



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DA PARAÍBA**  
**CAMPUS I - CAMPINA GRANDE**  
**PRÓ-REITORA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA**  
**PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**  
**MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO**

**Igor Eloi Moreira**

**Liquenivoria em térmitas: aumento do tamanho da placa molar e o efeito na sobrevivência dos termitófilos *Corotoca* em ninhos de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae: Nasutitermitinae)**

**CAMPINA GRANDE - PB**

**2022**

Igor Eloi Moreira

**LIQUENIVORIA EM TÉRMITAS: AUMENTO DO TAMANHO DA PLACA MOLAR E O EFEITO NA SOBREVIVÊNCIA DOS TERMITÓFILOS *COROTOCA* EM NINHOS DE *CONSTRICOTERMES CYPHERGASTER* (TERMITIDAE: NASUTITERMITINAE)**

Trabalho de Dissertação apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

**Área de concentração:** Biodiversidade e Conservação em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

**Orientador (a):** Prof. Dr<sup>a</sup>. Maria Avany Bezerra Gusmão

**CAMPINA GRANDE - PB**

**2022**

É expressamente proibido a comercialização deste documento, tanto na forma impressa como eletrônica. Sua reprodução total ou parcial é permitida exclusivamente para fins acadêmicos e científicos, desde que na reprodução figure a identificação do autor, título, instituição e ano do trabalho.

M838L Moreira, Igor Eloi.

Liquenivoria em térmitas [manuscrito] : aumento do tamanho da placa molar e o efeito na sobrevivência dos termitófilos *Corotoca* em ninhos de *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae: Nasutitermitinae) / Igor Eloi Moreira. - 2022.

52 p. : il. colorido.

Digitado.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação) - Universidade Estadual da Paraíba, Pró-Reitoria de Pós-Graduação e Pesquisa, 2022.

"Orientação : Profa. Dra. Maria Avany Bezerra Gusmão, Coordenação de Curso de Biologia - CCBS."

1. Líquens. 2. Termitofilia. 3. Ecologia alimentar. 4. Filogenia. I. Título

21. ed. CDD 579.7

**LIQUENIVORIA EM TÉRMITAS: AUMENTO DO TAMANHO DA PLACA MOLAR E O EFEITO NA SOBREVIVÊNCIA DOS TERMITÓFILOS *COROTOCA* EM NINHOS DE *CONSTRUCTOTERMES CYPHERGASTER* (TERMITIDAE: NASUTITERMITINAE)**

Trabalho de Dissertação apresentado ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Estadual da Paraíba, como requisito à obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Área de concentração:  
Biodiversidade e Conservação em Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Aprovada em: 22/02/2022

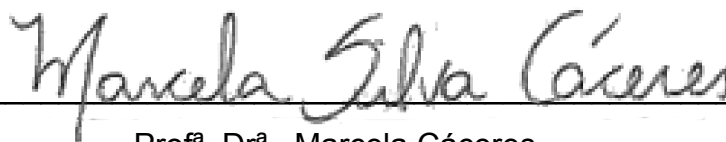
**BANCA EXAMINADORA**



---

Prof.ª. Dr.ª. Maria Avany Bezerra Gusmão

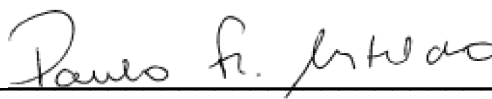
Orientadora



---

Prof.ª. Dr.ª. Marcela Cáceres

Membro externo(UFS)



---

Prof. Dr. Paulo Fellipe Cristaldo

Membro externo (UFRPE)

## AGRADECIMENTOS

Este estudo não poderia ter sido desenvolvido sem o apoio financeiro da CAPES, e do Programa de Pós Graduação em Ecologia de Conservação da UEPB, bem como a infraestrutura da instituição e serviços usufruídos.

À Professora Avany Gusmão, por todos esses anos de uma fortuita simbiose, e por guiar-me por todo o processo de formação científica, desde a primeira chave taxonômica às coletas, condução de experimentos e escrita (a qual venho lutando para aperfeiçoar até o momento). Mais que uma orientadora, você é uma mentora e um exemplo a seguir, sensei.

Aos professores do PPGEC, com os quais tive o prazer de dividir viagens cósmicas sem sair da cadeira.

Aos colegas, especialmente a Luana Silveira, que está no processo de aperfeiçoar o gosto musical; Maria do Socorro Lacerda Rolim, que tem recorrentemente falhado em me convencer a respeito da existência de qualquer nível de diversão ao se estudar microrganismos; Mário Oliveira e Marllon Andrade, os quais nunca se esquecerão das desventuras em série causadas pelos artrópodes da mata atlântica.

Aos meus termitófilos Bruno Zilberman e Carlos Moreno Pires-Silva, por todas as madrugadas de discussões, conselhos e ajuda na resolução de demandas. Suas contribuições na moldagem da minha visão do que é ciência são incomensuráveis. Por falar em coisas indescritíveis, meus mais cósmicos agradecimentos a Hidalgo Valentim, e toda sua inexprimível, inexplicável, inefável e incomparável habilidade de sugerir boas literaturas, especialmente seu incontável conhecimento sobre Lovecraft e o inenarrável.

A Dérick Lira, Kézia Ribeiro (destaque para todas as noites em claro, regadas a toda a nutrição proporcionada por macarrões instantâneos) e Vandenberg Luna por todo o companheirismo e por permitirem que eu os ajudassem na condução co-orientada de suas iniciações científicas com o pouco que tenho a ensinar. Em contrapartida, lhes confesso que fui eu quem mais aprendeu.

A Carla F. Gomes e Cícero Nascimento, por toda a hospitalidade e por nos permitirem coletar o material biológico em sua propriedade.

A Alanna Santos por todo o cuidado, paciência e compreensão. Por todos os bons pratos e momentos, exceto, é claro, pelos filmes da Jane Austen (embora eu admita serem bons estimulantes para um sono tranquilo). A todos o meu muito obrigado!

## RESUMO GERAL

Os térmitas (Blattodea: Termitoidae) são insetos eussociais reconhecidos pelo consumo de material vegetal e pela construção de ninhos, onde se acomodam milhares de indivíduos. Todavia, os térmitas não consomem apenas madeira, mas sim uma variedade de recursos, incluindo fungos, solo e carcaças de animais, além de líquens. Estes últimos são parte integral da dieta de cerca de 3% das espécies de térmitas, o que tem sido correlacionado ao seu valor nutricional. Devido à especificidade desse hábito, a literatura taxonômica aponta a existência de congruências interespecíficas na morfologia da mandíbula de operários liquenívoros, especificamente o tamanho da placa molar. Para testar essa hipótese, nós inspecionamos a literatura a respeito de informações sobre o hábito alimentar e a morfometria das mandíbulas dos operários de 37 espécies de cupins e construímos uma filogenia baseada em caracteres morfológicos e comportamentais, usando métodos analíticos filogeneticamente informados. Os resultados apontaram que o hábito liquenívoro está relacionado a um aumento da placa molar de cerca de 32%, e isso, provavelmente, é o resultado de convergência evolutiva entre os táxons estudados. Além de ser abrigo para os construtores, os ninhos de térmitas também abrigam vários organismos, vertebrados e invertebrados, que realizam diferentes categorias de interação com os hospedeiros. Um exemplo dessas relações é o que acontece entre o liquenívoro *Constrictotermes cyphergaster* (Nasutitermitinae) e o coleóptero *Corotoca* spp (Staphylinidae: Corotocini), em que o hospedeiro alimenta os besouros através de trofalaxia estomodeal. Através de bioensaio, testamos a sobrevivência do besouro e a frequência de trocas trofaláxicas em função da alimentação do hospedeiro (liquen, papel ou madeira). Nossa análise mostrou que dentre os alimentos testados, os líquens proporcionam menor sobrevivência ao termitófilo, o que pode ser atribuído à presença de substâncias liquênicas. Em adição, observamos que os besouros engajam-se em maior número de trofalaxia quando em contato com operários recém alimentados, sugerindo a existência de percepção a respeito dos hábitos do hospedeiro; o que teria fortes implicações para o comportamento desses organismos na colônia.

**Palavras-chave:** líquens; termitofilia; ecologia alimentar; termitidae; filogenia.

## ABSTRACT

Termites (Blattodea: Termitidae) are eusocial insects known for consuming plant material and building nests, where they accommodate thousands of individuals. However, termites do not consume only wood, but a variety of resources including fungi, soil and animal carcasses, as well as lichens. The latter are an integral part of the diet of about 3% of termite species, which has been correlated to their nutritional value. Due to the specificity of this habit, the taxonomic literature points to the existence of interspecific congruences in the morphology of the mandible of lichenivorous workers, specifically the size of the molar plate. To test this hypothesis, we inspected the literature for information on feeding habit and morphometry of the worker jaws of 37 termite species and constructed a phylogeny based on morphological and behavioural characters using phylogenetically informed analytical methods. The results pointed out that the lichenivorous habit is related to an increase of the molar plate of about 32%, and this, probably, is the result of evolutionary convergence among the studied taxa. Besides being shelter for the builders, termite nests also shelter several organisms, vertebrates and invertebrates, which perform different categories of interaction with the hosts. An example of these relationships is what happens between the lichenivorous *Constrictotermes cyphergaster* (Nasutitermitinae) and the coleopteran *Corotoca* spp (Staphylinidae: Corotocini), in which the host feeds the beetles through stomode trophallaxis. Through bioassay, we tested the beetle survival and the frequency of trophallactic exchanges as a function of host feeding (lichen, paper or wood). Our analysis showed that among the food tested, lichens provided the lowest survival to the termitophile, which can be attributed to the presence of lichenic substances. In addition, we observed that the beetles engage in more trophallaxis when in contact with freshly fed workers, suggesting the existence of perception about the host habits; what would have strong implications for the behaviour of these organisms in the colony.

**Key-words:** lichens; termitophy; feeding ecology; termitidae; phylogeny.

## SUMÁRIO



<b>Artigo 1 - Capítulo I - A liquenivoria em térmitas (Blattodea: Termitoidae) x aumento da placa molar: uma abordagem filogenética</b>	<b>13</b>
<b>1 Introdução</b>	<b>15</b>
<b>2 Metodologia</b>	<b>17</b>
<b>3 Resultados e discussão</b>	<b>22</b>
<b>4 Conclusão</b>	<b>26</b>
<b>Artigo 2 - Capítulo II - A sensibilidade dos termitófilos à qualidade alimentar do hospedeiro</b>	<b>27</b>
<b>1 Introdução</b>	<b>30</b>
<b>2 Metodologia</b>	<b>32</b>
<b>3 Resultados e discussão</b>	<b>37</b>
<b>REFERÊNCIAS</b>	<b>43</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

Junto a Formicidae (Hymenoptera), os térmitas, organismos eussociais que compõem a epifamília Termitoidae (EGGLETON; BECCALONI; INWARD, 2007), representam os únicos grupos onde todas as espécies vivem em colônias com sobreposição de gerações (WILSON, 1971). No entanto, diferente das formigas, onde o sistema de castas é temporal, os térmitas apresentam esse sistema formado por linhagens que se diferenciam ainda durante os estágios larvais, apenas eventualmente apresentando mudança temporal (ROISIN, 2020).

Os térmitas são reconhecidos principalmente por acelerar o processo de decomposição da biomassa vegetal, consumindo o equivalente em até 3% da produção vegetal anual (VASCONCELLOS; MOURA, 2010). Todavia, esses insetos se alimentam de vários outros recursos (i. e líquen, fungos, humos) (LIMA E COSTA LEONARDO, 2007) e, em alguns casos evoluíram a característica de cultivar microrganismos, como visto para espécies pertencentes aos Sphaerotermitinae e Macrotermitinae (ENGEL, 2019; CHOUVENC et al., 2021).

Devido às profundas mudanças que provocam na paisagem quando constroem seus termiteiros (ninhas), os térmitas também são reconhecidos como engenheiros do ecossistema (BIGNELL; EGGLETON, 2000). Nesse contexto ecossistêmico, os termiteiros representam manchas ambientais de clima modificado que aumentam a heterogeneidade ambiental e atraem outros organismos (HUGHES; PIERCE; BOOMSMA, 2008), servindo de refúgio para muitas espécies durante eventos de impacto ambiental (MONTEIRO et al., 2017). Essa heterogeneidade proporcionada pelos térmitas potencializa o processo de especiação, fazendo com que organismos adaptados à vida associada aos termiteiros apresentem traços morfológicos particulares (KISTNER, 1982; CLEMENTE et al., 2021). Os organismos que vivem associados às colônias termíticas são canonicamente divididos em três categorias: inquilinos — espécies de térmitas que habitam construções de outras espécies; termitariófilos — espécies associadas aos termiteiros, usando-os principalmente como abrigo temporário; e termitófilos — espécies que estão efetivamente associadas à sociedade termítica. Destaca-se nessa última classificação os besouros Staphylinidae (Coleoptera) (KISTNER, 1969), cujo estilo de vida evoluiu ao menos 11 vezes (CAI et al., 2017).

Os termitófilos aparentam ter total dependência de seus hospedeiros, apresentando-se anatomicamente incapazes de se alimentar de outra maneira que não por trofalaxia estomodeal (permutas alimentares boca-a-boca entre o operário hospedeiro e o termitófilo) (SEEVERS, 1957). Sob essa óptica, é previsível que o custo que ocasionam à colônia hospedeira seja proporcional ao seu tamanho populacional. Na maior parte dos casos, os besouros termitófilos Corotocini (Staphylinidae) estão presentes em baixa quantidade nos ninhos de seus hospedeiros e parecem não afetar substancialmente a sobrevivência da colônia. Todavia, existem relatos de termitófilos com populações de 198 vezes maior do que a população do hospedeiro (KISTNER, 1976).

Não obstante, sob a premissa de que a natureza do material doado é a mesma daquela ingerida pelos térmitas, o constante recebimento de comida da colônia hospedeira por doações trofaláxicas traz uma consequência lógica para o sistema de integração à colônia: termitófilos precisam estar fisiologicamente capacitados a obter nutrição a partir da qualidade do alimento “dado”. Em situações como essa, as espécies de térmitas com dieta composta por itens variados representam uma pressão seletiva extra sobre os termitófilos, pois para receber doações alimentares do hospedeiro é preciso ser capaz de se nutrir do mesmo recurso. Dessa forma, a história evolutiva alimentar dos termitófilos deve seguir passos muito próximos àquela dos seus hospedeiros, especialmente no que diz respeito à capacidade fisiológica digestória.

