDONÇA, 2007). O acúmulo de solo realizado pela atividade dos cupins variam de 0,05 a 0,4-1 mm por ano (LEE; WOOD, 1971). Em um intervalo de 1000 anos, 37 cm do subsolo podem ser realocados para a superfície pela bioturbação realizada pelos cupins Holt e Lepage (2000).

A aeração do solo também pode ser uma atividade desempenhada pelos cupins, devido a formação de túneis podendo atingir grandes profundidades de até seis metros, com isso facilitam o fluxo de ar além de melhorar sua composição ao movimentar os particulados presentes nestes (LEPRUN, 1976; CONSTANTINO, 2005). Com túneis transpassando grandes extensões de solo essa porosidade formada, também pode ser eficiente na infiltração e retenção de água, garantindo a umidade do local (CANCELLO, 1989).

2.2 Organização Social e Nidificação

Diferentemente de outros insetos eussociais, os cupins são diploides, hemimetábolos, e apresentam castas de ambos os sexos (KRISHNA, 1969; COSTA-LEONARDO, 2002). O sistema de castas ocorre de maneiras diferentes dentro de cada família em Termitoidea, esta discrepância é dada por polifenismo, no qual diferentes fenótipos se manifestam em mesmo genótipo, de acordo com morfologias distintas para realização de cada tarefa (NIJHOUT, 1999; EVANS; WHEELER, 2001). O que determina o sucesso em uma colônia é a evidente distribuição de tarefas entre as castas, isto é, a reprodução está ligada aos reprodutores

primários e secundários, a proteção da colônia é realizada pelos soldados e cuidado de juvenis e forrageamento é função da casta dos operários (MAO; HENDERSON, 2007).

O casal real é responsável pelo desenvolvimento da colônia. Contudo, juvenis sexualmente pouco desenvolvidos podem participar na reprodução da colônia. A colônia também apresenta formas ápteras e estéreis, representadas pelos soldados e operários relacionados com a defesa e manutenção do ninho respectivamente (BERTI FILHO, 1993) (Fig. - 2). Tecnicamente todos os cupins exceto os reprodutores são imaturos, pois apresentam glândulas protorácicas que atuam nos processos de ecdise (NOIROT; PASTEELS, 1988 *apud* THORNE, 1996).

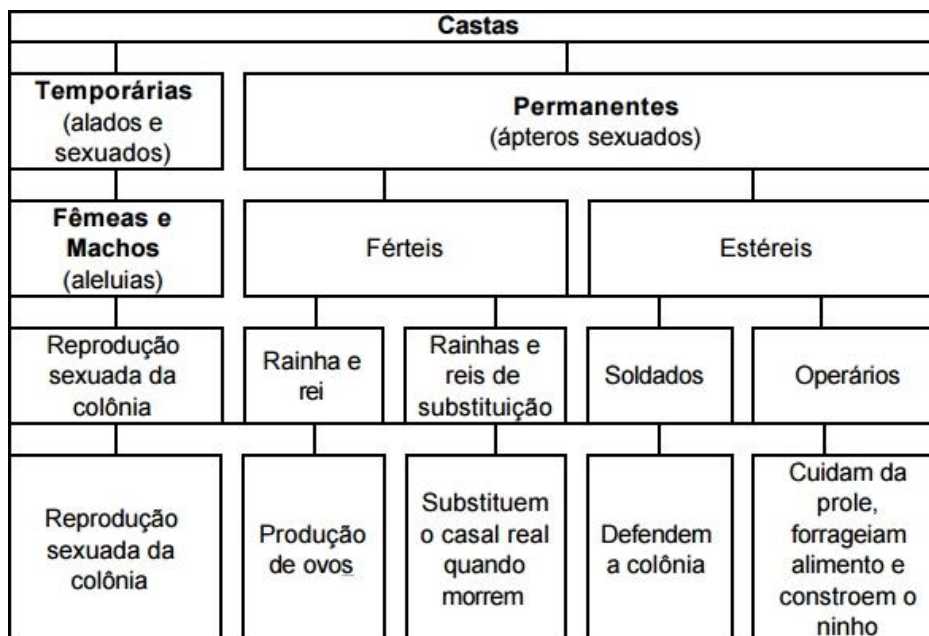


Figura 2 - Divisão de castas em Termitoidea.
Fonte: Zanetti et al. (2010).

Os cupins constroem ninhos mantendo galerias de forrageamento ligadas às fontes de alimento (BERTI FILHO, 1993; COSTA-LEONARDO, 2002). Os ninhos podem se apresentar totalmente subterrâneos ou na superfície da terra e até mesmo construídos suspensos do solo em troncos de árvores, porém ligados ao solo por galerias. A temperatura e a umidade dentro do cupinzeiro são mantidas pela arquitetura do ninho, ação dos indivíduos da colônia e pelo tipo de material utilizado na construção, assim a interação desses fatores possibilita a regulação do microclima do ninho (REDFORD, 1984; NOIROT; DARLINGTON, 2000).

De acordo com a sua estrutura, o ninho pode ser dividido em 4 regiões (Fig. - 3): Endoécio região com a câmara que abriga o casal real, deposita-se os ovos, ligada ao

desenvolvimento da colônia. Periécio formada por túneis periféricos ligando o ninho a fontes de alimento e abrigos externos. Exoécio são cavidades externa a endoécio e periécio com funções até então não elucidadas encontradas em algumas espécies da subfamília Macrotermitinae. Paraécio é o espaço entre o ninho e o solo que circunda (GRASSE, 1949).

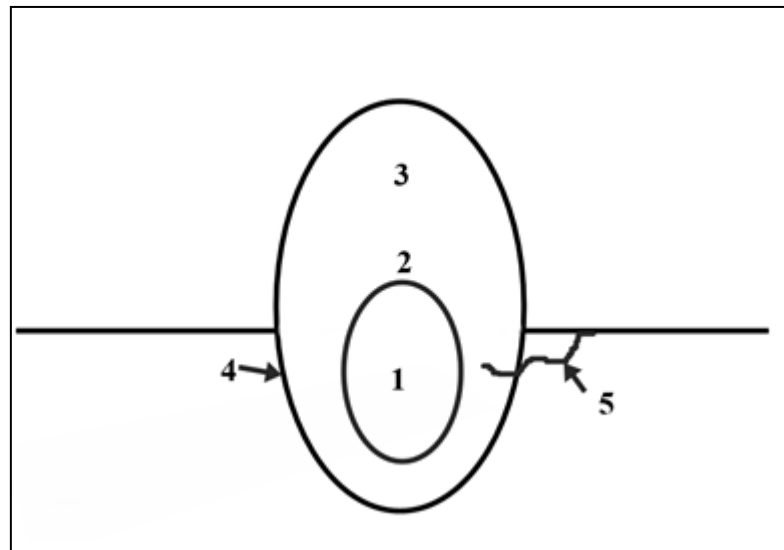


Figura 3 - Regiões de um ninho generalizado.

- 1 Endoécio;
- 2 Periécio;
- 3 Exoécio;
- 4 Paraécio;
- 5 Canal saindo do Periécio até o meio exterior.

Fonte: Conceito de Grassé (1949), imagem Moreira (2015).

A produção de uma nova colônia pode ser contínua ou sazonal, o que depende de fatores como quantidade de recursos disponíveis, idade do ninho além do comportamento de cada táxon (NUTTING, 1969; THORNE, 1983; CLARKE, 1993). Os adultos alados são produzidos periodicamente para a dispersão e formação de novas colônias, fazendo isso com o comportamento de revoada (NUTTING, 1969). Além da revoada pode ocorrer o brotamento da colônia “*budding*” ou revoadas independentes de padrões comuns como sazonalidade (NUTTING 1969; SHELLMAN-REEVE, 1997). Após a revoada e atingirem o solo ocorre a perda das asas apresentam comportamentos de atração do parceiro “*calling*”, onde machos e fêmeas liberam feromônios pelas glândulas esternais e tergais para o pareamento “*tandem running*” no qual o macho permanece tocando o abdômen da fêmea durante a procura do local da formação da nova colônia e posteriormente a escavação para construção da câmara real (NUTTING, 1969; WILSON, 1971; BORDEREAU et al., 1991).

2.3 Sistemas de Comunicação

A organização social das colônias de cupins depende da proporção das diferentes castas e de eficientes sistemas de comunicação mediados por feromônios. Os feromônios nos insetos eussociais são produzidos em glândulas exócrinas especializadas. Nos cupins, esses compostos têm um papel importante na comunicação e na coordenação de tarefas dentro da colônia e regulam comportamentos específicos tais como o forrageamento e recrutamento por alimento, agregação, alimentação, reconhecimento, defesa, alarme, localização de parceiros sexuais e regulação na formação de castas; (PASTEELS; BORDEREAU, 1998; PRESTWICH, 1984; STUART, 1967).

Os cupins possuem, pelo menos, cinco glândulas exócrinas com padrões de desenvolvimento diferenciado entre as castas: a glândula esternal, as glândulas terciais, as glândulas labiais do tórax, a glândula frontal e as glândulas mandibulares. A glândula esternal, localizada na cara interna dos esternitos abdominais, é a responsável pela secreção do feromônio de trilha (em operários e soldados) Sillam-Dusses et al. (2007); Arab et al. (2006); Mcdowell e Oloo (1984) e do feromônio sexual dos reprodutores primários em algumas espécies (HANUS et al., 2009; SARAN et al., 2007). As glândulas terciais, localizadas nos tergitos abdominais, também secretam feromônios sexuais que atuam na orientação dos reprodutores primários.

Nos cupins, a procura pelo parceiro sexual é mediada por feromônios secretados por glândulas abdominais das fêmeas da casta dos reprodutores primários (rainhas) (LEUTHOLD; BRUINSMA, 1977). A liberação da secreção é associada ao comportamento de “*calling*”, após o voo nupcial (revoada), caracterizado pela elevação do abdômen e exposição das glândulas abdominais. Após o encontro com o macho (rei), a rainha o orienta até o local da construção do ninho, sempre mantendo contato antenal com o abdômen da fêmea (BORDEREAU *et al.*, 1993). As secreções da glândula labial, localizada no tórax, e das glândulas mandibulares e salivares, atuam como fagoestimulantes durante a alimentação Casarin et al., (2003); Hart et al., (2001); Reinhard e Kaib (1995); Prestwich (1984) e também participam na produção de saliva para a digestão e na construção do ninho. A glândula frontal localizada na cabeça, e algumas vezes se projetando até o abdome, é a responsável pela secreção compostos de defesa contra inimigos naturais na casta dos soldados. Os compostos produzidos pela glândula frontal são secretados por uma abertura na cabeça que pode se

encontrar no extremo distal de uma projeção cefálica (nasus) e podem atuar também como feromônio de alarme (PRESTWICH, 1984).

A diversidade dos compostos majoritários identificados nos feromônios de cupins é pequena, se comparada com outros insetos eussociais tais como formigas e abelhas. Entre os mais importantes figuram os álcoois insaturados (presentes no feromônio de trilha e sexual de muitas espécies); terpenos (no feromônio de trilha e alomônios), aldeídos (feromônio de trilha), hidrocarbonetos cuticulares (feromônio de reconhecimento) e hidroquinonas (PRESTWICH, 1984; ROISIN, 1990). Entretanto, novas glândulas vêm sendo identificadas em espécies neotropicais, tais como as glândulas deiscentes de defesa em operários de *Ruptitermes* (Termitidae: Apicotermitinae) Costa-Leonardo (2004) e *Glossotermes* (Serritermitidae), Šobotník et al., no prelo, e portanto a diversidade química dos semioquímicos em cupins deve se incrementar com o estudo de novas espécies nos trópicos, onde esses insetos são muito abundantes.

2.4 Glândula Frontal

Quatro subfamílias são consideradas mais difundidas dentro de Termitidae, Nasutermitinae, Termitinae, Apicotermitinae e Macrotermitinae Sands (1972), considerando esta classificação a presença de um prolongamento da capsula cefálica, o tubo frontal ou nasus apresenta um orifício que se encontra a abertura da glândula frontal. A subfamília também é classificada de acordo com sua morfologia, tendo assim os nasutos mandibulados com mandíbulas consideravelmente bem desenvolvidas e os nasutos verdadeiros com redução mandibular (HOLMGREEN, 1912; AHMAD, 1950). Essa separação morfológica, mais tarde foi proposto por Engel e Krishna (2004), levar os nasutos mandibulados para uma nova subfamília, Syntermitinae, condizente com diversos trabalhos no âmbito morfológico (KOOVOR, 1969; NOIROT, 2001). E em 2007 Inward e colaboradores, por uma análise filogenética em Termitoidea, notaram que a separação em grupos morfológicos estava de acordo com a filogenia do grupo, corroborando com a nova subfamília Syntermitinae.

Nestes nasutos também podemos encontrar uma glândula cefálica capaz de secretar fluídos utilizados na defesa do indivíduo, a glândula se encontra presente em uma depressão da caixa cefálica com um orifício. É mais desenvolvida em soldados, podendo até atingir grandes dimensões (*Silvestritermes*), composta por um saco que pode se estender até o ápice

do abdômen. A excreção dos fluídos glandulares ocorrem pelo poro excretor situado na extremidade de uma estrutura frontal (nasus), podendo escorrer por sulcos até as mandíbulas e o comportamento de ataque atua levando a secreção até o alvo ou pode ser ejetada pelo nasus (COSTA-LIMA 1938). A secreção da glândula frontal pode ser composta por substâncias diversificadas de acordo com a espécie em questão atuando na defesa contra predadores e competidores (PRESTWICH, 1983, 1987). Existem várias estruturas relacionadas à glândula frontal, entre elas o nasus, poros, sulcos e espinhos na cabeça, estruturas relacionadas ao modo de emissão dos compostos glandulares (QUENNEDEY; DELIGNE 1975, DELIGNE *et al.* 1981).

A glândula frontal apresenta-se desenvolvida apenas em soldados e nos imagos de algumas espécies, apresentando todos os caracteres de uma glândula exócrina, se consideramos as funções de defesa relacionadas com a glândula frontal, mais as estruturas associadas a ela - poro frontal, estruturas cefálicas, cípeo e labro – são denominados um conjunto, a arma frontal (QUENNEDEY; DELIGNE 1975, NOIROT 1969, GRASSÉ 1982). Normalmente na base da glândula encontra-se um epitélio secretor associado a uma representativa musculatura que se contrai forçando o a liberação da secreção (QUENNEDEY, 1984). Em análises sobre os compostos químicos encontrados em *Cornitermes*, *Armitermes* e *Rhynchotermes*, terpenóides, compostos de acetatos, lactonas macrocíclicas foram diagnosticados, já quando outra subfamília foi avaliada, diterpenos estavam presentes na glândula frontal do gênero *Nasutitermes* (PRESTWICH; COLLINS, 1981).

2.5 Comportamento de Defesa

A defesa na colônia é um processo coletivo coordenado por uma variedade de estratégias que evoluíram pelo impacto da forte predação, em especial das formigas (DELIGNE; PASTEELS, 1982). Vários grupos animais podem moldar seu comportamento de acordo com as alterações dos contextos ambientais, assim insetos sociais também podem desenvolver diferentes respostas até mesmo no nível de colônia (WILSON, 1971). As estratégias de defesa passivas são observadas em cupins com hábito críptico de algumas espécies e arquitetura do ninho com construções fortes, produção de castas especializadas no comportamento de defesa (HERMANN, 1984, PERNA *et al.*, 2008; NOIROT; DARLINGTON, 2000; GRASSE, 1984). Estratégias de defesas do tipo ativo evoluíram na casta dos soldados, incluindo a especialização extrema da sua anatomia, fisiologia e

comportamento. Dois tipos de defesa têm sido descritos na casta dos soldados as quais podem ser utilizadas de forma simultânea em algumas espécies: a defesa mecânica e a química.

A defesa mecânica é realizada graças à morfologia especializada da casta dos soldados, apresentando cabeça fortemente esclerotizada e modificações estruturais das mandíbulas que influenciam no comportamento defensivo (PRESTWICH, 1983c). Assim comportamentos que necessitam de apoio morfológico são realizados graças a essas estruturas, como o ataque direto com movimento de pinça das mandíbulas, a ameaça caracterizada pela abertura das mandíbulas, com uma função mais ligada a intimidação do invasor e comportamentos alternativos ao ataque como agarrar sem necessariamente a ocorrência de mutilações. A defesa química nos cupins envolve as glândulas frontal, labial e labral nos soldados Quennedey, (1984); Prestwich, (1984); Prestwich, (1983a); Prestwich (1979), e as glândulas do tórax dos operários em algumas espécies de Apicotermitinae (COSTA-LEONARDO, 2004). A glândula frontal representa uma adaptação única nos soldados de cupins, ocorrendo em Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae. Nesta última Família, a glândula frontal pode estar associada a uma estrutura cefálica chamada de nasus no qual a secreção defensiva é ejetada (COSTA-LEONARDO, 1998a; COSTA-LEONARDO; KITAYAMA, 1991; QUENNEDEY, 1984; PRESTWICH, 1984).

A defesa química pode ocorrer tanto nos soldados como nos operários, sendo em alguns casos, um comportamento suicida. Os compostos defensivos nos soldados são produzidos, em geral, pela glândula frontal (COSTA-LEONARDO, 2001; COSTA-LEONARDO *et al.* 1999; COSTA-LEONARDO 1998b). Os feromônios secretados pelas glândulas defensivas em cupins podem estar envolvidos na comunicação de alarme ou como um aleloquímico para vários propósitos: (i) como uma cola, a qual se endurece na presença de ar; (ii) como veneno de contato; (iii) como compostos repelentes ou deterrentes; e (iv) como uma graxa que impede a cicatrização dos ferimentos causados pelas mandíbulas dos soldados (PASTEELS; BORDEREAU, 1998).

3 OBJETIVOS

Os Objetivos do trabalho foram elaborado de acordo com as metas da dissertação, assim, para uma melhor organização, foram divididos em geral e específicos.

3.1 Objetivo Geral

Avaliar o comportamento de defesa de Syntermitinae levando em consideração o contexto social e as características morfológicas dos soldados. Foram utilizadas as seguintes espécies: *Cornitermes cumulans*, *Embiratermes festivellus*, *Procornitermes araujoi*, *Silvestritermes euamignathus* *Syntermes obtusus*, as quais apresentam grande variação morfológica quanto à morfologia nasus e mandíbulas, sendo também as mais representativas no Sudeste do Brasil.

