



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO  
CENTRO DE BIOCÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

HELTER EDUARD VASCONCELOS LIMA

**MECANISMOS ENVOLVIDOS NA COCORRÊNCIA INTERESPECÍFICA  
DE CUPINS (ISOPTERA: TERMITIDAE): EFEITO DA DISTÂNCIA ENTRE  
COLÔNIAS E A QUANTIDADE DE RECURSO ALIMENTAR**

RECIFE  
2023

HELTER EDUARD VASCONCELOS LIMA

**MECANISMOS ENVOLVIDOS NA COCORRÊNCIA INTERESPECÍFICA  
DE CUPINS (ISOPTERA: TERMITIDAE): EFEITO DA DISTÂNCIA ENTRE  
COLÔNIAS E A QUANTIDADE DE RECURSO ALIMENTAR**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal (PPGBA/UFPE) como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Orientador: Dr. Artur Campos Dália Maia (UFPE)

Coorientador: Prof. Dr. Paulo Fellipe Cristaldo (UFRPE)

RECIFE  
2023

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Lima, Helter Eduard Vasconcelos.

Mecanismos envolvidos na coocorrência interespecífica de cupins (ISOPTERA: TERMITIDAE): efeito da distância entre colônias e a quantidade de recurso alimentar / Helter Eduard Vasconcelos Lima. - Recife, 2023.

62f.: il.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, 2023.

Orientação: Artur Campos Dália Maia.

Coorientação: Paulo Fellipe Cristaldo.

Inclui referências.

1. Competição; 2. Territorialidade; 3. Sobreposição de nicho; 4. Insetos sociais; 5. Detritofagia. I. Maia, Artur Campos Dália. II. Cristaldo, Paulo Fellipe. III. Título.

UFPE-Biblioteca Central

HELTER EDUARD VASCONCELOS LIMA

**MECANISMOS ENVOLVIDOS NA COOCORRÊNCIA INTERESPECÍFICA  
DE CUPINS (ISOPTERA: TERMITIDAE): EFEITO DA DISTÂNCIA ENTRE  
COLÔNIAS E A QUANTIDADE DE RECURSO ALIMENTAR**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal (PPGBA/UFPE) como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Data de defesa: 03/08/2023

**BANCA EXAMINADORA**

---

**Prof. Dr. Wendel José Teles Pontes (Examinador Interno)**  
**Universidade Federal de Pernambuco - UFPE**

---

**Prof. Dr<sup>a</sup>. Luciana Iannuzzi (Examinador Interno)**  
**Universidade Federal de Pernambuco - UFPE**

---

**Prof. Dr<sup>a</sup>. Flávia Maria da Silva Moura (Examinador Externo)**  
**Universidade Federal de Campina Grande - UFCG**

RECIFE  
2023

## **AGRADECIMENTOS**

À Universidade federal de Pernambuco e ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pelo espaço de aprendizagem concedido para a realização deste trabalho.

Ao meu orientador, Dr. Artur Campos Dália Maia, pelo acolhimento e orientação.

Ao meu coorientador, Dr. Paulo Fellipe Cristaldo, pelo aceite de coorientação, acolhimento e total suporte junto ao Laboratório de Ecologia de Insetos (LabEcoIn) da Universidade Federal Rural de Pernambuco.

À minha orientadora de graduação, Dr<sup>a</sup>. Auristela Correia de Albuquerque, por ter acreditado no meu potencial e me apresentado ao mundo da Termitologia.

Aos amigos que conheci no Laboratório de Ecologia de Insetos. Total gratidão ao Renan, Sara, Aline, Thiago, Larissa, Lara, Laura e Lázaro por toda a ajuda e amizade. Mas em especial, à minha amiga Cátia, por muitas vezes ter sido a força motriz da minha pesquisa.

Aos amigos que me motivaram durante o processo. Em especial, Isabela, Mário e a minha prima Jéssica, que sempre me ofereceram apoio emocional.

Aos meus pais, por sempre me oferecer suporte.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de mestrado.

## RESUMO

Os cupins, assim como os demais insetos eussociais, compartilham em suas colônias o alimento coletado, otimizando o forrageio e diminuindo riscos. Porém, quando diferentes grupos compartilham dos mesmos recursos e áreas de uso, isso pode afetar a nidificação, crescimento e desenvolvimento dos competidores. No presente estudo, investigou-se a coocorrência e agressividade entre os cupins *Nasutitermes corniger* e *Microcerotermes* sp. em relação à distância entre colônias e disponibilidade de recursos. Colônias de cupins pertencentes às duas espécies foram coletadas em fragmentos periurbanos de Floresta Atlântica no estado de Pernambuco. Testes de colonização de iscas interespecíficas e intraespecíficas com diferentes quantidades de recurso alimentar, além de bioensaios de agressividade e sobrevivência, foram realizados no LabEcoIn da UFRPE. Nossos resultados mostraram que a coocorrência interespecífica não foi afetada significativamente pela distância ou quantidade de recurso. Já a coocorrência intraespecífica de *N. corniger* nas iscas foi afetada pela distância e disponibilidade de recurso, enquanto para *Microcerotermes* sp., apenas a quantidade de recurso importou. O Índice de Agressividade foi maior em combinações interespecíficas, e combinações intraespecíficas tiveram maior tempo médio de morte. Os resultados sugerem que a coocorrência entre as espécies pode não ser modulada pela disponibilidade de recursos ou distância entre colônias, mas sim pela alta habilidade competitiva de indivíduos de *N. corniger*, que possivelmente explica a maior densidade de ninhos dessa espécie em comparação com *Microcerotermes*. A capacidade competitiva de *Microcerotermes* sp., contudo, ainda requer maior esforço investigativo, apesar de suas estruturas de ninhos e consumo de necromassa vegetal serem bastante conhecidos.

**Palavras-chave:** Competição; Territorialidade; Sobreposição de nicho; Insetos sociais; Térmitas; Detritofagia.

## ABSTRACT

Termites, like other eusocial insects, share the food collected with nestmates, optimizing foraging and reducing risks. However, when different groups share the same resources and areas, this can affect the nesting, growth, and development of competitors. In the present study, we investigated co-occurrence and aggression between termites *Nasutitermes corniger* and *Microcerotermes* sp. in relation to distance among colonies and the food resource availability. Termite colonies belonging to both species were collected in peri-urban fragments of Atlantic Forest in the state of Pernambuco. Interspecific and intraspecific bait colonization tests with different amounts of food resource, as well as aggressiveness and survival bioassays, were performed at LabEcoIn of UFRPE. Our results showed that interspecific co-occurrence was not significantly affected by distance or amount of resource. On the other hand, intraspecific co-occurrence of *N. corniger* on baits was affected by distance and resource availability, while for *Microcerotermes* sp., only the amount of resource mattered. The aggressiveness Index was higher in interspecific combinations, and intraspecific combinations had longer mean time to death. The results suggest that co-occurrence between species may not be modulated by resource availability or distance among colonies, but rather by the high competitive ability of *N. corniger*; which possibly explains the higher nest density of this species compared to *Microcerotermes* sp. The competitive ability of *Microcerotermes* spp. however, still requires further investigative effort, although their nest structures and consumption of plant necromass are well known.

**Keywords:** Competition; Territoriality; Niche overlap; Social insects; Termites; Detritophagy.

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1.</b> Efeito do tempo, da espécie e da interação desses fatores na proporção de cupins na arena central durante o bioensaio interespecífico de seleção de recurso. ....	35
<b>Tabela 2.</b> Tempo médio de morte (min.) dos indivíduos de <i>Microcerotermes</i> sp. e <i>Nasutitermes corniger</i> após experimentos de agressividades interespecíficos ( <i>Microcerotermes</i> sp. vs. <i>N. corniger</i> ) e no controle (apenas <i>Microcerotermes</i> sp. ou apenas <i>N. corniger</i> ). .....	45

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Localização das colônias utilizadas nos bioensaios interespecíficos entre <i>Nasutitermes corniger</i> e <i>Microcerotermes sp.</i> .....	31
<b>Figura 2.</b> Localização das colônias de <i>Nasutitermes corniger</i> utilizadas nos bioensaios intraespecíficos. ....	32
<b>Figura 3.</b> Localização das colônias de <i>Microcerotermes sp.</i> utilizadas nos bioensaios intraespecíficos. ....	32
<b>Figura 4.</b> Efeito da distância entre colônias e da quantidade de recurso na probabilidade de coocorrência de indivíduos de <i>Nasutitermes corniger</i> (Termitidae: Nasutitermitinae) e <i>Microcerotermes sp.</i> (Termitidae: Termitinae) em bioensaios de seleção de recurso alimentar interespecíficos. ....	34
<b>Figura 5.</b> Dinâmica temporal da ocupação de iscas por indivíduos de <i>Nasutitermes corniger</i> (amarelo) e <i>Microcerotermes sp.</i> (azul) nos bioensaios de seleção de recurso com diferentes quantidades de recurso. A proporção de cupins na isca de cada espécie foi calculada dividindo o número de indivíduos presentes na isca pelo número total de indivíduos da espécie na arena. ....	36
<b>Figura 6.</b> Efeito da distância entre colônias e da quantidade de recurso na probabilidade de coocorrência de indivíduos de diferentes colônias de <i>Nasutitermes corniger</i> (Termitidae: Nasutitermitinae) em bioensaios de seleção de recurso alimentar intraespecífico. ....	38
<b>Figura 7.</b> Efeito da quantidade de recurso na probabilidade de coocorrência de indivíduos de diferentes colônias de <i>Microcerotermes sp.</i> (Termitidae: Termitinae) em bioensaios de seleção de recurso alimentar intraespecífico. ....	40
<b>Figura 8.</b> Número de comportamentos positivos (A), negativos (B) e neutro (C) nas combinações interespecíficas e controle (apenas <i>Microcerotermes sp.</i> e apenas <i>Nasutitermes corniger</i> ). Gráfico de barra com asterisco indica diferença significativa entre os níveis. ....	42
<b>Figura 9.</b> Índice de Agressividade (IA) nas combinações interespecíficas e controle (apenas <i>Microcerotermes sp.</i> e apenas <i>Nasutitermes corniger</i> ) (A) e efeito da distância entre as colônias no IA (B). Gráfico de barra com asterisco indica diferença significativa entre os níveis. ....	43
<b>Figura 10.</b> Curvas de sobrevivências de indivíduos de <i>Microcerotermes sp.</i> (acima) e <i>Nasutitermes corniger</i> (abaixo) após experimentos de agressividade interespecíficos (linhas em azul) e no controle (linhas amarelas). ....	44

## SUMÁRIO

RESUMO .....	5
ABSTRACT .....	6
LISTA DE TABELAS .....	7
LISTA DE FIGURAS .....	8
1. INTRODUÇÃO .....	10
2. REFERENCIAL TEÓRICO.....	14
2.1. Estrutura de comunidades ecológicas.....	14
2.2. Coocorrência entre espécies .....	17
2.3. Comportamento agressivo e territorialidade animal.....	18
2.4. Cupins: exploração de recursos, territorialidade e comunicação .....	20
2.5. Gênero <i>Microcerotermes</i> (TERMITIDAE: TERMITINAE) .....	23
2.6. <i>Nasutitermes corniger</i> (TERMITIDAE: NASUTITERMITINAE).....	24
3. OBJETIVOS.....	25
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	26
4.1. Cupins: obtenção, manutenção das colônias e padrão de coocorrência em campo .....	26
4.2. Design experimental .....	27
4.3. Análise estatística .....	30
5. RESULTADOS .....	31
5.1. Padrão de coocorrência de colônias em campo .....	31
5.2. A coocorrência interespecífica de colônias de cupins é afetada pela distância entre colônias e quantidade de recurso alimentar? .....	33
5.3. A agressividade interespecífica é o mecanismo responsável pelo padrão de coocorrência interespecífica em cupins? .....	41
6. DISCUSSÃO.....	46
7. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	51
8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	53

## 1. INTRODUÇÃO

A coexistência de diferentes espécies, em um mesmo local no espaço e no tempo, é possível através da capacidade de resistir às restrições ambientais e de suas dinâmicas populacionais (RANTA, 2005; DEANGELIS, 2018). Tal mecanismo é possível à medida em que o ambiente se apresenta heterogêneo na disposição e oferta dos recursos ou através das diferenças exibidas por estas espécies durante a utilização destes recursos através do tempo, espaço ou tipo de alimento (PIANKA, 1973). Dessa forma, para coocorrerem, as espécies deverão transpor questões como a disposição e disponibilidade dos recursos existentes, diferenças comportamentais, tendências ao comportamento territorial do competidor e preferências intraespecíficas (MACARTHUR, 1958).

Quando nos referimos a espécies animais, o compartilhamento de recursos, tais como alimento e território, está diretamente relacionado com a distribuição e ocupação de áreas (WATSON, 1970; POTAPOV, 2019; HAYATA, 2021). Para que seja possível garantir a manutenção do alimento ou da área de forrageio, os animais podem exibir comportamentos territoriais, que garantem a sua sobrevivência, além de resguardar os componentes essenciais ao seu hábito de vida (GIUGGIOLI, 2011; KAMATH, 2020).

A fim de assegurar os benefícios da aquisição do alimento, o sucesso reprodutivo e a área de forrageio, espécies animais podem expressar a territorialidade através de pistas químicas, mecanismos físicos, acústicos ou mediante confrontos diretos com o seu competidor (EDWARDS & DIMOCK, 1991; SPENCE & SMITH, 2005; CUADRADO, 2006; JOHANSSON & JONES, 2007). Os animais vertebrados, neste sentido, são capazes de exibir variados mecanismos territoriais. Para os anfíbios, como na espécie *Allobates olfersioides* (Lutz, 1925) (Anura: Aromobatidae), o comportamento territorial pode ser expresso através de sinais acústicos e visuais, que podem garantir o sucesso

reprodutivo (COSTA *et al.*, 2019). Em grupos de aves, os sinais territoriais ligados à territorialidade interespecífica são dependentes do padrão de cores das penas e do canto exibido (DRURY, 2019). Nos mamíferos, são conhecidas diversas estratégias que asseguram o sucesso reprodutivo e a manutenção do alimento e do território, como marcação por cheiro, que possui alto teor informativo intraespecífico e aos seus competidores (ARAKAWA, 2022) e a própria hostilidade interespecífica (DECELLIERES, 2021).