A liquenivoria é registrada para espécies termíticas alocadas nos gêneros *Constrictotermes* (MARTIUS; AMELUNG; GARCIA, 2000; BARBOSA-SILVA et al., 2019) (Neotropical), *Grallatotermes* (JONES, 2000) (Oceania) e *Hospitalitermes* (KALSHOVEN, 1958) (Asiático). Embora habitem zonas biogeográficas distintas (BOURGUIGNON et al., 2017; CONSTANTINO, 2020), essas espécies possuem diversas similaridades, mais marcadamente a aparência externa dos soldados e seu comportamento alimentar. O recurso líquen, associações entre fungos e fotobiontes (bactérias ou algas), consumido por cerca de 1,7% das cerca de 3000 espécies viventes de cupins (ENGEL, 2019), armazena em sua biomassa uma gama de substâncias defensivas conhecidas por substâncias liquênicas (HONDA; VILEGAS, 1999). Essas substâncias conferem aos talos liquênicos a capacidade de defender os líquens contra herbívoros (BOCH; FISCHER; PRATI, 2015) e

patógenos (LAWREY, 2000), além de serem comumente usadas por insetos em sua própria defesa através do sequestro das mesmas (GERSON, 1973). Logo, uma vez que a anatomia do sistema digestório dos operários de cupins esteja correlacionada aos recursos alimentares explorados (DONOVAN; EGGLETON; BIGNELL, 2001), a semelhança entre o hábito alimentar desses insetos, como a liquenivoria, pode ser investigada como um fator explicativo para similaridades fenotípicas entre os térmitas consumidores.

Diante do exposto, o presente estudo foi desenvolvido com o intuito de responder duas perguntas, que visam averiguar a existência de comunalidades aos térmitas que consomem líquen (Capítulo 1) e como seus termitófilos podem reagir ao consumo desse hábito alimentar (Capítulo 2).

O primeiro questionamento buscou responder se existem adaptações mandibulares idiossincráticas apenas aos térmitas liquenívoros. Para esta pergunta, nós testamos a hipótese de que térmitas liquenívoros possuem similaridades na morfologia mandibular.

Por outro lado, algumas dessas espécies liquenívoras são hospedeiras de termitófilos *Corotocina*, como é o caso do térmita Neotropical *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901), os quais hospedam os besouros larvíparos *Corotoca* (ZILBERMAN et al., 2019). As duas partes engajam-se em uma relação de simbiose (*sensu* Pradeu (2011)), em que os besouros são dependentes dos térmitas tanto para moradia (SCHIØDTE, 1853), como alimentação (SEEVERS, 1957) e reprodução (ZILBERMAN et al., 2019). Logo, considerando que as colônias de *C. cyphergaster* consomem tanto talos liquênicos quanto material lignocelulósico, e que seus termitófilos são besouros que se alimentam apenas por trofalaxia estomodeal, nosso segundo questionamento foi se a liquenivoria realizada por esse cupim desempenha algum efeito redutor sobre as populações de seus termitófilos *Corotoca*, testando a hipótese de sobrevivência reduzida em termitófilos que foram alimentados por operários que consumiram líquen.

## **Artigo 1 - Capítulo I - A liquenivoria em térmitas (Blattodea: Termitoidae) x aumento da placa molar: uma abordagem filogenética**

Igor Eloi

Maria Avany Bezerra-Gusmão

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Estadual da Paraíba, PB. Brasil

**Resumo** - Os térmitas são insetos eussociais que se alimentam principalmente de biomassa vegetal em vários estágios de decomposição. Todavia, alguns térmitas se alimentam de outros itens, como os líquens, cujo consenso sobre o consumo desse recurso seria para complementação nutricional. Normalmente, a inferência de liquenivoria em uma determinada espécie de térmita é feita com base principalmente na aparência dos soldados e observações de campo. Pontualmente, os estudos taxonômicos destacam similaridades na dentição dos operários, um traço que frequentemente é modificado de acordo com a guilda alimentar da espécie. Neste estudo, nós reconstruímos a história evolutiva da liquenivoria dentro da filogenia de Termitidae, usando uma topologia estimada através de caracteres morfológicos coletados a partir de descrições taxonômicas, e testamos a associação entre o tamanho da placa molar da mandíbula direita dos operários e a presença desse item na dieta dos térmitas. Observamos aumento da placa molar em térmitas que consomem líquen, sugerindo que esse traço pode ser efetivamente tratado com valor preditor desse hábito alimentar. Em adição, foi observado que essa característica possui baixo sinal filogenético, demonstrando que pode ter evoluído mais de uma vez (ser uma convergência evolutiva) ou representar uma característica plesiomórfica, dada a separação entre os gêneros de térmitas liquenívoros no novo e velho mundo há 30 milhões de anos. Adicionalmente, é discutido a respeito de como a correlação entre fenótipo e hábito podem representar o produto de uma correlação histórica entre a disponibilidade de líquens e a diversidade de térmitas.

**Palavras-chave** - Filogenia de liquenívoros, Termitoidae, Placa molar, Hábito alimentar.

## 1 Introdução

A ecologia alimentar desempenhou um papel fundamental na evolução dos térmitas (Blattodea: Termitoidae) (ENGEL, 2019). As diversas dietas exploradas por esses organismos têm correlação com vários aspectos de sua biologia (DONOVAN; EGGLETON; BIGNELL, 2001), a exemplo da estruturação nidal (NOIROT; DARLINGTON, 2000), comportamento de forrageio (LA FAGE; HAVERTY; NUTTING, 1976; MOURA et al., 2006a; ALMEIDA et al., 2016), e morfologia dos organismos (DONOVAN; EGGLETON; BIGNELL, 2001; ROCHA et al., 2019).

Do ponto de vista filogenético, acredita-se que o ancestral comum aos térmitas habitava cavidades dentro de peças de madeira, como algumas espécies de baratas viventes (RUXTON et al., 2014). Dessa forma, o ancestral comum entre todos os térmitas teriam habitado cavidades em madeira morta (estrutura *one-piece*), alimentando-se dessa mesma peça (NOIROT; DARLINGTON, 2000), como no caso dos Kalotermitidae. Todavia, a longo prazo, o hábito de comer o mesmo material em que se nidifica representa uma forte restrição para a sobrevivência da colônia, dada a correlação negativa entre o tempo de ocupação da peça e a disponibilidade de recursos para a colônia (HIGASHI et al., 1991). Possivelmente isso contribuiu para a diversificação da dieta desses insetos (ENGEL, 2019). Essas características possibilitaram a classificação desses animais em guildas (xilófagos, intermediários e geófagos), que se relacionam ao grau de derivação das espécies (DONOVAN; EGGLETON; BIGNELL, 2001).

Todavia, algumas espécies de térmitas conservaram o comportamento de consumir madeira como principal recurso alimentar e desenvolveram adaptações internas ao sistema digestório para a acomodação de simbiontes capazes de fixar nitrogênio (YAMADA et al., 2006; THANGANATHAN; HASAN, 2018). Outras espécies passaram a explorar recursos alimentares suplementares, geralmente com maior teor de nitrogênio, a exemplo dos fungos liquenizados consumidos por térmitas do gênero *Hospitalitermes* Holmgren (MIURA; MATSUMOTO, 1997). No entanto, o consumo desse item alimentar não parece ser uma generalidade entre os térmitas. Dentre as cerca de 3000 espécies de térmitas viventes (ENGEL, 2019), apenas a subfamília Nasutitermitinae apresenta representantes liquenívoros, cerca de 3,7% dos seus gêneros (CONSTANTINO, 2020).

Factualmente, o hábito liquenívoro em térmitas é tão marcadamente raro que, muitas vezes, seu relato é, na verdade, uma inferência baseada em análises morfológicas e comportamentais (GRAY; DHANARAJAN, 1974), com soldados apresentando cabeça com constrição e pernas compridas, trilhas de forrageio ao ar livre e grande nível de esclerotização (MATHEWS, 1977). A semelhança entre esses térmitas, principalmente com relação ao aparelho bucal dos operários, foi o que levou Sands, citado por Mathews (1977), a inferir que a dieta das espécies de *Constrictotermes* Holmgren incluía fungos liquenizados, suspeita posteriormente confirmada por métodos investigativos (MARTIUS; AMELUNG; GARCIA, 2000; BARBOSA-SILVA et al., 2019). Situação similar também é encontrada para as espécies de *Grallatotermes* Holmgren, que compartilham uma aparência morfológica do aparelho bucal e comportamento muito similar às espécies dos gêneros supracitados (GAY, 1971; ROISIN; PASTEELS, 1996). Posteriormente essas espécies foram reportadas como liquenívoras, mesmo que através de observações *ad libitum* (JONES, 2000; AMINA et al., 2016).

O hábito alimentar dos térmitas está fortemente correlacionado à anatomia do sistema digestório dos operários (DONOVAN; EGGLETON; BIGNELL, 2001), um traço importante na delimitação dos nichos que as espécies ocupam em diferentes ecossistemas (EGGLETON; TAYASU, 2001). Espera-se que o sistema digestório desses insetos de diferentes espécies que consomem fungos liquenizados apresentem traços ligados a esse hábito, podendo sua proximidade filogenética exercer influência considerável sobre o estado do fenótipo. Esse viés é originado a partir do que Blomberg e Garland (2002) chamaram de “sinal filogenético”, um efeito que os autores definem como “... uma tendência de espécies próximas se assemelhar umas às outras mais do que se assemelham a espécies escolhidas ao acaso”. Essa situação deve ser corrigida através da aplicação de métodos analíticos que considerem uma representação da história evolutiva dos organismos envolvidos (IVES; GARLAND, 2010).

O estudo de traços morfológicos, fisiológicos e comportamentais com métodos filogeneticamente informados tem ganhado popularidade nos últimos anos, como visto para o estudo do desenvolvimento de viviparidade para várias espécies de lagartos em resposta ao clima (PINCHEIRA-DONOSO et al., 2017), a influência do tamanho corporal sobre o hábito de empoleiramento de morcegos filostomídeos

(GARBINO; TAVARES, 2018) e a evolução do tamanho corpóreo em térmitas (MIZUMOTO; BOURGUIGNON, 2021).

No presente estudo, nós usamos métodos comparativos filogenéticos para avaliar a relação entre o consumo de líquen em térmitas e o tamanho da placa molar dos operários. Para tanto, reconstruímos a história da liquenivoria dentro de Termitoidae através do mapeamento desse hábito alimentar em uma filogenia estimada para esse grupo. Em adição, nós testamos a existência de similaridade na morfologia mandibular dos térmitas liquenívoros sob a hipótese de que esse hábito resulta em adaptações morfológicas semelhantes para esse apêndice bucal. Nós prevemos, com base em relatos qualitativos a respeito da morfologia mandibular (MATHEWS, 1977; FONTES, 1998), que térmitas liquenívoros possuem placas molares proporcionalmente maiores.

## **2 Metodologia**

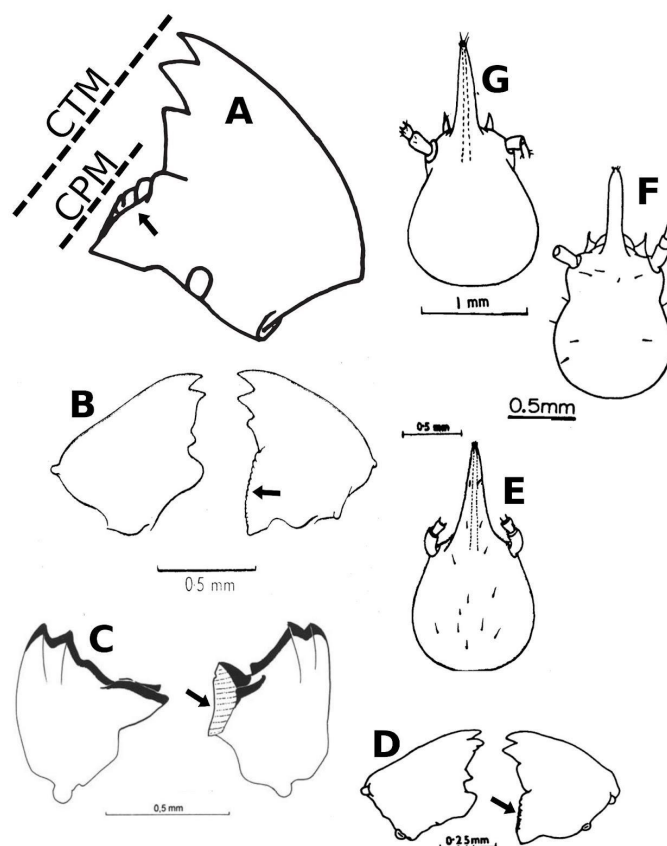
Para obter dados a respeito dos hábitos alimentares dos térmitas, foi realizada uma revisão bibliográfica das descrições taxonômicas dessas espécies reportadas como liquenívoras. O levantamento bibliográfico teve como base o tratado de térmitas do mundo Krishna et al. (KRISHNA et al., 2013) e o *Termite database* (CONSTANTINO, 2020), volumes que apresentam um estado da arte e listam todas as literaturas pertinentes relacionadas às espécies de térmitas de interesse. Posteriormente, os artigos foram adquiridos através de buscas no *Google Scholar*, empregando como termo de busca os títulos dos trabalhos conforme descrito nos catálogos, ou por requerimento junto aos autores, quando necessário. Como a maior parte das descrições taxonômicas dos térmitas se restringem aos soldados ou possuem descrições breves dos operários (geralmente das mandíbulas), optou-se pelo estudo da morfologia da casta dos soldados para construção de uma árvore filogenética e o exame apenas das mandíbulas dos operários para o estudo do hábito alimentar.

As mandíbulas dos térmitas são estruturas que representam grande modificação em função do nicho ocupado pela espécie. Para reconhecer as variações mandibulares das diferentes espécies de térmitas estudadas aqui, foram realizadas medições das mandíbulas dos operários a partir das ilustrações e imagens presentes nas descrições das espécies usando o software ImageJ versão 1.53c. Para eliminar o viés atribuído ao tamanho do organismo, nós optamos por



usar o índice da placa molar (a proporção entre o Comprimento da placa molar e Comprimento total da mandíbula) (Figura 1). Essa metodologia também auxilia a circundar a falta de escalas em muitas ilustrações inseridas nas descrições taxonômicas originais.