3.2 Objetivos Específicos

- a) descrever a histologia da glândula frontal e analisar a morfometria das estruturas associadas a essa glândula em soldados de Syntermitinae;
- b) avaliar o repertório comportamental de defesa dos soldados de cada espécie.
- c) determinar se a secreção da glândula frontal de soldados de Syntermitinae é responsável pela comunicação de alarme e resposta em outros membros da colônia.

4 MATERIAIS E MÉTODOS

Operários e soldados das espécies *Cornitermes cumulans* (KOLLAR, 1932), *Embiratermes festivellus* (SILVESTRI, 1901), *Procornitermes araujoi* (EMERSON, 1952), *Silvestritermes euamignathus* (SILVESTRI, 1901), *Syntermes obtusus* (HOLGREN, 1911) e *Heterotermes tenuis* (HAGEN 1858) (Fig. – 4) foram coletados de colônias em pastagens localizadas nos municípios de Alfenas (21°25'37.72" S e 45°55'53.41" O) e Campos Gerais (21°14'14.78" S e 45°45'26.67" O) no Estado de Minas Gerais, utilizando de armadilhas de captura e monitoramento e/ou a remoção do ninho, de acordo à biologia de cada espécie.

As colônias desses insetos foram obtidas mediante a escavação total ou parcial dos ninhos, os quais foram transferidos ao laboratório. As coletas de forrageiros de *H. tenuis* foram conduzidas se utilizando armadilhas confeccionadas com papelão corrugado envolvido por invólucro plástico de garrafas pet (ARAB; COSTA-LEONARDO, 2005). As armadilhas foram enterradas nos locais de forrageamento dessa espécie por cinco dias. Após o período de coleta, as armadilhas foram levadas para o laboratório e os cupins separados do papelão e mantidos em recipientes plásticos com volume de 1000 cm³, bem como os ninhos retirados (ARAB et al., 2005a; ARAB et al., 2005b). Amostras de operários, forrageiros e reprodutores de cada espécie, foram depositadas na coleção entomológica do Museu de Zoologia da Universidade Federal de Alfenas UNIFAL-MG. Os cupins foram coletados dos recipientes e dos ninhos e imobilizados por exposição à baixa temperatura.

C. cumulans é uma espécie, conhecida como “cupim de montículo” com grande incidência em pastagens. Exclusivo da região neotropical é o cupim mais abundante no Brasil, principalmente no Cerrado. Utiliza uma matriz mineral e saliva na construção do ninho que podem variar de 50 a 100 cm de altura. Esta espécie explora serapilheira – folhas, em geral, e raízes mortas de gramíneas como recursos alimentares (CONSTANTINO, 2005; BUSCHINI, 2006; LIMA; COSTA-LEONARDO, 2007). *Procornitermes araujoi* é uma espécie de cupim muito similar a *C. cumulans*, apresenta mandíbulas robustas e nasus curto, pode ser encontrada em pastagens sendo mais comuns em áreas abertas.

Syntermes obtusus é uma espécie capaz de causar sérios danos as pastagens pelo habito de cortar e carregar grandes quantidades de folhas verdes ou secos, havendo uma certa competição com gado local pela obtenção deste recurso, isto ocorre devido à grande área ocupada por seus ninhos, além do hábito alimentar em que porções vegetais são estocadas no interior do ninho (CZEPAK et al., 2003).

Silvestritermes euamignathus apresenta o nasus alongado e mandíbulas mais estreitas em relação a *C. cumulans*, *P. araujoi* e *S. obtusus*; constroem ninhos epígeos rígidos ou podem ser encontrados habitando ninhos abandonados de outras espécies (ROCHA *et al.*, 2012). As colônias desta espécie apresentam alta densidade de soldados quando comparada as outras espécies do estudo. *Embiratermes festivellus* também possui nasus alongado e mandíbulas estreitas, apresenta coloração mais clara que a espécie anterior, a espécie apresenta ninhos de tamanho relativamente pequeno com baixa densidade de indivíduos, a arquitetura do ninho também o torna mais frágil em comparação com os outros ninhos amostrados, para a coleta não há necessidade de ferramentas específicas.

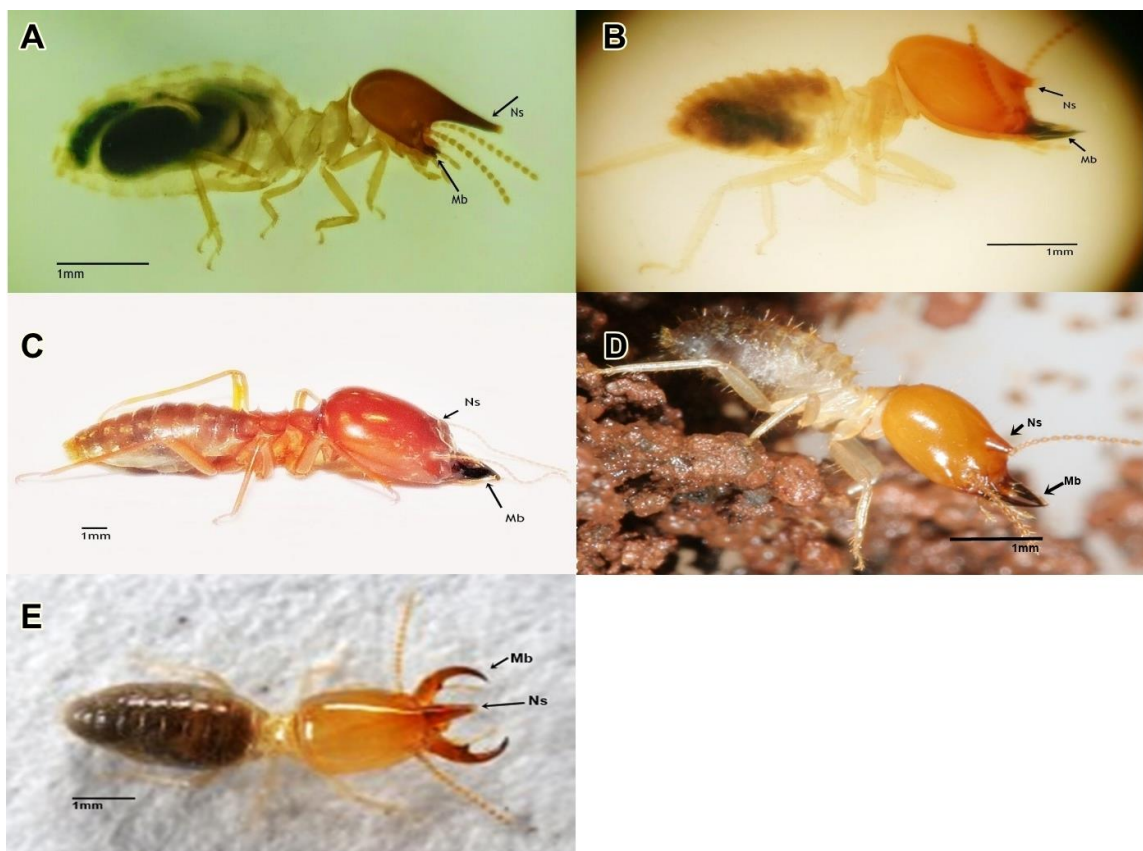


Figura 4 - Espécies utilizadas no trabalho.

A) *S. euamignathus*;

B) *C. cumulans*;

C) *S. obtusus*;

D) *P. araujoi*;

E) *Embiratermes sp.*

Mb: Mandíbulas;

Ns: Nasus.

Fonte: Moreira (2015); Jost (2009). home.czu.cz, (2015).

4.1 Morfometria.

A morfometria do nasus e das mandíbulas dos soldados das espécies estudadas foi obtida sob microscópio estereoscópico Leica, acoplado a um escalímetro. As seguintes medidas foram obtidas:

- a) comprimento do nasus (CN);
- b) largura da base do nasus (LBN);
- c) largura da abertura do nasus (LAN);
- d) largura da base da mandíbula direita (LBMD);
- e) largura da base da mandíbula esquerda (LBME);
- f) comprimento da mandíbula direita (CMD);
- g) comprimento da mandíbula esquerda (CME);
- h) comprimento total do corpo (CC) (medida dorsal entre base das antenas até o 10º esternito abdominal).
- i) largura da caixa cefálica (LC).

Foi utilizada a Análise de Componentes Principais (ACP) para determinar as variáveis que influenciaram na o coeficiente de correlação de Pearson para estimar e testar a correlação linear entre nasus e mandíbulas os dados foram processados pelo software R (Ihaka & Gentleman 1996). A significância estatística foi estabelecida em 5% ($p < 0,05$).

4.2 Histologia da Glândula Frontal.

Soldados de cada espécie foram extraídos dos ninhos, fixados em formol e desidratados em uma série de concentrações crescentes de etanol (70% a 100%) com duração de 15 minutos cada banho. Posteriormente o material foi desidratado como descrito anteriormente e emblocados em resina Epon/araldite. Os blocos foram cortados em ultramicrótomos Sorvall Porter Blum MT2 com navalhas de vidro. As seções ultrafinas contendo as glândulas foram contrastadas com hematoxilina e eosina e examinadas em fotomicroscópio Zeiss.

As medidas foram realizadas em um microscópio com auxílio do programa Image Pro-Plus versão 4.1 (Media Cybernetics). Para essa análise foram medidas a altura do epitélio glandular e a espessura da cutícula, estrutura que reveste a glândula internamente. Para a realização dessas medidas foram escolhidas aleatoriamente cinco células do epitélio glandular. Com auxílio do mesmo programa foram calculadas as áreas das glândulas frontais.

Além disso, mediu-se a área da cabeça do soldado utilizando-se os parâmetros descritos por ROONWAL (1969), com auxílio de lupa Leica MZ 7.5 equipada com câmera de captura de imagem e programa Leica Qwin Lite para processamento de imagens.

4.3 Comportamento de Defesa.

Para avaliar o comportamento de defesa nas diferentes espécies de cupins foram realizados bioensaios simulando duas situações de defesa: A) presença de um predador e B) presença de um competidor interespecífico. Os bioensaios foram conduzidos em placas de Petri (8 cm de diâmetro) com fundo recoberto com papel filtro umedecido com 2 ml de água (Fig. - 4). Os cupins foram transferidos para as placas e após o período de aclimação de 10 min foi iniciado o bioensaio, introduzindo um indivíduo de cada uma das categorias (predador ou competidor). Em cada placa foram confinados cinco soldados e 20 operários para as espécies *C. cumulans*, *P. araujoi*, e *S. euamignathus*, já em *S. obtusus*, onde a proporção de soldados é menor, os grupos experimentais consistiram de dois soldados e cinco operários. O bioensaio foi avaliado por três minutos contados a partir do primeiro contato do soldado ou operário avaliado com o competidor e ou predador, utilizando imagens de vídeo por meio de uma câmera Sony HDR PJ200. Todo o repertório comportamental foi analisado nas imagens de vídeo e em fotografias digitais (câmera digital Nikon P520) dos encontros entre os organismos testados. O contexto social do comportamento de defesa foi analisado através da resposta dos cupins na presença de outro indivíduo da mesma colônia. Os bioensaios foram replicados 20 vezes e os pareamentos ocorreram de acordo com a Tabela I.

Tabela 1 – Descrição dos bioensaios para avaliação do comportamento de defesa em relação ao contexto social.

Contexto social	Castas	Finalidade
Isolamento	Soldados ou operários	Avaliar resposta em condições isoladas
Pareamento	Soldado + Soldado Soldado + Operário Operário + Operário Operário + Ninfa Soldado + Ninfa	Diagnosticar se a presença de outra casta ou indivíduo pode afetar o comportamento de defesa

Fonte: Moreira (2015).

Nos bioensaios onde foi avaliado o comportamento de defesa na presença de um predador foram utilizadas operárias da formiga *Solenopsis saevissima* (SMITH, 1855) (Myrmicinae) como modelo de predador. Esta espécie de formiga tem sido observada predando e ocupando ninhos de diferentes espécies de cupins nos locais de coleta. Por outro lado, o bioensaio contra competidores interespecíficos foi conduzido utilizando soldados da espécie de cupim subterrâneo *Heterotermes tenuis* (Rhinotermitidae) a qual é abundante nos locais de coleta. Para analisar o comportamento de defesa nas duas situações foram calculadas as frequências de ataques (abertura das mandíbulas seguido do impulso em direção ao estímulo), ameaças (apenas abertura das mandíbulas rumo ao estímulo, sem impulso) e alarmes (vibração vertical da cabeça) entre os diferentes tratamentos. As diferenças foram analisadas utilizando o teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de Dunn, o nível de significância utilizado para se rejeitar a hipótese de nulidade foi de 5% ($p < 0,05$).

4.4 Glândula frontal e comportamento de alarme.

Para determinar se semioquímicos secretados pela glândula frontal induzem o comportamento de alarme nos soldados, foram conduzidos bioensaios utilizando a cabeça de operários e soldados das espécies avaliadas. O experimento foi realizado em placas de Petri nas quais um papel filtro (7 x 3 mm) impregnado com a secreção da glândula frontal de cada espécie foi colocado no centro da placa (Fig. - 5a e b). O grupo experimental consistiu em dois soldados e cinco operários para as espécies analisadas. Os extratos de glândula frontal foram preparados retirando e macerando as cabeças dos cupins em 1 ml de diclorometano (CH_2Cl_2). Para determinar a concentração limiar que induz o comportamento de alarme ou se há algum efeito inibitório no comportamento dos cupins, foram avaliadas as seguintes concentrações da secreção da glândula frontal: 0,01 cupim equivalente (ce)/ml; 0,1 ce/ml; 1 ce/ml e 10 ce/ml. Assim que os extratos foram preparados, foram adicionados imediatamente ao papel filtro, nas concentrações específicas. Os seguintes estímulos foram avaliados neste experimento: i) papel filtro sem nenhuma substância (branco); ii) papel filtro impregnado com o solvente diclorometano (controle), iii) papel filtro impregnado com a secreção da glândula frontal de um soldado diluída em diclorometano e iv) papel filtro impregnado com a secreção da glândula frontal de um operário. O solvente foi evaporado antes de iniciar o bioensaio. Cada espécie de cupim foi avaliada em uma sequência de 20 réplicas por cada estímulo. O comportamento dos cupins foi avaliado como no experimento anterior, utilizando equipamento digital de vídeo. Para determinar a concentração limiar que induz o

comportamento de alarme ou se há algum efeito inibitório da atividade nos cupins, serão avaliadas as seguintes concentrações da secreção da glândula frontal: 0,01 soldado equivalente (se)/ml; 0,1 se/ml; 1 se/ml e 10 se/ml, as quais serão preparadas no solvente diclorometano. O experimento foi iniciado dois minutos antes da introdução do papel filtro contendo os diferentes tratamentos. Foi computado o comportamento de todos os soldados nas placas e ou nas arenas de vidro. Nos dois bioensaios, foi analisado o comportamento de cinco soldados. As variáveis avaliadas foram os comportamentos de ataque, ameaça e alarme. O teste t pareado foi utilizado para avaliar as diferenças nos comportamentos observados dos cupins utilizando conjuntos dependentes (antes e depois) comparando se o conjunto após a adição do estímulo aumenta ou diminui os comportamentos observados dentro das placas de Petri (ZAR, 1999).

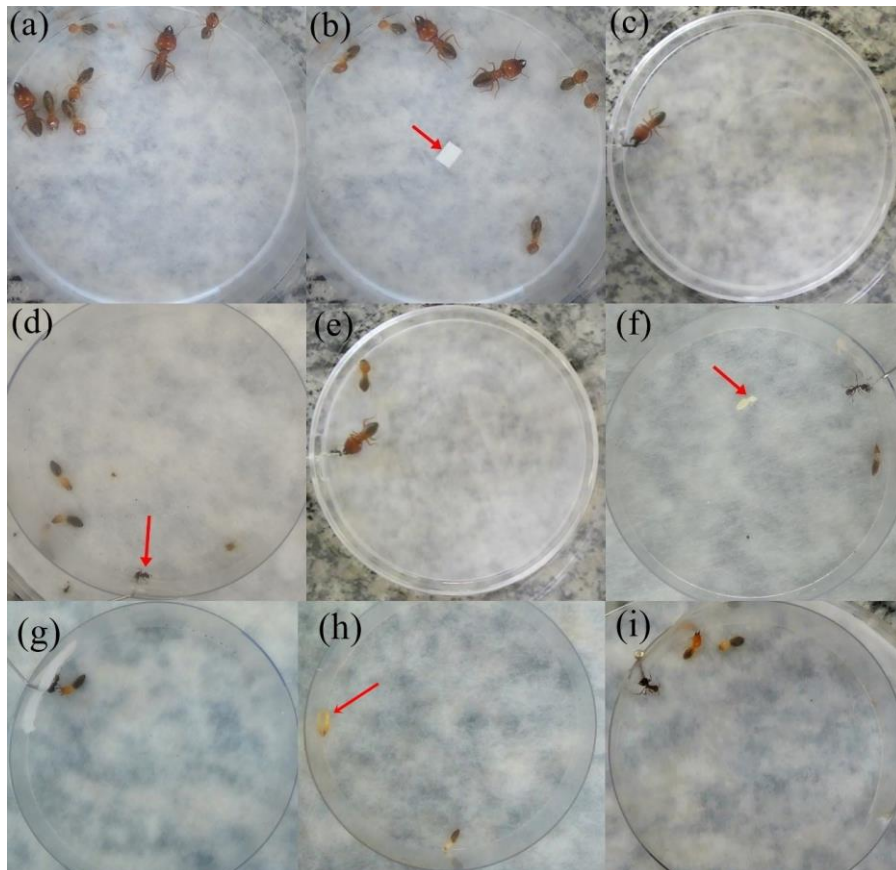


Figura 5 - Desenhos experimentais para a avaliação do comportamento de defesa. a) arena para o experimento de alarme com *Syntermes obtusus* antes da adição da secreção; b) arena para o experimento de alarme com *S. obtusus* após a adição da secreção, seta indica veículo de papel filtro impregnado com secreção; c) pareamento do soldado da mesma espécie em condições isoladas ; d) Pareamento de soldados de *Embiratermes festivellus*, seta indica predador *Solenopsis saevissima*; e) pareamento de soldado e operário em *S. obtusus*; f) pareamento de soldado e ninfa em *Silvestritermes euamignathus*, seta indica ninfa; g) Bioensaio com Soldado Sozinho de *Embiratermes festivellus*; h) operário de *Procornitermes araujoii* no bioensaio contra o cupim *Heterotermes tenuis* seta; i) pareamento de soldado e operário de *P. araujoii* contra o predador *S. saevissima*.