Os animais invertebrados, como insetos, também exibem diversos comportamentos territoriais. Os insetos são capazes de exibir comportamentos territoriais baseados na aquisição do sucesso reprodutivo, nidificação, defesa do território, garantia do alimento ou na discriminação sexual (WILCOX, 2019; SASAKI, 2020). Tais comportamentos intensificam-se ainda mais em insetos sociais, como os cupins, formigas, vespas e abelhas (CARDÉ *et al.*, 1995; LEMANSKI *et al.*, 2021). Através de diferentes estratégias, que podem ser químicas, físicas e acústicas, esses artrópodes são capazes de estabelecer o reconhecimento intra- e interespecífico, além de otimizar seu *fitness* (BILLEN, 2019; LEMANSKI *et al.*, 2021).

Para reduzir os custos da competição, algumas espécies animais podem responder de forma menos agressiva aos seus vizinhos, na ‘Hipótese do Inimigo Íntimo’ [*‘Dear Enemy Effect’*, (FISHER, 1954)], seja pelo encontro repetitivo durante o forrageio ou familiaridade territorial. Entretanto, o efeito contrário pode ser observado na ‘Hipótese do Vizinho Indesejado’ [*‘Nasty Neighbor Effect’*, (DUNN & MESSIER 1999)], quando há grande agressividade a indivíduos de colônias vizinhas e menor agressividade a indivíduos de colônias distantes.

Os cupins, assim como os outros insetos sociais, compartilham o alimento coletado entre os membros da colônia, aumentando assim a eficiência do forrageio e

diminuindo o risco de predação e o gasto energético (LACH et al., 2010, CORNELL, 2011). A problemática é expressa, no entanto, quando diferentes grupos (*i.e.*, taxa ou colônias) utilizam os mesmos recursos alimentares e área de forrageio, o que pode limitar sensivelmente o potencial de nidificação, o desenvolvimento e o crescimento dos competidores (DAVIES & HOUSTON, 1981; POSSINGHAM, 1989).

Devido a competição, a coesão social entre companheiros de ninho e a prevenção da invasão por outros grupos de cupins pode ser mantida através do reconhecimento dos hidrocarbonetos cuticulares (HCs; LENOIR et al., 2001). Além disso, para realizar a defesa do ninho e da área de forrageio, os cupins expressam diferentes mecanismos de defesa química (através da secreção de substâncias) e mecânica (através de mordida e luta), e mecanismos vibroacústicos, que proporcionam informações acerca dos companheiros de ninho, seus competidores e recursos (NOIROT & DARLINGTON, 2000; EVANS *et al.*, 2005; EVANS *et al.*, 2009; SOBOTNIK *et al.*, 2010; CRISTALDO *et al.*, 2015; CRISTALDO *et al.*, 2016; CRISTALDO *et al.*, 2016a).

Tais mecanismos de sobrevivência e compartilhamento de informações intercoloniais podem ser observados em diversos grupos de cupins, sejam eles filogeneticamente basais ou derivados (THORNE, 2003; BAGNÈRES, 2015). Diversos estudos têm discutido os comportamentos, habilidades de forrageio e o reconhecimento intercolonial do cupim arborícola *Nasutitermes corniger* (Motschulsky, 1855) (Termitidae: Nasutitermitinae) (DE SOUZA *et al.*, 2020; DO SACRAMENTO *et al.*, 2020; SILVA *et al.*, 2021; DE MENDONÇA *et al.*, 2023; WATANABE *et al.*, 2023). Além disso, alguns estudos recentes têm investigado o comportamento agonístico e os efeitos do tamanho da área de forrageio em espécies do gênero *Microcerotermes* (Termitidae: Termitinae), também arborícolas (OLUGBENGA, 2020; ARIF *et al.*, 2021).

Desta maneira, o presente estudo objetivou investigar os fatores e mecanismo envolvidos na coocorrência entre os cupins *N. corniger* e *Microcerotermes* sp. Para isso, avaliamos o papel da distância entre colônias e da disponibilidade de recurso local na coocorrência de indivíduos das duas espécies em iscas e o efeito da agressividade como mecanismo para explicar o padrão de ocorrência entre essas espécies. Especificamente, testamos as seguintes hipóteses: (I). A coocorrência de indivíduos das colônias de *N. corniger* e *Microcerotermes* sp. é maior entre colônias espacialmente próximas e em situações de alta quantidade de recurso alimentar comparado com colônias espacialmente distantes e em situações de baixa quantidade de recurso alimentar; (II). A alta agressividade interespecífica entre os indivíduos de *N. corniger* e *Microcerotermes* sp. é o mecanismo responsável pelo padrão de coocorrência observado.

## **2. REFERENCIAL TEÓRICO**

### **2.1. Estrutura de comunidades ecológicas**

As populações reúnem-se em um mesmo tempo e espaço formando comunidades, que sofrem a ação de variadas restrições ambientais, da dispersão e de dinâmicas populacionais (RANTA, 2005; DEANGELIS, 2018). Os organismos presentes em uma comunidade exercem propriedades coletivas associadas às suas interações, como a diversidade de espécies e a biomassa existente em uma comunidade (BEGON, 1986). As propriedades de uma comunidade, nesse sentido, surgem como consequência das complexas interações entre as espécies.

A busca pela compreensão da organização e estruturação de comunidades biológicas surge com a definição do termo “nicho ecológico: conjunto de condições e recursos, incluindo inimigos naturais e tempo, no qual o crescimento e reprodução dos indivíduos são possíveis” (HUTCHINSON, 1959). Neste sentido, Hutchinson (1959) propôs que espécies que ocupam o mesmo nicho ecológico não poderiam coexistir porque competem pelos mesmos recursos e o melhor competidor seria capaz de excluir os demais (“*princípio da exclusão competitiva*”). Diante dessa nova visão acerca da estruturação de comunidades, vários trabalhos buscaram explicar através de quais mecanismos comunidades biológicas poderiam existir mantendo a diversidade de espécies em uma mesma área (coexistência) (CHESSON, 2000).

As diferentes condições e recursos podem influenciar a distribuição de espécies em uma comunidade, afetando a manutenção da atividade biológica. Desta forma, em um espectro mais amplo, pode-se observar que distintas regiões do planeta recebem quantidades heterogêneas de incidência de luz solar, água e nutrientes, os quais podem impactar diretamente a produtividade do ecossistema (LEWANDOWSKA, 2012; TAIT, 2013). Nos ecossistemas tropicais, por sua vez, a produtividade é maior porque os

produtores primários (plantas) recebem uma maior quantidade de luz solar, água e nutrientes. Diante de uma maior disponibilidade de condições e recursos, pode-se observar uma maior riqueza de espécies em comunidades presentes nos ecossistemas tropicais quando em comparação àqueles que afastam-se da linha do equador (LIETH, 1975; PAUL, 2018). Desta forma, a distribuição espacial de populações dentro de uma comunidade é influenciada, inicialmente, pela produtividade do ecossistema e também pela disponibilidade de recursos abióticos, como a radiação solar, água e nutrientes.

A determinação do número de espécies em uma comunidade também é influenciada por diferentes variações ecológicas, como *(i)* a heterogeneidade dos recursos, *(ii)* o grau de especialização das espécies, *(iii)* o grau de sobreposição de nichos e *(iv)* a saturação. A heterogeneidade dos recursos existentes, pode atuar beneficiando o estabelecimento de espécies. Dessa maneira, quanto maior a heterogeneidade dos recursos, maior a riqueza de espécies, tendo em vista que a heterogeneidade possibilita a exploração de diferentes habilidades competitivas e, conseqüentemente, a manutenção, o estabelecimento ou a diminuição do encontro entre espécies (HEINRICH, 1979; KELLY, 1992; TYLIANAKIS, 2008). O grau de especialização das espécies também deve ser considerado. Diferentes espécies podem ser altamente especializadas em diferentes níveis e assim formar complexas redes de especialização, como polinizadores, dispersores de sementes, parasitas e predadores (BLÜTHGEN, 2006.). O grau de especialização das espécies está também diretamente relacionado à riqueza de espécies, sendo a especialização possível através de variados mecanismos bioquímicos, comportamentais ecológicos e evolutivos (FOX & MORROW, 1971).

O grau de sobreposição de nichos das espécies diz respeito ao número de espécies sobrepostas capazes de coexistir em um sistema natural. Desta forma, quanto maior a sobreposição de espécies, maior a quantidade de espécies que podem ser suportadas por

uma determinada quantidade de recursos (KLOPFER, 1961; HULBERT, 1978). Além disso, o grau de saturação também determina o número de espécies em uma comunidade de forma que comunidades menos ricas podem apresentar recursos inexplorados (MACARTHUR, 1965; SRIVASTAVA, 1999).

As interações ecológicas atuam no favorecimento ou diminuição da ocorrência de espécies em uma comunidade. Os organismos predadores, por exemplo, são capazes de eliminar espécies excluindo-as da comunidade e fazendo com que esta não atinja o grau de saturação, em um cenário onde a predação tem o papel de reduzir a riqueza de espécies (POLIS *et al.* 1989; HEINDRIE, 1996). Além disso, a predação também pode atuar na manutenção de comunidades, ao passo em que mantém ecossistemas nos limites adequados da sua capacidade de suporte, facilitando uma maior sobreposição e riqueza de espécies (TAYLOR, 1990). Também se torna relevante destacar que a predação pode facilitar a coexistência entre espécies, pois reduz a competição interespecífica mediada pelo predador (CHANSE, 2002; JOHNSON, 2020).

Em decorrência da competição, espécies podem apresentar redução de fecundidade, crescimento, desenvolvimento e sobrevivência quando inseridas em cenários competitivos entre duas ou mais espécies que fazem uso dos mesmos recursos. A competição é um processo fundamental que molda a estrutura e funcionamento dos sistemas ecológicos em todos os níveis de organização, além de ocupar a centralidade na teoria ecológica e evolutiva (GROVER, 1997; BEGON, 2007).

A competição, seja ela intraespecífica ou interespecífica, advém da disputa por um ou mais recursos do ambiente, como a água, o alimento, o território, local de nidificação, luz, minerais e busca por parceiros reprodutivos (ROUGHGARDEN, 1976; TYLIANAKIS, 2008). Essa interação pode ocorrer através de dois processos: a competição por exploração, onde o uso de recursos por um indivíduo exclui a

possibilidade do mesmo recurso ser utilizado por outro, e a competição por interferência, quando um indivíduo/espécie impede que outro/a indivíduo/espécie tenha acesso ao recurso, sem agressão (PALMER, 2003). A magnitude entre as competições intra- e interespecíficas varia significativamente com o habitat e a posição na cadeia alimentar (ELLISON & GOTELLI, 2009). No entanto, existem indícios que a competição intraespecífica é maior estruturador de comunidades do que a competição interespecífica.

## **2.2. Coocorrência entre espécies**

A coocorrência de espécies explica o mecanismo através do qual as espécies se organizam em comunidades no espaço e no tempo (CHESSON, 2000; TURCOTE, 2016). Para explicar a coocorrência de espécies, estudos buscam elucidar as interações diretas e indiretas que permitem a persistência de espécies na presença de outras, já que aquelas que permanecem em um mesmo tempo e espaço são consideradas coexistentes (MACARTHUR, 1972; CHESSON, 2000; GRAVEL, 2011). Alguns estudos também demonstraram que as espécies necessitam possuir diferenças para que seja possível coocorrerem, já que essas diferenças levam a vantagens ou desvantagens em processos reguladores da abundância populacional (HUTCHINSON, 1959; CHESSON, 1991, VALLADARES, 2015; GÓMEZ-LLANO, 2021).

Os organismos que possuem a capacidade de explorar um mesmo recurso de formas diferentes apresentam uma maior probabilidade de coocorrência (LEIBOAD & MECPEEK, 2006). No entanto, espécies podem ser semelhantes na aquisição dos recursos, competindo por um mesmo recurso quando ocorrem em um mesmo ambiente, tornando a competição interespecífica um dos grandes fatores da estruturação de comunidades ecológicas (ROSENZWEIG, 1995; DAYAN & SIMBERLOFF, 2005). Dessa forma, para coocorrerem, os organismos deverão ultrapassar questões como

diferenças comportamentais, tendências ao comportamento territorial de seu competidor e preferências intraespecíficas (MACARTHUR, 1958).

Diferentes cenários competitivos entre espécies podem levar a extinção do competidor mais fraco, ou impulsioná-lo a reavaliar as maneiras de encontrar recursos para que seja possível manter a coocorrência (SPENCE & SMITH, 2005; CUADRADO, 2006). Em suma, quanto maior a biodiversidade do sistema ecológico, maior a probabilidade de sobreposição de nichos e consequente competição por recursos. Apesar disso, os recursos podem não ser limitantes e as espécies podem apresentar plasticidade de nicho para encontrá-los, suportando a coocorrência como dependente da variedade de hábitos nas espécies (TOFT, 1985; SCHOENER, 2009).

De maneira geral, os mecanismos que permitem a coocorrência em comunidades biológicas dirigem a competição intraespecífica relativamente mais forte do que a competição interespecífica [hipótese da segregação espacial, (PACALA, 1997)]. Desta forma, quanto menor a sobreposição de nichos, maiores são as chances de coocorrência. Além disso, *trade-offs* também podem explicar a coocorrência entre espécies e através deles algumas espécies podem apresentar melhor aptidão para a aquisição de um recurso ou condição (Exemplo: *trade-off* crescimento – reprodução) (TILMAN & PACALA, 1993; CHESSON & HUNTLY, 1997).

### **2.3. Comportamento agressivo e territorialidade animal**

Em busca da manutenção dos recursos limitantes e da sobrevivência, os animais podem assumir diferentes estratégias como, por exemplo, o comportamento territorial. Apesar de garantir a sobrevivência e o desenvolvimento das espécies, do comportamento territorial também emergem custos, como os custos energéticos da defesa territorial, o risco de morte e o tempo administrado na defesa do território. Os custos e benefícios da

territorialidade moldam a capacidade das espécies de otimizarem o seu *fitness* (VERNER, 1977; KAUFMANN, 1983).

O território geralmente está associado a locais específicos do hábito de vida do animal. De forma geral, quando ocorre a exibição do comportamento territorial ligado à agressividade, as espécies estão em busca de resguardar para si o local de busca por alimento, oviposição ou locais frequentemente visitados por fêmeas. Dessa forma, o comportamento territorial garante a manutenção do espaço de forrageio, nidificação e aumento do sucesso reprodutivo (KAUFMANN, 1983; MAHER & LOTT, 1995).