**Figura 1** - Similaridades na morfologia da cabeça e mandíbulas de térmitas liquenívoros. As setas apontam para região molar da mandíbula direita, detalhe para as cúspides molares. A) Mandíbula direita de *Constrictotermes rupestris* Constantino e Costa-Leonardo (1997). Tomada das medidas: CTM; Comprimento total da mandíbula, CPM; Comprimento da placa molar. B) Mandíbulas de *Grallatotermes grallator* (Gay 1971). C) Mandíbulas de *Constrictotermes cacaoensis* (Ensaf et al. 2002). D) Mandíbula de *Hospitalitermes blairi* (Chhotani 1997). E) Cabeça de soldado de *Grallatotermes grallatoriformis* (Chhotani 1997). F) Cabeça de soldado de *Constrictotermes cyphergaster* (Mathews 1977). G) Cabeça de soldado de *Hospitalitermes ataramensis* (Chhotani 1997). As ilustrações preservaram a proporção e escala originais, exceto a figura A, cujas proporções foram distorcidas para detalhar a metodologia de medição.



Fonte: Autor

## 2.1 Construção da filogenia para os térmitas liquenívoros

Atualmente a filogenia dos térmitas se encontra bem resolvida em níveis hierárquicos amplos, com a maior parte das relações insólitas concentradas ao nível

específico (BOURGUIGNON et al., 2014). Todavia, embora a árvore filogenética estimada por esses autores seja a mais robusta inferência para a história evolutiva desses insetos, ela não contém vários táxons contemplados pela nossa pergunta, especialmente o obscuro gênero *Grallatotermes*. Devido a essa falta, optamos por construir uma árvore filogenética contendo 46 caracteres morfológicos (Anexo I) da casta dos soldados e cinco caracteres biológicos em 37 taxas terminais (espécies) (Anexo II), de maneira similar ao proposto por Donovan et al. (2001). Para as espécies de térmitas com soldados que apresentam trimorfismo, somente os soldados intermediários foram incluídos no estudo. Já no caso dos que apresentam dimorfismo, optamos por incluir informações oriundas apenas dos soldados menores.

O grupo interno foi escolhido a partir da disponibilidade de literatura taxonômica detalhada e a existência de descrição das mandíbulas dos operários das espécies selecionadas (Anexo II). De maneira similar, os grupos externos foram escolhidos com base na existência das informações supracitadas e da diversidade termítica, selecionando-se *Rugitermes rugosus* (Hagen, 1853) (Kalotermitidae), um representante dos térmitas inferiores que apresenta características primitivas (i. e soldados com olhos rudimentares (KRISHNA, 1961), pronoto plano e largo (CONSTANTINO, 2002), e a inexistência de operários verdadeiros (CONSTANTINO, 1999)); *Cornitermes cumulans* e *Rhychotermes nasutissimus*, membros da subfamília Syntermitinae e *Microcerotermes strunckii* (Sörensen, 1884) (Termitinae), membros dos térmitas superiores (Termitidae) que apresentam sinapomorfias, a exemplo de sistema digestório retorcido (NOIROT, 2001), com pronoto em forma de sela turca (CONSTANTINO, 2002) e operários com sistema reprodutor atrofiado (NOIROT; PASTEELS, 1987). Como raiz da árvore, *a priori*, foi escolhido *Mastotermes darwiniensis* Froggatt, 1897, dada a posição conhecida desse táxon como sendo um grupo primitivo (BOURGUIGNON et al., 2014), com plesiomorfias conhecidas (DONOVAN et al., 2000), a exemplo de seu forrageio solitário ou em tandem (SILLAM-DUSSÈS et al., 2007), oviposição em ootecas (NALEPA; LENZ, 2000) e simbiose com *Blattobacterium* (LO; EGGLETON, 2011).

A construção da filogenia do grupo de estudo aqui testado foi realizada usando a linguagem de programação R versão 4.1, através do pacote *TreeSearch* (SMITH, 2018). Inicialmente estimou-se uma árvore filogenética usando o método

*Neighbour joining*. Essa árvore foi usada como ponto de partida para busca de uma topologia ideal usando o critério de otimização por parcimônia através do método “*ratchet*” (NIXON, 1999), com 250 interações e ponderação implícita dos valores dos caracteres (GOLOBOFF, 1993). Para cada interação foram aplicadas 50 bissecções e reconexões de árvores, com algoritmos tipo *RootedTBR*Swap para rearranjo com conservação da raiz (FELSENSTEIN, 2004). Após isso, a árvore ideal foi escolhida pelo critério de consenso estrito, cujo comprimento dos ramos foi estimado pelo método de Grafen (1989), usando o pacote *ape* (PARADIS; SCHLIEP, 2019) (Anexo III). A reconstrução da história da liquenivoria na filogenia do grupo foi realizada usando o pacote *phytools* (REVELL, 2012), através do modelo de simulação estocástica com 500 simulações. Para avaliar o efeito do sinal filogenético sobre o traço fenotípico testado (índice da placa molar), foi escolhido como critério o valor de  $\lambda$  de Pagel (PAGEL, 1999), que representa um parâmetro correlacional entre a covariação entre espécies e a covariação esperada sob movimento Browniano ( $\lambda \approx 1$  = a variação atribuída ao sinal filogenético não é diferente do que seria esperado ao acaso), seguido de teste de randomização.

A reconstrução de estado ancestral das características para variáveis contínuas foi feita através de um fenograma (ACKERLY, 2009), usando o pacote *phytools*. Nessa análise, a árvore filogenética é projetada em um espaço bi-dimensional, onde o eixo Y representa a variável contínua de interesse (índice da placa molar) e o eixo X representa uma virtualização do tempo evolutivo. Dessa forma, o posicionamento vertical de um nó indica o valor de índice da placa molar esperado para aquele táxon hipotético, enquanto o espaçamento entre os terminais indica a variação esperada sob movimento Browniano.

### **2.3 Análises estatísticas**

Bancos de dados contendo múltiplas espécies possuem algum grau de dependência embutida, devido à proximidade filogenética (FELSENSTEIN, 1985). Para testar a influência do hábito liquenívoro sobre o fenótipo mandibular dos operários, foi construído um modelo linear generalizado filogenético (*pgls*), usando os pacotes *nlme* versão 3.1 (PINHEIRO et al., 2021) e *ape* 5.5 (PARADIS; SCHLIEP, 2019). A árvore filogenética foi usada como fator de correção da variação e assumindo variação em movimento Browniano (variância evolutiva proporcional à variação fenotípica dos terminais). A escolha do modelo com fator aleatório, bem

como da variável resposta em proporção objetivaram controlar, respectivamente, a influência do sinal filogenético e do tamanho do corpo das espécies sob a interpretação dos resultados. A adequação do modelo foi averiguada *a posteriori* através da inspeção de resíduos e teste com relação a desvio significativo da normalidade usando o teste de Kolmogorov-Smirnov (com modificação de Lilliefors). Subsequentemente, o modelo foi testado através de Análise de Desvio (ANODEV) com teste F. As análises foram conduzidas usando a linguagem de programação R versão 4.1 (R CORE TEAM, 2021).

### 3 Resultados e discussão

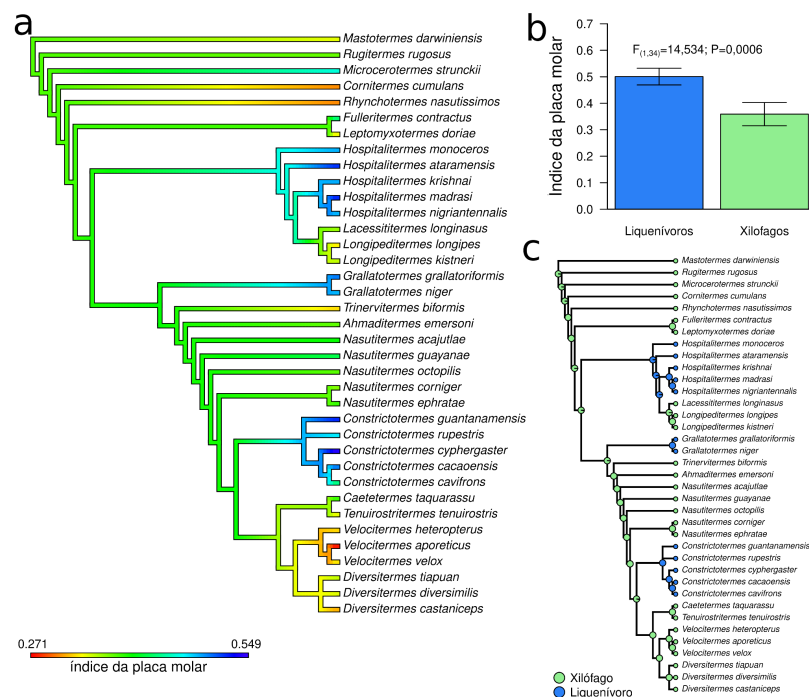
Dentre as 37 espécies de térmitas estudadas, 29% delas foram consideradas como consumidoras de líquens (Anexo II), incluindo aquelas com relatos de campo (KALSHOVEN, 1958), estudo com observações diretas (BARBOSA-SILVA et al., 2019) ou extrapolações de nicho (DONOVAN; EGGLETON; BIGNELL, 2001). Quanto ao grau de parentesco entre elas, o tamanho da placa molar dos seus operários aparenta estar diretamente ligado ao hábito liquenívoro ( $\lambda=0,83$ ;  $P=0.001$ ), ainda que esse caráter esteja fortemente marcado em alguns ramos específicos da evolução dos térmitas (Figura 2: A). Esse traço foi observado a partir da diferença significativa entre o tamanho da placa molar de térmitas que consomem líquen e aqueles que não o fazem ( $F_{(1,35)}=11,811$ ;  $P=0,001$ ) (Figura 2: B). Assim, de maneira geral, o consumo de líquens está associado ao aumento médio de 32% da placa molar (Figura 2: C).

A reconstrução do histórico do índice da placa molar indica que o estado ancestral dessa estrutura é de cerca de 0,38 (Figura 2: A; Figura 3), e passou por uma tendência a redução em alguns táxons (i. e *Rhynchotermes nasutissimus*, *Cornitermes cumulans* (Syntermitinae), *Velocitermes aoreticus* (Nasutitermitinae)). Por outro lado, os táxons que se especializaram no nicho liquenívoro passaram, unanimemente, por um processo de aumento da estrutura.

Embora o maior tamanho da placa molar seja o fenótipo mais marcante para os térmitas consumidores de líquens (Figura 2: A, C), ele não é a única estrutura que apresenta modificação notável se comparada a térmitas puramente xilófagos. O papo dos operários dessas espécies demonstra volume em destaque, ocupando grande parcela do espaço abdominal (ROISIN; PASTEELS, 1996; FONTES, 1998), caráter pouco mencionado na literatura. Por outro lado, já foi apontada a existência

de deflexão nas mandíbulas de operários das espécies de *Constrictotermes* (FONTES, 1998), característica que também pode estar associada ao hábito alimentar. Já para os soldados dos térmitas liquenívoros várias estruturas intraespecificamente similares são notáveis, destacando-se principalmente a presença de constrição atrás da inserção das antenas (Figura 1), a presença de olhos rudimentares (geralmente reduzidos a discretas manchas pálidas) (CHHOTANI, 1997) e a forte pigmentação (KALSHOVEN, 1958; MATHEWS, 1977). Enquanto os dois primeiros caracteres podem ser atribuídos ao grau de derivação dos táxons (BOURGUIGNON et al., 2017), o terceiro possivelmente está ligado ao hábito de forrageio a céu aberto.

**Figura 2** — (A) Topologia da filogenia de térmitas liquenívoros estudada. A coloração evidencia o tamanho da placa molar conforme a posição filogenética das espécies. Cores no espectro azul representam maiores índices de placa molar. (B) Comparação entre o tamanho médio do índice da placa molar de térmitas liquenívoros (azul) e térmitas que não consomem líquen (verde). As barras de incerteza representam o desvio padrão. (C) Reconstrução do histórico da liquenivoria na filogenia dos térmitas estudados. A presença desse hábito é denotada pela cor azul.



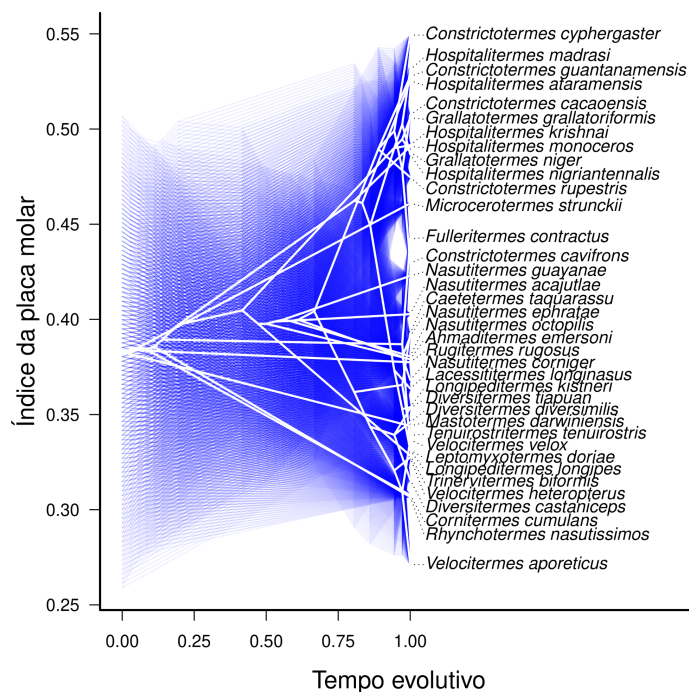
Fonte: Autor

Surpreendentemente, o aumento da placa molar parece ser uma adaptação comum não só aos térmitas liquenívoros, pois está presente também em outros insetos que consomem esse recurso, a exemplo de *Nilio brunneus* (Coleoptera: Tenebrionidae) (ALOQUIO; LOPES-ANDRADE, 2016), larvas de *Termessa*

*shepherdi* (Lepidoptera: Erebidae) (FERGUSON, 2018) e adultos de *Acrodictis* spp. (Orthoptera: Tettigonidae) (GANGWERE, 1965). A recorrência dessa modificação sugere que sua existência pode ser correlacionada ao consumo de líquens por invertebrados com aparelho bucal mastigador, demonstrando uma convergência evolutiva. Funcionalmente, é possível hipotetizar que a biomassa liquênica deva ser compactada antes da ingestão.