Fonte: Moreira (2015).

5 RESULTADOS

Comportamento de defesa em condições isoladas – Interação com predador e competidor. Nos confrontos individuais com operárias da formiga *S. saevissima*, operários e soldados de *S. obtusus* e soldados das espécies *E. festivellus* e *P. araujo*, foram eficientes na inabilitação dos inimigos naturais, causando mutilações ou a morte dos intrusos (Tabela II). Esses comportamentos se apresentaram como o ataque direto, resultado do movimento de pinça das mandíbulas, capaz de ferir os invasores, nos ensaios também ocorreram mutilações de *S. saevissima*, as quais eram resultado dos ataques diretos. O cupim-boi *S. obtusus* foi o mais eficiente na defesa da colônia. Com a espécie *S. euamignathus*, nos primeiros confrontos diretos os competidores perdiam suas mandíbulas com os ataques realizados pelos soldados. Os operários das espécies *C. cumulans*, *P. araujo* e *S. euamignathus* não causaram danos aos intrusos.

Tabela 2 - Efeito do comportamento de defesa dos operários e soldados em condições isoladas nas situações de defesa avaliadas.

		Situação de defesa			
		<i>Solenopsis saevissima</i>		<i>Heterotermes tenuis</i>	
Cupim	Casta	# mortos	# mutilados	# mortos	# mutilados
<i>C. cumulans</i>	Soldados	0	0	0	2
	Operários	0	0	0	0
<i>E. festivellus</i>	Soldados	1	4	-	-
	Operários	0	0	-	-
<i>P. araujo</i>	Soldados	0	4	1	13
	Operários	0	0	0	0
<i>S. euamignathus</i>	Soldados	1	1	0	1
	Operários	0	0	0	0
<i>S. obtusus</i>	Soldados	0	0	8	11
	Operários	3	7	11	7

Fonte: Moreira (2015).

Ao avaliar o comportamento de defesa de *C. cumulans* em condições isoladas observamos que o número de ataques realizados pelas duas castas foi significativamente maior na interação com *H. tenuis* do que com a formiga *S. saevissima* ($p = 0,0001$; Teste de Dunn). Não foram observadas diferenças significativas do número de ataques entre operário e soldados para as duas situações avaliadas ($p > 0,05$; Teste de Dunn). Já considerando o comportamento de ameaça entre soldados e operários, os primeiros foram significativamente mais ativos do que os operários na presença do predador ($p = 0,0001$; Teste de Dunn) porém, na presença do cupim, os operários não responderam. Unicamente foi observado o comportamento de alarme nos soldados na presença do cupim intruso (Fig. - 6).

A espécie *P. araujoi* nos dois contextos avaliados frente a competidor e predador, não apresentaram diferenças entre soldados e operários quanto ao comportamento de ataque ($p > 0,05$; Teste de Dunn). Diferenças foram encontradas entre tipos de ameaça diferentes, em que soldados e operários foram mais ativos na defesa frente ao competidor do que ao predador ($p = 0,0032$; Teste de Dunn;). O comportamento de ameaça foi observado apenas em soldados para a espécie e se apresentou com maior intensidade frente ao cupim *H. tenuis* ($p = 0,0037$; Teste de Dunn). O comportamento de alarme foi unicamente observado nos soldados no bioensaio utilizando *H. tenuis* (Fig. - 7).

Em *S. euamignathus* o comportamento de ataque frente ao predador apenas foi observado na casta dos soldados. No bioensaio com o cupim competidor, os operários tornaram-se ativos na defesa atacando o invasor mais intensamente. Contudo, soldados e operários não apresentaram diferenças na frequência de ataques ($p > 0,05$; Teste de Dunn;). Quando consideramos o comportamento de ameaça, os soldados foram ativos frente ao competidor e predador, não havendo diferenças significativas quanto ao tipo de invasor ($p > 0,05$; Teste de Dunn), já os operários não responderam nas condições testadas. Soldados e operários de *S. euamignathus* não exibiram comportamento de alarme (Fig. - 8).

Em *S. obtusus* os operários foram mais ativos na defesa frente ao cupim competidor do que na presença do predador ($p = 0,0001$; Teste de Dunn). Operários da espécie foram significativamente mais ativos do que os soldados ao serem pareados com o competidor ($p = 0,0006$; Teste de Dunn). Soldados e operários não apresentaram diferenças significativas ao serem pareados com *S. saevissima* ($p > 0,05$; Teste de Dunn). O comportamento de ameaça foi realizado apenas pelos soldados da espécie nas condições dos pareamentos. Já o comportamento de alarme não foi exibido por esta espécie (Fig. - 9).

A espécie *Embiratermes festivellus* foi testada apenas com o predador devido à baixa densidade de indivíduos na colônia. Na presença do predador, o comportamento de ataque foi evidente nas duas castas, porém não apresentaram diferenças significativas ($p > 0,05$; Teste de Dunn). Já os comportamentos de ameaça e alarme foram presentes apenas nos soldados da espécie (Fig. - 10).

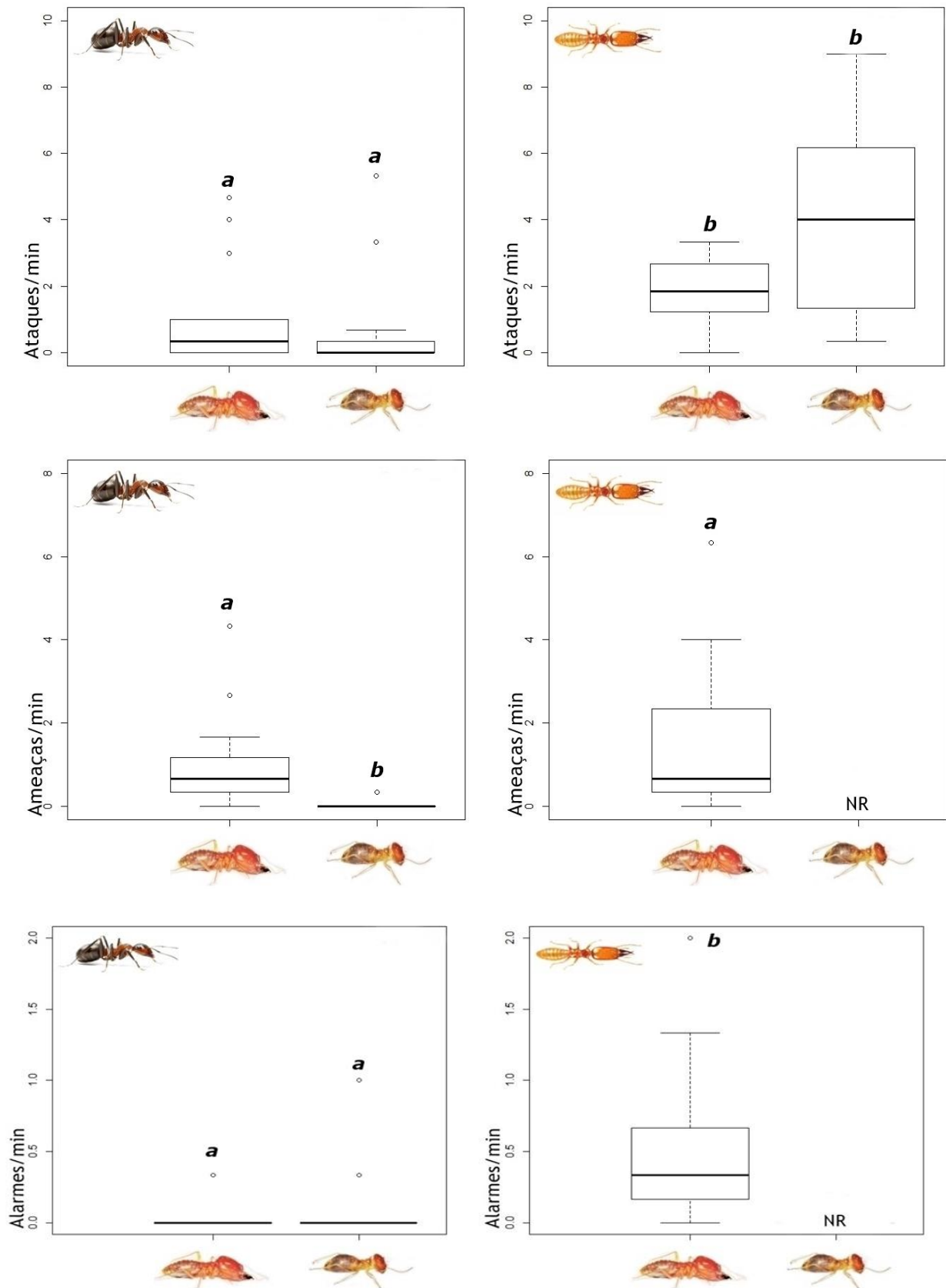


Figura 6 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Cornitermes cumulans* na presença da formiga *Solenopsis saevissima* e do cupim *Heterotermes tenuis* em condições isoladas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam significância estatística (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Cupim *H. tenuis* Agrobite.com (2015); Formiga *S. saevissima* Fourmi de pavê (2015).

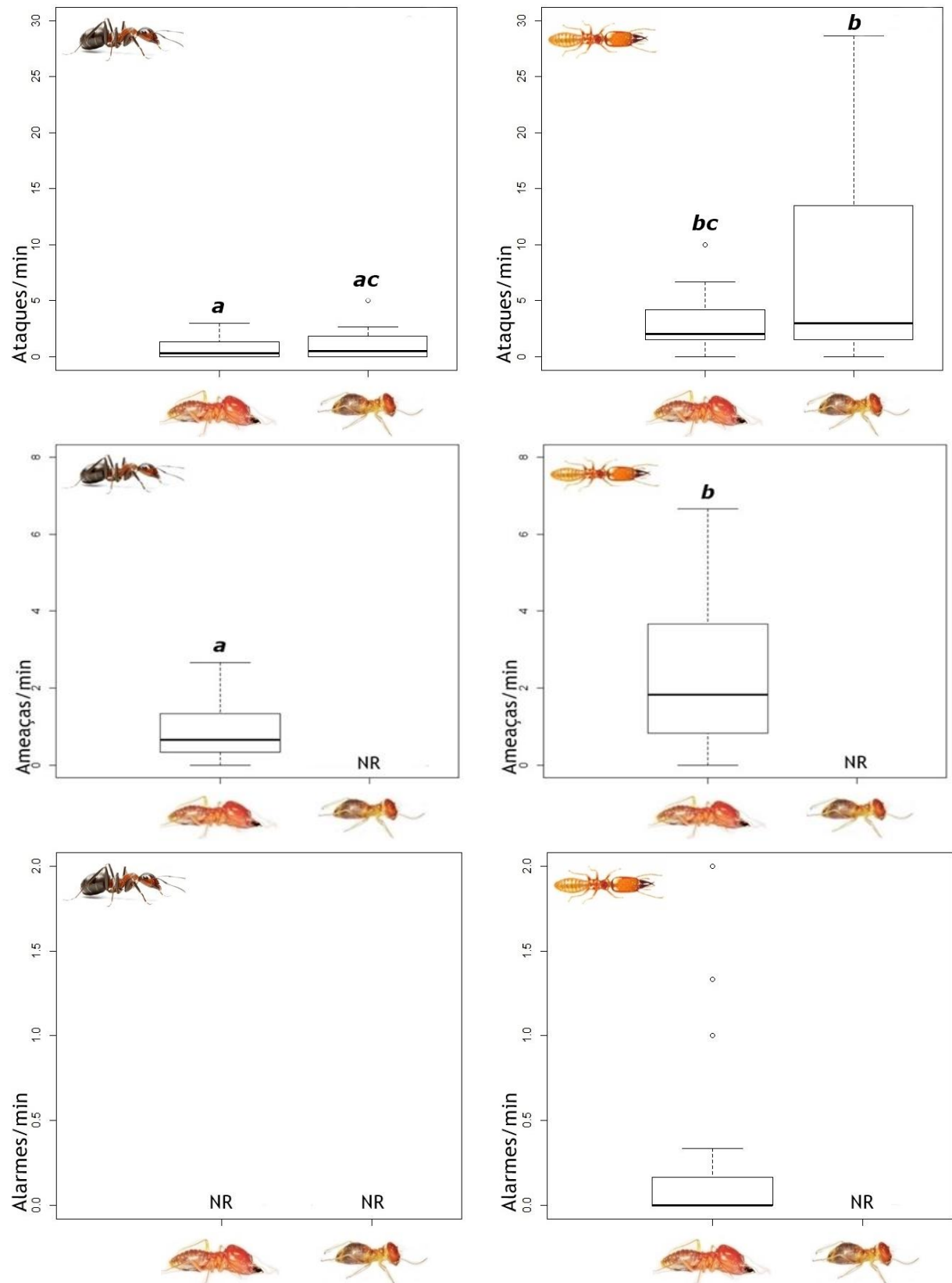


Figura 7 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Procornitermes araujoii* na presença da formiga *Solenopsis saevissima* e do cupim *Heterotermes tenuis* em condições isoladas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam significância estatística (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015) ; Cupim *H. tenuis*: Agrobite.com (2015); Formiga *S. saevissima* Fourmi de pavê (2015).

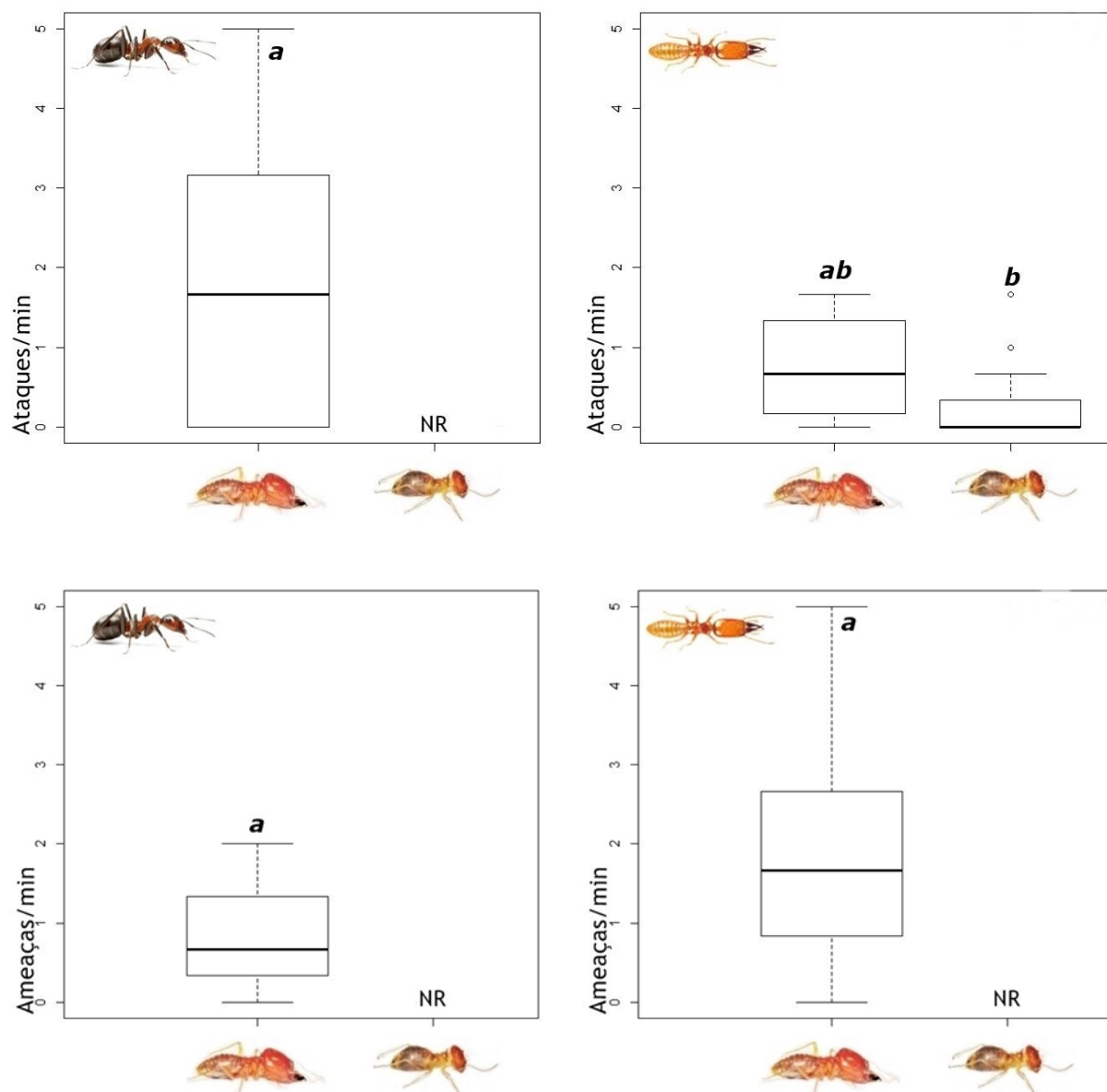


Figura 8 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Silvestritermes euamignathus* na presença da formiga *Solenopsis saevissima* e do cupim *Heterotermes tenuis* em condições isoladas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam significância estatística (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015) ; Cupim *H. tenuis*: Agrobite.com (2015); Formiga *S. saevissima* Fourmi de pavê (2015).