Tendo em vista que comportamentos agressivos podem interferir nos padrões de ocupação do habitat e, conseqüentemente, nas dinâmicas populacionais e funcionamento do ecossistema, a agressividade pode não ser a melhor opção na defesa do território (BROWN, 1964; BAKER, 1983; BOTH & VISSER, 2003). Os animais desenvolveram distintos comportamentos visuais, acústicos, físicos ou químicos a fim de garantir a manutenção do território, como marcações químicas deixadas por machos com o papel de modular a preferência sexual de fêmeas (EDWARDS & DIMOCK, 1991; SPENCE & SMITH, 2005; CUADRADO, 2006; JOHANSSON & JONES, 2007).

Os custos da territorialidade impactam diretamente a capacidade das espécies otimizarem o seu *fitness*. À vista disso, os custos do comportamento agressivo podem ser minimizados entre espécies ou colônias vizinhas, onde alguns animais podem responder de forma menos agressiva aos seus vizinhos, na ‘Hipótese do Inimigo Íntimo’ [*Dear Enemy Effect*’, (FISHER, 1954)], seja pelo encontro repetitivo durante o forrageio ou familiaridade territorial (HEINZE *et al.* 1996; DIMARCO *et al.* 2010). O efeito contrário também pode ser observado quando animais respondem de forma menos agressiva a espécies/colônias distantes, na ‘Hipótese do Vizinho Indesejado’ [*Nasty Neighbor Effect*, (DUNN & MESSIER 1999)], quando há grande agressividade frente a

comunidades/colônias vizinhas e menor agressividade ao passo em que a distância é estendida. De forma geral, espécies que possuem um local fixo de nidificação, como os cupins, podem exibir tais comportamentos para minimizar os custos da defesa territorial.

A territorialidade já foi observada em diversos táxons animais, sobretudo à luz da exibição do comportamento territorial de machos quando da probabilidade de encontro com fêmeas. Os vertebrados (ERIKSSON & WALLIN, 1986; CLUTTON-BROCK, 1989; ROITHMAIR, 1994; SPENCE & SMITH, 2005; CUADRADO, 2006) além de invertebrados, como artrópodes (FITZPATRICK & WELLINGTON, 1983; SUTER & KEILEY, 1984; CHRISTY, 1987; EDWARDS & DIMOCK, 1991) já foram observados exibindo comportamento territorial. Segundo Mayr (2018), nos insetos, o comportamento territorial já foi descrito para uma gama de comportamentos. Os insetos podem exibir a territorialidade seja durante o forrageio, nidificação ou reprodução (WILCOX, 2019; SASAKI, 2020). Tais comportamentos intensificam-se ainda mais em insetos eussociais (cupins, formigas, vespas e abelhas) (CARDÉ *et al.*, 1995; LEMANSKI *et al.*, 2021). Através de diferentes estratégias, que podem ser químicas, físicas e acústicas, esses artrópodes são capazes de estabelecer o reconhecimento intra- e interespecífico, além de subsidiar a otimização do seu *fitness* (BILLEN, 2019; LEMANSKI *et al.*, 2021).

#### **2.4. Cupins: exploração de recursos, territorialidade e comunicação**

Os cupins são insetos de vida social fortemente organizada (eussociais), com polimorfismo acentuado e amplamente distribuídos entre as regiões tropicais e subtropicais, entre as latitudes de 52° N e 45° S (CARRERA, 1967; BIGNELL & EGGLETON, 2000). Estes insetos são mandibulados e prognatos, com olhos compostos nas formas aladas e olhos atrofiados nas outras castas, havendo ocelos nas formas aladas, com antenas longas do tipo moniliforme. Alguns cupins, denominados de cupins

“superiores”, apresentam um poro frontal denominado de fontanela com função de defesa química (GALLO *et al.* 2002; FUJIHARA *et al.* 2011).

O comportamento eussocial dos cupins deve-se à divisão em alta organização e complexidade de seus indivíduos. Estes insetos vivem em ninhos também chamados de colônias (ou cupinzeiros), onde ocorre divisão de trabalho reprodutivo, cooperação entre a colônia e sobreposição de gerações. As diferentes funções dentro da colônia são empregadas nos diferentes grupos nela existentes, e esses grupos são chamados de castas. Uma colônia possui castas reprodutoras e estéreis (operários e soldados) (GULLAN & CRANSTON, 2017).

Durante o uso do habitat, os cupins desempenham notórias funções ecossistêmicas. Através o forrageio e construção de seus ninhos, os cupins alteram as propriedades físicas e químicas do ambiente através do revolvimento do solo, da construção de túneis e galerias e da realização da ciclagem dos nutrientes, ao passo em que se alimentam preferencialmente de matéria orgânica morta de origem celulósica (BIGNELL & EGGLETON, 2000; JOUQUET *et al.* 2011). Durante a construção de suas colônias, os cupins também proporcionam local de nidificação para muitas espécies de animais, tanto vertebrados quanto invertebrados (LEE & WOOD, 1971; BIGNELL & EGGLETON, 2000; JOUQUET *et al.* 2011). Deste modo, o uso do habitat pelos cupins e suas habilidades de forrageio tornam-se importantes não apenas para a compreensão do seu processo de nidificação, mas também para a estruturação de muitas comunidades.

O tipo de forrageio dos cupins depende muito da espécie, dada a diversidade de hábitos de nidificação do grupo. A exploração dos recursos por cupins ocorre tanto acima do solo (através de galerias ou trilhas) quanto abaixo do solo (através de túneis) (ABE, 1987; TRANIELLO & LEUTHOLD, 2000). Para explorar novos recursos, os cupins organizam-se coletivamente, por meio de trilhas subsidiadas por feromônios que

potencializam a exploração dos recursos pelos operários e soldados, sendo os últimos importantes no recrutamento e seleção dos recursos explorados (TRANIELLO & ROBSON, 1995; TRANIELLO & LEUTHOLD, 2000). As pistas utilizadas por cupins, além de auxiliar o forrageio, também são importantes para a ocupação e defesa territorial (TRANIELLO & ROBSON, 1995).

Para realizar a defesa do ninho e da área de forrageio, os cupins expressam diferentes mecanismos de defesa química e mecânica, geralmente associados aos soldados. Os operários, apesar de serem conhecidos inicialmente como importantes durante o forrageio e na manutenção da colônia, também são importantes na defesa (THORNE, 1982). Os soldados de cupins possuem uma grande variedade de mecanismos defensivos, que podem ser expressos na defesa química (através da secreção de substâncias) e mecânica (através de mordida e luta) (NOIROT & DARLINGTON, 2000; SOBOTNIK *et al.* 2010). A agressividade nos cupins pode ocorrer de maneira mais forte em interações interespecíficas, no entanto, colônias de uma mesma espécie que ocorrem na mesma área podem ser agressivas entre si diante da escassez dos recursos utilizados (THORNE & HAVERTY, 1991; GETTY *et al.* 2000).

A comunicação entre os indivíduos que compõem uma colônia de cupins é de extrema importância para o pleno desempenho das atividades de forrageio e para garantir a coesão social. A comunicação entre os indivíduos da mesma colônia ocorre principalmente através da comunicação química (feromônios, importantes para o reconhecimento intracolônial) e vibroacústica (HOLLDOBLER, 1999; BILLEN, 2011; HUNT & RICHARD, 2013; RICHARD & HUNT, 2013). Deste modo, o reconhecimento intracolônial dos cupins pode ser executado, somando os hidrocarbonetos cuticulares (HCs) também utilizados para o reconhecimento, ao conjunto de sinais utilizados (LENOIR *et al.*, 2001; DRONNET *et al.* 2006).

Além da comunicação química, os cupins também contam com a comunicação através de sons e vibração. Através da vibração, os cupins transferem sinais de alarme aos companheiros de ninho, que podem ser detectados a longas distâncias em campo e dentro do ninho, permitindo rápida evacuação (ROHRIG *et al.* 1999). Além da evacuação, o sinal de alarme também proporciona organização das potencialidades da colônia através dos estímulos intra- ou interespecíficos empregados, visto que o alarme pode transferir aos companheiros de ninho informações acerca de competidores ou recursos (EVANS *et al.* 2005; EVANS *et al.* 2009; CRISTALDO *et al.* 2015; CRISTALDO *et al.* 2016; CRISTALDO *et al.* 2016a).

## **2.5. Gênero *Microcerotermes* (TERMITIDAE: TERMITINAE)**

O gênero *Microcerotermes* (Termitidae: Termitinae) apresenta distribuição pantropical. No Brasil, ocorrem 4 espécies em diferentes biomas, como a Amazônia, Cerrado e Floresta Atlântica (CONSTANTINO, 1999). O gênero pode ser encontrado em vários tipos de habitat construindo ninhos cartonados rígidos, geralmente arborícolas, mas ocasionalmente epígeos, alimentando-se de madeira (xilófagos). Dentre as espécies desse gênero, com relevância na degradação da madeira, destaca-se a espécie *Microcerotermes strunckii* (Sorensen, 1884), responsável por danos a construções e a árvores vivas (TORALES, 1995; CONSTANTINO, 1999; WONG *et al.* 2010).

Assim como outros cupins, os representantes do gênero *Microcerotermes* são responsáveis por boa parte da densidade de cupins na região Neotropical, e também do consumo de madeira em seus habitats. Segundo Barca *et al.* (2018), em ecossistemas Neotropicais, a densidade de nidificação de *M. indistinctus* Mathews, 1977, uma das espécies do gênero, pode ultrapassar 20 ninhos/ha e chegar a mais de 50 ninhos/ha na Floresta Atlântica.

## **2.6. *Nasutitermes corniger* (TERMITIDAE: NASUTITERMITINAE)**

A espécie *N. corniger* é uma das principais espécies do gênero *Nasutitermes*, que agrupa 248 espécies construtoras de ninhos epígeos e arborícolas, cuja dieta é xilófaga (SCHEFFRANHN *et al.*, 2014; CONSTANTINO, 2022). Estes cupins são nativos da região Neotropical, com alta plasticidade adaptativa em diferentes ambientes, sendo considerada, inclusive, importante praga urbana na região (CONSTANTINO, 2002).

Os cupins do gênero *Nasutitermes* constroem túneis que vão desde a colônia até o chão, ou construções residenciais. Além disso, podem atacar a madeira existente na construção próxima ao ninho, além de infestar a madeira que lhes confere moradia (CONSTANTINO, 2015; BOULOGNE *et al.* 2017). O gênero *Nasutitermes* é responsável por 50% dos danos ocasionados por cupins em áreas urbanas e periurbanas, principalmente a espécie *N. corniger* (BANDEIRA, 1998). A espécie tem sido considerada uma praga urbana de maior amplitude na cidade de João Pessoa – Paraíba, onde é responsável por 43% dos danos causados por cupins na cidade (VASCONCELLOS *et al.* 2002). Segundo Albuquerque *et al.* (2012), *N. corniger* já atingiu o status de praga de maior amplitude na cidade do Recife - Pernambuco, onde representou 84% na frequência de espécies no ambiente urbano e periurbano da cidade do Recife.

### **3. OBJETIVOS**

#### **Geral:**

Investiga os fatores e mecanismo envolvidos na na coocorrência interespecífica em cupins.

#### **Específicos:**

1. Caracterizar o padrão de coocorrência de ninhos das espécies selecionadas em campo através do mapeamento geográfico;
2. Verificar o papel da distância entre colônias e da quantidade de recurso alimentar na coocorrência de *Nasutitermes corniger* sob *Miceocerotermes* sp. em iscas em laboratório;
3. Analisar o papel da agressividade interespecífica como mecanismos de coocorrência entre colônias de *Nasutitermes corniger* e *Microcerotermes* sp.

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1. Cupins: obtenção, manutenção das colônias e padrão de coocorrência em campo

Colônias de cupins pertencentes a dois diferentes táxons da família Termitidae [*Microcerotermes* sp. (Termitinae) e *N. corniger* (Nasutitermitinae)] foram mapeadas através do Sistema de Posicionamento Global (GPS) utilizando o aplicativo *Fields Area Measurement* (versão 2.10.0) em fragmentos de Mata Atlântica localizados na Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) – *campus* SEDE, no município de Recife, Pernambuco (8°04'03'' S, 34°55'00'' O). O local de estudo apresenta clima caracterizado como ‘*subtropical úmido e subúmido*’ (Aw) de acordo com a classificação de Köppen, com temperatura média anual em torno de 25,8 °C e precipitação média anual de 1804 mm. Através do software QGIS (versão 3.28.2), foram gerados mapas da localização dos ninhos arborícolas conspícuos de ambas os táxons investigados.

Todas as colônias mapeadas foram coletadas, com o auxílio de instrumentos de jardinagem, acondicionadas em sacos plásticos, etiquetadas e levadas para o Laboratório de Ecologia de Insetos da UFRPE. No laboratório, cada colônia foi acondicionada separadamente em caixas organizadoras de plástico (50 cm diâmetro x 20 cm altura), as quais foram mantidas fechadas e sob condições controladas (25±2 °C, UR 60±5%, escuro) até a realização dos bioensaios comportamentais. Durante a manutenção das colônias no laboratório, algodão embebido em água foi ofertado às colônias sempre que necessário. Os bioensaios foram realizados dentro de um prazo máximo de 24 horas após as coletas das colônias. Ao todo, foram utilizadas 10 colônias de *N. corniger* e 10 colônias de *Microcerotermes* sp. para os testes interespecíficos e 8 colônias de *N. corniger* e 8 de *Microcerotermes* sp. para os testes intraespecíficos.

## **4.2. Design experimental**

### **4.2.1. A coocorrência interespecífica de colônias de cupins é afetada pela distância entre colônias e quantidade de recurso alimentar?**

A fim de testar a hipótese de que a coocorrência de colônias de *N. corniger* e *Microcerotermes* sp. é maior entre colônias espacialmente próximas e em situações de alta quantidade de recurso alimentar, bioensaios comportamentais foram realizados em laboratório. Para isso, foi avaliada a coocorrência entre indivíduos de diferentes colônias de *N. corniger* e de *Microcerotermes* sp. com diferentes distâncias entre si em iscas com diferentes quantidades de recurso alimentar.