Alguns táxons termílicos asiáticos (*Lacessitermes* e *Longipeditermes*) apresentam um comportamento de forrageio muito similar ao padrão geral dos térmitas liquenívoros, formando extensivas trilhas a céu aberto (SYAUKANI, 2008; SYAUKANI et al., 2019). Tal similaridade levou a assumir-se a existência de liquenivoria em *Longipeditermes* (GRAY; DHANARAJAN, 1974). Todavia, a existência desse comportamento nesse grupo é improvável, pois, 1) os operários de *Longipeditermes* apresentam um índice de placa molar muito abaixo da média de térmitas liquenívoros ( $0,50 \pm 0,009$ ) (Figura 1: A); e 2) a placa molar dos operários das espécies desses gêneros possuem um entalhe (SYAUKANI, 2008; SYAUKANI et al., 2019), que é contrastante ao padrão liquenívoro (SYAUKANI; THOMPSON; YAMANE, 2011). Uma situação similar também é relatada para *Nasutitermes banksi*, em que uma colônia foi encontrada nidificando em rochas incrustadas com talos liquênicos e possivelmente se alimentando desse recurso (embora a inspeção do tubo digestivo dos espécimes não tenha evidenciado biomassa liquênica) (EGGLETON et al., 1999). A asseveração da detecção de biomassa liquênica a partir do conteúdo estomodeal deve ser realizada através de cromatografia de camadas finas (BARBOSA-SILVA et al., 2019). Além disso, é improvável que esse táxon realize liquenivoria dada as características morfológicas do grupo *Nasutitermes*, como a presença de placa molar e papo pequeno, pernas discretas e curtas, além de comportamento letárgico (CONSTANTINO, 1991).

**Figura 3** - Simulação contínua da evolução fenotípica de térmitas em função do hábito alimentar liquenívoro. A reconstrução do estado dos caracteres ancestrais se deu por probabilidade máxima. O grau de certeza dos estados de caracteres é demonstrado por meio da intensidade da coloração azul (95% intervalo de confiança).



Fonte: Autor

Considerando que clados como *Constrictotermes* - *Subulitermes* se separaram do ramo principal de *Nasutitermitinae* acerca de 23 milhões de anos atrás (Oligoceno), pouco tempo após a origem dessa subfamília (~29 milhões de anos atrás) (BOURGUIGNON et al., 2017), é possível que o ambiente onde ocorreu seu processo de especiação propiciou à ocupação desse nicho. Durante o Oligoceno (~33 milhões de anos atrás), o planeta passou por um resfriamento (BERGGREN; PROTHERO, 2014) e ao final desse período voltou a aquecer (PEKAR; DECONTO; HARWOOD, 2006) e, o processo de mudanças climáticas desse período foi crucial para a diversificação de várias linhagens de líquens (PAZ et al., 2011). Tal fato sugere que poss existir uma correlação com a diversificação de térmitas liquenívoros, de maneira similar existente entre a diversificação de insetos e angiospermas (GORELICK, 2001). Sob essa narrativa, a história natural de alguns grupos liquenívoros pode estar atrelada a um período da história onde a biomassa de líquens se apresentava em quantidade elegível para ser um recurso recorrente, como, por exemplo no cenário onde o nitrogênio disponível na dieta xilófaga era ainda menor (HIGASHI; ABE; BURNS, 1992). Nesse momento,

havendo menos matéria orgânica vegetal disponível, os líquens representaram uma fonte imediata de nitrogênio acessível.

#### **4 Conclusão**

Com base no que foi estudado, vimos que o comprimento da placa molar dos operários de térmitas nasutos está correlacionado à presença de líquen em sua dieta. A análise feita através de dados presentes nas descrições taxonômicas mostraram que operários de espécies termíticas liquenívoras possuem placas molares 39% maiores.

Além das mandíbulas, sugere-se que a hipertrofia do papo dos operários que consomem líquen também pode ser uma correlação válida. Todavia, apesar de o presente estudo ter se baseado apenas em dados retirados da literatura, e sabendo-se que o detalhamento sobre morfologia interna dos térmitas da casta operária não está presente na maior parte dos estudos, indica-se que, nos tempos atuais, o valor sistemático da anatomia interna seja indiscutivelmente superior ao externo (ROCHA et al., 2019).

Do ponto de vista evolutivo, a topologia estimada no presente estudo está de acordo com a filogenia mais atual dos térmitas (BOURGUIGNON et al., 2017), e propõe algum grau de convergência evolutiva entre os térmitas liquenívoros, o que pode estar associado ao longo tempo de separação entre os ramos orientais e ocidentais dessa guilda. Todavia, destacamos que a filogenia dos termitídeos, embora bem resolvida entre as taxas elevadas, ainda possui muitos pontos de relação obscura. Dessa forma, as conclusões até aqui obtidas podem futuramente serem reforçadas por novas análises e entendimentos da filogenia dos térmitas. cadê as refs?



## Artigo 2 - Capítulo II - A sensibilidade dos termitófilos à qualidade alimentar do hospedeiro

Igor Eloi<sup>1</sup>

Kézia Gomes Ribeiro<sup>2</sup>

Maria Avany Bezerra-Gusmão<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Estadual da Paraíba, PB. Brasil

<sup>2</sup> Departamento de Biologia, Centro de Ciências e da Saúde, Universidade Estadual da Paraíba, PB. Brasil

**Resumo** - Os térmitas (Blattodea: Termitoidae) participam de interações com várias outras espécies de organismos. Muitos dos invertebrados termitófilos (associados aos térmitas) participam de interações diretas com seus hospedeiros, a exemplo dos besouros Corotocini (Staphylinidae: Aleocharinae). Esses insetos são alimentados pelos operários da colônia hospedeira a partir de trofalaxia estomodeal. O sistema térmita-termitófilo melhor conhecido ocorre entre *Constrictotermes cyphergaster* (Nasutitermitinae) e *Corotoca* spp (Corotocina), cuja ecologia alimentar dentro desta relação é majoritariamente desconhecida. No presente estudo, avaliamos o efeito da qualidade de alimento consumido pelos operários da colônia hospedeira sobre a sobrevivência de termitófilos. Testamos a hipótese de que recursos distintos afetam a sobrevivência dos besouros. Especificamente, foi esperado que o recurso alimentar líquen reduza a sobrevivência dos besouros. Em adição, quantificamos a frequência de encontros trofaláxicos em função dos tratamentos propostos. Como resultado, foi observado que besouros alimentados por térmitas que consumiram biomassa líquênica sobrevivem por menos tempo do que o grupo controle. As análises também mostraram que ocorre maior frequência de trofalaxia entre besouro e térmitas após a alimentação do hospedeiro. Tal resultado pode ser interpretado como um resultado dos processos fisiológicos dos besouros ou uma manifestação de capacidade perceptiva. Sob esses resultados, é possível levantar a hipótese de que os termitófilos *Corotoca* podem usar tais pistas como um indicador das atividades da colônia, como a realização de forrageamento, momento em que os termitófilos realizam larviposição.

**Palavra-chaves** - térmitas, líquens, termitófilos, ecologia alimentar

## 1 Introdução

Os chamados superorganismos são representados por insetos sociais que formam sistemas familiares enclausurados em construções de arquitetura variada (WILSON, 1971), cujos membros atuam analogamente a células de um único organismo (EMERSON, 1939). Esses insetos representam um dos pilares da manutenção dos ecossistemas tropicais, em que o somatório da biomassa dos principais insetos sociais como térmitas (Blattodea: Termitoidae) e formigas (Hymenoptera: Formicidae) é 200% maior que a biomassa de humanos (TUMA; EGGLETON; FAYLE, 2020).

As construções dos térmitas, os ninhos, abrigam suas colônias e são compostas pela junção de saliva, fezes, solo e material regurgitado, representando um elemento fundamental na evolução desse grupo (RUXTON et al., 2014). A manutenção dessas construções é realizada pelos operários (TRANIELLO; ROSENGAUS, 1997) e, sua função primária é atuar como uma primeira linha de defesa passiva dessas colônias (NOIROT; DARLINGTON, 2000), assessorando a defesa individual, realizada pelos soldados e operários (PRESTWICH, 2003). A estabilidade da vida colonial nos ninhos, com proteção e recursos alimentares armazenados para seus indivíduos, atrai organismos invasores (PARMENTIER, 2019). De maneira geral, os invasores associados aos ninhos são conhecidos como termitófilos, com alguns coabitando os ninhos de forma facultativa e outros de maneira obrigatória (CRISTALDO et al., 2012), muitas vezes recebendo alimento dos operários (GRASSÉ, 1997).

O principal recurso alimentar explorado pelos térmitas é a biomassa vegetal e seu consumo constitui um gradiente que varia desde vegetais vivos a partículas orgânicas aprisionadas no solo (BIGNELL; EGGLETON, 2000). Essencialmente, a dieta xilófaga é pobre em nitrogênio disponível para incremento à biomassa dos térmitas (HIGASHI; ABE; BURNS, 1992), e essa pressão seletiva contribuiu para o surgimento de adaptações e estratégias para aquisição desse elemento, como co-evoluir com simbioses capazes de fixar o nitrogênio (YAMADA et al., 2006) e a diversificação da dieta (MIURA; MATSUMOTO, 1997). Em especial, os térmitas superiores, exploram não só biomassa vegetal mas também carcaças de animais, fungos e líquens (MIURA; MATSUMOTO, 1997; LIMA; COSTA-LEONARDO, 2007). A distribuição do alimento coletado pelos operários desses insetos durante a

atividade de forrageio aos demais membros da colônia ocorre por trofalaxia estomodeal, uma permuta alimentar que ocorre boca-a-boca. Esse comportamento alimentar é um fator importante na manutenção dos níveis de nutrição colonial dos insetos eussociais (FUJIOKA; OKADA, 2019), visto que as redes de trocas trofaláxicas garantem repartição nutricional a todos os membros da colônia, independentemente do tamanho do grupo (BLES; DENEUBOURG; NICOLIS, 2018).

O térmita Neotropical *Constrictotermes cyphergaster* (Silvestri, 1901), construtor de ninhos conspícuos arbóreos em regiões de mata seca espaçada, especialmente em áreas de Cerrado e Caatinga (SCHMIDT, 2007), engajam-se em forrageiros a céu-aberto, formando extensas trilhas durante o período noturno (MOURA et al., 2006b), apresentando como itens alimentar a madeira e os líquens (MOURA et al., 2006b; BARBOSA-SILVA et al., 2019). Em seus ninhos, é comum encontrar uma lista de coabitantes facultativos e/ou obrigatórios, como é o caso dos besouros termitófilos fisogástricos Staphylinidae (CUNHA; BRANDÃO, 2001), uma associação termitófila bem conhecida e recorrente (CAI et al., 2017). Nas suas construções estão presentes até dois gêneros de termitófilos dessa família, *Corotoca* Schiødte e *Spirachtha* Schiødte (Corotocini), cuja probabilidade de encontro varia conforme o tamanho do ninho hospedeiro (CRISTALDO et al., 2012). Sabendo-se, entretanto, que a densidade populacional desses besouros nos ninhos-habitat localizados no Cariri paraibano pode variar de zero a 67 espécimes (ELOI, LUNA & BEZERRA-GUSMÃO, não publicado).

Os besouros *Corotoca* apresentam denticção reduzida e fusão do mentum ao submentum (ZILBERMAN, 2020), adaptações que indicam a incapacidade de se alimentar de outra forma que não através de doações trofaláxicas proporcionadas pelo hospedeiro (SEEVERS, 1957). Essa relação de desvio alimentar sugere que a sobrevivência dos termitófilos pode sofrer influência direta da qualidade do recurso alimentar explorada pelo hospedeiro. Nessa narrativa, se destaca os líquens consumidos por *C. cyphergaster* (BARBOSA-SILVA et al., 2019) que são reconhecidos por possuir substâncias que atuam como anti-herbívoras, um recurso de baixa palatabilidade que produz e armazena tais substâncias (HONDA; VILEGAS, 1999; GAUSLAA, 2005). Essas substâncias são sequestradas por algumas espécies e usadas em sua própria defesa, conforme visto para mariposas Arctiidae (HESBACHER et al., 1995). Em contrapartida, outras espécies se

aproveitam de maneira menos sofisticada delas, recorrendo assim ao próprio talo líquênico em sua defesa, como os gorgulhos do gênero *Gymnopholus* que cultivam líquen em seu hélitro (GRESSITT; SEDLACEK, 1970).

Nos insetos, a eliminação de substâncias nocivas presentes no alimento é realizada principalmente pelos túbulos de malpighi (KAPOOR et al., 2021), órgão que não está presente nos besouros *Corotoca* (PISNO et al., 2019), fato que intriga o produto final da digestão desses besouros. Logo, a consequência direta do alimento recebido por *Corotoca* spp sobre a sua sobrevivência permanece desconhecida. Nesse sentido, nós testamos a hipótese de que a sobrevivência de termitófilos *Corotoca* spp é influenciada diretamente pela qualidade do recurso alimentar consumido pelos operários de seu hospedeiro *C. cyphergaster*. Esperávamos que ao receber alimento de térmitas que ingeriram líquens, os besouros sobreviveriam por menos tempo.

## 2 Metodologia

### 2.1 Área de coleta e aquisição de material biológico

Todo o material biológico usado neste estudo foi coletado no Sítio Brejinho (-7°43'S/-36°18'O), município de Barra de São Miguel, inserido na bacia do Rio Paraíba em sua porção do Cariri paraibano. A área de 8 ha trata-se de uma propriedade particular e todas as coletas foram realizadas com a permissão e acompanhamento dos proprietários. Conforme a classificação de Köppen, o clima dessa região se enquadra no tipo *Bsh* (estepe árida com clima quente e seco) (KOTTEK et al., 2006), com precipitação anual estimada para 440 mm e temperatura média anual de 26 °C (ALVES; DE AZEVEDO; COSTA DOS SANTOS, 2017). A vegetação local é predominantemente arbustiva, apresentando em sua paisagem manchas com a presença de *Prosopis juliflora* (Sw) (algaroba) para extração de lenha. Além disso, entre os vegetais nativos encontramos indivíduos de *Aspidosperma pyrifolium* (pereiro), *Cenostigma pyramidalis* (catingueira), *Croton* sp (marmeleiro), *Tacinga* sp (palmatória), *Acacia* sp (jurema) e *Spondias tuberosa* (umbuzeiro).