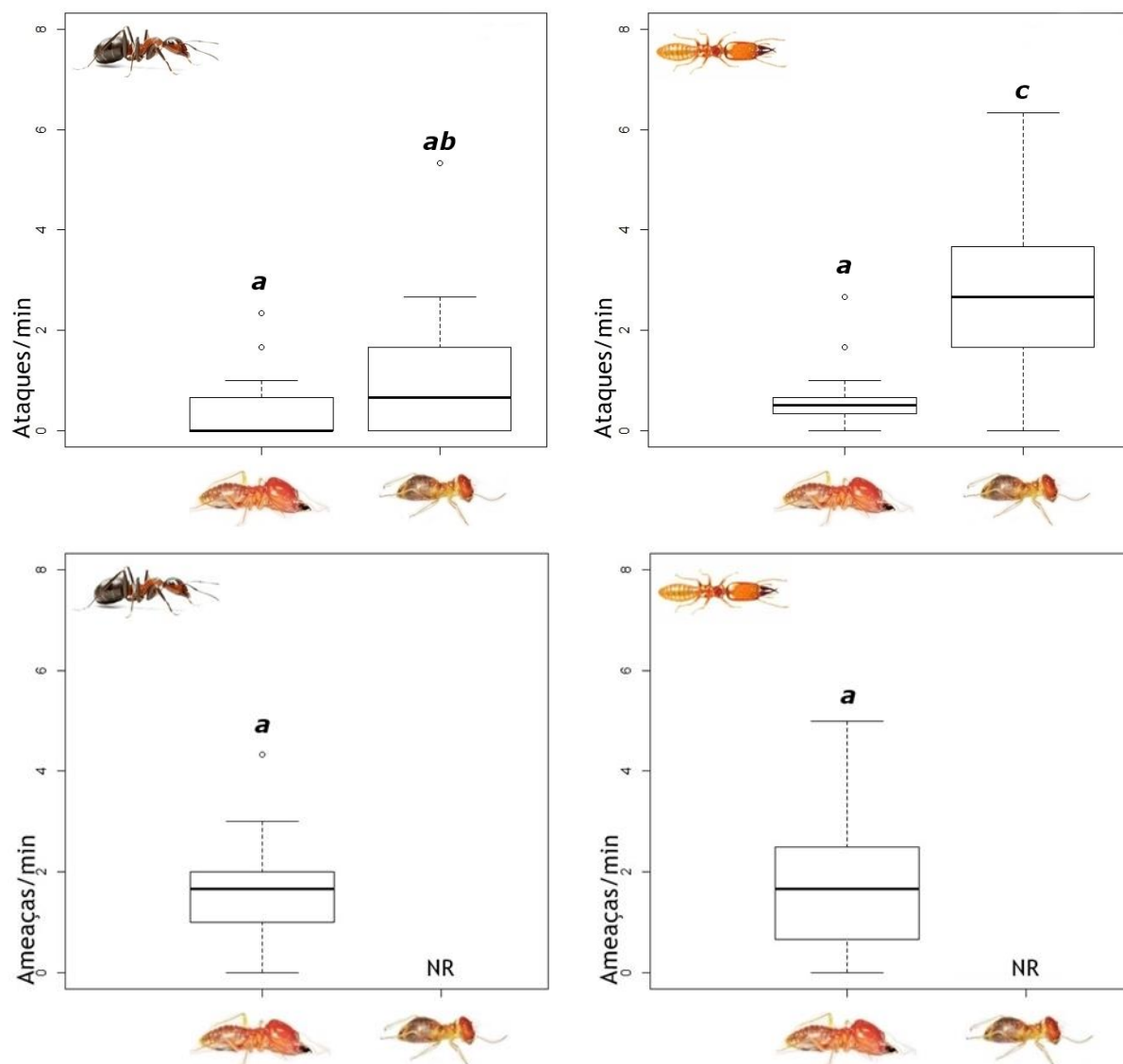


Figura 9 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Syntermes obtusus* na presença da formiga *Solenopsis saevissima* e do cupim *Heterotermes tenuis* em condições isoladas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam significância estatística (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Cupim *H. tenuis* Agrobite.com (2015); Formiga *S. saevissima* Fourmi de pavê (2015).

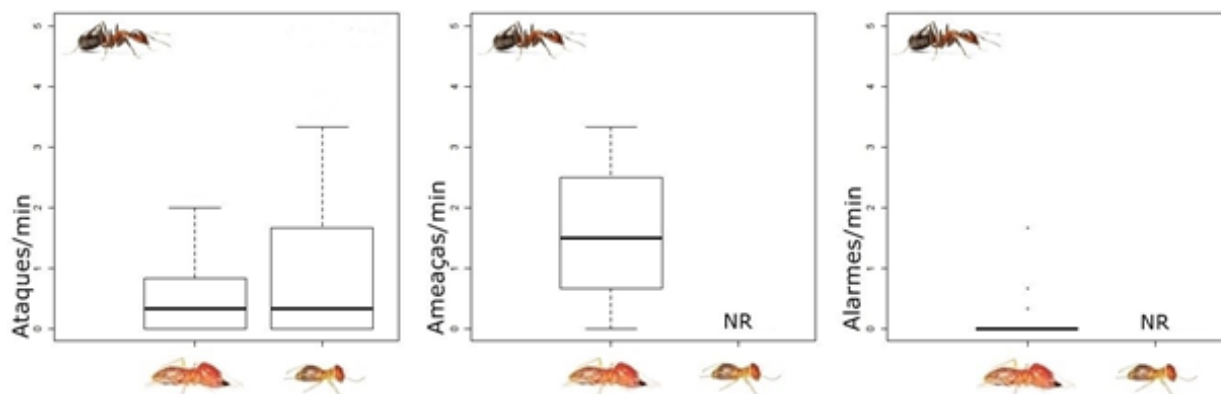


Figura 10 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Embiratermes festivellus* na presença da formiga *Solenopsis saevissima* em condições isoladas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam significância estatística (Teste de Dunn, $p < 0,05$).
Fonte: Moreira (2015); Formiga *S. saevissima* Fourmi de pavê (2015).

Comportamento de defesa no contexto social – Interação com predador. Quando foi avaliada se a presença de outras castas poderia influenciar o comportamento de defesa, encontramos que nos operários de *C. cumulans*, os níveis de ataques foram mantidos independentemente da casta utilizada nos pareamentos. Por outro lado, os pareamentos de soldados com soldados resultaram em níveis de ataques maiores aos observados em condições isoladas. O pareamento com outras castas não alterou significativamente o comportamento dos soldados, contudo houve uma redução significativa do número de ataques dos operários na presença de ninfas em relação ao pareamento entre operários ($p = 0,0008$; Teste de Dunn). Para o comportamento de ameaça, soldados foram mais eficientes nos ataques do que os operários independentemente da presença de outra casta ($p < 0,05$; Teste de Dunn) (Fig. 11). Não foram observadas diferenças significativas do comportamento do alarme entre os pareamentos avaliados.

Para a espécie *P. araujoii*, a frequência de ataques dos operários e soldados foi também mantida apesar da presença de outra casta na arena de bioensaios. O comportamento dos soldados não apresentou diferenças significativas em relação à casta utilizada nos pareamentos, porém, operários pareados com ninfas não responderam à presença do predador nas arenas. Soldados pareados com ninfas e operários mostraram uma maior frequência de ataques quando comparada com operários e seus pareamentos (p

= 0,0008; Teste de Dunn), ocorrendo de forma discrepante do comportamento individual, em que ambas castas foram iguais na defesa. Já os comportamentos de ameaça e alarme não apresentaram diferenças entre os pareamentos avaliados, contudo o pareamento com outras castas induziu o comportamento de ameaça e alarme nestes indivíduos quando comparado com os experimentos em condições isoladas (Fig. – 12).

Com soldados e operários de *S. euamignathus* não ocorreram diferenças significativas, nos comportamentos de ataque, ameaça e alarme, quando estes foram pareados com o predador ($p > 0,05$; Teste de Dunn) (Fig. – 13), contudo os pareamentos de soldados resultaram em níveis de ataques menores aos observados em condições isoladas.

Quando avaliamos o “cupim-boi” *S. obtusus*, o repertório comportamental de defesa de soldados e operários pareados foi similar daquele observado em condições isoladas. A frequência de ataques dos soldados foi significativamente maior na presença de ninfas em relação aos pareamentos com outros soldados ($p = 0,0008$; Teste de Dunn) ou operários ($p < 0,001$; Teste de Dunn). O pareamento, no entanto, causou a diminuição do comportamento de ameaça em relação aos bioensaios em condições isoladas, mas não mostrou diferenças em relação aos pareamentos com soldados. Já o comportamento de alarme não apresentou diferenças significativas entre os pareamentos avaliados (Fig. – 14).

Para a espécie *E. festivellus*, a frequência de ataque dos soldados aumentou significativamente na presença de ninfas da mesma espécie quando pareados com operários ($p = 0,0001$; Teste de Dunn) ou soldados ($p = 0,0001$; Teste de Dunn). Já nos operários, os pareamentos não influenciaram na resposta da casta. Os comportamentos de ameaça e alarme não mostraram diferenças significativas entre as castas avaliadas nos diferentes pareamentos (Fig. – 15).

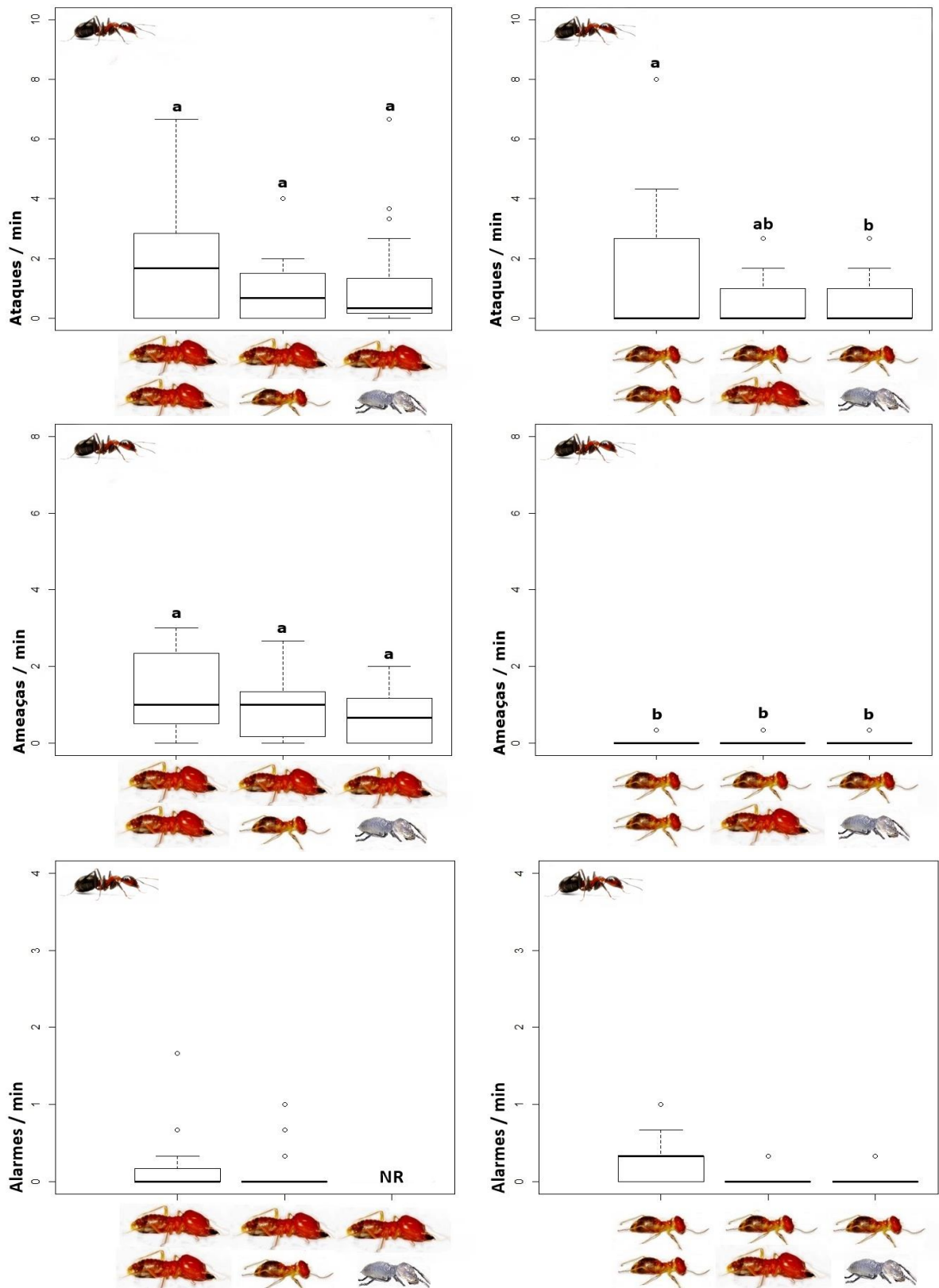


Figura 11 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Cornitermes cumulans* na presença de inimigos em condições pareadas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam diferenças significativas (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Formiga *S. saevissima* Fourmi de pavê (2015); Ninfa: Rocha, M. (2013).

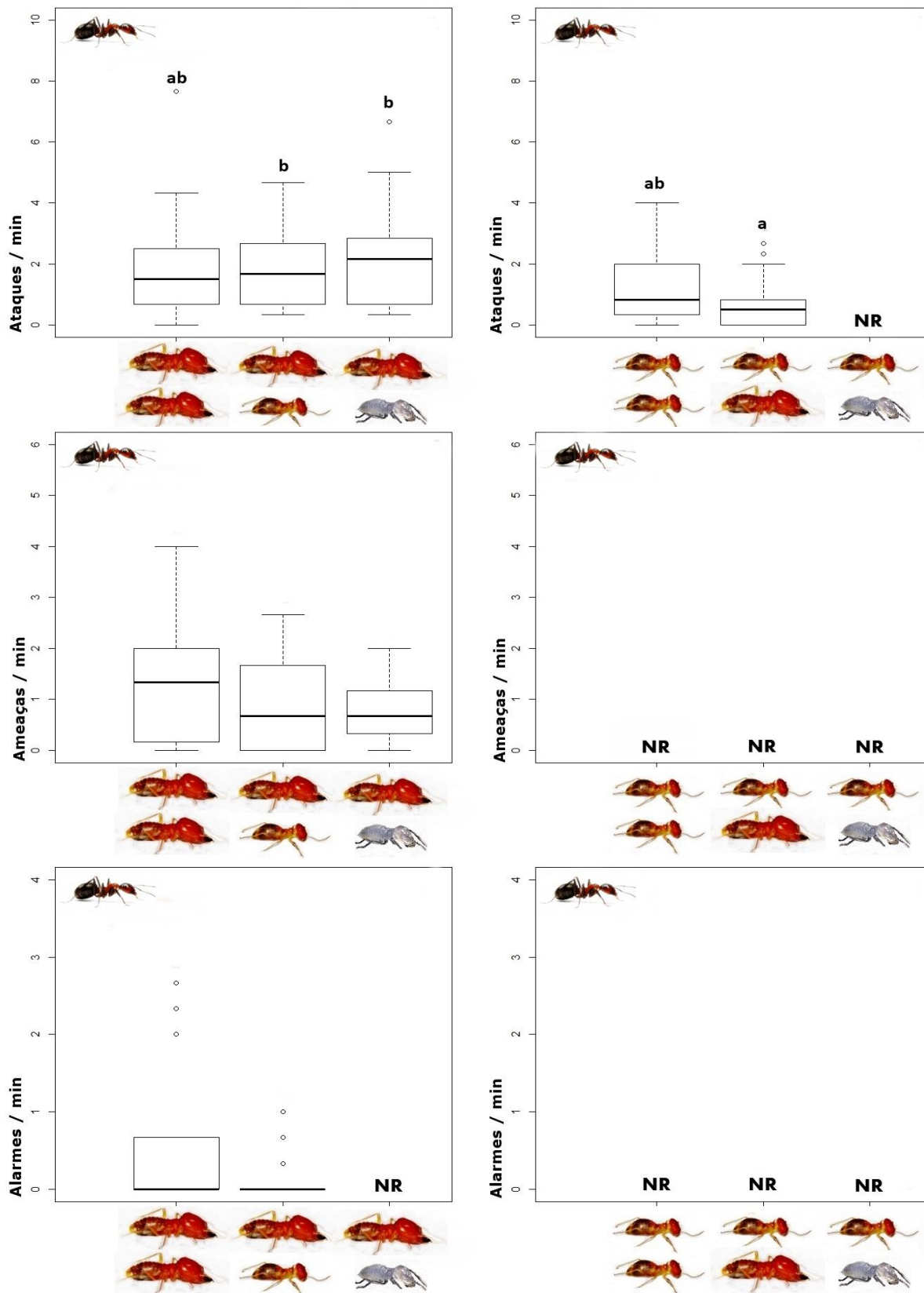


Figura 12 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Procornitermes araujoii* na presença de inimigos em condições pareadas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam diferenças significativas (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Formiga *S. saevissima* Fourmi de pavê (2015); Ninfa: Rocha, M. (2013).