Os experimentos de coocorrência foram realizados entre os meses de julho e agosto de 2022, utilizando indivíduos de colônias ativas dos dois táxons com distâncias que variaram de oito a 851 m<sup>2</sup>. Os bioensaios foram conduzidos através de arenas de seleção de recuso, seguindo metodologia proposta por Silva *et al.* (2021). Resumidamente, as arenas foram compostas por um pote de plástico central (250 ml) conectado, por meio de uma mangueira de plástico (Ø 7 mm), a dois potes laterais (250 ml) em suas extremidades. O pote central foi coberto com papel filtro onde foi ofertada uma isca de cana-de-açúcar (*Saccharum officinarum* L., Poaceae) em três diferentes quantidades: (1) pouco recurso (5g), (2) intermediário recurso (20g) e (3) alto recurso (45g). A quantidade do recurso foi estabelecida com base em experimentos prévios. Em cada pote lateral, também cobertos com papel filtro, foram acondicionados grupos de 20 indivíduos de cada táxon. Cada grupo era composto por soldados e operários dentro de um mesmo grupo. A proporção de castas utilizada respeitou a proporção natural das espécies utilizados no estudo, ou seja, 14 operários e seis soldados de *N. corniger* em uma arena e 18 operários e dois soldados de *Microcerotermes* sp. na outra arena.

Após a inserção dos grupos de cupins nos potes laterais, foram coletados os seguintes dados: (1) tempo de descoberta do recurso, (2) identidade da casta (operário ou soldado) e quantidade de indivíduos na isca por táxon. Para cada táxon foram utilizadas 10 colônias ( $N = 20$ ), com 100 combinações entre *N. corniger* e *Microcerotermes* sp. para cada uma das três ofertas de recurso alimentar (pouco, intermediário e alta), totalizando 300 bioensaios de coocorrência. Consideramos a coocorrência quando 25% dos indivíduos de cada um dos grupos testados nas arenas foram encontrados juntos na arena central. As avaliações ocorreram dentro de um período de 24 h.

Bioensaios similares analisando a resposta intraespecífica para cada uma das espécies estudadas foram utilizados como controle. Nesses bioensaios, a única diferença foi que os indivíduos de cada colônia foram previamente marcados na região do pronoto com uma mistura de cola corrida e tinta guache, conforme descrito por Marins *et al.* (2017), a fim de discriminar os indivíduos de cada colônia.

Um total de oito colônias de *N. corniger* e oito colônias de *Microcerotermes* sp. foram utilizadas em combinações intraespecíficas (mesma espécie). Para cada combinação de pareamento ( $N = 28$ ) x tratamento (quantidade de recurso na arena;  $N = 3$ ) foram realizados um total de 84 bioensaios para cada um dos taxa avaliados. Assim como no bioensaio interespecífico, consideramos a coocorrência quando 25% dos indivíduos de cada uma das colônias testadas nas arenas foram encontrados juntos na arena central.

#### **4.2.2. A agressividade interespecífica é o mecanismo responsável pelo padrão de coocorrência interespecífica em cupins?**

A fim de verificar a hipótese de que uma maior agressividade é o mecanismo responsável pelo padrão de coocorrência interespecífica em cupins, bioensaios

comportamentais de agressividade foram realizados em laboratório. Para isso, utilizamos cinco colônias de *N. corniger* e cinco colônias de *Microcerotermes* sp. ( $N = 10$ ). Os bioensaios foram realizados durante o mês de outubro de 2022.

Os bioensaios foram realizados em placas de Petri (7.0 x 1.5 cm), cobertas com papel filtro. No centro da placa de Petri, 10 indivíduos de cada espécie foram acondicionados e os comportamentos foram gravados durante 2 min. A proporção de castas utilizada respeitou a proporção natural das espécies utilizados no estudo, ou seja, sete operários e três soldados de *N. corniger* e nove operários e um soldado de *Microcerotermes* sp. Após a finalização da gravação, as placas de Petri receberam algodão umedecido com 2 mL de água destilada e foram mantidas em incubadora tipo B.O.D. (25 °C, escuro) para avaliação da sobrevivência. O número de indivíduos mortos foi quantificado em intervalos de uma hora nas primeiras seis horas e, em seguida, em intervalos de duas horas até que todos os indivíduos na placa de Petri estivessem mortos.

Os vídeos dos bioensaios de agressividade foram analisados para a quantificação das interações entre todos os indivíduos nas placas de Petri, considerando os comportamentos positivos (trofalaxia, antenação e allogrooming), negativos (morder e lutar) e neutro (vibração). Os comportamentos entre indivíduos da mesma espécie não foram avaliados nas análises interespecíficas. A contagem do número de comportamentos foi realizada em intervalos de 15 s, por dois observadores simultaneamente. Em seguida, o índice de agressividade (IA) foi calculado considerando o número de comportamentos negativos pelo número total de comportamentos exibidos na placa. Ao todo foram realizados 75 bioensaios de agressividades interespecíficas.

O controle consistiu em bioensaios similares intraespecíficos entre uma mesma colônia de cada um dos grupos (*N. corniger*,  $N = 15$  bioensaios; e *Microcerotermes* sp.,

$N = 15$  bioensaios). Para cada combinação, três repetições foram conduzidas, totalizando 105 bioensaios de agressividade intraespecífico.

### 4.3. Análise estatística

As análises estatísticas foram realizadas no software R (RDevelopment Core Team 2020) utilizando Modelos Lineares Generalizados (GLM), seguidos por análise de resíduos para verificar a adequabilidade da distribuição de erros no modelo. A simplificação dos modelos, quando necessária, foi realizada retirando a variável explanatória não significativa ( $P > 0.05$ ). Análises de Contraste foram realizadas a fim de obter as diferenças dentro dos tratamentos, seguindo recomendação de Crawley (2007).

Para verificar se a probabilidade de coocorrência nas iscas dentro das arenas ( $y$ -var) foi afetada pela “distância das colônias” ( $x_1$ -var), “disponibilidade de recursos” ( $x_2$ -var) e a interação entre esses fatores, os dados foram submetidos à Análise de Deviancia (ANODEV), com distribuição de erros binomial.

O efeito das combinações inter- e intraespecíficas ( $x$ -var) no Índice de Agressividade (AI) ( $y$ -var) foi analisado através de ANODEV, com distribuição de erros Gaussiana. Para analisar o efeito das combinações inter- e intraespecíficas ( $x$ -var) nos comportamentos positivos, negativos e neutro ( $y$ -vars), os dados foram submetidos à ANODEV, com distribuição de erros Gaussiana. A distância entre as colônias ( $x$ -var) foi correlacionado ao IA ( $y$ -var) nos testes interespecíficos e posteriormente foi analisado por meio de ANODEV, com distribuição de erros Gaussiana.

Para verificar se a sobrevivência dos grupos interespecíficos e intraespecíficos em placa de Petri após os bioensaios de agressividade, os dados foram submetidos a uma análise de sobrevivência usando a distribuição de erros Weibull.

## 5. RESULTADOS

### 5.1. Padrão de coocorrência de colônias em campo

As colônias utilizadas nos bioensaios interespecíficos apresentaram uma distância média de  $379 \pm 27$  m (Figura 1). As colônias utilizadas nos bioensaios intraespecíficos de *N. corniger* possuíam uma distância média de  $468 \pm 29$  m (Figura 2), enquanto as colônias de *Microcerotermes* sp., utilizadas nos bioensaios intraespecíficos, apresentam uma distância média de  $388 \pm 36$  m (Figura 3).



**Figura 1.** Localização das colônias utilizadas nos bioensaios interespecíficos entre *Nasutitermes corniger* e *Microcerotermes* sp.

### Localização intraespecífica - *Nasutitermes corniger*

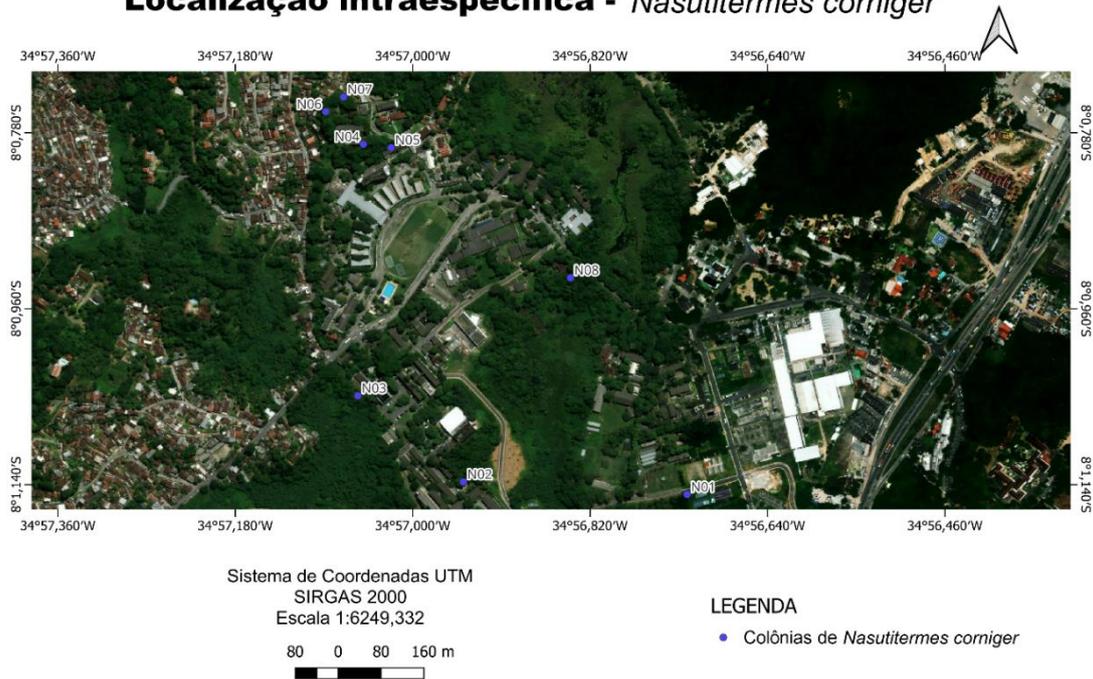


Figura 2. Localização das colônias de *Nasutitermes corniger* utilizadas nos bioensaios intraespecíficos.

### Localização intraespecífica - *Microcerotermes* sp.

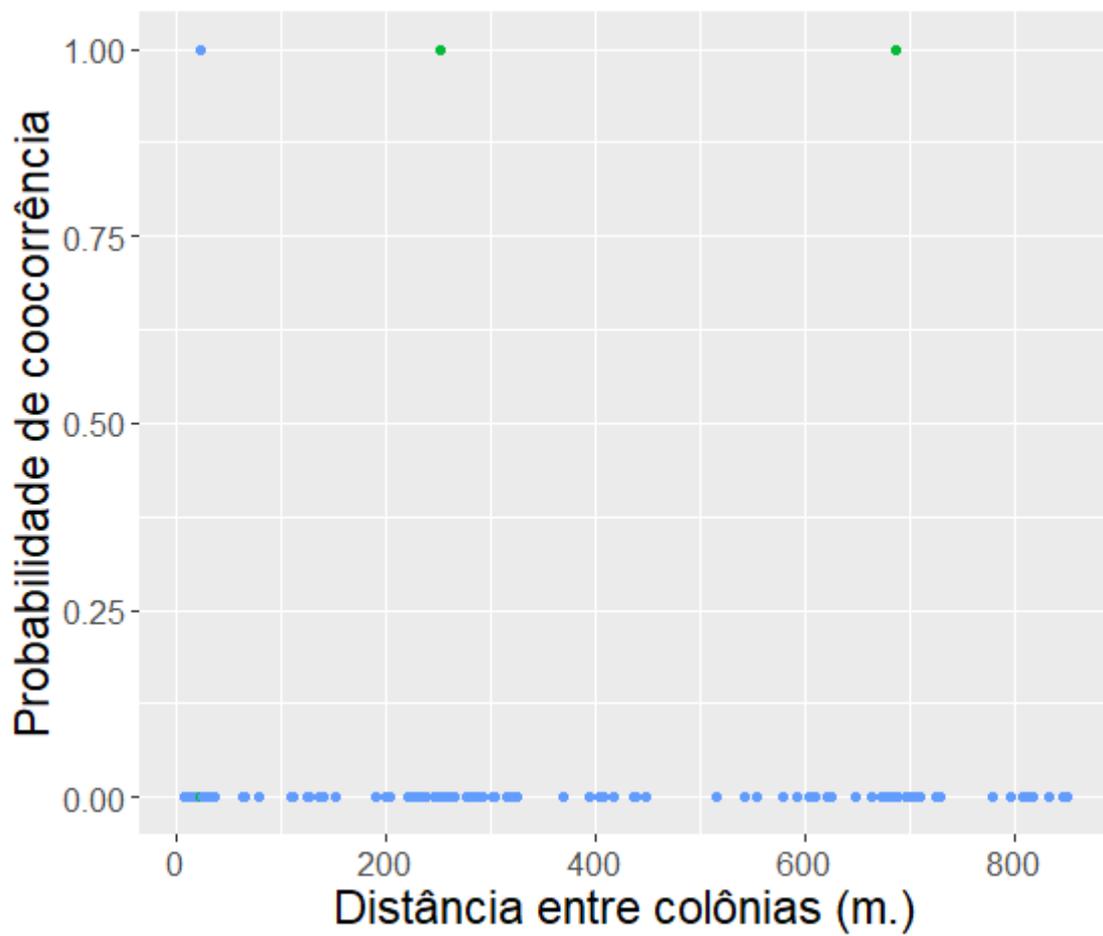


Figura 3. Localização das colônias de *Microcerotermes* sp. utilizadas nos bioensaios intraespecíficos.

## 5.2. A coocorrência interespecífica de colônias de cupins é afetada pela distância entre colônias e quantidade de recurso alimentar?

A probabilidade de coocorrência interespecífica entre indivíduos de *N. corniger* e *Microcerotermes* sp. não foi afetada significativamente pela distância entre as colônias (Chisq = 33,45, g.l. = 298, P= 0,70), pela quantidade de recurso alimentar (Chisq = 30,66, g.l. = 296, P= 0,24) ou pela interação entre esses fatores (Chisq = 27,24, g.l.= 294, P= 0,18) (Figura 4). De um modo geral, das 300 combinações interespecíficas realizadas, a coocorrência nas iscas ocorreu em apenas três, sendo duas coocorrências observadas na quantidade intermediária de recurso e uma na alta quantidade de recurso. Desta forma, apesar da coocorrência observada em campo entre as colônias de *N. corniger* e *Microcerotermes* sp. (Figura 1), não se verifica coocorrência dos indivíduos dessas espécies em iscas no laboratório.

A proporção de cupins na isca foi significativamente afetada pelo tempo e pela espécie, em todas as quantidades de recurso (Tabela 1). Independentemente da quantidade de recurso, a maior proporção de indivíduos presentes na arena com isca foi da espécie *N. corniger* (Fig. 5), indicando que essa é a espécie que colonizou todas as iscas em todas as quantidades de recurso (pouco, intermediário e alto).