Nessa área, os ninhos de *C. cyphergaster* possuem três espécies de estafilinídeos termitófilos: os fisogástricos *C. fontesi* Zilberman, *C. melantho* Schiødte (Corotocini) e o limulóide *Termitocola silvestri* (Wasmann) (Termitonannini). O volume dos ninhos de *C. cyphergaster* apresenta-se como um

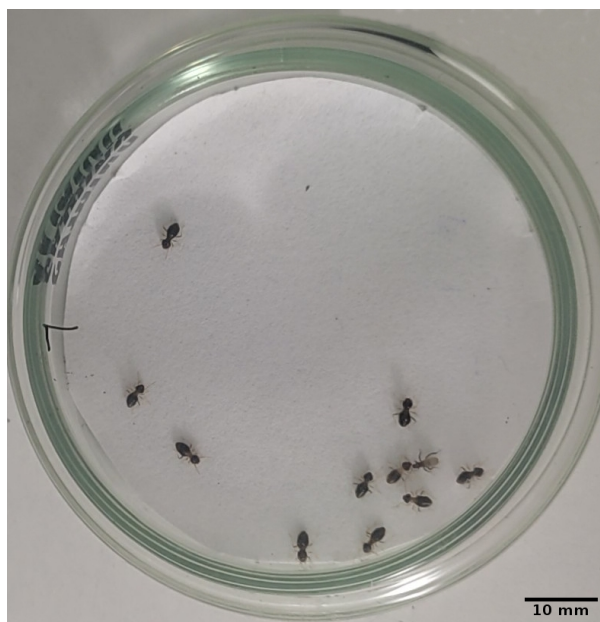
bom preditor para a presença de termitófilos (CRISTALDO et al., 2012), especialmente para os besouros *Corotoca* sp, registrados com boa probabilidade de encontro em ninhos com volume superior a 2,2 litros. Este critério foi adotado, e o volume dos ninhos foi medido *in loco*, usando o Princípio de Cavalieri, quando todas as estruturas (ninho) foram visualmente divididas de cima a baixo, em parcelas que se aproximam a um formato geométrico conhecido. Em seguida, foi aplicada a fórmula de calota esférica para as extremidades superior e inferior, e a fórmula volumétrica de um cilindro às porções medianas. O volume da estrutura completa é tomado como o somatório do volume das parcelas. Esse método provém medidas mais realistas do que o tradicional método de aproximação do formato do ninho a um objeto geométrico de volume conhecido (BRASIL; GUIMARÃES-BRASIL; HRNCIR, 2020). Nas regiões de Caatinga arbustiva, os ninhos arbóreos de *C. cyphergaster* são comumente permeados por galhos e ramos do vegetal suporte e, nesses casos, o volume dos ninhos foi corrigido através da subtração do volume dos suportes (medidos usando a fórmula de volume para cilindros) que atravessam os. Um total de dez ninhos foram coletados para a condução deste estudo. Todos os ninhos foram transportados para o laboratório e mantidos sob condições ambiente. O intervalo de tempo entre a coleta e a montagem dos bioensaios foi de no máximo seis horas.

## 2.2 Bioensaios

Todos os insetos foram mantidos dentro de seus respectivos ninhos antes do bioensaio. Para realização do experimento, optou-se por um desenho fortemente artificializado em laboratório, que embora representem simplificações consideráveis do ambiente natural, permitem observações diretas com maior grau de precisão (MARTIN; BATESON, 2007). Os operários de *C. cyphergaster* foram removidos do ninho (37) e acondicionados em placas de Petri contendo uma oferta de recurso alimentar (talo líquênico (n=33), madeira (*Aspidosperma pyrifolium*) (n=16) e papel (n=21)). Os talos líquênicos foram servidos em forma de retângulos com cerca de 2 cm de comprimento e embalados em papel alumínio para manter apenas a superfície de interesse exposta. Os insetos foram mantidos por 48h em contato com o alimento, em temperatura entre 24-26 °C e em ausência de luminosidade. Nesse mesmo período, os besouros permaneceram no ninho, visto que sua remoção prévia resultou na mortalidade precoce desses insetos.

Após o fim do período de ingestão dos recursos, 10 operários foram casualmente selecionados para compor os bioensaios de sobrevivência do besouro, utilizando os tratamentos “Líquên”, “Madeira” e “Papel”. As arenas consistiram em placas de Petri ( $\varnothing=7$  cm) forradas com papel filtro quantitativo e, embora esse substrato possa ser consumido pelos operários, observamos que em sua ausência, os besouros não são capazes de se movimentar livremente, sendo portanto um fato adicional de estresse. Sequencialmente à montagem dos bioensaios, um besouro, coletado diretamente do ninho, foi adicionado a cada réplica dos tratamentos (Figura 1). Em adição, foi incluído um tratamento controle: (C+) (N=37), formado por um besouro e 10 operários coletados do ninho, estando pelo menos a 48h sem forrageio.

**Figura 1** - Imagem ilustrativa do bioensaio de sobrevivência do besouro *Corotoca* após alimentação de *Constrictotermes cyphergaster* com talo liquênico de *Pertusaria* sp e papel filtro. Os bioensaios de alimentação e sobrevivência foram conduzidos em placas de Petri de tamanho similar ( $\varnothing=7$  cm), ofertando-se os recursos de forma isolada. Durante o período de alimentação dos térmitas com o recurso líquen, as arenas não foram forradas com papel filtro na superfície interna.



Fonte: Autor

No ambiente de Cariri paraibano, os ninhos de *C. cyphergaster* abrigam uma quantidade de besouros *Corotoca* muito variável, em média 19.1 ( $\pm 13$  desvio padrão) besouros por ninho (ELOI, LUNA e BEZERRA-GUSMÃO, não publicado). Por esta razão, o bioensaio foi montado usando desenho desbalanceado, com tamanho amostral subordinado ao tamanho populacional dos termitófilos presentes nos ninhos coletados.

Os bioensaios foram observados periodicamente em intervalos de uma hora até que o besouro estivesse morto. Os organismos tiveram sua sobrevivência censurada em casos onde houve a permanência de indivíduos vivos em apenas um tratamento. Todo o experimento foi mantido em isolamento, e as arenas foram manipuladas apenas durante as observações para a remoção de indivíduos mortos.

### **2.3 Análise de frequência trofaláxica**

Durante os bioensaios de sobrevivência, 51 réplicas do total de besouros analisados foram escolhidas ao acaso e filmadas sob luz fria (LED) refletida para reduzir os possíveis impactos da iluminação sobre o comportamento dos insetos. A metodologia adotada para esse experimento foi a técnica de organismo focal, onde o observador foca em um único organismo por um dado período (ALTMANN, 1974).

Devido à falta de diferença estatística entre os tratamentos Madeira e Papel, optamos por usar apenas o tratamento Papel nesse bioensaio. Para essa análise, nós consideramos que um encontro trofaláxico é representado por um acoplamento entre os aparelhos bucais de térmita e besouro (Figura 1) por no mínimo um segundo. O comportamento dos besouros foi analisado através de vídeos de cinco minutos em ângulo ortogonal. A análise dos vídeos se deu através do software BORIS (*Behavioral Observation Research Interactive Software*), versão 7.12.2 (FRIARD; GAMBÀ, 2016), em que o número de encontros trofaláxicos foi quantificado.

### **2.4 Análises estatísticas**

Para analisar a influência da dieta dos hospedeiros, variável de efeito fixo, sobre o tempo de sobrevivência dos besouros *C. fontesi* e *C. melantho*, foram construídos modelos de sobrevivência censurada sob distribuição de erros de Weibull (PINDER; WIENER; SMITH, 1978). As análises foram realizadas usando o pacote *survival* (THERNEAU; GRAMBSCH, 2000) da linguagem de programação R versão 4.1 (R CORE TEAM, 2021). Modelos de Sobrevivência de Weibull estimam um parâmetro ( $\alpha$ ) que determina o formato das curvas de sobrevivência: se  $\alpha < 1$ , a probabilidade de mortalidade reduz conforme o tempo passa (Curvas tipo III); por outro lado, um  $\alpha > 1$  indica que a probabilidade de sobrevivência decai nos instantes finais do bioensaio (Curvas tipo I). De maneira intuitiva, um  $\alpha \approx 1$  indica que a probabilidade de sobrevivência permanece constante conforme o tempo do bioensaio (Curvas Tipo II).

O modelo completo considerou os tratamentos e a espécie dos besouros como fatores fixos, todavia o Madeira foi desconsiderado durante simplificação do modelo ( $\chi^2=1,786$ ;  $P=0,409$ ). Para controlar a dependência espacial e temporal entre besouros oriundos das mesmas colônias, as de mesma origem foram adicionadas ao modelo como fator correlacional. O modelo foi comparado a um modelo nulo e posteriormente testado usando análise de desvio (ANODEV) com teste  $\chi^2$  de Wald. Para comparar a sobrevivência dos besouros sob tratamentos de alimentação ao grupo controle (C+) foi realizado análise de contraste a posteriori, através do pacote *emmeans* (LENTH, 2021).

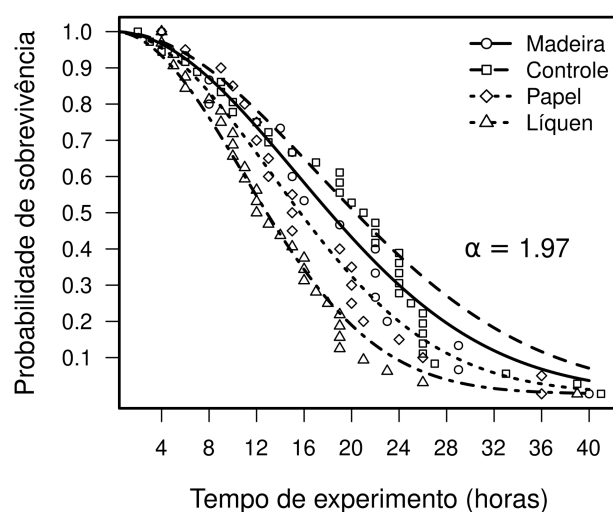
Para analisar a frequência de trofalaxia entre hospedeiro e termitófilo, consideramos que cada encontro representa um evento independente (ALTMANN, 1974). A quantidade de eventos observados foi analisada em função do recurso alimentar oferecido aos térmitas através da construção de um modelo linear generalizado misto, usando o pacote *lme4* (BATES et al., 2015). O modelo assumiu a distribuição de Poisson, seguido de inspeção de resíduos para avaliar a adequação do modelo. As colônias foram adicionadas ao modelo como fator aleatório para controlar a dependência entre os espécimes. A influência da variável explicativa fixa, os tratamentos, foi testada usando ANODEV com teste  $\chi^2$  de Wald. Comparações entre as médias marginais dos tratamentos foi realizada através de contrastes *a posteriori*, usando o pacote *emmeans* (LENTH, *op. cit.*).

### 3 Resultados e discussão

Foi analisada a sobrevivência de um total de 107 espécimes de besouros *Corotoca* spp, provenientes de 10 colônias de *C. cyphergaster*, com volumes variando entre 17,6 e 44,7 litros. Os besouros apresentaram uma sobrevivência mediana de 17 ( $\pm 8,9$  desvio padrão) horas, variando em extremos de duas a 41hs. As curvas de sobrevivência indicaram morte acelerada nos estágios finais do experimento ( $\alpha=1,979$ ; curva tipo I) (Figura 2), observando-se diferença significativa entre a sobrevivência dos besouros conforme os tratamentos ( $\chi^2_{(3)}=697,680$ ;  $P=0,0052$ ). Como esperado, a maior média de sobrevivência foi observada para o tratamento Controle (24 horas), enquanto a menor ocorreu entre os besouros do tratamento Líquen (15 horas), diferindo significativamente do Controle (Tabela 1).



**Figura 2** — Sobrevivência de besouros *Corotoca* spp em função da qualidade do recurso alimentar ofertado pelos operários de *Constrictotermes cyphergaster*. O ponto de interseção entre a linha tracejada que corta o eixo Y em “0.5” representa o valor de sobrevivência média (horas) no eixo X. O parâmetro  $\alpha$  representa o formato da curva,  $\alpha > 1$  indica probabilidade de sobrevivência decrescente consoante o tempo (Curvas tipo I).



Fonte: Autor

**Tabela 1** — Constraste entre a sobrevivência de besouros *Corotoca* em sob tratamentos com recurso alimentar do hospedeiro *Constrictotermes cyphergaster* e Controle. A taxa de significância assumida foi de 0,05.

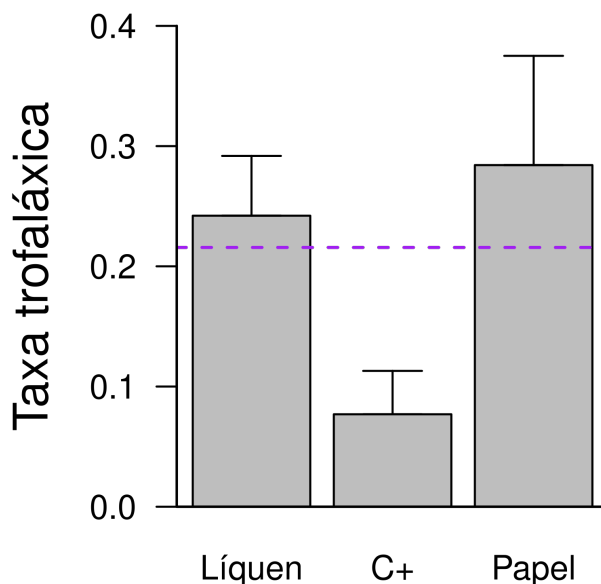
Recurso alimentar hospedeiro x besouro	T valor	P valor
Líquén / Controle	-6,961	<0,0001
Papel / Controle	-1,820	0,178
Madeira / Controle	-0,738	0,776

Esse resultado sugere que dentre os tratamentos avaliados, os líquens são os menos favoráveis à sobrevivência dos termitófilos. O ensaio contendo papel como recurso alimentar demonstrou melhor tempo de sobrevivência, a ponto de não se diferenciar significativamente do Controle (Tabela 1), situação similar ao observado para o tratamento Madeira. Esse fato pode ser atribuído à história evolutiva dos

besouros, que podem ter desenvolvido sintonia com o nicho dos hospedeiros ou à natureza do que de fato é transferido durante os encontros boca-a-boca.

O número de encontros trofaláxicos entre os térmitas e os besouros diferiu significativamente em função dos tratamentos ( $\chi^2_{(2)}=7,487$ ;  $P=0,02$ ) (Figura 3), sugerindo que a alimentação ou o período desde a última refeição dos operários possui algum efeito sobre este comportamento. A menor frequência de encontro trofaláxico ocorreu em bioensaios do tratamento Controle ( $0,07 \pm 0,03$ ), embora esse tratamento tenha proporcionado aos besouros o maior tempo de sobrevivência média (Tabela 1). Tanto o tratamento Líquen ( $Z=2,424$ ;  $P=0,029$ ) quanto Papel ( $Z=2,720$ ;  $P=0,012$ ) resultaram em maior número de encontros trofaláxicos do que o Controle. Propõem-se então que a cada encontro, os termitófilos foram capazes de obter mais nutrição, resultando na diminuição da necessidade de encontros, um *trade-off* comum em besouros (OBERMAIER; ZWÖLFER, 1999) e também no aumento da sobrevivência.