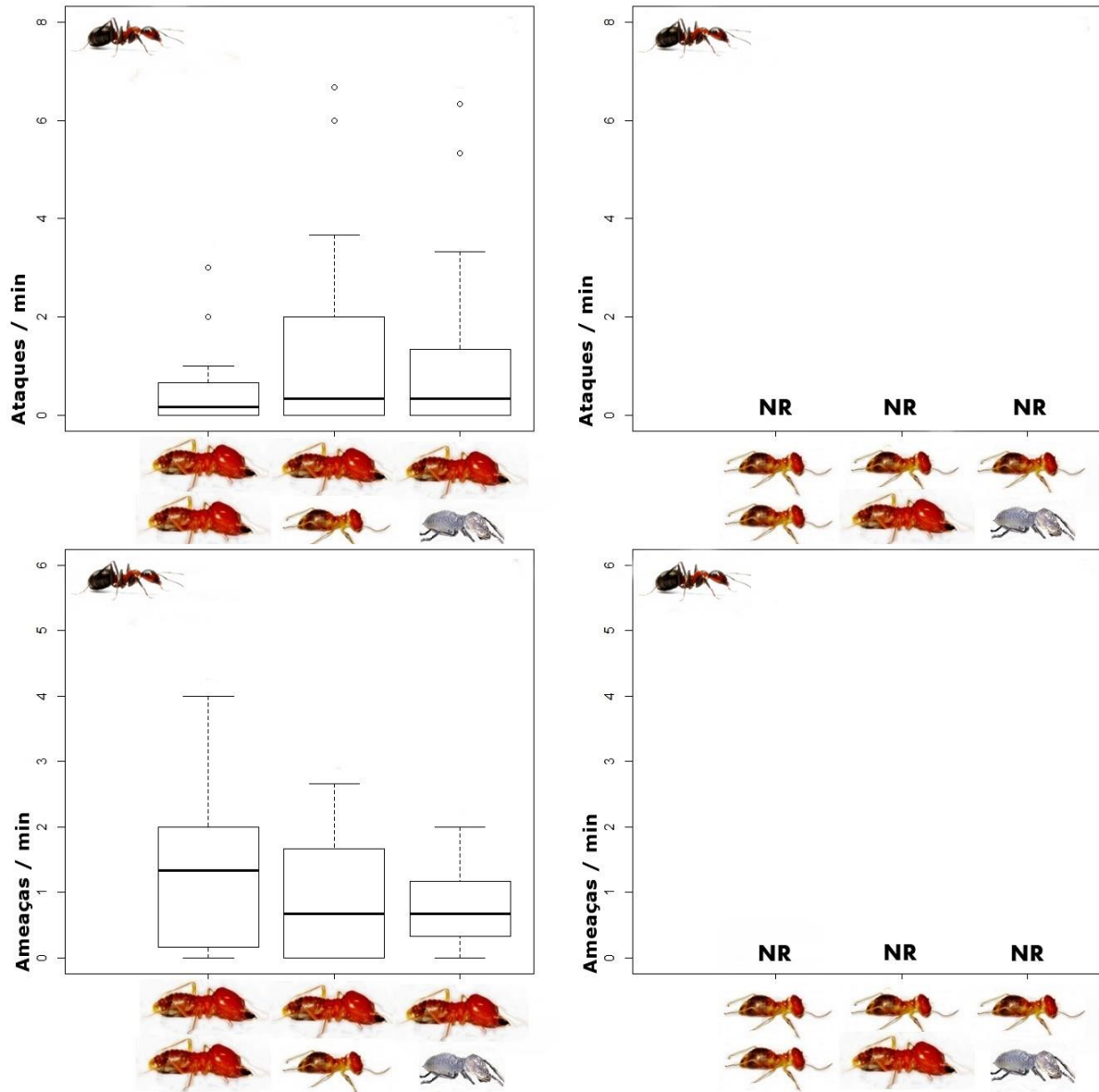


Figura 13 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Silvestritermes euamignathus* na presença de inimigos em condições pareadas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam diferenças significativas (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Formiga *S. saevissima* Fourmi de pavê (2015); Ninfa: Rocha, M. (2013).

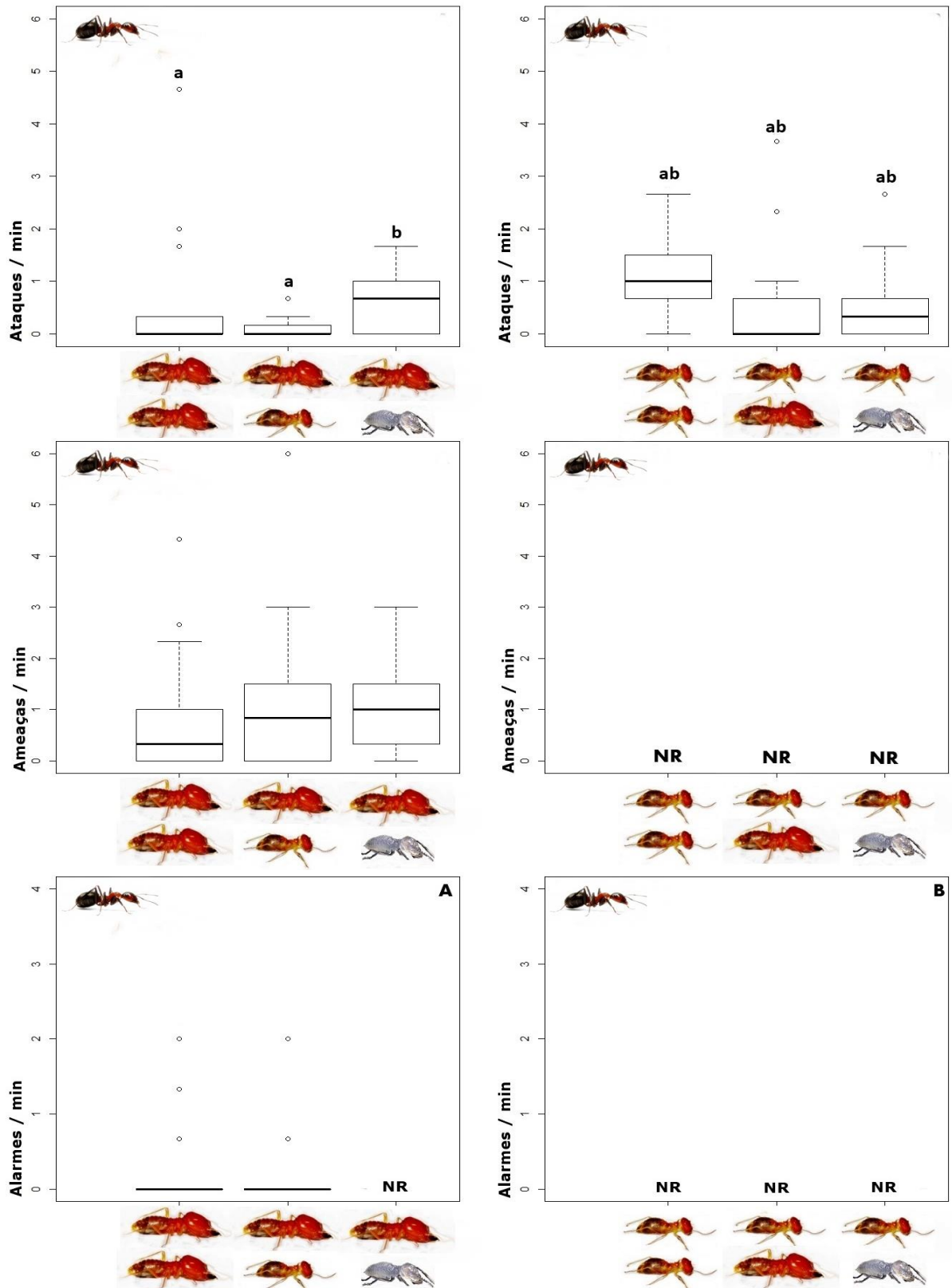


Figura 14 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Syntermes obtusus* na presença de inimigos em condições pareadas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam diferenças significativas (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Formiga *S. saevissima* Fourmi de pavê (2015); Ninfa: Rocha, M. (2013).

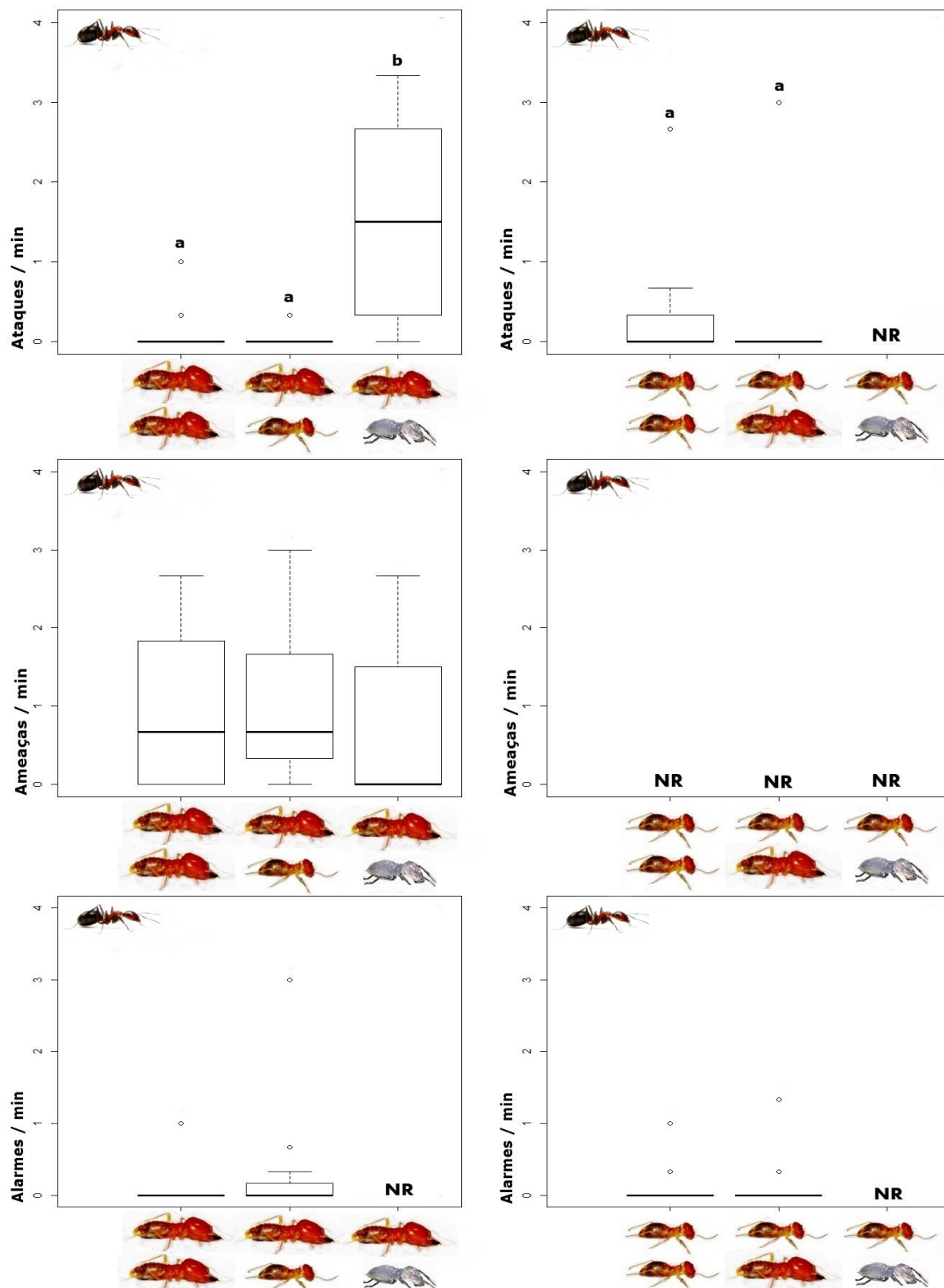


Figura 15 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Embiratermes festivellus* na presença de inimigos em condições pareadas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam diferenças significativas (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Formiga *S. saevissima*: Fourmi de pavê (2015); Ninfa: Rocha, M. (2013).

Comportamento de defesa no contexto social – Interação com competidor. A modulação do comportamento foi mais presente com a interação com o cupim competidor, soldados das espécies testadas alteraram a frequência comportamental de acordo com a casta presente durante o momento do confronto, o que ocorreu para algumas espécies.

Quando testamos se a presença do cupim competidor seria capaz de alterar o padrão comportamental em *C. cumulans* observamos que os soldados desta espécie não mostraram mudanças da frequência de ataques em relação aos resultados obtidos condições isoladas enquanto que nos operários, os pareamentos com outras castas parecem diminuir a frequência dos ataques. Não foram observadas diferenças significativas da frequência de ataques de soldados e operários entre os pareamentos avaliados como também do comportamento de ameaça dos soldados (Figura – 16).

Em *P. araujoi*, a interação com o competidor resultou no aumento da frequência de ataques e ameaças dos soldados no pareamento com operários e ninfas e dos ataques dos operários quando pareados com outros operários. Considerando o comportamento de ameaça, soldados pareados com ninfas e operários apresentaram maior frequência do que soldados pareados com outros soldados ($p = 0,0012$; Teste de Dunn). O comportamento de alarme não foi significativo entre os pareamentos (Fig – 17).

Na espécie *S. euamignathus*, a resposta de soldados e operários em condições de pareamento foi similar à observada em condições isoladas, mas a presença de soldados inibiu a frequência de ataques dos operários desta espécie em relação ao pareamento com operários da mesma espécie ($p = 0,0007$; Teste de Dunn). Quanto aos comportamentos de ameaça e alarme não ocorreram diferenças significativas. (Fig. – 18). Já em *S. obtusus*, o pareamento com ninfas aumentou significativamente a frequência de ataques dos soldados em relação aos pareamentos com outros soldados ($p = 0,0012$) e operários ($p = 0,0002$). Soldados pareados com operários exibiram maior intensidade no comportamento de ameaça do que quando pareados com outros soldados ($p = 0,0077$; Teste de Dunn), não ocorreram diferenças significativas para o comportamento de alarme (Fig. – 19).

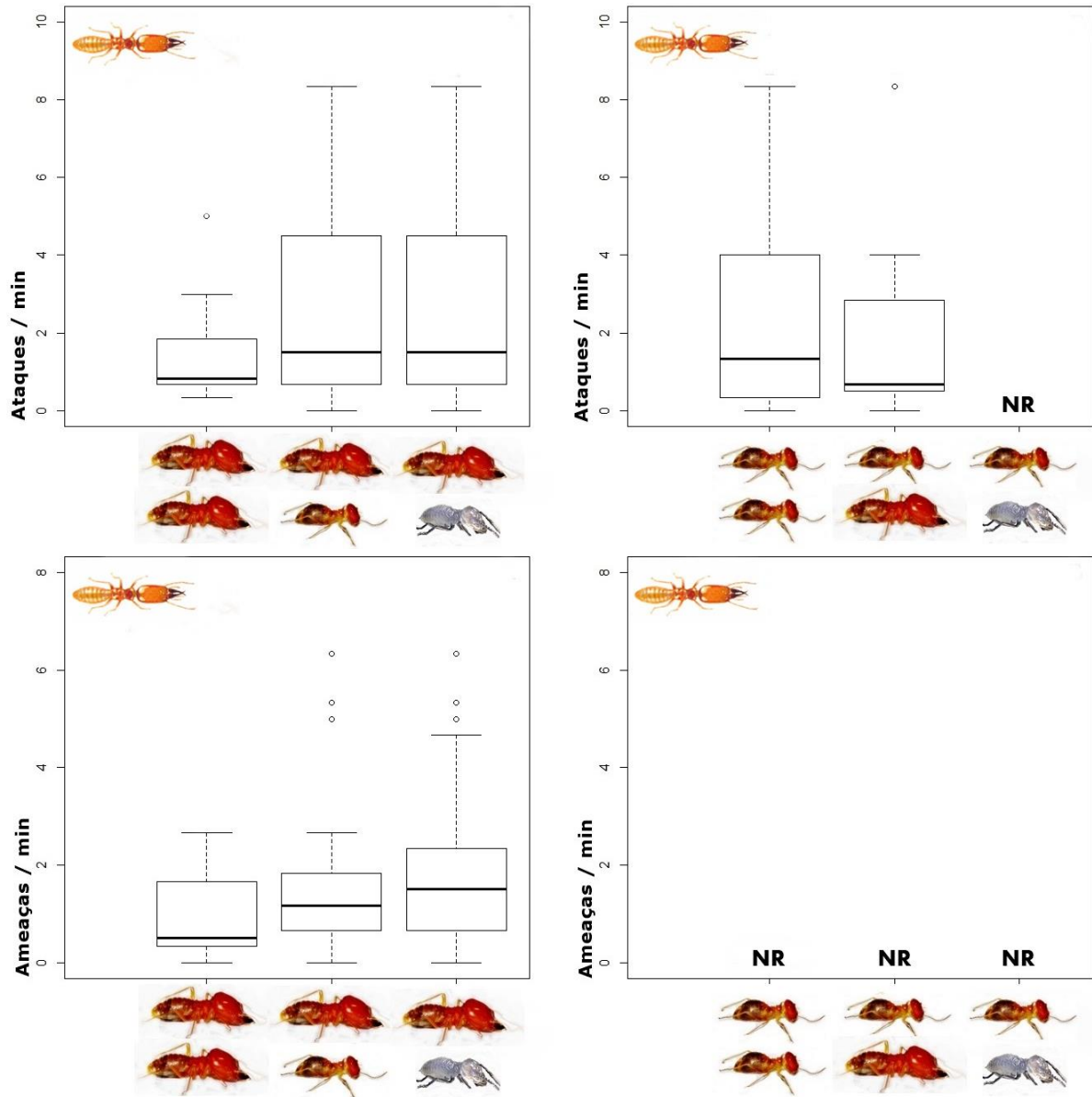


Figura 16 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Cornitermes cumulans* na presença de inimigos em condições pareadas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam diferenças significativas (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Cupim *H. tenuis* Agrobite.com (2015); Ninfa: Rocha, M. (2013).