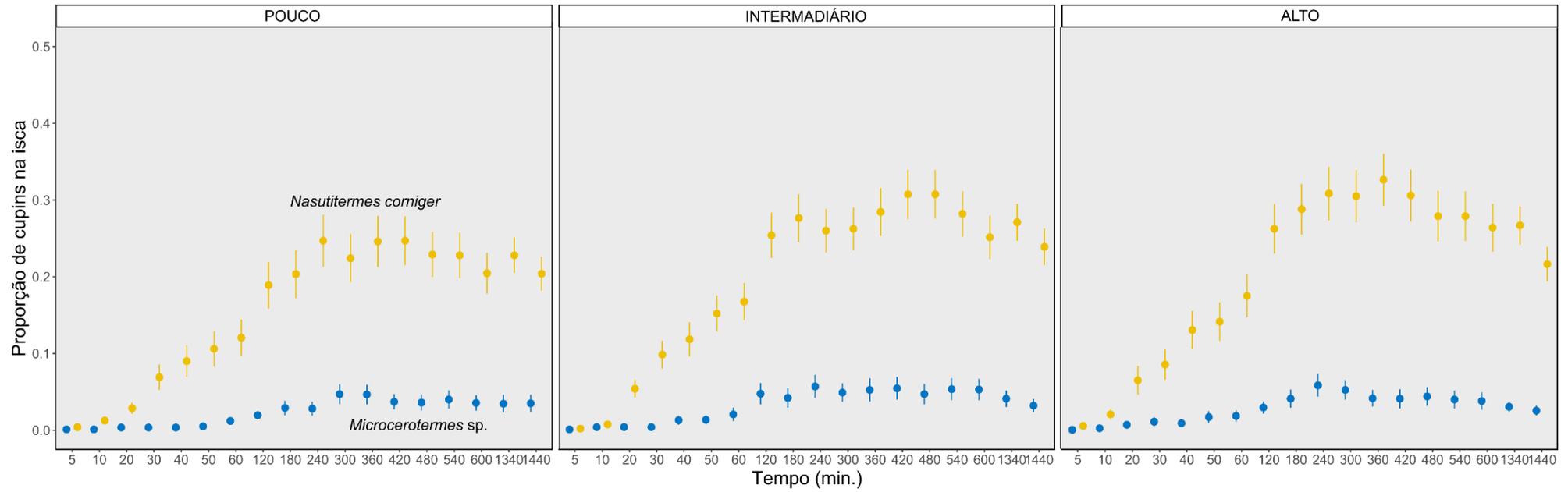


**Figura 4.** Efeito da distância entre colônias e da quantidade de recurso na probabilidade de coocorrência de indivíduos de *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) e *Microcerotermes* sp. (Termitidae: Termitinae) em bioensaios de seleção de recurso alimentar interespecíficos.

**Tabela 1.** Efeito do tempo, da espécie e da interação desses fatores na proporção de cupins na arena central durante o bioensaio interespecífico de seleção de recurso.

Fator	<i>g.l.</i>	Deviancia	P	
<b>POUCO RECURSO</b>				
tempo (T)	1	629,6	< 0,0001	***
espécie (SP)	1	4548,9	< 0,0001	***
T: SP	1	1,40	0,23	<i>n.s</i>
<b>INTERMEDIÁRIO RECURSO</b>				
tempo (T)	1	595,7	< 0,0001	***
espécie (SP)	1	5421,4	< 0,0001	***
T: SP	1	4,0	0,04	*
<b>ALTO RECURSO</b>				
tempo (T)	1	426,4	< 0,0001	***
espécie (SP)	1	6220,8	< 0,0001	***
T: SP	1	5,40	0,42	<i>n.s</i>

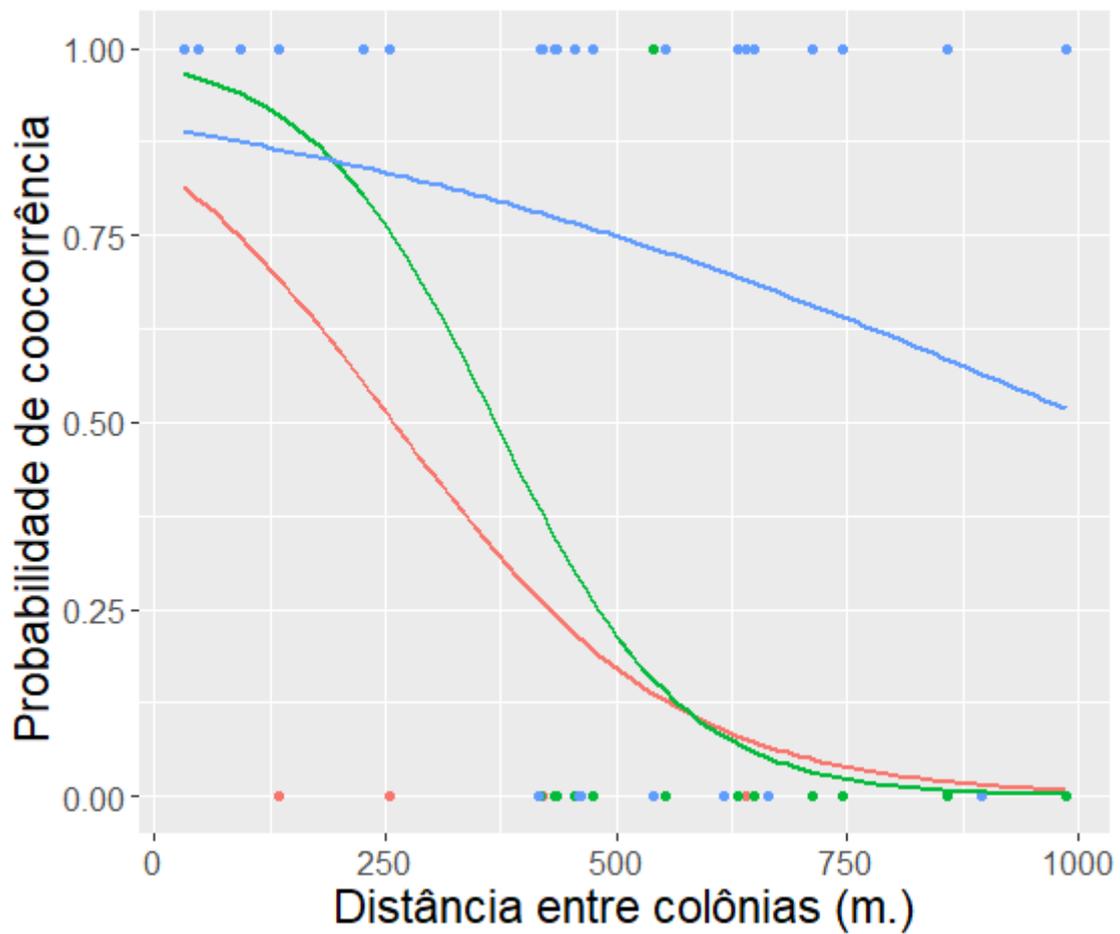
\*\*\*:  $P < 0,001$ ; \*:  $P = 0,04$ ; *n.s.*: não significativo



**Figura 5.** Dinâmica temporal da ocupação de iscas por indivíduos de *Nasutitermes corniger* (amarelo) e *Microcerotermes sp.* (azul) nos bioensaios de seleção de recurso com diferentes quantidades de recurso. A proporção de cupins na isca de cada espécie foi calculada dividindo o número de indivíduos presentes na isca pelo número total de indivíduos da espécie na arena.

Nos bioensaios intraespecíficos, de uma maneira geral, o padrão de coocorrência nas iscas foi bem diferente do observado nos bioensaios interespecíficos. Em *N. corniger*, a probabilidade de coocorrência intraespecífica nas iscas foi afetada significativamente pela distância entre as colônias (Chisq= 15,81, g.l.= 79,  $P < 0,0001$ ) e pela disponibilidade de recurso nas arenas (Chisq= 19,18, g.l.= 77,  $P < 0,0001$ ). No entanto, não existe efeito significativo da interação entre distância das colônias e quantidade de recurso (Chisq= 4,40, g.l.= 75,  $P = 0,10$ ). De uma maneira geral, a probabilidade de coocorrência diminui com o aumento na distância entre as colônias (Figura 6). Porém, essa diminuição depende da quantidade de recursos: colônias sob alta quantidade de recursos tendem a ter uma maior probabilidade de coocorrência comparado com colônias sob pouca e intermediária quantidade de recurso (Fig. 6). Não existe efeito significativo da coocorrência entre colônias sob pouca e intermediária quantidade de recurso ( $P > 0,05$ ).

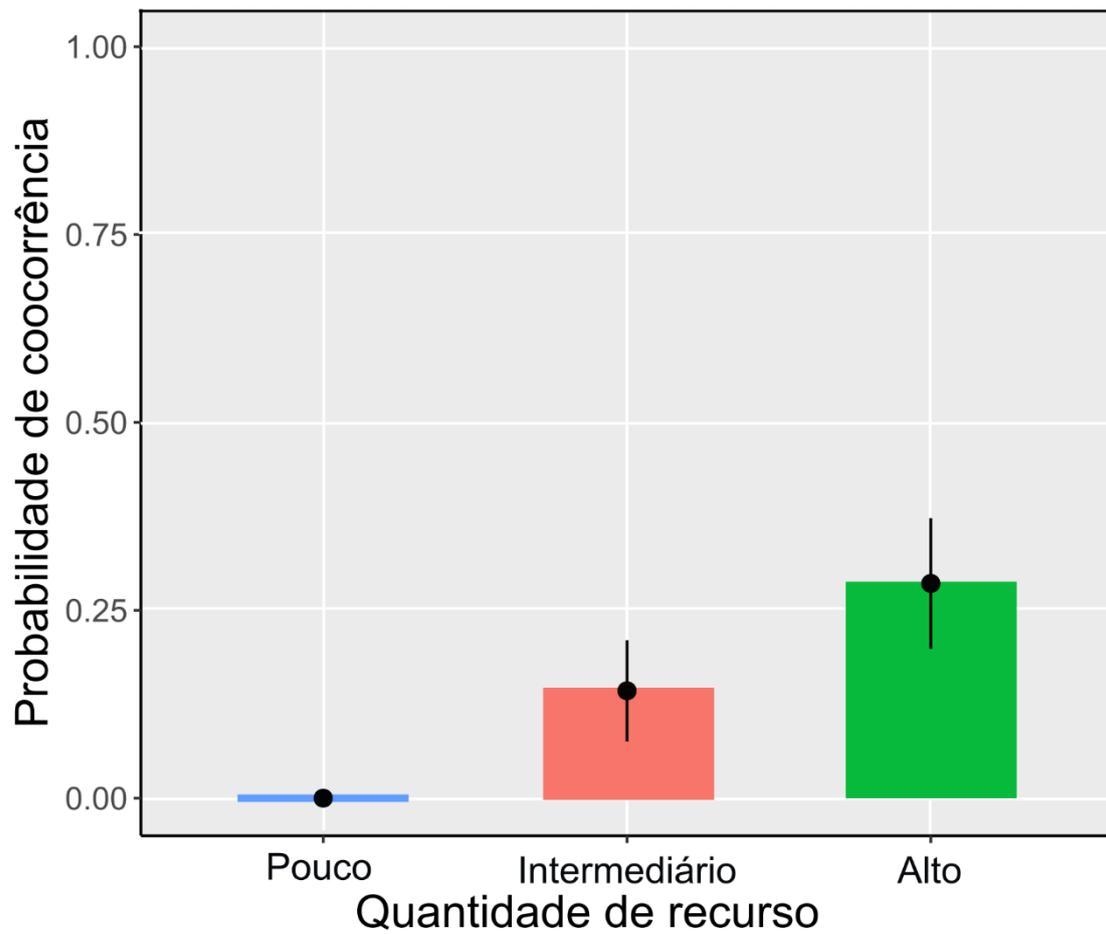
A coocorrência entre diferentes colônias de *N. corniger*, foi observada em 36 dos 84 bioensaios realizados (42,8%), sendo sete (8,3%) nos bioensaios com pouca quantidade de recurso, nove (10,7%) nos bioensaios com intermediária quantidade de recurso e 20 (23,8%) nos bioensaios com alta quantidade de recurso.



**Figura 6.** Efeito da distância entre colônias e da quantidade de recurso na probabilidade de coocorrência de indivíduos de diferentes colônias de *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) em bioensaios de seleção de recurso alimentar intraespecífico.

Em *Microcerotermes* sp., a probabilidade de coocorrência intraespecífica não foi significativamente afetada pela distância entre as colônias (Chisq = 0,29, g.l. = 82; P= 0,58) nem pela interação entre distância das colônias e quantidade de recursos (Chisq= 0,02, g.l.= 78, P= 0,98). No entanto, existe um efeito significativo da quantidade do recurso ofertado na probabilidade de coocorrência intraespecífica (Chisq = 12,46, g.l. =80, P= 0,001). De uma maneira geral, existe uma maior probabilidade de coocorrência de indivíduos de diferentes colônias de *Microcerotermes* sp. quando em intermediária e alta quantidade de recurso comparado com pouca quantidade de recurso (Figura 7). Não existe diferença significativa na probabilidade de coocorrência entre alta e intermediária quantidade de recurso ( $P > 0,05$ ).

Apesar disso, é importante destacar que nessa espécie, a coocorrência só foi observada em 12 dos 84 bioensaios realizados (14,3%), sendo apenas quatro (4,8%) observada nos experimentos com intermediária quantidade de recurso e oito (9,6%) nos experimentos com alta quantidade de recurso. Não houve coocorrência nos experimentos com pouca quantidade de recurso.



**Figura 7.** Efeito da quantidade de recurso na probabilidade de coocorrência de indivíduos de diferentes colônias de *Microcerotermes* sp. (Termitidae: Termitinae) em bioensaios de seleção de recurso alimentar intraespecífico.