**Figura 3** — Taxa (n/5 min.) de encontros trofaláxicos (média + erro padrão) entre besouros *Corotoca* e operários hospedeiros em função dos tratamentos. A linha tracejada em roxo indica a média geral.



Fonte: Autor

A associação entre térmitas e besouros Aleocharinae se estende, pelo menos, desde o início do Cretáceo superior (~99 milhões de anos atrás) (CAI et al., 2017). Se a narrativa de que os termitófilos acompanham a distribuição dos seus hospedeiros for universal (JACOBSON; KISTNER; PASTEELS, 1986), podemos

inferir que a relação entre as linhagens *Corotoca* e *Constrictotermes* possui cerca de 29 milhões de anos (BOURGUIGNON et al., 2017). Assim, durante o processo coevolutivo dessas duas linhagens, os termitófilos podem ter se adaptado para obter nutrição a partir de todos os recursos explorados pelo hospedeiro. Por outro lado, estafilinídeos termitófilos comumente apresentam as peças bucais reduzidas (SEEVERS, 1957; JACOBSON; KISTNER; PASTEELS, 1986; PARKER et al., 2018), o que pode ser creditado a uma correlação com a simplificação da dieta. Esse caráter seria representado pela transição de uma dieta predatória para uma dieta via trofalaxia, que é tida como uma provável rota evolutiva entre os termitófilos Aleocharinae (KANAOKA; ELDREDGE; MARUYAMA, 2016). Nesta segunda narrativa, a substância nutritiva pode não ser alimento em sua forma crua, mas sim como nutrientes simples, dissolvidos na saliva dos operários. Essa hipótese é também suportada pela redução extrema do sistema digestório em *Corotoca* (PISNO et al., 2019; ZILBERMAN et al., 2019), indicando que esses besouros podem ser incapazes de lidar com moléculas complexas. Em paralelo, os soldados de algumas espécies de térmitas alimentam-se apenas de saliva dos operários, e de maneira similar aos termitófilos, apresentam redução do sistema digestivo (SCHEFFRAHN et al., 2017).

As observações sobre a frequência de trofalaxia mostraram que a ingestão tanto de líquen quanto de papel pelos operários resultaram em frequências similares desse ato ( $P > 0,05$ ) (Figura 3). Além disso, a partir da doação desses recursos, se verificou tempo de sobrevivências similares (Tabela 1), sugerindo que em ambos os casos os termitófilos podem não ter obtido nutrição suficiente a cada encontro, necessitando haver trofalaxia do recurso gota a gota em função da modificação de seu tubo digestório. Entretanto, uma possível explicação alternativa se apoia no comportamento dos besouros *Corotoca* que geralmente deixam o ninho para larvipositar (ZILBERMAN et al., 2019; MOREIRA et al., 2019) durante os eventos de forrageio de *C. cyphergaster* durante o período noturno e varia em intensidade ao longo do processo (MOURA et al., 2006a). O número de trofalaxia maior a partir da ingestão de recurso pode, portanto, estar relacionado à percepção pelos termitófilos de que os hospedeiros foram alimentados há pouco tempo. Essa condição indica que os termitófilos são capazes de detectar que o hospedeiro se alimentou recentemente, mas possivelmente incapazes de distinguir qual recurso foi explorado

pelos operários. Sob essa narrativa, os encontros trofaláxicos podem representar uma pista para o momento apropriado em que as fêmeas deixam o ninho para larvipositar. Esta hipótese encontra suporte no fato de que a percepção química tem sido relatada como um mecanismo bastante apurado entre termitófilos, cujos indivíduos têm capacidade de encontrar uns aos outros em meio aos térmitas (CASTIBLANCO et al., 2021), usar mecanismos de integração química que se aproximam daqueles dos hospedeiros (ROSA et al., 2018), bem como perceber as trilhas químicas de seus hospedeiros (HOWARD, 1976).

#### **4 Conclusão**

Nosso estudo registrou que a sobrevivência dos termitófilos *Corotoca* ssp não aparentam ser diretamente afetados pela presença de material celulolítico na dieta hospedeira (madeira ou papel), mas significativamente prejudicados quando alimentados por operários que consumiram apenas líquens. Tal fato associado a traços da biologia alimentar dos termitófilos sugere que esses besouros possivelmente recebem alimento processado, como saliva.

Apesar de termos observado sobrevivência reduzida frente à presença de líquens na dieta dos hospedeiros, este resultado não implica em correlação adaptativa. Para testar esta hipótese seria necessário comparar a quantidade de biomassa líquênica ingerida por grupos de operários em contato com termitófilos e compará-la à quantidade consumida por grupos contrastantes. Não obstante, um indicador indireto dessa hipótese pode ser obtido quantificando a frequência de encontros de trofalaxia em função do alimento provido ao hospedeiro, sob a previsão de que, caso os líquens sejam uma contra-adaptação, menos trofalaxias devem ser observadas.

Entretanto, se testemunhou aumento proporcional equivalente na frequência de trofalaxia em tratamentos contendo recursos alimentares. Esse dado pode ser interpretado como uma disjunção na qualidade nutritiva de cada evento trofaláxico, seja por qualidade alimentar ou por capacidade química de os termitófilos perceberem que seus doadores foram recém alimentados, fator que pode ser diretamente ligado a seu comportamento durante eventos de forrageamento.

## REFERÊNCIAS

- ACKERLY, D. Conservatism and diversification of plant functional traits: Evolutionary rates versus phylogenetic signal. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 106, n. Supplement 2, p. 19699–19706, 2009.
- ALMEIDA, C. S. et al. Combined foraging strategies and soldier behaviour in *Nasutitermes aff. coxipoensis* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae). **Behavioural processes**, v. 126, p. 76–81, 2016.
- ALOQUIO, S.; LOPES-ANDRADE, C. Redescription of immature stages and adults of *Nilio (Nilio) brunneus* (Coleoptera: Tenebrionidae: Nilioninae). **Zoologia (Curitiba)**, v. 33, n. 2, 2016.
- ALTMANN, J. Observational Study of Behavior: Sampling Methods. **Behaviour**, v. 49, n. 3/4, p. 227–267, 1974.
- AMINA, P. et al. New records of Termite species from Kerala (Isoptera: Termitidae). **Journal of Threatened Taxa**, v. 8, n. 11, p. 9334–9338, 2016.
- BARBOSA-SILVA, A. M. et al. Richness of Lichens Consumed by *Constrictotermes cyphergaster* in the Semi-arid Region of Brazil. **Sociobiology**, v. 66, n. 1, p. 154–160, 2019.
- BATES, D. et al. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. **Journal of Statistical Software**, v. 67, n. 1, p. 1–48, 2015.
- BERGGREN, W. A.; PROTHERO, D. R. Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution: an overview. Em: PROTHERO, D. R.; BERGGREN, W. A. (Eds.). . **Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution**. New Jersey: Princeton University Press, 2014. p. 1–28.
- BIGNELL, D.; EGGLETON, P. Termites in ecosystems. Em: ABE, T.; BIGNELL, D.; HIGASHI, M. (Eds.). . **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic Publisher, 2000. p. 363–388.
- BLES, O.; DENEUBOURG, J.-L.; NICOLIS, S. C. Food dissemination in ants: robustness of the trophallactic network against resource quality. **Journal of Experimental Biology**, v. 221, n. 24, 2018.
- BLOMBERG, S. P.; GARLAND, T. Tempo and mode in evolution: phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 15, n. 6, p. 899–910, 2002.
- BOCH, S.; FISCHER, M.; PRATI, D. To eat or not to eat—relationship of lichen herbivory by snails with secondary compounds and field frequency of lichens. **Journal of Plant Ecology**, v. 8, n. 6, p. 642–650, 2015.
- BOURGUIGNON, T. et al. The evolutionary history of termites as inferred from 66 mitochondrial genomes. **Molecular Biology and Evolution**, v. 32, n. 2, p. 406–421, 2014.
- BOURGUIGNON, T. et al. Mitochondrial Phylogenomics Resolves the Global Spread

of Higher Termites, Ecosystem Engineers of the Tropics. **Molecular Biology and Evolution**, v. 34, n. 3, p. 589–597, 2017.

BRASIL, D. F.; GUIMARÃES-BRASIL, M. O.; HRNCIR, M. Which is the best field method for assessing volume and surface area of arboreal termite nests? **Insectes Sociaux**, v. 67, n. 3, p. 399–410, 2020.

CAI, C. et al. Early Evolution of Specialized Termitophily in Cretaceous Rove Beetles. **Current Biology**, v. 27, n. 8, p. 1229–1235, 2017.

CASTIBLANCO, J. et al. Mate finding in a mimetic termitophile amidst its host termites. **Ethology**, v. n/a, n. n/a, 2021.

CHHOTANI, O. B. **The Fauna of India and the Adjacent Countries. Isoptera (Termites): (Family Termitidae)**. Calcutta: Zoological Survey of India, 1997. v. 2

CHOUVENC, T. et al. Termite evolution: mutualistic associations, key innovations, and the rise of Termitidae. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 78, n. 6, p. 2749–2769, 1 mar. 2021.

CLEMENTE, L. O. et al. The role of mandible morphology in termite inquilinism. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 169, n. 12, p. 1103–1112, 2021.

CONSTANTINO, R. Termites (Insecta, Isoptera) from the lower Japurá River, Amazonas State, Brazil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi Série Zoologia**, v. 7, n. 2, p. 189–224, 1991.

CONSTANTINO, R. Chave ilustrada para a identificação dos gêneros de cupins (Insecta: Isoptera) que ocorrem no Brasil. **Papéis Avulsos De Zoologia**, v. 40, n. 25, p. 387–448, 1999.

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

CONSTANTINO, R. **Termite Database**. Disponível em: <<http://termitologia.net>>.

CONSTANTINO, R.; COSTA-LEONARDO, A. M. A new species of *Constrictotermes* from Central Brazil with notes on the mandibular glands of workers (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v. 30, n. 2, p. 213–223, 1997.

CRISTALDO, P. et al. Termitarium volume as a determinant of invasion by obligatory termitophiles and inquilines in the nests of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae). **Insectes sociaux**, v. 59, n. 4, p. 541–548, 2012.

CUNHA, H. F. DA; BRANDÃO, D. Invertebrates associated with the neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v. 37, n. 3, p. 593–600, 2001.

DONOVAN, S. E. et al. Morphological phylogenetics of termites (Isoptera). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 70, n. 3, p. 467–513, 2000.

DONOVAN, S.; EGGLETON, P.; BIGNELL, D. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. **Ecological Entomology**, v. 26, n. 4, p. 356–366, 2001.

- EGGLETON, P. et al. A checklist of termites (Isoptera) from Kaieteur National Park, Guyana. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 101, n. 3, p. 687–689, jul. 1999.
- EGGLETON, P.; BECCALONI, G.; INWARD, D. Response to Lo et al. **Biology Letters**, v. 3, n. 5, p. 564–565, 2007.
- EGGLETON, P.; TAYASU, I. Feeding groups, lifestyles and the global ecology of termites. **Ecological Research**, v. 16, n. 5, p. 941–960, 2001.
- ENGEL, M. S. Termite Evolution: A Primal Knock on Wood or a Hearty Mouthful of Dirt. **Current Biology**, v. 29, n. 21, p. R1126–R1129, 2019.
- ENSAF, A.; NEL, A.; BETSCH, J.-M. *Constrictotermes cacaoensis* n. sp., nouvelle espèce de termite et *Constrictotermes cavifrons* (Holmgren, 1910), espèce nouvelle pour la Guyane française (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). **Bulletin de la Société entomologique de France**, v. 107, n. 1, p. 57–59, 2002.
- FELSENSTEIN, J. Phylogenies and the Comparative Method. **The American Naturalist**, v. 125, n. 1, p. 1–15, 1985.
- FELSENSTEIN, J. **Inferring phylogenies**. Oxford: Sinauer associates Sunderland, MA, 2004. v. 2
- FERGUSON, D. J. Description of the larva of “*Termessa shepherdii*” Newman (Lepidoptera: Erebidae: Arctiinae: Lithosiini) from southeastern New South Wales. **The Australian Entomologist**, v. 45, n. 3, p. 245–249, 2018.
- FONTES, L. R. Novos aditamentos ao “Catálogo dos Isoptera do Novo Mundo”, e uma filogenia para os gêneros neotropicais de Nasutitermitinae. Em: FONTES, L. R.; BERTI FILHO, E. (Eds.). **Cupins. O desafio do conhecimento**. Piracicaba, Brasil.: FEALQ, 1998. p. 309–412.
- FRIARD, O.; GAMBA, M. BORIS: a free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, n. 11, p. 1325–1330, 2016.
- FUJIOKA, H.; OKADA, Y. Liquid exchange via stomodeal trophallaxis in the ponerine ant *Diacamma* sp. from Japan. **Journal of Ethology**, v. 37, n. 3, p. 371–375, 2019.
- GANGWERE, S. The structural adaptations of mouthparts in Orthoptera and Allis. **Eos**, v. 47, p. 67–96, 1965.
- GARBINO, G. S. T.; TAVARES, V. DA C. Roosting ecology of Stenodermatinae bats (Phyllostomidae): evolution of foliage roosting and correlated phenotypes. **Mammal Review**, v. 48, n. 2, p. 75–89, 2018.
- GAUSLAA, Y. Lichen palatability depends on investments in herbivore defence. **Oecologia**, v. 143, n. 1, p. 94–105, 2005.
- GAY, F. Notes on *Grallatotermes grallator* (Desneux) and the taxonomic status of the genus *Grallatotermes* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Pacific Insects**, v. 13, n. 1, p. 41–48, 1971.