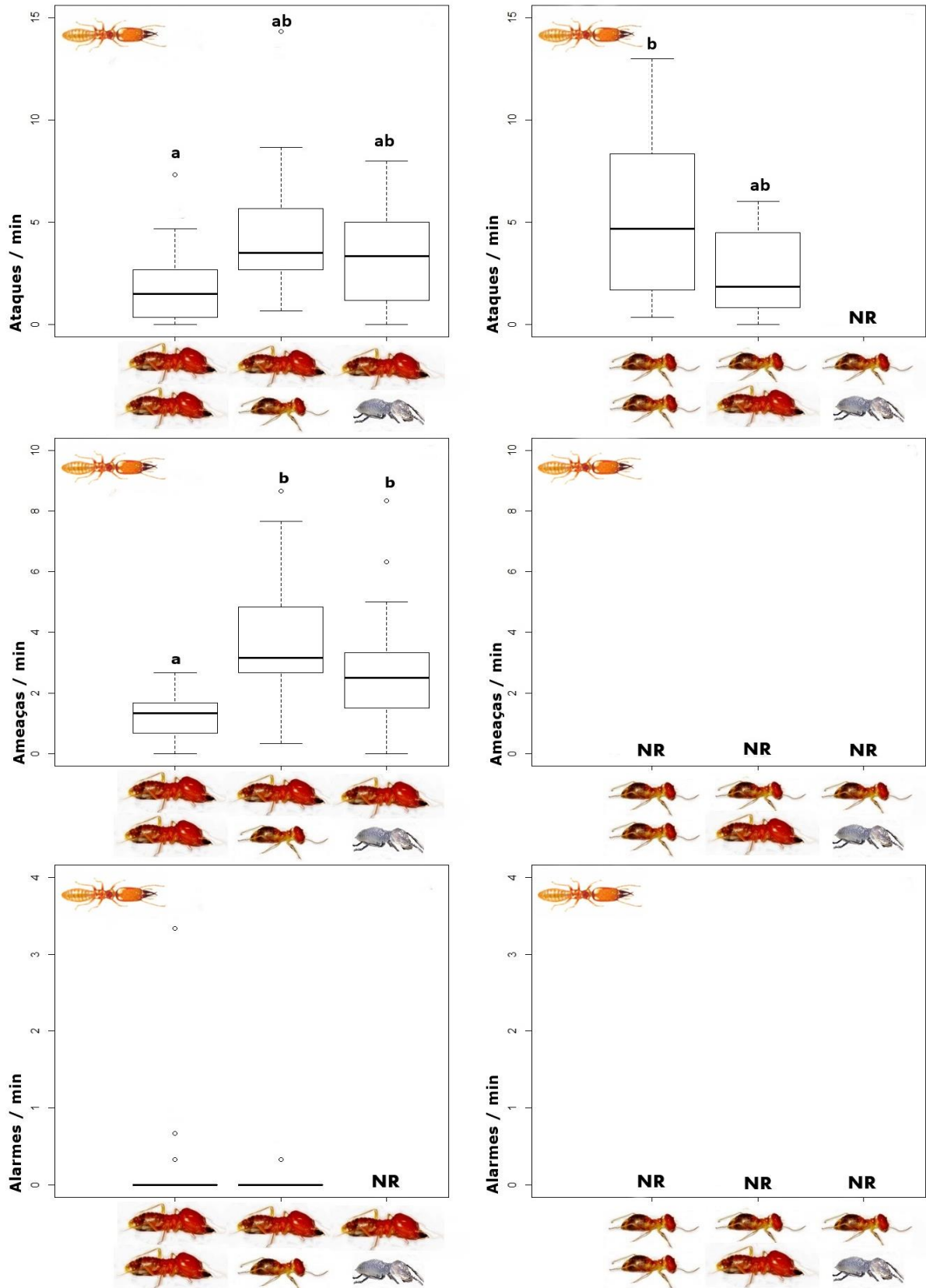


Figura 17 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Procornitermes araujoii* na presença de inimigos em condições pareadas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam diferenças significativas (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Cupim *H. tenuis* Agrobite.com (2015); Ninfa: Rocha, M. (2013).

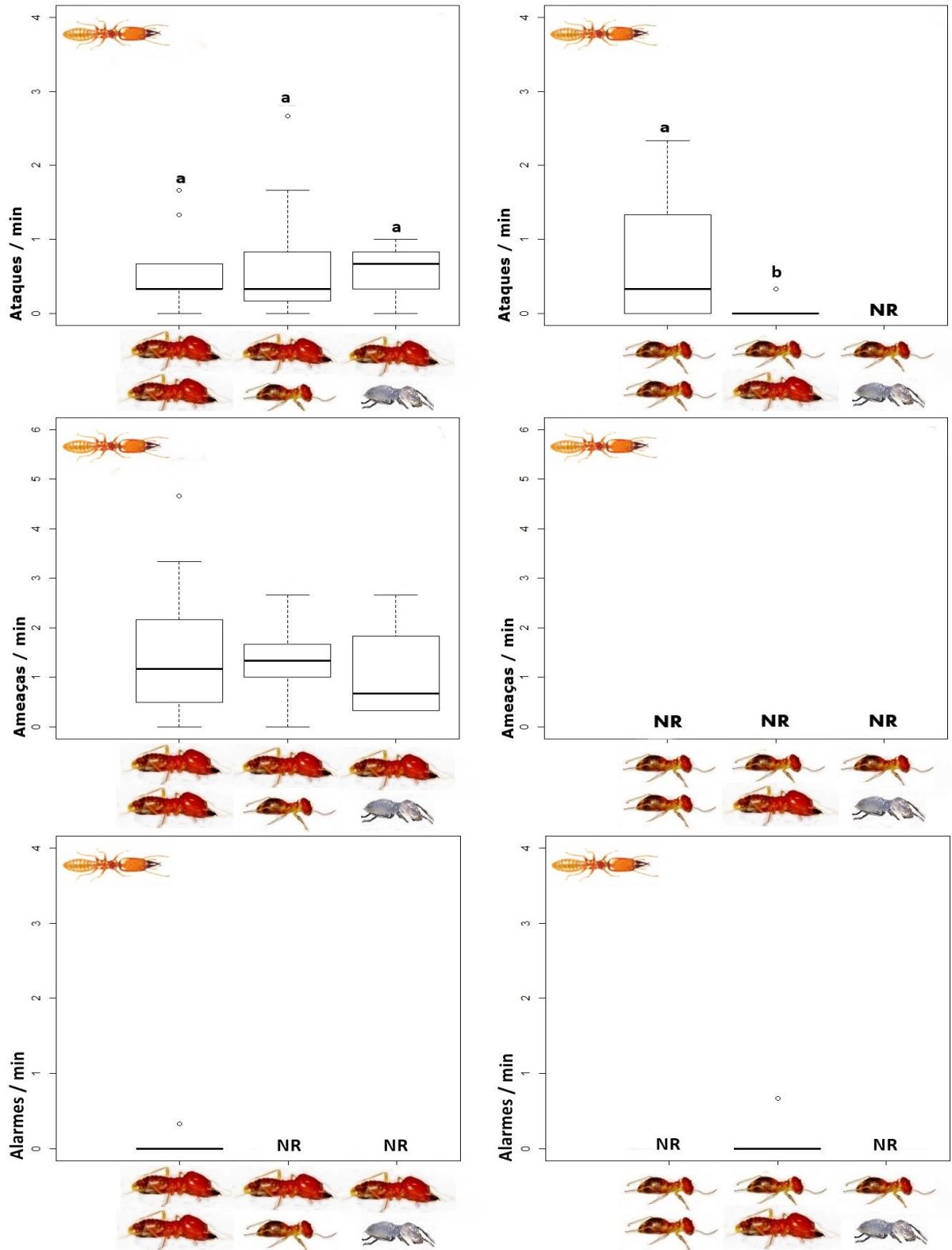


Figura 18 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Silvestritermes euamignathus* na presença de inimigos em condições pareadas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam diferenças significativas (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Cupim *H. tenuis* Agrobite.com (2015); Ninfa: Rocha, M. (2013).

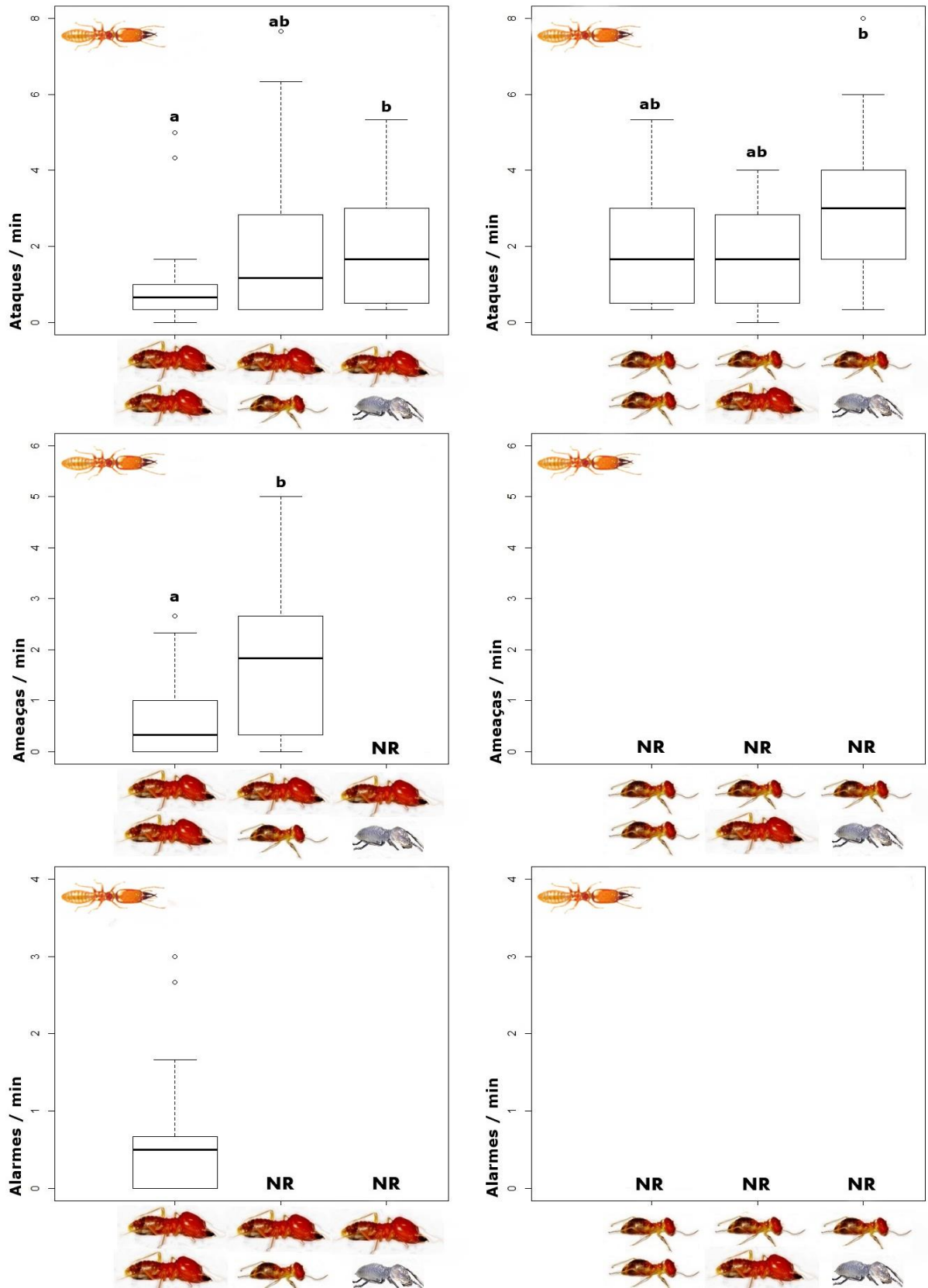


Figura 19 - Diferenças do comportamento defensivo das castas de *Syntermes obtusus* na presença de inimigos em condições pareadas. Boxplot mostra a mediana, o primeiro e segundo quartil, a variação e os pontos discrepantes dos dados (*outliers*). Letras diferentes indicam diferenças significativas (Teste de Dunn, $p < 0,05$).

Fonte: Moreira (2015); Cupim *H. tenuis* Agrobite.com (2015); Ninfa: Rocha, M. (2013).

Comportamento de Alarme: O comportamento de alarme foi avaliado nas espécies *Procornitermes araujoii*, *Cornitermes cumulans*, *Silvestritermes euamignathus* e *Syntermes obtusus*. As espécies *S. euamignathus* e *S. obtusus* não apresentaram resultados significativos nas diluições analisadas ($p > 0,05$, teste t pareado). *P. araujoii* foi a espécie em que a secreção mostrou maior efeito nos padrões comportamentais, onde houve um aumento nos comportamentos de ameaça para as maiores concentrações das diluições. Os macerados obtidos com os soldados aumentaram os comportamentos de ameaça nas diluições de 1Se ($p = 0,017$, teste t pareado) e 10 Se ($p = 0,001$, teste t pareado), já os macerados com operários de *P. araujoii* e *S. saevíssima*, aumentaram a frequência de ameaças nas diluições 10 Ope ($p = 0,02$, teste t pareado) e 1 Sole ($p = 0,034$, teste t pareado). No experimento o padrão comportamental poderia ser inibido pelo macerado utilizado, o que ocorreu com o comportamento de alarme nas diluições mais baixas, quando usamos os macerados de soldados na concentração 0,01 Se ($p = 0,011$, teste t pareado) houve diminuição dos comportamentos de alarme, já com preparados de operários, em 0,1) Ope ($p = 0,004$, teste t pareado) e 1 Ope ($p = 0,014$, teste t pareado) os comportamentos de alarme diminuiram (Fig – 20). Em *C. cumulans* os ensaios foram menos evidentes, apresentando diminuição do comportamento de alarme apenas na utilização de macerados de soldados na diluição de 1 Se ($p = 0,004$, teste t pareado) (Fig – 20). Nas espécies *S. euamignathus* e *S. obtusus* não foram encontradas diferenças significativas para os ensaios testados ($p > 0,05$, teste t pareado).

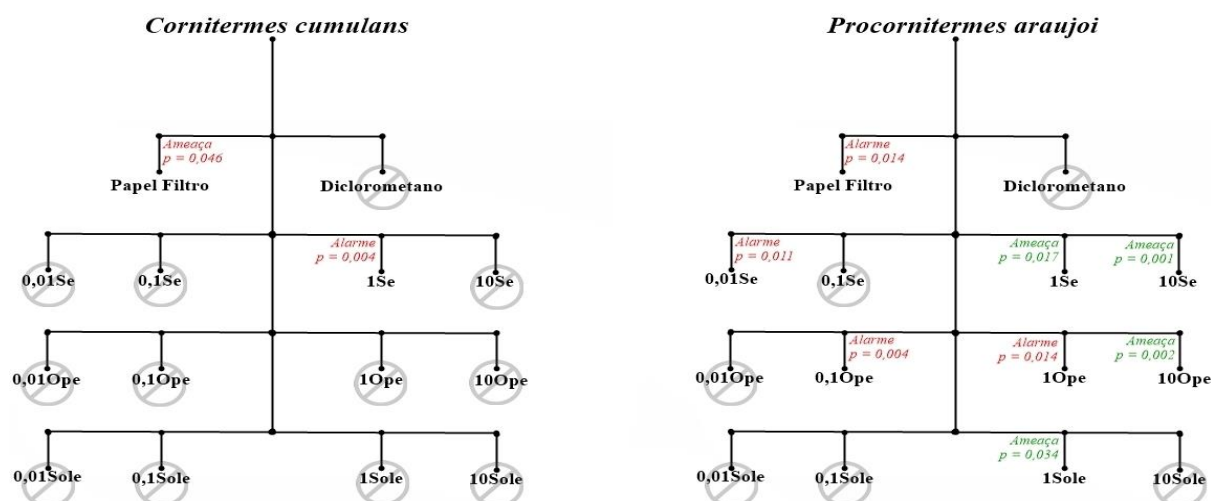


Figura – 20 Representação dos resultados para o experimento de alarme provocado pela secreção dos indivíduos testados; Se – Soldado equivalente, Ope – Operário equivalente; Sole – *Solenopsis sp* equivalente. Em vermelho aumento da frequência dos comportamentos; Em verde diminuição dos comportamentos.

Fonte: Moreira (2015).

Morfologia de Nasus e Mandíbulas dos soldados: Na análise de componentes principais (ACP) foram considerados apenas os componentes 1 e 2 (escores obtidos para as variáveis) visto que juntos apresentaram uma variância de 89,88%, permitindo então que os outros componentes fossem descartados. O CP-1, foi responsável por 60,26% da separação entre os grupos e está negativamente relacionado com as medidas derivadas das mandíbulas (LBM-M e CM-M) comprimento corporal (CC) e largura da caixa cefálica (LC) e positivamente relacionado com as medidas derivadas do nasus das espécies (CN, LBN e LAN) Tabela III. O comprimento do nasus (maior valor positivo) e o tamanho corporal (menor valor negativo) foram as variáveis que mais influenciaram em CP-1. Já o segundo componente principal, CP-2, é capaz de explicar 19,61% da variância total, estando relacionado negativamente apenas com o comprimento corporal e positivamente com o restante das variáveis. As variáveis que mais apresentaram influência sobre CP-2 foram a LBN e CC.

Ao utilizar os escores de CP-1 e CP-2 podemos notar a proximidade morfológica entre as espécies (Fig. – 21), notamos que *C. cumulans* e *P. araujoii* apresentaram-se próximas assim como *S. euamignathus* e *E. festivellus*, já *S. obtusus* se apresentou um pouco distante das demais espécies. Se considerarmos a morfologia do nasus e mandíbulas, ao correlacionar as duas variáveis (Fig. – 22) observamos que a medida que as espécies apresentaram maiores nasus o tamanho das mandíbulas foi menor ($p = < 0,0001$; Coeficiente de Correlação de Pearson).

Tabela 3 - Correlação dos componentes principais para biometria das espécies avaliadas.

	CN	LBN	LAN	LBM-M	CM-M	CC	LC
CP-1	0.3504	0.1882	0.1105	-0.4806	-0.4743	-0.3907	-0.4701
CP-2	0.1969	0.6299	0.6065	-0.0623	0.1289	0.3924	0.149

CP: Componente principal; CN: Comprimento do Nasus; LBN: Largura da base do Nasus; LAN: Largura da abertura do nasus; LBM-M: Média da largura da base das mandíbulas; CM-M: Média do comprimento das mandíbulas; CC: Comprimento corporal e LC: Largura da caixa cefálica.

Fonte: Moreira (2015).

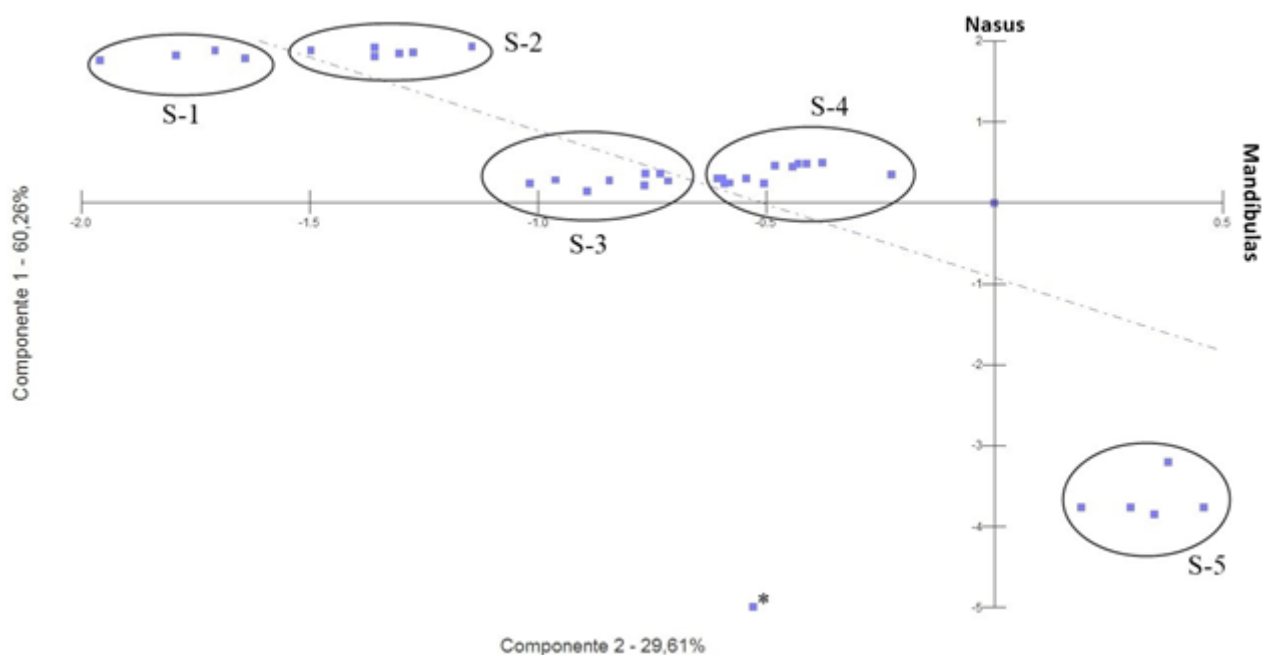


Figura – 21 Diagrama de dispersão entre os escores dos componentes principais 1 e 2 da ACP realizada com 50 soldados coletados. S-1: *Silvestritermes euamignathus*; S-2: *Embiratermes festivellus*; S-3: *Cornitermes cumulans*; S-4: *Procornitermes araujo* e S-5: *Syntermes obtusus*. * Indivíduo medido que não se encaixou nos padrões das espécies.