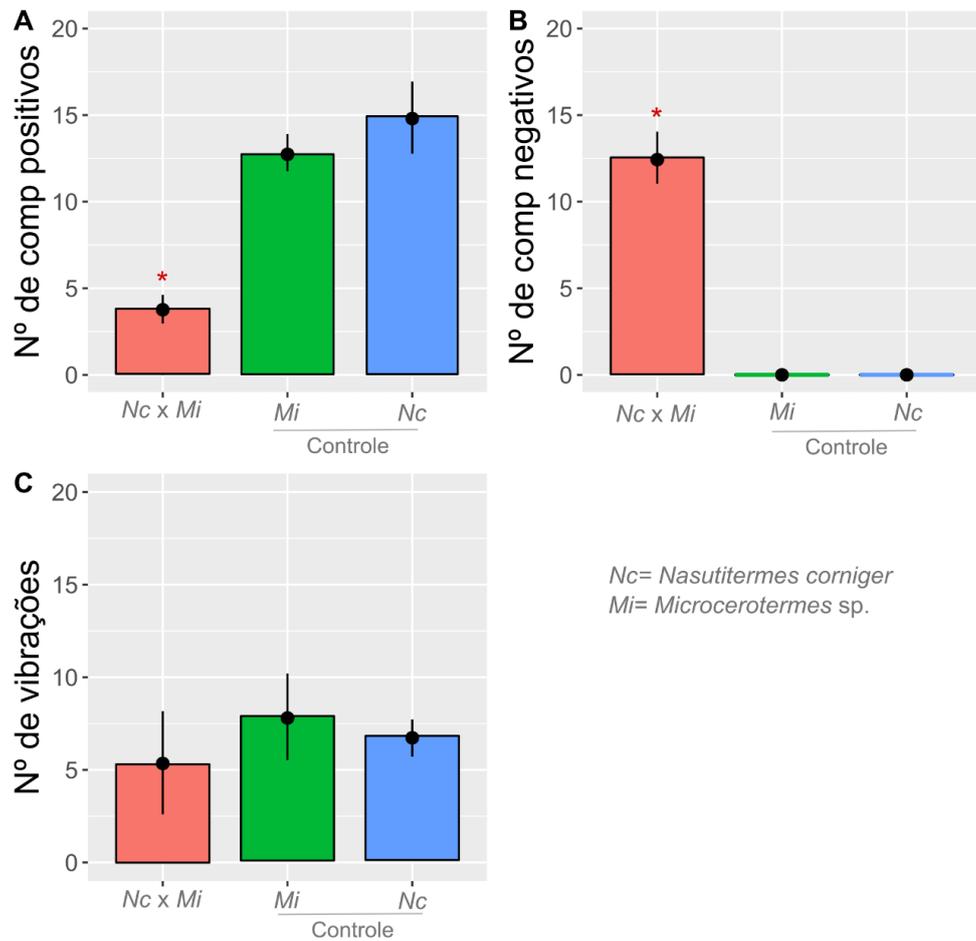
### 5.3. A agressividade interespecífica é o mecanismo responsável pelo padrão de coocorrência interespecífica em cupins?

De uma maneira geral, o número de comportamentos positivos e negativos foram significativamente afetados pelo tipo de combinação nos bioensaios de agressividade (positivos:  $F_{2,32} = 20,70$ ,  $P < 0.001$ ; negativos:  $F_{2,32} = 28,72$ ,  $P < 0.001$ ). Nas combinações interespecíficas, existe um menor número de comportamentos positivos e um maior número de comportamentos negativos comparado com o controle (Figura 8A-8B). Testes post-hoc mostraram não existir diferença significativa ( $P > 0,05$ ) entre os controles tanto nos comportamentos positivos como nos comportamentos negativos. Por outro lado, não existe efeito significativa do tipo de combinação no número de comportamento neutro (vibração) ( $F_{2,32} = 0,33$ ,  $P = 0,71$ ) (Figura 8C).

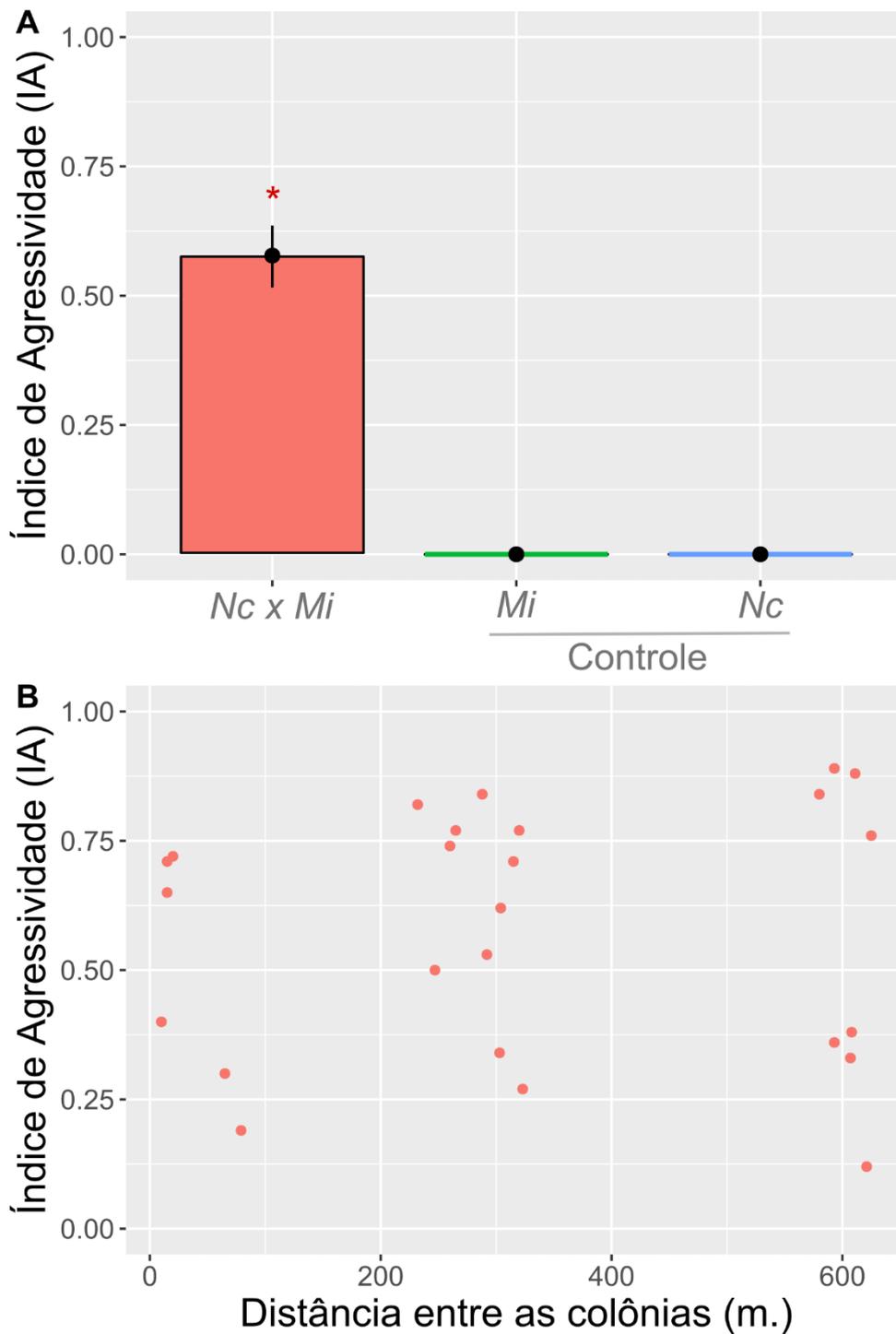
O IA foi significativamente afetado pelo tipo de combinações nos bioensaios de agressividade ( $F_{2,32} = 28,1$ ;  $P < 0,001$ ). As combinações interespecíficas apresentam um maior IA comparado com os controles (combinações intraespecíficas) (Figura 9A). Não existe diferença significativa ( $P > 0,05$ ) entre os controles. Considerando as combinações interespecíficas, o IA não é afetado significativamente pela distância entre as colônias ( $F_{1,23} = 0,02$ ,  $P = 0,86$ ) (Figura 9B).

A sobrevivência após os bioensaios de agressividade foi significativamente afetada pelo tipo de combinação (Deviancia: 683,48, g.l.= 1,2097,  $P < 0.0001$ ), a espécie (Deviancia: 1642,24, g.l.= 1,2096,  $P < 0.0001$ ) e pela interação entre esses fatores (Deviancia: 1062,09, g.l.= 1,2095,  $P < 0.0001$ ). Ambas as espécies estudadas tiveram uma maior mortalidade em combinações interespecíficas comparada com o controle (Figura 10). No entanto, os indivíduos de *Microcerotermes* sp. têm uma mortalidade mais rápida nas combinações interespecíficas quando comparado com *N. corniger* (Figura 10). O baixo tempo médio de morte observado em *Microcerotermes* sp. comparado com *N.*

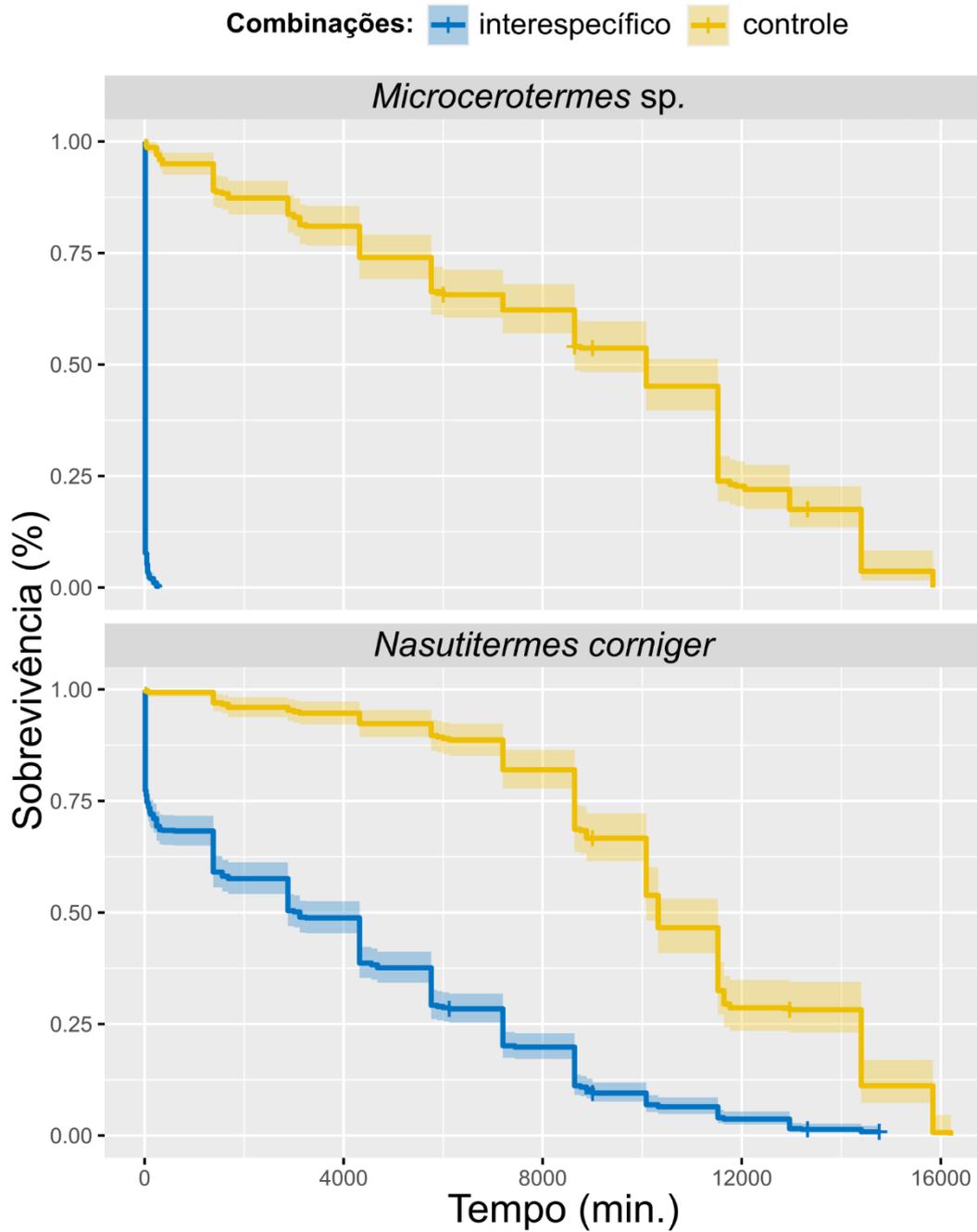
*corniger* durante os bioensaios interespecíficos indicam que *Microcerotermes* sp. parece ter uma menor habilidade competitiva, sendo os indivíduos mais atacados durante os experimentos de agressividade. A Tabela 2 mostra o tempo médio de morte de ambas as espécies estudadas nas diferentes combinações (interespecífico x controle).



**Figura 8.** Número de comportamentos positivos (A), negativos (B) e neutro (C) nas combinações interespecíficas e controle (apenas *Microcerotermes* sp. e apenas *Nasutitermes corniger*). Gráfico de barra com asterisco indica diferença significativa entre os níveis.



**Figura 9.** Índice de Agressividade (IA) nas combinações interespecíficas e controle (apenas *Microcerotermes* sp. e apenas *Nasutitermes corniger*) (A) e efeito da distância entre as colônias no IA (B). Gráfico de barra com asterisco indica diferença significativa entre os níveis.



**Figura 10.** Curvas de sobrevivências de indivíduos de *Microcerotermes sp.* (acima) e *Nasutitermes corniger* (abaixo) após experimentos de agressividade interespecíficos (linhas em azul) e no controle (linhas amarelas).

**Tabela 2.** Tempo médio de morte (min.) dos indivíduos de *Microcerotermes* sp. e *Nasutitermes corniger* após experimentos de agressividades interespecíficos (*Microcerotermes* sp. vs. *N. corniger*) e no controle (apenas *Microcerotermes* sp. ou apenas *N. corniger*).

Espécie	Tempo médio de morte (min.)		
	Interespecífico	Controle	
<i>Microcerotermes</i> sp.	21,18	9.738,58	***
<i>Nasutitermes corniger</i>	4.004,93	12.943,80	***

\*\*\*:  $P < 0,0001$

## 6. DISCUSSÃO

Nas últimas décadas, uma série de estudos têm buscado compreender os efeitos e mecanismos responsáveis pela coexistência de diferentes espécies nas escalas locais, regionais e globais. No presente estudo, verificamos os fatores e mecanismo envolvidos no padrão de coocorrência local entre os cupins arborícolas *N. corniger* e *Microcerotermes* sp.. De maneira geral, nossos resultados demonstraram que a coocorrência interespecífica dos dois táxons não foi significativamente afetada pela disponibilidade de recurso local ou pela distância entre as colônias (Figura 4). A baixa coocorrência nas iscas pelas espécies estudadas indicou um padrão de não-ocorrência. De fato, a maior proporção de cupins nas iscas ao longo do tempo, em todas as quantidades de recursos testadas, foi de indivíduos de *N. corniger* (Figura 5); indicando que essa espécie é capaz de monopolizar o recurso alimentar. O alto IA (Figura 9A) e a alta mortalidade de indivíduos de *Microcerotermes* sp. (Tabela 2; Figura 10) comprovam a alta habilidade competitiva de *N. corniger*.