- GERSON, U. Lichen-Arthropod Associations. **The Lichenologist**, v. 5, n. 5–6, p. 434–443, 1973.
- GOLOBOFF, P. A. Estimating Character Weights During Tree Search. **Cladistics**, v. 9, n. 1, p. 83–91, 1993.
- GORELICK, R. Did insect pollination cause increased seed plant diversity? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 74, n. 4, p. 407–427, 2001.
- GRAFEN, A. The phylogenetic regression. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences**, v. 326, n. 1233, p. 119–157, 1989.
- GRASSÉ, P.-P. **Termitologia Tome 3: Comportement, socialité, écologie, évolution, systématique**. Paris: Elsevier Masson, 1997.
- GRAY, B.; DHANARAJAN, G. Processional trails of the black termite *Longipeditermes longipes* (Haviland) (Isoptera: Termitidae). **Insectes Sociaux**, v. 21, n. 2, p. 151–155, 1974.
- GRESSITT, J.; SEDLACEK, J. Papuan weevil genus *Gymnopholus*: Second supplement with studies in epizoic symbiosis. **Pacific insects**, v. 12, n. 4, p. 753–762, 1970.
- HESBACHER, S. et al. Sequestration of lichen compounds by lichen-feeding members of the Arctiidae (Lepidoptera). **Journal of Chemical Ecology**, v. 21, n. 12, p. 2079–2089, 1995.
- HIGASHI, M. et al. Why don't all termite species have a sterile worker caste? **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 246, n. 1315, p. 25–29, 1991.
- HIGASHI, M.; ABE, T.; BURNS, T. P. Carbon—nitrogen balance and termite ecology. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 249, n. 1326, p. 303–308, 1992.
- HONDA, N. K.; VILEGAS, W. A química dos liquens. **Química Nova**, v. 22, p. 110–125, 1999.
- HOWARD, R. W. Observations on Behavioral Interactions Between *Trichopsenius frosti* Seevers (Coleoptera: Staphylinidae) and *Recuticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae). **Sociobiology**, v. 2, n. 2, p. 189–192, 1976.
- HUGHES, D. P.; PIERCE, N. E.; BOOMSMA, J. J. Social insect symbionts: evolution in homeostatic fortresses. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 12, p. 672–677, 2008.
- IVES, A. R.; GARLAND, T., Jr. Phylogenetic Logistic Regression for Binary Dependent Variables. **Systematic Biology**, v. 59, n. 1, p. 9–26, 2010.
- JACOBSON, H.; KISTNER, D.; PASTEELS, J. M. Generic Revision, Phylogenetic Classification, and Phylogeny of the Termitophilous Tribe Corotocini (Coleoptera: Staphylinidae). **Sociobiology**, v. 12, n. 1, p. 1–239, 1986.



JONES, D. T. Termite Assemblages in Two Distinct Montane Forest Types at 1000 m Elevation in the Maliau Basin, Sabah. **Journal of Tropical Ecology**, v. 16, n. 2, p. 271–286, 2000.

KALSHOVEN, L. Observations on the black termites, *Hospitalitermes* spp., of Java and Sumatra. **Insectes sociaux**, v. 5, n. 1, p. 9–30, 1958.

KANAO, T.; ELDREDGE, K.; MARUYAMA, M. A defensive body plan was pre-adaptive for termitophily in the rove beetle tribe Termitohospitini (Staphylinidae: Aleocharinae). **bioRxiv**, p. 083881, 2016.

KISTNER, D. H. The Biology of Termitophiles. Em: KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. (Eds.). . **Biology of Termites**. New York, NY: Academic Press, 1969. p. 525–557.

KISTNER, D. H. Notes on the behavior of the termitophilous Staphylinidae associated with *Trinervitermes trinervoides* (Sjoestedt) or an explanation of the cover (Coleoptera; Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v. 2, n. 1, p. 96–102, 1976.

KISTNER, D. H. The social insects' bestiary. Em: HERMANN, H. R. (Ed.). . **Social insects**. London: Academic Press, 1982. v. 3p. 1–244.

KOTTEK, M. et al. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 15, n. 3, p. 259–263, 2006.

KRISHNA, K. A generic revision and phylogenetic study of the family Kalotermitidae (Isoptera). **Bulletin of the American Museum of Natural History**., v. 122, n. 4, p. 309–400, 1961.

KRISHNA, K. et al. Treatise on the Isoptera of the World: 5. Termitidae (part two). **Bulletin of the american museum of natural history**, v. 377, n. 5, p. 1499–1901, 2013.

LA FAGE, J. P.; HAVERTY, M. I.; NUTTING, W. L. Environmental Factors Correlated With The Foraging Behavior Of a Desert Subterranean Termite, *Gnathamitermes perplexus* (Banks) (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v. 2 (2), p. 155–169, 1976.

LAWREY, J. D. Chemical interactions between two lichen-degrading fungi. **Journal of Chemical Ecology**, v. 26, n. 8, p. 1821–1831, 2000.

LENTH, R. V. **emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means**. [s.l: s.n.].

LIMA, J. T.; COSTA-LEONARDO, A. M. Recursos alimentares explorados pelos cupins (Insecta: Isoptera). **Biota Neotropica**, v. 7, n. 2, p. 243–250, 2007.

LO, N.; EGGLETON, P. Termite Phylogenetics and Co-cladogenesis with Symbionts. Em: BIGNELL, D. E.; ROISIN, Y.; LO, N. (Eds.). . **Biology of Termites: a Modern Synthesis**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. p. 27–50.

MARTIN, P.; BATESON, P. **Measuring Behaviour: An Introductory Guide**. 3. ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.

- MARTIUS, C.; AMELUNG, W.; GARCIA, M. V. The Amazonian forest termite (Isoptera: Termitidae) (*Constrictotermes cavifrons*) feeds on microepiphytes. **Sociobiology**, v. 35, p. 379–383, 2000.
- MATHEWS, A. G. **Studies on termites from Mato Grosso State, Brazil**. Rio de Janeiro, Brasil.: Academia Brasileira de Ciencias., 1977.
- MIURA, T.; MATSUMOTO, T. Diet and nest material of the processional termite *Hospitalitermes*, and cohabitation of *Termes* (Isoptera, Termitidae) on Borneo Island. **Insectes sociaux**, v. 44, n. 3, p. 267–275, 1997.
- MIZUMOTO, N.; BOURGUIGNON, T. The evolution of body size in termites. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 288, n. 1963, p. 20211458, 24 nov. 2021.
- MONTEIRO, I. et al. Disturbance-modulated symbioses in termitophily. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 24, p. 10829–10838, 2017.
- MOREIRA, I. E. et al. Run to the nest: A parody on the Iron Maiden song by *Corotoca* spp. (Coleoptera, Staphylinidae). **Papéis Avulsos De Zoologia**, v. 59, p. e20195918–e20195918, 2019.
- MOURA, F. et al. Seasonality in foraging behaviour of *Constrictotermes cyphergaster* (Termitidae, Nasutitermitinae) in the Caatinga of northeastern Brazil. **Insectes Sociaux**, v. 53, n. 4, p. 472–479, 2006a.
- MOURA, F. M. et al. Feeding habit of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae) in an area of Caatinga, northeast Brazil. **Sociobiology**, v. 48, n. 2, p. 21–16, 2006b.
- NALEPA, C. A.; LENZ, M. The ootheca of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae): homology with cockroach oothecae. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 267, n. 1454, p. 1809–1813, 2000.
- NIXON, K. C. The Parsimony Ratchet, a New Method for Rapid Parsimony Analysis. **Cladistics**, v. 15, n. 4, p. 407–414, 1999.
- 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. Em: ABE, T.; BIGNELL, D. E.; HIGASHI, M. (Eds.). . **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 121–139.
- NOIROT, C.; PASTEELS, J. M. Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. **Experientia**, v. 43, n. 8, p. 851–860, 1987.
- OBERMAIER, E.; ZWÖLFER, H. Plant quality or quantity? Host exploitation strategies in three Chrysomelidae species associated with Asteraceae host plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 92, n. 2, p. 165–177, 1999.

- PAGEL, M. Inferring the historical patterns of biological evolution. **Nature**, v. 401, n. 6756, p. 877–884, 1999.
- PARADIS, E.; SCHLIEP, K. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. **Bioinformatics**, v. 35, p. 526–528, 2019.
- PARKER, J. et al. Hox-logic of body plan innovations for social symbiosis in rove beetles. **bioRxiv**, 2018.
- PARMENTIER, T. Guests of Social Insects. Em: STARR, C. (Ed.). . **Encyclopedia of Social Insects**. Cham: Springer International Publishing, 2019. p. 1–15.
- PAZ, G. A. DE et al. Origin and Diversification of Major Clades in Parmelioid Lichens (Parmeliaceae, Ascomycota) during the Paleogene Inferred by Bayesian Analysis. **PLOS ONE**, v. 6, n. 12, p. e28161, 2011.
- PEKAR, S. F.; DECONTO, R. M.; HARWOOD, D. M. Resolving a late Oligocene conundrum: Deep-sea warming and Antarctic glaciation. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Antarctic Climate Evolution: geological records from the margin and modelling. v. 231, n. 1, p. 29–40, 2006.
- PINCHEIRA-DONOSO, D. et al. Hypoxia and hypothermia as rival agents of selection driving the evolution of viviparity in lizards. **Global Ecology and Biogeography**, v. 26, n. 11, p. 1238–1246, 2017.
- PINDER, J. E.; WIENER, J. G.; SMITH, M. H. The Weibull Distribution: A New Method of Summarizing Survivorship Data. **Ecology**, v. 59, n. 1, p. 175–179, 1978.
- PINHEIRO, J. et al. **nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models**, 2021. Disponível em: <<https://CRAN.R-project.org/package=nlme>>
- PISNO, R. M. et al. Termitariophily: expanding the concept of termitophily in a physogastric rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae). **Ecol. Entomol.**, v. 44, n. 3, p. 305–314, 2019.
- PRADEU, T. A Mixed Self: The Role of Symbiosis in Development. **Biological Theory**, v. 6, n. 1, p. 80–88, 2011.
- PRESTWICH, G. D. Defense Mechanisms of Termites. **Annual Review of Entomology**, v. 29, n. 1, p. 201–232, nov. 2003.
- R CORE TEAM. **R: A Language and Environment for Statistical Computing**. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing, 2021.
- REVELL, L. J. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 217–223, 2012.
- ROCHA, M. M. et al. Overview of the Morphology of Neotropical Termite Workers: History and Practice. **Sociobiology**, v. 66, n. 1, p. 1–32, 2019.
- ROISIN, Y. Caste: Termites. Em: STARR, C. K. (Ed.). . **Encyclopedia of Social Insects**. Cham: Springer International Publishing, 2020. p. 1–8.
- ROISIN, Y.; PASTEELS, J. M. The nasute termites (Isoptera : Nasutitermitinae) of

- Papua New Guinea. **Invertebrate Systematics**, v. 10, n. 3, p. 507–616, 1996.
- ROSA, C. S. et al. On the Chemical Disguise of a Physogastric Termitophilous Rove Beetle. **Sociobiology**, v. 65, n. 1, p. 38–47, 2018.
- RUXTON, G. D. et al. Why is eusociality an almost exclusively terrestrial phenomenon? **Journal of Animal Ecology**, v. 83, n. 6, p. 1248–1255, 2014.
- SCHEFFRAHN, R. H. et al. White-gutted soldiers: simplification of the digestive tube for a non-particulate diet in higher Old World termites (Isoptera: Termitidae). **Insectes Sociaux**, v. 64, n. 4, p. 525–533, 2017.
- SCHIØDTE, J. On some Staphylinidae, found in the nests of termites. **Proceedings of the Zoological Society of London**, v. 21, p. 101–103, 1853.
- SCHMIDT, K. **Distribuição potencial de espécies de isoptera e conservação do cerrado**. Master's Thesis—Brasília, Brasil: Universidade de Brasília, 2007.
- SEEVERS, C. H. A Monograph on The Termitophilous Staphylinidae (Coleoptera). **Fieldiana: Zoology**, v. 40, p. 1–334, 1957.
- SILLAM-DUSSÈS, D. et al. Trail-Following Pheromones in Basal Termites, with Special Reference to *Mastotermes darwiniensis*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 33, n. 10, p. 1960–1977, 2007.
- SMITH, M. R. **TreeSearch: phylogenetic tree search using custom optimality criteria**, 2018.
- SYAUKANI, S. et al. Taxonomy of the genus *Longipeditermes* Holmgren (Termitidae, Nasutitermitinae) from the Greater Sundas, Southeast Asia. **Zoosystematics and Evolution**, v. 95, n. 2, p. 309, 2019.
- SYAUKANI, T. A new species of *Lacessititermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae) from the Mentawai Islands, Indonesia. **Sociobiology**, v. 52, n. 3, p. 459–469, 2008.
- SYAUKANI; THOMPSON, G. J.; YAMANE, S. *Hospitalitermes krishnai*, a new nasute termite (Nasutitermitinae, Termitidae, Isoptera), from southern Sumatra, Indonesia. **ZooKeys**, v. 148, p. 161–169, 2011.
- THANGANATHAN, S.; HASAN, K. Diversity of Nitrogen Fixing bacteria Associated with Various Termite Species. **Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science**, v. 41, n. 3, p. 925–940, 2018.
- THERNEAU, T. M.; GRAMBSCH, P. M. **Modeling Survival Data: Extending the Cox Model**. New York: Springer, 2000.
- TRANIELLO, J. F.; ROSENGAUS, R. B. Ecology, evolution and division of labour in social insects. **Animal behaviour**, v. 53, n. 1, p. 209–213, 1997.
- TUMA, J.; EGGLETON, P.; FAYLE, T. M. Ant-termite interactions: an important but under-explored ecological linkage. **Biological Reviews**, v. 95, n. 3, p. 555–572, 2020.

VASCONCELLOS, A.; MOURA, F. M. Wood litter consumption by three species of *Nasutitermes* termites in an area of the Atlantic Coastal Forest in northeastern Brazil. **Journal of Insect Science**, v. 10, p. 72, 2010.

WILSON, E. O. **The Insect Societies**. Cambridge: Harvard University Press, 1971.

YAMADA, A. et al. Nitrogen fixation by termites in tropical forests, Thailand. **Ecosystems**, v. 9, n. 1, p. 75–83, 2006.

ZILBERMAN, B. et al. State of knowledge of viviparity in Staphylinidae and the evolutionary significance of this phenomenon in *Corotoca* Schiødte, 1853. **Papéis Avulsos De Zoologia**, v. 59, p. e20195919–e20195919, 2019.