Fonte: Moreira (2015).

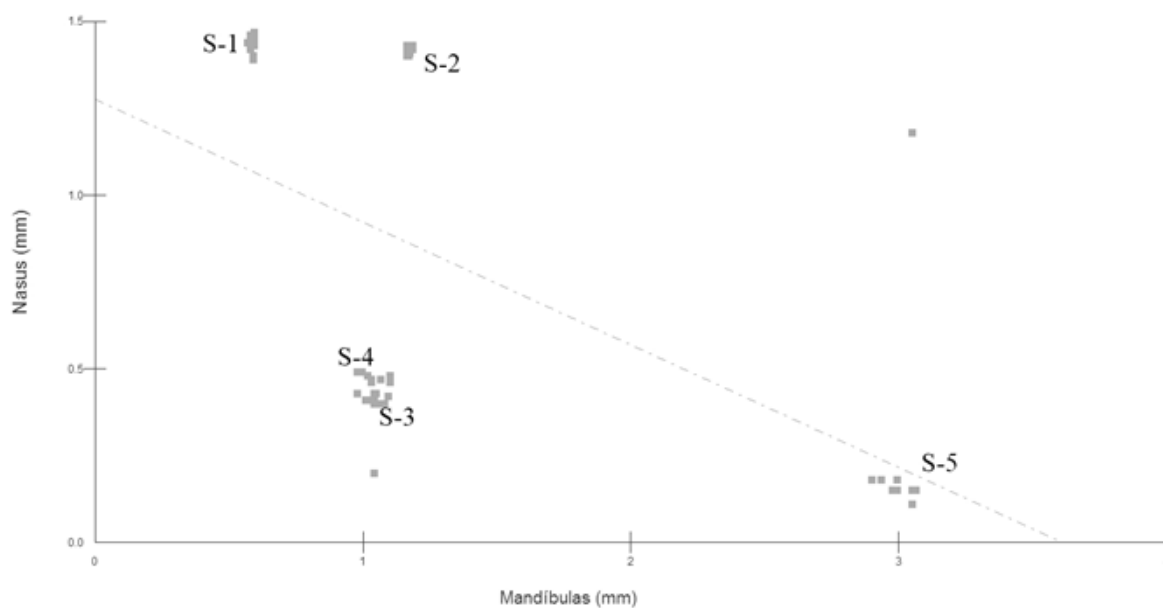


Figura – 22 Diagrama de dispersão entre as medidas de comprimento de nasus e comprimento médio das mandíbulas. S-1: *Silvestritermes euamignathus*; S-2: *Embiratermes festivellus*; S-3: *Cornitermes cumulans*; S-4: *Procornitermes araujo* e S-5: *Syntermes obtusus*. * Indivíduo medido que não se encaixou nos padrões das espécies.

Fonte: Moreira (2015).

Histologia da glândula frontal: Ocorreram alguns problemas técnicos com a montagem das lâminas para a descrição da histologia da glândula frontal. Os blocos de resina foram montados de acordo com a metodologia proposta, porém em todas tentativas realizadas formou-se bolhas de ar entre o animal e a resina do bloco, assim ao levar ao micrótomo para obtenção dos cortes, o material se desprendia da folha de resina. Alguns processos foram realizados para contornar o problema, como aumentar o tempo de fixação para uma semana, dobrar os períodos nos banhos de desidratação e manter imersas na resina também por uma semana, mas todas alternativas realizadas culminaram no mesmo resultado com formação das bolhas de ar para as 4 espécies analisadas (Fig. – 23).

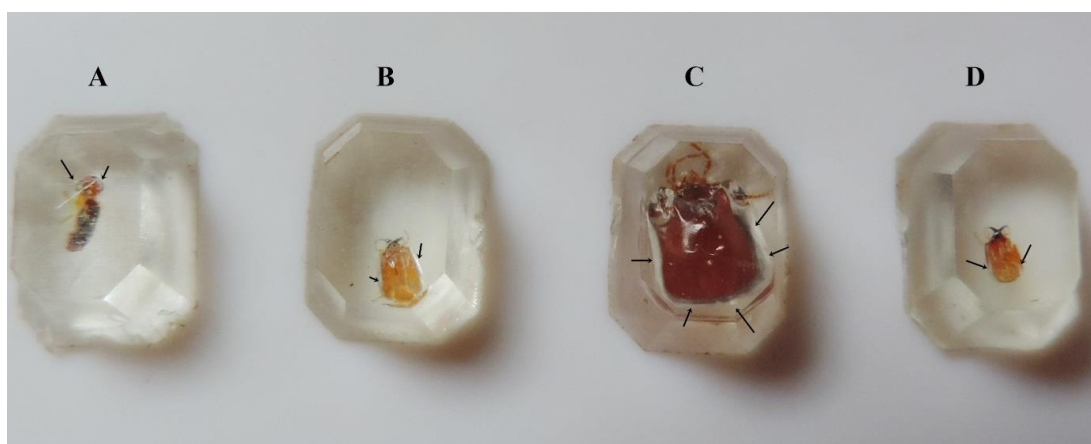


Figura - 23 Blocos de resina com os indivíduos utilizados na histologia; A *Silvestritermes euamignathus*; B *Cornitermes cumulans*; C *Syntermes obtusus*; D *Procornitermes araujoii*. Setas apontam para bolhas entre material e bloco de resina.

Fonte: Moreira (2015).

6. DISCUSSÃO

Respostas individuais: As espécies de cupins avaliadas têm a capacidade de alterar o padrão comportamental de acordo com o contexto envolvido, ou seja, castas envolvidas e tipos invasores são responsáveis por modulações das respostas das espécies testadas. Essas alterações em padrões comportamentais ocorreram pelo tipo de invasor inserido, alterando as formas em que a colônia tende a se defender, essa plasticidade expressada como uma mudança na estratégia de defesa garante a estabilidade do ninho Ishikawa e Miura (2012). As maiores frequências de comportamentos de defesa ocorreram na presença de outra espécie de cupim. Adicionalmente, cada espécie foi capaz de responder diferentemente nas condições avaliadas o que está ligado com as diferentes biologias das mesmas, as quais podem adotar diferentes mecanismos de proteção do ninho de acordo com o tipo de ameaça existente (KAIB et al. 2004; SABOTINÍK et al. 2008).

As respostas de *S. euamignathus* e *S. obtusus* foram similares para seus operários, estes quando encontraram-se com o cupim competidor foram capazes de atacar mais intensamente que os soldados, como operários são responsáveis pelo forrageamento da colônia era esperado que a presença de um competidor pudesse aumentar o comportamento defensivo da casta, que mesmo não sendo morfologicamente especializada, esta pode também atuar na linha defensiva quando ocorrem situações extremas em que sua participação é necessária (EISNER et al, 1976; THORNE, 1996). Também foi diagnosticado que para *S. obtusus* apenas operários se destacaram no papel de defesa mais do que os próprios soldados, em campo também observamos a dificuldade de encontrar soldados nos ninhos amostrados, essa situação pode levar os operários a assumir o papel de proteção da colônia, devido à baixa densidade de soldados encontrados nos ninhos pesquisados, operários mesmo não apresentando a função de defesa como específica da casta, são capazes de atuar ativamente na proteção do ninho (ROISIN et al., 1990).

Soldados de *S. euamignathus* apresentaram uma modulação a partir do invasor inserido, a frequência de comportamentos de ataque que foi aumentada nos soldados na presença do predador, foi uma resposta a uma ameaça direta por uma situação de confronto nas arenas, o que não ocorreu com essa casta contra o cupim competidor. O comportamento agonístico tende a ser mais representado frente a ameaças reais como os predadores (LI et al, 2010; WONG; LEE, 2010; OLUGBEMI, 2013), como vistos pelos soldados deste estudo, que atacaram com maiores intensidades na presença da formiga predadora. Nas observações de campo o ninho da espécie *C. cumulans* foi o mais resistente

em momento de coleta, podendo ser um fator que impede entrada de invasores, assim este fator pode ter influenciado nos resultados para a espécie, em que as castas individuais se comportaram de maneiras iguais com a introdução de ambos invasores, ou seja, como situações de invasão da colônia não é algo comum para espécie graças a arquitetura do ninho, não haveria discrepâncias nas respostas imediatas. As outras espécies apresentam ninhos relativamente sensíveis a choques mecânicos, podendo ser facilmente invadidos, essas características podem incentivar que outras castas participem da defesa do ninho, assim soldados não estão exclusivamente relacionados com a defesa da colônia. Condição que se encaixa na estratégia de defesa passiva em que a arquitetura do ninho bem como construções resistentes a invasão atuam na defesa da colônia (GRASSE, 1984; PERNA et al., 2008; NOIROT; DARLINGTON, 2000).

Contexto Social: Soldados e operários das espécies analisadas foram capazes de alterar o padrão comportamental de acordo com o tipo de casta envolvida junto a arena de confronto, além de também ser distinto para o tipo de invasor presente. Notamos que mesmas castas podem aumentar e diminuir a frequência de comportamentos em determinados contextos, como ocorreu em *P. araujo* e *S. obtusus*, os quais modularam o comportamento de defesa na presença da casta envolvida no pareamento. Os soldados e operários dessas espécies aumentaram ou reduziram a frequência de ataques na presença de ninfas. Essas formações de castas distintas podem apresentar modificações em suas atuações na colônia a partir de estímulos ambientais, o que mais habitualmente ocorre através da alteração do padrão comportamental (WILSON, 1971). Além da pressão que o ambiente pode exercer como o tipo de inimigo a ser enfrentado, a densidade de indivíduos de cada casta na colônia também pode afetar frequências comportamentais (WILSON, 1971), como vimos mais nitidamente para *Syntermes obusus*.

Podemos sugerir que os soldados analisados possuem a capacidade de reconhecer as castas presentes no pareamento, através de sinais químicos enviados das glândulas e ou epitélios (LIEBIG et al. 2009; WEIL et al. 2009). A questão da modulação comportamental de acordo com a casta envolvida, não é algo comum apenas nos aspectos agonísticos, mas também está relacionada com o comportamento de fuga oriundo de alguma perturbação da colônia. Como tratado por Wang et al. (2015), indivíduos do cupim subterrâneo *Coptotermes formosanus* (Rhinotermitidae) apresentam comportamentos de fuga específicos modulando o padrão em suas castas.

A mesma plasticidade foi observada nos operários de *P. araujoii* e *S. obtusus*, os quais diminuíram sua participação na defesa quando pareados, provavelmente isto ocorreu pois não são adaptados morfológicamente para atuar no processo de defesa. Esses indivíduos também alteraram seu padrão comportamental quando enfrentaram invasores diferentes, para operários *S. obtusus* a presença do cupim competidor foi fator de várias modulações comportamentais. As respostas parecem estar condicionadas ao contexto social (tipo de casta envolvida) e o tipo de invasor que em conjunto modulava os comportamentos e suas frequências (BORDEREAU, 1984; ISHIKAWA; MIURA, 2012; presente estudo).

Independente da espécie testada as alterações nos pareamentos mostraram alguma modificação, assim a medida que há uma mudança no ambiente ou no pareamento das castas, os insetos podem apresentar plasticidade em suas respostas a essas mudanças (WILSON, 1971). Neste estudo, soldados e operários exibiram modulações comportamentais em diferentes situações, se a esta natureza plástica foi presente nas espécies analisadas podemos supor que ocorra de maneiras similares entre colônias e ou populações distintas, como uma resposta imediata à atual questão social do ninho e para as relações inter e intraespecíficas, como também diagnosticado por Ishikawa e Miura (2012), porém além de castas não adaptadas a defesa, notamos que das castas avaliadas independentes do tipo morfológico foram capazes de responder diferentemente na defesa do ninho.

Comportamento de alarme: Encontramos com o experimento de alarme relações entre a secreção presente no nasus das espécies de Syntermitinae com a indução e inibição dos comportamentos de ameaça e alarme. Esses resultados foram significativos apenas para as espécies *C. cumulans* e *P. araujoii*. Ao testar as diluições derivadas do predador, estas foram capazes de estimular os comportamentos de alarme, colocando o grupo testado em placa em alerta e pronto para a defesa, cessando os alarmes, assim a presença do predador estimulou processos de defesa mecânica. As diluições contendo preparados de soldados e operários também foram evidentes, ocorreram variações as quais surtiram alguma reação nos comportamentos observados. Substâncias derivadas destes insetos são capazes de influenciar também padrões comportamentais, como visto por Kou et al. (2009) em que aumentos de hormônios podem aumentar agressividade, podemos inferir então que a secreção dos cupins avaliados, de alguma forma induziu os comportamentos observados, concordando assim com os resultados de Ishikawa e Miura (2012).

Ao compararmos os dois experimentos, defesa e alarme, podemos notar que para os bioensaios de alarme os comportamentos de ameaça e alarme foram os mais evidentes não ocorrendo ataques, quando ocorriam foram esporádicos, não sendo significantes para as análises. Já no experimento de defesa as variáveis plotadas, mais significativas, foram ataque e ameaça, neste ensaio o comportamento de alarme foi reduzido. Podemos justificar esta comparação pelas condições geradas em cada ambiente, começando pelo experimento de alarme, os soldados não tinham contato com qualquer indivíduo relacionado ao veículo introduzido, portanto sua percepção era dada apenas por estímulos químicos, o que não poderia garantir que o confrontante estivesse fisicamente na arena, os sinais recebidos induziam respostas de ameaça e alarme no intuito de deixar a colônia em alerta para o estímulo. A secreção da glândula frontal pode ter atuado nas espécies como um feromônio de alarme Prestwich, 1987; Costa-Leonardo; De Salvo, 1987, sendo este o estímulo para os comportamentos realizados. Já no experimento de defesa o indivíduo a ser confrontado estava realmente presente na arena, assim a presença física do invasor induziu comportamentos mais agressivos (LI et al, 2010), e as variáveis só foram plotadas a partir do primeiro contato com o soldado testado, contudo simularia uma situação em que a colônia já foi invadida não tendo grande relevância utilizar do comportamento de alarme. A partir do que foi discutido, constata-se que para as espécies analisadas há uma ampla variedade de formas de defesa da colônia, padrões diferentes de comportamento dentro de cada espécie, a partir dos experimentos utilizados, nota-se que contextos ambientais diferentes são capazes de alterar ou induzir diferentes comportamentos nos soldados. Foi evidente também o fator social, em que os soldados testados alteravam o padrão comportamental, de acordo com a casta presente no pareamento, sugerindo que esses insetos utilizam da defesa de forma cooperativa, ou seja, de acordo com a disponibilidade de tipos morfológicos na área de confronto, a forma defensiva pode ser alterada. A questão morfológica também foi relativamente pareada com os padrões, em que indivíduos similares morfológicamente, exibiram comportamentos parecidos. Foi possível inferir na possibilidade de atuação da secreção da glândula frontal, bem como macerados de operários e predadores são capazes de desencadear padrões comportamentais, mas assumem formas distintas de fazê-lo.

É relevante considerar que há a necessidade da realização de testes com diferentes competidores e predadores, como a modulação que encontramos foi alternada a medida que as condições foram alteradas, podemos considerar também que encontros intra e interespecíficos variados também possam exibir respostas significativas nos organismos

testados. Assim é de valia que estudos direcionados aos comportamentos de defesa e alarme em Syntermitinae continuem avançando, a fim de determinar os padrões existentes nas espécies desta subfamília.

REFERÊNCIAS

- AHMAD, M. The phylogeny of termite genera based on imago-worker mandibles. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 95, p. 37-86, 1950.
- ARAB, A.; CAETANO, F. H. Segmental specializations in the Malpighian tubules of the fire ant *Solenopsis saevissima* Forel 1904 (Myrmicinae): an electron microscopical study. **Arthropod Structure & Development**, v. 30, p. 281-292, 2002.
- ARAB, A.; COSTA-LEONARDO, A. M. Effect of biotic and abiotic factors on the tunneling behavior of *Coptotermes gestroi* and *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Behavioural Processes**, v. 70, p. 32-40, 2005.
- ARAB, A. et al. Foraging activity and demographic patterns of two termite species (Isoptera: Rhinotermitidae) living in urban landscapes in southeastern Brazil. **European Journal of Entomology**, v. 102, p. 691-697, 2005.
- ARAB, A. et al. Caste, colony, and species specificity of the trail pheromone in two sympatric nasutitermitinae (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v. 47, p. 345-351, 2006.
- BORDEREAU, C. et al. Detection du (Z, Z, E)-3,6, 8-dodecatrien-1-ol par les ouvriers et les essaimants de deux espèces de termites champignonnistes: *Pseudacanthotermes spiniger* et *P. militaris* (Termitidae, Macrotermitidae). **Actes des colloques insectes sociaux**, v. 8, p. 45-149, 1993.
- BORDEREAU, C. et al. (3Z,6Z,8E)-3,6,8-Dodecatrien-1-OL: sex pheromone in a higher fungus-growing termite, *Pseudacanthotermes spiniger* (Isoptera, Macrotermitinae). **Journal of Chemical Ecology** v.17 n.11. 1991.
- BREZNAK, J. A. Phylogenetic diversity and physiology of termite gut spirochetes. **Integrative & Comparative Biology**, v. 42, p. 313-318, 2002.
- BREZNAK, J. A.; BRUNE, A. Role of microorganisms in the digestion of lignocellulose by termites. **Annual Review of Entomology**, v. 39, p. 453-487, 1994.
- CASARIN, F. E.; ARAB, A.; COSTA-LEONARDO, A. M. Influence of the Labial Gland's Semiochemicals on the Feeding Behavior of *Coptotermes havilandi* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Sociobiology**, v. 42, p. 485-493, 2003.