Os bioensaios intraespecíficos (mesma espécie) demonstraram, por outro lado, que existe um efeito das variáveis testadas na coocorrência de iscas. A coocorrência na espécie *N. corniger* foi significativamente afetada pela distância entre as colônias e a disponibilidade de recurso (Figura 6), enquanto que a probabilidade de coocorrência em *Microcerotermes* sp., embora baixa, foi significativamente afetada pela disponibilidade de recurso local (Figura 7). Os mecanismos que permitem a coexistência em comunidades biológicas relatam a competição intraespecífica como um modulador relativamente mais forte do que a competição interespecífica [Hipótese da Segregação Espacial, (PACALA, 1997)]. Dessa forma, a competição intraespecífica dentro da espécie *N. coniger* pode ter contribuído para sua alta habilidade competitiva, garantindo a monopolização do recurso e, conseqüentemente, a ausência de coocorrência com indivíduos de *Microcerotermes* sp. em condições de laboratório.

A alta capacidade de exploração de recursos por indivíduos de *N. corniger* é discutida em muitos trabalhos. A alta proporção de soldados observada na espécie *N. corniger* (30%), permitiu que esse grupo fosse capaz de aumentar a capacidade de busca por alimento e potencializar a tomada de decisões durante o forrageio. Em *N. corniger*, os soldados participam não apenas na defesa, mas também na seleção dos recursos, reduzindo o tempo de exposição a possíveis predadores, competidores e clima (TRANIELLO, 1981). Percebemos através deste estudo que o tempo de colonização das iscas por indivíduos de *N. corniger* é maior quando comparada a indivíduos de *Microcerotermes* sp. (Figura 5), o que também pode ser explicado pela alta proporção de soldados. Sacramento *et al.* (2020), por exemplo, demonstraram que a alta proporção de soldados em *N. corniger* permite um aumento na percepção por fontes de recursos, dirigindo os indivíduos a explorarem recursos mais favoráveis. Além disso, Silva *et al.* (2021) demonstraram recentemente que pistas químicas intraespecíficas podem modular a seleção de recursos em *N. corniger*. Embora alguns estudos demonstrem que sinais da glândula esternal de um único indivíduo podem desencadear o forrageio (CRISTALDO *et al.*, 2014; CRISTALDO *et al.*, 2016a), o recrutamento dos operários é esperado após o aumento da concentração de feromônios de trilha pelos soldados (TRANIELLO, 1981).

Nossos estudos mostraram claramente que a disponibilidade de recursos e a distância entre as colônias afetam diretamente a possibilidade de coocorrência intraespecífica entre colônias de *N. corniger*. Sob alta quantidade de recursos, os indivíduos têm uma maior probabilidade de coocorrerem com colônias próximas (Figura 6). As colônias de *N. corniger* parecem seguir a “Hipótese do Inimigo Íntimo”, a qual prediz que os indivíduos respondem de maneira menos agressiva a um intruso que é seu vizinho do que a um estranho (ROSELL & BJORKOYLI, 2002; DIMARCO, FARJIBRENER & PREMOLI, 2010; MOSER-PURDY & MENNILL, 2016). Essa menor

agressividade entre colônias vizinhas seria explicada como um mecanismo de economia energética para com aqueles que os indivíduos reconhecem, de forma a utilizá-la mais eficientemente com intrusos que apresentam perigo em potencial, compartilhando assim seus recursos com as colônias mais próximas. Estes padrões são predominantes em insetos sociais (MULLER & MANSER, 2007; NEWEY et al., 2010) e já haviam sido observados em estudos anteriores com *N. corniger* (DUNN & MESSIER, 1999).

Por outro lado, os indivíduos de *Microcerotermes* sp., apesar de coocorrem à medida em que a disponibilidade por recursos aumenta, não apresentam um efeito significativo da distância entre as colônias na possibilidade de coocorrência intraespecífica (Figura 7). Tais resultados podem ser influenciados pela disposição das colônias da espécie, geralmente próximas e com pouca dispersão territorial quando comparadas às de *N. corniger*. Sendo assim, esse padrão de agrupamento das colônias deve refletir a disponibilidade de recursos locais, desencadeando uma coocorrência em locais com intermediária e alta quantidade de recurso, e uma não coocorrência em condições de baixa oferta de recurso. Já fora observado por Nellie Wong & Chow-Yang Lee (2010) que a espécie *M. crassus* não possui comportamentos agonísticos em situações de encontros intraespecíficos. Desta forma, apesar de haver a necessidade de mais estudos para o gênero, a probabilidade de coocorrência em *Microcerotermes* sp. pode não ser influenciada pela distância entre colônias, já que interações competitivas intraespecíficas não trazem comportamentos agonísticos expressivos quando comparamos ao gênero *Nasutitermes* (FERREIRA et al., 2018). Nessa espécie, é possível que a quantidade de recurso alimentar apenas seja um modular da coocorrência intraespecífica, o que explicaria uma menor habilidade competitiva dessa espécie quando comparada com *N. corniger*. Estudos futuros devem avaliar essa hipótese em campo a fim de compreender os fatores modulando a estruturação dessa espécie. O efeito da quantidade de recursos

como modulador da área de uso em cupins é bem conhecido, no entanto, estudos com espécies do gênero *Microcerotermes* são escassos.

As interações interespecíficas agressivas, entre as espécies estudadas, parecem ser o mecanismo que evita a coocorrência. O alto IA nos bioensaios interespecíficos, comparado com os controles (intraespecíficos) (Figura 9A), indica que diante de encontros dessa natureza existe uma alta agressividade. Por sua vez, essa agressividade parece ser de indivíduos *N. corniger*, já que os indivíduos de *Microcerotermes* sp. tiveram uma redução significativa nas suas taxas de sobrevivência (Figura 10). Esses resultados juntamente com a falta de relação entre o IA e a distância entre colônias (Figura 9B) parecem demonstrar que, de fato, a alta habilidade competitiva dos indivíduos de *N. corniger* impeça a coocorrência. Em campo, essa alta habilidade refletiria em uma menor nidificação dos ninhos de *Microcerotermes* sp. em uma mesma árvore, o que explicaria a alta densidade de ninhos de *N. corniger* quando em comparação a *Microcerotermes* sp. Apesar da estrutura dos ninhos e da sua capacidade de consumo da necromossa vegetal ser conhecida, a capacidade competitiva de espécies do gênero *Microcerotermes* não foi amplamente discutida pela comunidade científica (WOOD, 1978; RB BARCA, 2018). Já no gênero *Nasutitermes*, já foi demonstrado que a disponibilidade de recursos influencia a agressividade e a resposta a estímulos nesses insetos (FERREIRA *et al.*, 2018).

Concluindo, nossos resultados demonstraram a importância da habilidade competitiva de indivíduos de *N. corniger* na coocorrência de espécies de cupins arborícolas em uma escala local. Além disso, reforçamos o papel da distância da colônia e da quantidade de recurso no padrão de coocorrência local das colônias de *N. corniger*. Por fim, hipotetizamos o papel da quantidade de recurso como um possível modulador da coocorrência de colônias de *Microcerotermes* sp. Estudos futuros devem focar em compreender os fatores moduladores de colônias de *Microcerotermes* sp. a fim de

contribuir para a compreensão do uso do espaço por esses cupins. Vale salientar que os padrões de uso do habitat pelas diferentes espécies de cupins possuem um papel fundamental de como esses insetos contribuem para o funcionamento de ecossistemas em uma escala local. Todos os fatores e mecanismos citados aqui são de fundamental importância para explicar os padrões de coocorrência de espécies de cupins em diferentes escalas espaciais.

## 7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo avaliou se a distância entre colônias e a disponibilidade de recurso local poderiam influenciar a possibilidade de coocorrência em cupins, verificando tais fatores através de diferentes colônias de *N. corniger* e *Microcerotermes* sp. em fragmentos de Floresta Atlântica na Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Os nossos resultados indicam que não existe uma relação direta entre a quantidade de recurso alimentar e a distância entre colônias na possibilidade de coocorrência nas espécies de cupins estudadas. No entanto, tais fatores são relevantes em situações intraespecíficas, sobretudo na espécie *N. corniger*, que apresenta alta habilidade competitiva, já amplamente discutida em trabalhos anteriores. O padrão é um pouco diferente quando comparamos à *Microcerotermes* sp., que apresenta colônias com restrita distribuição territorial. Nesse grupo, verificamos que a disponibilidade de recursos é um fator relevante para a probabilidade de coocorrência, mas a distância entre colônias não demonstrou resultados significativos.

Também demonstramos que interações interespecíficas entre cupins podem levar a comportamentos negativos mais atenuados quando comparado à interações intraespecíficas. Tais comportamentos negativos (morder e lutar) foram significativamente maiores em interações interespecíficas. No entanto, comportamentos positivos, como o esperado, foram superiores entre relações intraespecíficas, que também demonstraram maior sobrevivência. A distância entre colônias, nessa perspectiva, também não foi significativa quando referenciada ao número de comportamentos negativos efetuados.

O conjunto dos resultados expressos neste estudo sugerem que a possibilidade de coocorrência entre diferentes espécies de cupins pode ser explicada através de fatores do comportamento e resposta à estímulo de cada uma das espécies. Fatores extrínsecos, como a disponibilidade de recursos e a área territorial, podem influenciar a possibilidade

de coocorrência à medida em que atuam como determinantes da competição intraespecífica. No entanto, à medida em que a competição interespecífica se desenvolve, as diferentes habilidades competitivas de cada uma das espécies podem influenciar sua ocupação de formas heterogêneas.

Estudos futuros devem avaliar outros fatores na composição de comunidades em cupins, para determinar se a possibilidade de coocorrência interespecífica pode ser influenciada por outras questões. Além disso, destacamos a necessidade de estudos que visem elucidar as habilidades competitivas e exploração territorial de espécies do gênero *Microcerotermes*, além de verificar se fatores como a comunicação química e o reconhecimento interespecífico poderiam influenciar o sucesso e exploração por recursos em espécies de cupins.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABE, T. Evolution of life types in termites. Evolution and coadaptation in biotic communities, 1987.
- ALMEIDA, C.S., Cristaldo, P.F., DeSouza, O., Bacci, L., Florencio, D.F., Cruz, N.G., Santos, A.A., Santana, A.S., Oliveira, A.P., Lima, A.P.S. & A.P.A. Araújo. Resource density regulates the foraging investment in higher termite species. *Ecol Entomol.* 43, 371–378. 2018.
- ALBUQUERQUE, A. C.; MATIAS, G. R. R. S.; COUTO, A. A. V. O.; OLIVEIRA, M. A. P.; VASCONCELLOS, A.; Urban Termites of Recife, Northeast Brazil (Isoptera). *Sociobiology* vol. 59, No. 1, 2012.
- ARAÚJO, A.P.A., Araújo, F.S. & O. DeSouza. Resource suitability affecting foraging area extension in termites (Insecta, Isoptera). *Sociobiology*, 57, 1–14. 2011.
- ARAKAWA, Hiroyuki; HIGUCHI, Yuki. Exocrine scent marking: coordinative role of arginine vasopressin in the systemic regulation of social signaling behaviors. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, p. 104597, 2022.
- ARIF, A. et al. Interspecific agonistic behaviour of *Odontotermes javanicus* and *Microcerotermes* sp. (Isoptera: Termitidae): Preliminary study. In: IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. IOP Publishing, 2021.
- BAGNÈRES, Anne-Geneviève; HANUS, Robert. Communication and social regulation in termites. *Social recognition in invertebrates: The knowns and the unknowns*, p. 193-248, 2015.
- BAKER, Robin R. Insect territoriality. *Annual Review of Entomology*, v. 28, n. 1, p. 65-89, 1983.
- BANDEIRA, A. G.; MIRANDA, C. S.; VASCONCELLOS, A. Danos causados por cupins em João Pessoa, Paraíba-Brasil. *Cupins: o desafio do conhecimento*. Piracicaba: FEALQ, p. 75-85, 1998.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R., HARPER, J. L. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Porto Alegre: Artmed, 2007.
- BEGON, Michael et al. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell scientific publications, 1986.
- BIGNELL, David E.; EGGLETON, Paul. Termites in ecosystems. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer, Dordrecht, p. 363-387, 2000.
- BILLEN, J. Exocrine glands and their key function in the communication system of social insects. *Formos. Entomol.* 31: 75–84, 2011.
- BILLEN, Johan; MORGAN, E. David. Pheromone communication in social insects: sources and secretions. In: *Pheromone communication in social insects*. CRC Press, 2019.

- BOULOGNE, Isabelle et al. Ecology of termites from the genus *Nasutitermes* (Termitidae: Nasutitermitinae) and potential for science-based development of sustainable pest management programs. *Journal of Pest Science*, v. 90, n. 1, p. 19-37, 2017.
- CARDÉ, Ring T. et al. Trail and territorial communication in social insects. *Chemical ecology of insects* 2, p. 241-286, 1995.
- CARRERA, M.; *Entomologia Para Você*. 3.ed. São Paulo: EDART, 1967.
- CONSTANTINO, Reginaldo. Chave ilustrada para 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 general (Insecta: Isoptera) based primarily on soldiers. *Zootaxa*. 67:1-40, 2002.
- CONSTANTINO, R.; *Cupins do Cerrado*. 1.ed. Rio de Janeiro: Technical Books, 2015.
- CONSTANTINO, R. 2022. Online termite database. Acesso em 15 out 2022. Disponível em: < <http://www.termitologia.net/database.html> >
- COSTA, Sidieres M. da; DIAS, Eduardo J. dos R. Territorial behavior, vocalization and reproductive biology of *Allobates olfersioides* (Anura: Aromobatidae). *Iheringia. Série Zoologia*, v. 109, 2019.
- CUADRADO, Mariano. Mate guarding and social mating system in male common chameleons (*Chamaeleo chamaeleon*). *Journal of Zoology*, v. 255, n. 4, p. 425-435, 2001.
- CHASE, Jonathan M. et al. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology letters*, v. 5, n. 2, p. 302-315, 2002.
- CHESSON, P. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Reviews of Ecological Systems*, California, p.343-368, 2000.
- CHESSON, P.; HUNTLY, N. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities. *American Naturalist*, v.150, p.519–553, 1997.
- CHRISTY, John H. Competitive mating, mate choice and mating associations of brachyuran crabs. *Bulletin of Marine Science*, v. 41, n. 2, p. 177-191, 1987.
- CLUTTON-BROCK, Timothy Hugh. Review lecture: mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences*, v. 236, n. 1285, p. 339-372, 1989.
- CRISTALDO, Paulo Fellipe et al. Mutual use of trail-following chemical cues by a termite host and its inquiline. *PLoS One*, v. 9, n. 1, p. e85315, 2014.