## ANEXO A — MATERIAL SUPLEMENTAR

### **Caracteres morfológicos da casta de soldados de térmitas usados para estimar uma árvore filogenética entre as taxas consumidoras de líquens**

1. Forma da cápsula da cabeça: 0) Rectangular; 1) Arredondado
2. Presença de prolongamento nos frons: 0) Prolongamento ausente; 1) Prolongamento presente
3. Extensão nasal em comparação com as mandíbulas: 0) O Nasus não se estende para além das mandíbulas; 1) O Nasus estende-se para além da mandíbula
4. O nasus é capaz de esmagar: 0) O Nasus não é funcional; 1) Nasus é funcional
5. Comprimento de nasus em vista dorsal: 0) Mais curto do que o comprimento do cápsula da cabeça sem nasus; 1) Mais comprido do que o comprimento da cápsula da cabeça sem nasus
6. Comprimento de nasus em perfil: 0) Mais curto do que a altura da cápsula da cabeça ; 1) Mais comprida do que a altura da cápsula da cabeça
7. Coloração do nasus: 0) Uniforme para a cápsula da cabeça; 1) A coloração é diferente da cápsula da cabeça
8. Padrão de coloração do Nasus (se diferente): 0) Apical (aproximadamente) 1/3 do nasus mais leve do que a cápsula da cabeça; 1) Nasus completamente mais leve do que a cápsula da cabeça; 2) Nasus completamente mais escuro do que a cápsula da cabeça
9. Presença de mandíbulas funcionais: 0) As mandíbulas funcionais são ausentes; 1) Estão presentes mandíbulas funcionais
10. Mandíbulas vestigiais com projecção pontual distinta: 0) Sem projecção evidente; 1) Com projecção evidente
11. Visibilidade das projecções a partir da visão dorsal: 0) As projecções não são visíveis; 1) As projecções são visíveis
12. Presença de cerdas em barril de nasus: 0) Cerdas estão ausentes no barril; 1) Cerdas estão presentes no barril
13. Presença dos olhos: 0) Os olhos estão ausentes; 1) Os olhos estão presentes
14. Funcionalidade do olho, quando presente: 0) Olhos vestigiais, com omatídio distinto; 1) Mancha branca que marca o lugar do olho
15. Presença de constrição da cabeça: 0) Sem constrição da cabeça em vista dorsal; 1) Cabeça apertada a partir da vista dorsal

16. Grau de constrição: 0) Constrição moderada; 1) Forte constrição; 2) Constrição ténue, pouco perceptível
17. Presença de soldados polimórficos: 0) Ausente; 1) Presente
18. Se polimórfico, quantidade de soldados sub-caste: 0) Dimórfico; 1) Trimórfico
19. Frons sinuosidade no perfil: 0) Avião, não distinguível; 1) Facilmente distinguíveis; 2) Discretos, mas distinguíveis
20. Número de antenômeros: 0) 12; 1) 13; 2) 14; 3) 15; 4) >15
21. Tamanho do terceiro antenômero: 0) Mais curto do que o primeiro; 1) Mais ou menos o mesmo comprimento; 2) Mais longo do que o primeiro
22. Cor do primeiro antenômero: 0) Mais ou menos o mesmo que a cápsula da cabeça; 1) Mais leve que a cápsula da cabeça; 2) Mais escura que a cápsula da cabeça
23. Índice Pronotum: 0) Até 0,5; 1) Mais de 0,5
24. Forma de nasus: 0) Cônico; 1) Cilíndric
25. Forma da ponta do naus: 0) Pontagudo; 1) Insuflar; 3) Cortante
26. Grau de inflação na ponta do nasus: 0) Ligeiramente insuflado, mas perceptível; 1) Conspicuamente inflado
27. Espessura do barril de nasus em contraste com a cabeça: 0) Não muito espesso; 1) Espessura visível;
28. Angulação nasal: 0) Reto; 1) Inclinado
29. Presença de longas cerdas nas bases do nasus: 0) Sem cerdas longas; 1) Cerdas longas presentes
30. Cerdas longas (na base do nasus) dispersão: 0) Espalhadas; 1) Organizadas em filas
31. Número de linhas de cerdas: 0) Uma única fila; 1) Duas filas
32. Quantidade de cerdas na base de nasus: 0) 1; 1) 2; 2) 3; 3) 4; 4) >4
33. Presença de Cerdas no vértice: 0) Cerdas estão ausentes; 1) Cerdas estão presente
34. Organização das cerdas no vértice: 0) Espalhadas; 1) Organizadas em filas; 2) Aglomeradas nos hemisférios
35. Número de linhas de cerdas no vértice: 0) Uma fila; 1) Duas filas
36. Quantidade de cerdas no vértice: 0) 1 - 2; 1) 3 - 6; 2) >6

37. Presença de cerdas nos lados da cápsula de cabeça, perto da constrição: 0) Cerdas estão ausentes; 1) Cerdas estão presentes
38. Presença de cerdas longas na margem anterior do pronotum: 0) Cerdas estão ausentes; 1) Cerdas estão presentes
39. Presença de cerdas longas no meso ou metanoto: 0) As cerdas não longas são presente no meso ou metanoto; 1) Há presença de cerdas longas no meso ou metanoto
40. Presença de cerdas longas nos tergites: 0) Não estão presentes cerdas longas nos tergites; 1) Há presença de cerdas longas nos tergites
41. Forma do occiput: 0) Não subdividido, suavemente arredondado; 1) Plano na margem posterior, ligeiramente dividido; 2) Fortemente dividido em dois lóbulos
42. Margem anterior do pronotum: 0) A indentação proeminente está ausente; 1) A indentação está presente
43. Forma do pronotum em perfil: 0) Convexo; 1) Como sela
44. Largura do pronoto em vista dorsal: 0) Mesmo tamanho que a cápsula da cabeça; 1) Menor do que a cápsula principal; 2) Maior do que a cápsula principal
45. Fórmula de esporas de tibia: 0) 3:3:3; 1) 2:2:2; 2) 3:3:4; 3) 4:2:2
46. As pernas são conspicuamente longas se comparadas com o corpo: 0) As pernas são não muito longas; 1) As pernas são bastante longas
47. A espécie é construtora de ninhos: 0) Não; 1) Sim
48. Local de nidificação: 0) Dentro de madeira; 1) Subterrâneo; 2) Arbóreo; 3) Montículo
49. As espécies são frequentemente inquiridas no ninho de outras espécies: 0) Não; 1) Sim
50. As espécies são frequentemente hospedeiras de espécies inquilinas: 0) Não; 1) Sim
51. Casta de operários: 0) *Pseudergate*; 1) Operários verdadeiros



## ANEXO B - MATERIAL SUPLEMENTAR

Lista de espécies de térmitas estudados, com seus respectivos valores de placa molar e somatório dos comprimentos dos ramos da árvore filogenética

<b>Táxon</b>	<b>Índice da placa molar</b>	<b>Presença de liquenivoria</b>	<b>Somatório dos comprimentos de ramos</b>
<i>Ahmaditermes emersoni</i>	0,3791	0	0,1389
<i>Caetetermes taquarassu</i>	0,3927	0	0,6111
<i>Constrictotermes cacaoensis</i>	0,5075	1	0,0556
<i>Constrictotermes cavifrons</i>	0,4295	1	0,0556
<i>Constrictotermes cyphergaster</i>	0,5493	1	0,6389
<i>Constrictotermes guantanamensis</i>	0,5276	1	0,0556
<i>Constrictotermes rupestris</i>	0,4747	1	0,0556
<i>Cornitermes cumulans</i>	0,3077	0	0,0556
<i>Diversitermes castaniceps</i>	0,3158	0	0,0556
<i>Diversitermes diversimilis</i>	0,3459	0	0,0556
<i>Diversitermes tiapuan</i>	0,3534	0	0,4444
<i>Fulleritermes contractus</i>	0,4424	0	1,0000
<i>Grallatotermes grallatoriformis</i>	0,5059	1	0,0556
<i>Grallatotermes niger</i>	0,4879	1	0,1111
<i>Hospitalitermes</i>	0,5254	1	1,1111

*ataramensis*

<i>Hospitalitermes krishnai</i>	0,4916	1	0,0556
<i>Hospitalitermes madrasi</i>	0,5311	1	0,0556
<i>Hospitalitermes monoceros</i>	0,4908	1	0,9722
<i>Hospitalitermes nigriantennalis</i>	0,4867	1	1,0000
<i>Lacessititermes longinasus</i>	0,3636	0	0,2500
<i>Leptomyxotermes doriae</i>	0,3313	0	0,9722
<i>Longipeditermes kistneri</i>	0,3539	0	0,0833
<i>Longipeditermes longipes</i>	0,3313	0	0,1944
<i>Mastotermes darwiniensis</i>	0,3440	0	0,3611
<i>Microcerotermes strunckii</i>	0,4610	0	0,1111
<i>Nasutitermes acajutlae</i>	0,4027	0	0,1111
<i>Nasutitermes corniger</i>	0,3682	0	0,1667
<i>Nasutitermes ephratae</i>	0,3909	0	0,1389
<i>Nasutitermes guayanae</i>	0,4228	0	0,1111
<i>Nasutitermes octopilis</i>	0,3806	0	0,0833
<i>Rhynchotermes nasutissimos</i>	0,3067	0	1,0278
<i>Rugitermes rugosus</i>	0,3775	0	0,1111
<i>Tenuirostritermes tenuirostris</i>	0,3391	0	0,7500
<i>Trinervitermes biformis</i>	0,3284	0	0,0833

<i>Velocitermes aporeticus</i>	0,2712	0	0,5000
<i>Velocitermes heteropterus</i>	0,3275	0	0,5556
<i>Velocitermes velox</i>	0,3367	0	0,4722

---

## ANEXO C - MATERIAL SUPLEMENTAR

### Arquivo Nexus da árvore filogenética para térmitas liquenívoros

#NEXUS

[Data written by write.nexus.data.R, Tue Dec 28 10:58:23 2021]

BEGIN TAXA;

DIMENSIONS NTAX=37;

TAXLABELS

*Mastotermes\_darwiniensis* *Rugitermes\_rugosus* *Microcerotermes\_strunckii*  
*Cornitermes\_cumulans* *Rhynchotermes\_nasutissimos*  
*Ahmaditermes\_emersoni* *Hospitalitermes\_monoceros* *Trinervitermes\_biformis*  
*Nasutitermes\_guayanae* *Lacessititermes\_longinasus*  
*Longipeditermes\_kistneri* *Longipeditermes\_longipes* *Nasutitermes\_acajutlae*  
*Nasutitermes\_octopilis* *Constrictotermes\_rupestris*  
*Constrictotermes\_cyphergaster* *Constrictotermes\_guantanamensis*  
*Constrictotermes\_cavifrons* *Constrictotermes\_cacaoensis* *Hospitalitermes\_ataramensis*  
*Diversitermes\_castaniceps* *Diversitermes\_diversimilis* *Tenuirostritermes\_tenuirostris*  
*Diversitermes\_tiapuan* *Caetetermes\_taquarassu*  
*Nasutitermes\_ephratae* *Nasutitermes\_corniger* *Velocitermes\_heteropterus*  
*Velocitermes\_velox* *Velocitermes\_aporeticus*  
*Hospitalitermes\_nigriantennalis* *Hospitalitermes\_madrasi* *Hospitalitermes\_krishnai*  
*Grallatotermes\_niger* *Grallatotermes\_grallatoriformis*  
*Leptomyxotermes\_doriae* *Fulleritermes\_contractus*

;

END;

BEGIN CHARACTERS;

DIMENSIONS NCHAR=51;

FORMAT MISSING=? GAP=- DATATYPE=STANDARD INTERLEAVE=NO

symbols="0123456789";

MATRIX

<i>Mastotermes_darwiniensis</i>	10-----1---100-0-04000-----10-2-01?00023001000
<i>Rugitermes_rugosus</i>	00-----1---110-0-04100-----10-2-01?00000000000
<i>Microcerotermes_strunckii</i>	00-----1---0-0-0-01001-----10-2-11100112012001
<i>Cornitermes_cumulans</i>	0100000-1---0-0-0-0310003-0110-410-2-
	11100111013011

*Rhynchotermes\_nasutissimos* 1110110-1---0-0-0-0210013-110---1100010?  
01111111001

*Ahmaditermes\_emersoni* 1111001200010-0-0-0100100-0010-410-2-0??  
001110?????1

*Hospitalitermes\_monoceros* 11110011011011110-0220100-010---  
1000000110111110001

*Trinervitermes\_biformis* 1111011200010-0-100010110-1010--10-2-  
00100111113001

*Nasutitermes\_guayanae* 1111011201000-0-000201100-10111310-2-  
11100111012001

*Lacessititermes\_longinasus* 1111010-01101110000220100-110---0---  
000000111112001

*Longipeditermes\_kistneri* 1111011201100-10100220100-010---0---  
000001111101001

*Longipeditermes\_longipes* 1111011101101110100221110-010---0---  
000001111101001

*Nasutitermes\_acajutlae* 1111001001010-0-0-0100100-0010-310-2-  
11100111012001

*Nasutitermes\_octopilis* 1111001201100-0-0-0110100-0011131101-  
11000111000001

*Constrictotermes\_rupestris* 11110010011011110-2210100-01111312-  
0010110111112011

*Constrictotermes\_cyphergaster* 11110010011011110-2210100-01111312-  
1111110111112011

*Constrictotermes\_guantanamensis* 11110010011011110-2211100-01110112-  
10111101111120?1

*Constrictotermes\_cavifrons* 11110010011011110-2310100-01110310-  
1111110211112011

*Constrictotermes\_cacaoensis* 1111001001?011110-2310100-01110310-  
111110011111???1

*Hospitalitermes\_ataramensis* 11110112011011110-0210100-010---0---  
000000111110001

*Diversitermes\_castaniceps* 1111001001100-  
1011110011110011011100010100111101001

*Diversitermes\_diversimilis* 1111001001100-  
1011110011110011011100010100111101001

*Tenuirostritermes\_tenuirostris* 1111001000-10-100-1111111000110012-  
1010100111101001  
*Diversitermes\_tiapuan* 1111011001100-  
1011110011110011011100010100111101001  
*Caetetermes\_taquarassu* 1111011200-10-110-120011110011131100000?  
00111101001  
*Nasutitermes\_ephratae* 1111011001100-0-0-1110100-  
0011131110011100111112001  
*Nasutitermes\_corniger* 1111001001000-0-0-1110100-  
0011131110011100111112001  
*Velocitermes\_heteropterus* 1111001001100-10111210111000110312-  
1011100111112101  
*Velocitermes\_velox* 1111001001100-10111210111000110310-  
2011100111101101  
*Velocitermes\_aporeticus* 1111001001100-10111211111000110310-  
2011100111101101  
*Hospitalitermes\_nigriantennalis* 111100120111111110-0222100-010---0---  
0000001111110?1  
*Hospitalitermes\_madrasi* 1111000-011011110-0222100-010---0---  
0000001111100?1  
*Hospitalitermes\_krishnai* 111100100110111110-0220100-010---0---  
0000001111110?1  
*Grallatotermes\_niger* 1111000-01010-120-0120100-11110110-  
20000001111?????1  
*Grallatotermes\_grallatoriformis* 1111010-01010-120-2121100-11110110-  
2000001111112001  
*Leptomyxotermes\_doriae* 1111011200-00-110-0210100-010---12-000010?  
111100101  
*Fulleritermes\_contractus* 1111021200-00-110-01?2100-010---12-000011?  
111100101

;

END;