CASTRO JÚNIOR, P. R. **Dinâmica da água em campos de Murundus do planalto dos Parecis**. Tese (Doutorado em Geografia Física) - Programa de Pós-graduação em Geografia, Universidade de São Paulo, SP, 2002. 193f.

CLARKE, P. A. Alate production in colonies of *Nasutitermes nigriepe*s and *Nasutitermes costalis* (Isoptera: Termitidae) in Jamaica and Trinidad. **Sociobiology**, v. 23, p. 167-174. 1993.

CONSTANTINO, R. An illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. **Zootaxa**, v. 29, p. 1-40, 2002.

CONSTANTINO, R. Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. **Papeis Avulsos De Zoologia**, v. 40, p. 387-448, 1999.

CONSTANTINO, R. Illustrated key to Neotropical termite genera (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. **Zootaxa**, v. 67: p. 1-40. 2002.

CONSTANTINO, R. Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma cerrado. In: SCARIOT, A. O.; SILVA, J. C. S.; FELFILLI, J. M. (Ed). **Biodiversidade, ecologia e conservação do cerrado**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. 2005. p. 319-333.

CORNELIUS, M. L.; OSBRINK, W. L. A. Effect of soil type and moisture availability on the foraging behavior of the Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae). **Journal Economic Entomology**, v.103, p. 799-807, 2010.

COSTA LIMA, A. **Insetos do Brasil**. Rio de Janeiro: Escola Nacional de Agronomia. 1938. 470p. Tomo 1.

COSTA-LEONARDO, A. M.; DESALVO, C. A comparative study of the frontal glands in three species of Brazilian termite soldiers (Isoptera, Termitidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 3, p. 465-471, 1987.

COSTA-LEONARDO, A. M. Morphology of the frontal weapon in the soldier caste of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.41, p. 195-197, 1998.

COSTA-LEONARDO, A. M. The frontal weapon of the termite *Armitermes euamignathus* Silvestri (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 18, p. 2-419, 2001.

COSTA-LEONARDO, A. M.; BARSOTTI, R. C.; SOARES, H. X. Morphology of the nymphoid replacement reproductives in the neotropical termite *Armitermes euamignathus* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Journal of Morphology**, v. 239, p. 131-141, 1999.

COSTA-LEONARDO, A. M.; CASARIN, F. E.; LIMA, J. T. Chemical Communication in Isoptera. **Neotropical Entomology**, v. 38, p. 1-6. 2009.

COSTA-LEONARDO, A. M.; KITAYAMA, K. Frontal gland dehiscence in the Brazilian termite *Serritermes serrifer* (Isoptera: Serritermitidae). **Sociobiology**, v. 19, p. 333-338, 1991.

COSTA-LEONARDO, A. M. A new interpretation of the defense glands of neotropical *Ruptitermes* (Isoptera, Termitidae, Apicotermitinae). **Sociobiology**, v. 44, p. 391-402, 2004.

COSTA-LEONARDO, A. M. Morphology of the frontal weapon in the soldier caste of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 41, p. 2-4. 1998.

COSTA-LEONARDO, A.M. **Cupins-praga, morfologia, biologia e controle**. UNESP Rio Claro: 2002, 128 p.

COSTA-LEONARDO, A.M.; BARSOTTI, R.C. Soldier head morphology of the neotropical termites: *Embiratermes festivellus silvestri* and *Spinitermes brevicornutu* (desneux) (Isoptera, Termitidae). **Revista Brasileira de Zoologia** v. 13, n.2, p. 321-330, 1996.

COSTA-LEONARDO, AM.; DE SALVO, C.R. A comparative study of the frontal glands in three species of Brazilian termite soldiers (Isoptera, Termitidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v.31, n. 3, p. 465-471, 1987.

COSTANTINO, R. Chave ilustrada para identificação dos gêneros de cupim (Isoptera) que ocorrem no Brasil. **Papais Avulsos Zoologia**, v. 25. p. 387-448, 1999.

CRAWLEY, M. **Glim for Ecologists**. London: Black well Scientific. 2002.

CZEPAK, C.; ARAUJO, E.A.; FERNANDES, P.M., Ocorrência de espécies de cupins de montículo em pastagens no Estado de Goiás. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 33, n. 1, p. 35-38, 2003.

DELIGNE, J., PASTEELS, J. M. Nest structure and soldier defense: an integrated strategy in termites. In: BREED, M. D.; MICHENER, C.D.; EVANS, H.E.(Ed.). **The biology of social insects. Proceedings of the Ninth Congress of the International Union for the Study of Social Insects, Boulder, Colorado, August, 1982**. Westview Press, Boulder, Colorado. 1982, 1-420.1982.

DELIGNE, J.; QUENNEDEY A.; BLUM, M. S. The enemies and defense mechanisms of termites, In HERMANN, H. R. (Ed.), **Social Insects**, Academic Press, New York. 1981. pp. 1-76. v. 2.

DONOVAN, S. E. et al. **Morphological phylogenetics of termites (Isoptera)**. London : Academic Press. July, 2000. v. 70, p. 467-513, 2000.

EISNER, T.; KRISTON, I.; ANESHANSLEY, D.J. Defensive behavior of a termite (*Nasutitermes exitiosus*). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 1, p. 83-125, 1976.

ENGEL, M. S.; KRISHNA, K. Family-group names for termites (Isoptera). **American Museum Novitates**, n. 3567, p.1-20. 2004.

ESPINOZA D.N.; SANTAMARINA J.C. **Anttunneling - a granular media perspective**. *Granul. Matter*, v. 12, p. 607-616, 2010.

EVANS, J. D.; WHEELER, D. E. Gene expression and the evolution of insect polyphenisms. **BioEssays**, v. 23, p. 62-68, 2001.

FUJITA, A.; MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Differences in cellulose digestive systems among castes in two termite lineages. **Physiological Entomology**, v. 33, p. 73-82, 2008.

GRASSÉ, P.P. **Ordre des Isoptères ou termites**. In: GRASSÉ, P.P. (Ed.) *Traité de zoologie*. Paris: Masson, 1949. p. 408-544. v.9.

GRASSÉ, P.P. **Ordre des Isoptères ou termites**. In: **Traité de Zoologie** (Grassé, P.P., Ed.) Masson, Paris. v. 9, p. 408-544, 1949.

GRASSÉ, P.P. **Termitologia: anatomie - physiologie - reproduction des termites**. Paris: Masson. 1982. 676p, v. 1.

HANUS, R. et al. Sexual communication in the termite *Prorhinotermes simplex* (Isoptera, Rhinotermitidae) mediated by a pheromone from female tergal glands. **Insectes Sociaux**, v. 56, p. 111-118, 2009.

HART, D. M. et al. **Litterfall and decomposition in a white pine-ironbark community. Perfumed pineries: environmental history of Australia's Callitris forests.** Papers presented at a conference held in Coonabarabran, New South Wales, Nov.2000. v. 5, p. 88-92, 2001.

HOLMGREN, N. Termitesstudien 3. Systematik der termiten. Die Familien Metateritidae. **Konglia Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar**, v. 48 n. 4, p. 1-166, 1912.

HOLT, J.A.; LEPAGE, M. **Termites and soil properties.** In: ABE, T. et al. (Ed.). Termites, evolution, sociality, symbiosis, ecology. Dordrecht: Kluwer Academic, p.389-407. 2000.

IHAKA, R.; GENTLEMAN, R. A language for data analysis and graphics. J. Comput. In *Nasutitermes-exitiosus* (Hill) (Isoptera). **Insectes Societies**, v. 22, p. 183-197, 1975.

INWARD, D. J.; VOGLER, A. P.; EGGLETON, P. A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 44, p. 953-967, 2007.

KOOVER, J. Anatomie compare du tube digestif des termites. II. Sous famille des Nasutitermitinae. **Insectes sociaux**, v. 16, n. 3, p. 195-234, 1969.

KOU, R. et al. Juvenile hormone and the ontogeny of cockroach aggression. **Hormones and Behavior**, v. 56, p. 332-338, 2009.

KRISHNA, K.; WEESNER, F.M. **Biology of termites.** New York: Academic Press.

LEE, K.E.; WOOD, T.G. **Physical and chemical effects on soils of some Australian termites, and their pedological significance.** Pedobiologia, v.11, p.376-409, 1971.

LEFEUVE, P.; BORDEREAU, C. Soldier formation regulated by a primer pheromone from the soldier frontal gland in a higher termite, *Nasutitermes lujae*. **Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.**, v. 81, 1984.

LEUTHOLD, R. H.; BRUINSMA, O. Pairing behavior in *Hodotermes mossambicus* Isoptera. **Psyche**, v. 84, p. 109-119, 1977.

LI H. F.; YANG, R. L.; SU, N. Y. Interspecific Competition and Territory Defense Mechanisms of *Coptotermes formosanus* and *Coptotermes gestroi* (Isoptera: Rhinotermitidae), **Entomological Society of America**. v. 39, n. 5. 2010.

LIMA, J.T.; COSTA-LEONARDO, A. M. Recursos alimentares explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera). **Biota Neotropica**, v. 2, p. 243-250, 2007.

M. HIGASHI (Ed.). **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 2000. In press.

MAO, L.; HENDERSON, G. A case for a free-running circannual rhythm in soldier developmental time of Formosan subterranean termites. **Insectes Sociaux**, v.54, p.388-392, 2007.

MCDOWELL, P. G.; OLOO, G. W. Isolation, identification, and biological activity of trail-following pheromone of termite *Trinervitermesbettonianus* (Sjostedt) (Termitidae: Nasutitermitinae). **Journal of Chemical Ecology**, v.10, p. 835-851, 1984.

MCMAHAN, E. A. Non-aggressive behavior in large soldier of *Nasutitermes-exitiosus* (Hill) (Isoptera – Termitidae). **Insectes Sociaux**, v. 21, p. 95-106, 1974.

MCMAHAN, E. A.; WATSON J. A. L. Non reproductive castes and their development Neotropical termites: *Embiratermes festivellus silvestri* and *Spinitermes brevicornutu* (desneux) (Isoptera, Termitidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 13, n. 2, p. 321-330. 1996.

NIJHOUT, H. F. Control mechanisms of polyphenic development in insects. **Bio Science**, v. 49, p. 181-192, 1999.

NOIROT, C. Gland sand secretions. In: KRISHNA, K., WEESNER, F. M. (Ed.). **Biology of termites**. New York: Academic Press, v. 1, p. 89-123, 1969.

NOIROT, C. Sexual castes and reproductive strategies in termites. In: ANGELS, W. (Ed.), **Social insects an evolutionary approach to castes and reproduction**, New York: Springer-Verlag, 1990. v. 1, p. 5-35.

NOIROT, C. The gut of Termites (Isoptera) comparative anatomy, systematics, phylogeny. II Higher Termites (Termitidae). **Annales de la Société Entomologique de France**, v. 37 n.4, p. 431-471, 2001.

NOIROT, C; DARLINGTON, J. P .E. C. Termite nests: architecture, regulation and defence. In: ABE, T. et al. (Ed.). **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Netherlands: Kluwer Academic, p.121-139. 2000.

NORDLUND, D. A.; LEWIS, W. J. Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. **Journal of Chemical Ecology**, v. 2, p. 211-220, 1976.

NUTTING, W.L. **Flight and colony foundation**. In: KRISHNA, K, WEESNER, F.M, (Ed.). *Biology of Termites*. London: Academic Press of London. p. 233-282. 1969.

OLUGBEMI, B.O. termite assemblages and decomposition of tissue paper baits along a gradient of land use intensification in owena, southwest nigeria. **Applied ecology and environmental research** v. 11, n. 2. P. 223-235, 2013.

PASTEELS, J. M.; BORDEREAU, C. Releaser pheromones in termites. In: VANDERMEER R. K.; BREED, M. D.; WINSTON, M. L. (Ed). **Pheromone communication in social insects: ants, wasps, bees and termites**. Westview Press, Boulder, 1998. p. 193-215.

PERNA, A. et al. Topological efficiency in three-dimensional gallery networks of termite nests. **Physica A-Statistical Mechanics and Its Applications**, v. 387, p. 6235-6244, 2008.

PRESTWICH, G. D. Chemical defense by termite soldiers. **Journal of Chemical Ecology**, v. 5, p. 459-480, 1979.

PRESTWICH, G. D. Chemical systematics of termite exocrine secretions. **Annual Review of Ecology & Systematics**, v. 14, p. 287-311,1983a.

PRESTWICH, G. D. Chemical systematics of termite exocrine secretions [Isoptera]. **Annual Review of Ecology & Systematics**, v. 14, p. 287-311, 1984.

PRESTWICH, G. D. Defense Mechanisms of Termites. **Annual Review of Entomology**, v. 29, p. 201-232, 1983c.

PRESTWICH, G. D. Defense Mechanisms of Termites. **Annual Review of Entomology**, v. 29, p. 201-232, 1983b.

QUENNEDEY, A.; J. DELIGNE. L'arme frontale des soldats de termites. I. Rhinotermitidae. **Insectes sociaux**, v. 22, n. 3, p. 243-267, 1975.

QUENNEDEY, A. Morphology and ultrastructure of termite defense glands. In H. R. HERMANN (Ed.). **Defensive Mechanism in Social Insects**, New York: Praeger Press, p. 151-200, 1984.

REDFORD, K.H. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. **Biotropica**, v.16, p.112-119, 1984.

REINHARD, J.; KAIB, M. Interaction of pheromones during food exploitation by the termite *Schedorhinotermes lamanianus*. **Physiological Entomology**, v. 20, p. 266-272, 1995.

ROCHA, M. M.; CANCELLO, E.M.; CARRIJO, T. F. Neotropical termites: revision of *Armitermes* Wasmann (Isoptera, Termitidae, Syntermitinae) and phylogeny of the Syntermitinae. **Systematic Entomology**, v. 37, p. 793-827, 2012.

ROISIN, Y.; EVERAERTS, C.; PASTEELS, J.M.; BONNARD, O. Caste-dependent reactions to soldier defensive secretion and chiral alarm/recruitment pheromone in *Nasutitermes princeps*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 16, n. 10, 1990.

SANDS, W. A. The soldierless termite of Africa (Isoptera: Termitidae). Bulletin of the British Museum (Natural History), **Entomology Supplement**, v. 18, p. 1-244, 1972.

SCHARF, M. E.; TARTAR, A. Termite digestomes as sources for novel lignocellulases. **Biofuels Bioproducts & Biorefining-Biofpr**, v. 2, p. 540-552, 2008a.

SCHOLTZ, O. I.; MACLEOD, N.; EGGLETON, P. Termite soldier defence strategies: a reassessment of Prestwich's classification and an examination of the evolution of defence morphology using extended eigenshape analyses of head morphology. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 153, p. 631-650, 2008.

SHELLMAN-REEVE, J. S. The spectrum of eusociality in termites. In: CHOE J.C., CRESPI B. J., (Ed.). **The evolution of social behaviour in insects and arachnids**. 1st ed. Cambridge: Cambridge University. p. 52-92, 1997.

SILLAM-DUSSES, D. et al. Trail-following pheromones in basal termites, with special reference to *Mastotermes darwiniensis*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 33, p. 1960-1977, 2007.

SILVA, I.R; MENDONÇA, E. S. Matéria orgânica do solo. In: NOVAIS, R.F. et al. (Ed.). **Fertilidade do solo**. Viçosa: SBCS, 2007. p.275-374.

STUART, A. M. Alarm, defense, and construction behavior relationships in termites (Isoptera). **Science**, v. 156, p. 1123-1125, 1967.

SWOFFORD, D. L. **PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods)**. Massachusetts: Sinauer Associates, 1999.

TERRY, M. D.; WHITING, M. F. Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. **Cladistics**, v. 21, p. 240-257, 2005.

THOMPSON, J. D. et al. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. **Nucleic Acids Research**, v. 25, p. 4876-4882, 1997.

THORNE, B. L. Alate production and sex ratio in colonies of the neotropical termite *Nasutitermes corniger* (Isoptera; Termitidae). **Oecologia**, v. 58, 1983.

THORNE, B.L. Termite terminology. **Sociobiology**, v. 28 n. 3, p. 253-263, 1996.

TOKUDA, G.; SAITO, H.; WATANABE, H. A digestive beta-glucosidase from the salivary glands of the termite, *Neotermes koshunensis* (Shiraki): Distribution, characterization and isolation of its precursor cDNA by 5'- and 3'-RACE amplifications with degenerate primers. **Insect Biochemistry & Molecular Biology**, v. 32, p. 1681-1689, 2002.

WALLER, D. A. The worker caste is polyphyletic in termites. **Sociobiology**, v. 14, p. 15-20, 1988.

WANG C. et al. Panic escape polyethism in worker and soldier *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Insect Science** p. 1–8, 2015.

WARNECKE, F. et al. Metagenomic and functional analysis of hindgut microbiota of a wood-feeding higher termite. **Nature**, v. 450, p. 560-567, 2007.

WILSON, E. O. Caste: Termites. In: **THE INSECTS Societies**. Cambridge: Harvad University Press. p. 183-196, 1971.

WILSON, E. O. **The insect societies**. Cambridge, Belknap. 1971. 548 p.

WONG N.; LEE C.Y. Intra- and Interspecific Agonistic Behavior of the Subterranean Termite *Microcerotermes crassus* (Isoptera: Termitidae). **Journal Economic and Entomology**, v. 103n. 5, p. 1754-1760, 2010.

ZANETTI, R. et al. **Manejo integrado de cupins**. Lavras: Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Lavras, 2010, Apostila.

ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. New Jersey: [s.n.], 1999.