- CRISTALDO, Paulo F. et al. The nature of alarm communication in *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae): the integration of chemical and vibroacoustic signals. *Biology Open*, v. 4, n. 12, p. 1649-1659, 2015.
- CRISTALDO, Paulo F. et al. Resource availability influences aggression and response to chemical cues in the Neotropical termite *Nasutitermes aff. coxipoensis* (Termitidae: Nasutitermitinae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 70, n. 8, p. 1257-1265, 2016.
- CRISTALDO, Paulo F. et al. Heterospecific detection of host alarm cues by an inquiline termite species (Blattodea: Isoptera: Termitidae). *Animal Behaviour*, v. 120, p. 43-49, 2016a.
- DAYAN, Tamar; SIMBERLOFF, Daniel. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. *Ecology letters*, v. 8, n. 8, p. 875-894, 2005.
- DEANGELIS, Donald Lee. Individual-based models and approaches in ecology: populations, communities and ecosystems. CRC Press, 2018.
- DE MENDONÇA, Thiago HC et al. How to perceive the insecticide? The Neotropical termite *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) triggers alert behavior after exposure to imidacloprid. *Behavioural Processes*, v. 209, p. 104887, 2023.
- DeSOUZA, O., Araújo, A.P.A. & R. Reis-Jr. Trophic controls delaying foraging by termites: reasons for the ground being brown? *Bull. Entomol. Res.* 99: 603–609. 2009.
- DE SOUZA, Thiago Sampaio et al. INFLUENCE OF THE AMOUNT OF FOOD RESOURCES IN THE FORAGING BEHAVIOR OF *Nasutitermes corniger* (MOTSCHULSKY). *Bioscience Journal*, v. 36, 2020.
- DIMARCO, Romina D.; FARJI-BRENER, Alejandro G.; PREMOLI, Andrea C. Dear enemy phenomenon in the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis*: behavioral and genetic evidence. *Behavioral Ecology*, v. 21, n. 2, p. 304-310, 2010.
- DO SACRAMENTO, Jailton Jorge Marques et al. Soldiers of the termite *Nasutitermes corniger* (Termitidae: Nasutitermitinae) increase the ability to exploit food resources. *Behavioural Processes*, v. 181, p. 104272, 2020.
- DRONNET, Stéphanie et al. Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud. *Journal of chemical ecology*, v. 32, n. 5, p. 1027-1042, 2006.
- DRURY, Jonathan P.; COWEN, Madeline C.; GREY, Gregory F. Competition and hybridization drive interspecific territoriality in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 117, n. 23, p. 12923-12930, 2020.
- DUNN, Robert; MESSIER, Samantha. Evidence for the opposite of the dear enemy phenomenon in termites. *Journal of insect behavior*, v. 12, n. 4, p. 461-464, 1999.

- EDWARDS, Dale D.; DIMOCK, Ronald V. Relative importance of size versus territorial residency in intraspecific aggression by symbiotic male water mites (Acari: Unionicolidae). *Experimental & applied acarology*, v. 12, n. 1, p. 61-65, 1991.
- ELLISON, Aaron M.; GOTELLI, Nicholas J. Energetics and the evolution of carnivorous plants—Darwin's 'most wonderful plants in the world'. *Journal of Experimental Botany*, v. 60, n. 1, p. 19-42, 2009.
- ERIKSSON, Dag; WALLIN, Lars. Male bird song attracts females—a field experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 19, n. 4, p. 297-299, 1986.
- EVANS, Theodore A. et al. Termites eavesdrop to avoid competitors. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 276, n. 1675, p. 4035-4041, 2009.
- EVANS, Theodore A. et al. Termites assess wood size by using vibration signals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 102, n. 10, p. 3732-3737, 2005.
- FERREIRA, D. V. et al. Does distance among colonies and resource availability explain the intercolonial aggressiveness in *Nasutitermes aff. coxipoensis*?. *Neotropical entomology*, v. 47, p. 808-814, 2018.
- FISHER, J. B. Evolution and bird sociality. *Evolution as a Process*, p. 71-83, 1954.
- FITZPATRICK, S. M.; WELLINGTON, W. G. Insect territoriality. *Canadian Journal of Zoology*, v. 61, n. 3, p. 471-486, 1983.
- FOX, Laurel R.; MORROW, Patrice A. Specialization: species property or local phenomenon?. *Science*, v. 211, n. 4485, p. 887-893, 1981.
- FUJIHARA, R.T.; FORTI, L.C.; ALMEIDA, M.C.; BALDIN, E.L.L. *Insetos de Importância Econômica: Guia ilustrado para identificação de famílias*. Editora FEPAF, 2011.
- GALLO, Domingos et al. *Entomologia agrícola*. 2002.
- GIUGGIOLI, Luca; POTTS, Jonathan R.; HARRIS, Stephen. Animal interactions and the emergence of territoriality. *PLoS computational biology*, v. 7, n. 3, p. e1002008, 2011.
- GETTY, G. M. et al. Agonistic behavior between recently collected and laboratory cultured *Reticulitermes* spp. (Isoptera: Rhinotermitidae) from northern California. *Pan-Pacific Entomologist*, v. 76, n. 4, p. 243-250, 2000.
- GÓMEZ-LLANO, Miguel et al. When ecology fails: how reproductive interactions promote species coexistence. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 36, n. 7, p. 610-622, 2021.
- GRAVEL, Dominique; GUICHARD, Frédéric; HOCHBERG, Michael E. Species coexistence in a variable world. *Ecology letters*, v. 14, n. 8, p. 828-839, 2011.

- GROVER, James P. Experimental studies of resource competition. *Resource Competition*, p. 48-88, 1997.
- GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S.; *Insetos: Fundamentos de Entomologia*. 5.ed. Rio de Janeiro: Roca, 2017.
- HAYATA, Maiara A.; BORNATOWSKI, Hugo; FREITAS, Renato HA. Patterns and partitioning of food resources by elasmobranchs in southern Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, v. 104, p. 437-450, 2021.
- HEINRICH, Bernd. Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. *Oecologia*, v. 40, n. 3, p. 235-245, 1979.
- HEINZE, Jürgen et al. Apparent dear-enemy phenomenon and environment-based recognition cues in the ant *Leptothorax nylanderii*. *Ethology*, v. 102, n. 3, p. 510-522, 1996.
- HENDRIE, C. A.; WEISS, S. M.; EILAM, D. Exploration and predation models of anxiety: evidence from laboratory and wild species. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, v. 54, n. 1, p. 13-20, 1996.
- HIGASHI, M., Abe, T. & T.P. Burns. Carbon-Nitrogen Balance and Termite Ecology. *Proc. R. Soc. B*. 249:303–308. 1992.
- HUNT, J. H.; RICHARD, F.-J. Intracolony vibroacoustic communication in social insects. *Insectes Sociaux*, v. 60, n. 4, p. 403-417, 2013.
- HURLBERT, Stuart H. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, v. 59, n. 1, p. 67-77, 1978.
- HUTCHINSON, G. Homage to Santa Rosalia; or, why are there so many kinds of animals. *American Naturalist*, v.93, p.145–159, 1959.
- JOHANSSON, Björn G.; JONES, Thérésa M. The role of chemical communication in mate choice. *Biological Reviews*, v. 82, n. 2, p. 265-289, 2007.
- JOHNSON, Jerald B.; BELK, Mark C. Predators as agents of selection and diversification. *Diversity*, v. 12, n. 11, p. 415, 2020.
- JOUQUET, Pascal et al. Influence of termites on ecosystem functioning. Ecosystem services provided by termites. *European Journal of Soil Biology*, v. 47, n. 4, p. 215-222, 2011.
- KAMATH, Ambika; WESNER, Ashton B. Animal territoriality, property and access: A collaborative exchange between animal behaviour and the social sciences. *Animal behaviour*, v. 164, p. 233-239, 2020.
- KAUFMANN, John H. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological reviews*, v. 58, n. 1, p. 1-20, 1983.
- KELLY, Victoria R.; CANHAM, Charles D. Resource heterogeneity in oldfields. *Journal of Vegetation Science*, v. 3, n. 4, p. 545-552, 1992.

- KLOPFER, Peter H.; MACARTHUR, Robert H. Sobre as causas da diversidade de espécies tropicais: sobreposição de nichos. *The American Naturalist*, v. 95, n. 883, pág. 223-226, 1961.
- LEE, Kenneth Ernest et al. *Termites and soils*. Termites and soils., 1971.
- LEIBOLD, M. A. & McPeck, M. A. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecological Society of America*, v. 6, n. 87, p.1399-1410, 2006.
- LENOIR, A., Cuisset, D., & Hefetz, A. Effects of social isolation on hydrocarbon pattern and nestmate recognition in the ant *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera, 50 Formicidae). *Insectes Sociaux*, 48(2), 101–109. 2001.
- LEMANSKI, Natalie et al. How territoriality reduces disease transmission among social insect colonies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 75, p. 1-13, 2021.
- LEWANDOWSKA, Aleksandra M. et al. Responses of primary productivity to increased temperature and phytoplankton diversity. *Journal of Sea Research*, v. 72, p. 87-93, 2012.
- LIETH, Helmut. Modeling the primary productivity of the world. In: *Primary productivity of the biosphere*. Springer, Berlin, Heidelberg, 1975. p. 237-263.
- MACARTHUR, R. *Geographical Ecology*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1972.
- MACARTHUR, Robert H. Patterns of species diversity. *Biological reviews*, v. 40, n. 4, p. 510-533, 1965.
- MAHER, Christine R.; LOTT, Dale F. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal behaviour*, v. 49, n. 6, p. 1581-1597, 1995.
- MAIR, Magdalena M.; RUTHER, Joachim. Territoriality and behavioural strategies at the natal host patch differ in two microsympatric *Nasonia* species. *Animal Behaviour*, v. 143, p. 113-129, 2018.
- MARINS, A; CRISTALDO, PF; PAIVA LR; Miramontes, O; DeSouza, O. A new approach to mark termites (*Cornitermes cumulans* (Kollar) Blattodea: Isoptera) for laboratory bioassays. *Brazilian journal of biology*.2017.
- MOSER-PURDY, C.; MENNILL, D. J. Large vocal repertoires do not constrain the dear enemy effect: a playback experiment and comparative study of songbirds. *Animal Behaviour*, v. 118, p. 55–64, 2016.
- MÜLLER, Corsin A.; MANSER, Marta B. ‘Nasty neighbours’ rather than ‘dear enemies’ in a social carnivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 274, n. 1612, p. 959-965, 2007.

- NEWAY, Philip S.; ROBSON, Simon KA; CROZIER, Ross H. Weaver ants *Oecophylla smaragdina* encounter nasty neighbors rather than dear enemies. *Ecology*, v. 91, n. 8, p. 2366-2372, 2010.
- NOIROT, C. et al. Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology. *Termite Nests: Architecture, Regulation and Defence* (121–139). Kluwer Academic, Netherlands, 2000.
- OLUGBENGA, Olugbemi Bolarinwa. Effect of arena sizes on intra-and inter-specific agonism in the termites, *Microcerotermes fuscotibialis* Sjostedt and *M. edentatus* Wasman (Termitidae: Termitinae). 2020.
- PACALA, S. Dynamic of plant communities. In: CRAWLEY, M., (Ed.), *Plant Ecology*, Blackwell, 1997.
- PAU, Stephanie et al. Tropical forest temperature thresholds for gross primary productivity. *Ecosphere*, v. 9, n. 7, p. e02311, 2018.
- PIANKA, E.R. 1973. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*4: 53-74.
- POLIS, Gary A.; MYERS, Christopher A.; HOLT, Robert D. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual review of ecology and systematics*, p. 297-330, 1989.
- POTAPOV, Anton M.; TIUNOV, Alexei V.; SCHEU, Stefan. Uncovering trophic positions and food resources of soil animals using bulk natural stable isotope composition. *Biological Reviews*, v. 94, n. 1, p. 37-59, 2019.
- R Development Core Team. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. The R Foundation for Statistical Computing. ISBN: 3-900051-07-0, Vienna, Austria. 2020.
- RANTA, Esa; LUNDBERG, Per; KAITALA, Veijo. *Ecology of populations*. Cambridge University Press, 2005.
- RB BARCA, Reberth; F. LUCENA, Emanuely; VASCONCELLOS, Alexandre. Nest population structure and wood litter consumption by *Microcerotermes indistinctus* (Isoptera) in a seasonally dry tropical forest, northeastern Brazil. *Insects*, v. 9, n. 3, p. 97, 2018.
- RICHARD, F.-J.; HUNT, J. H. Intracolony chemical communication in social insects. *Insectes sociaux*, v. 60, n. 3, p. 275-291, 2013.
- RÖHRIG, A.; KIRCHNER, WH; LEUTHOLD, RH Comunicação de alarme vibracional no gênero *Macrotermes* (Isoptera, Termitidae) de cupins cultivadores de fungos africanos. *Insectes Sociaux* , v. 46, n. 1, pág. 71-77, 1999.
- ROITHMAIR, Margarete E. Male territoriality and female mate selection in the dart-poison frog *Epipedobates trivittatus* (Dendrobatidae, Anura). *Copeia*, p. 107-115, 1994.

- ROSELL, F.; BJORKOYLI, T. A test of the dear enemy phenomenon in the Eurasian beaver. *Animal Behaviour*, v. 63, n. 6, p. 1073–1078, 2002.
- ROUGHGARDEN, Jonathan. Resource partitioning among competing species—a coevolutionary approach. *Theoretical population biology*, v. 9, n. 3, p. 388-424, 1976.
- ROSENZWIG, M. L. *Species diversity in space and time*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995.
- SASAKI, Ken; GOTO, Kenta; HARANO, Ken-ichi. Timing of male territorial flight and foraging of the large carpenter bee *Xylocopa appendiculata* related to serotonin in the brain. *The Science of Nature*, v. 107, p. 1-9, 2020.
- SCHEFFRAHN, Rudolf H. et al. Targeted elimination of the exotic termite, *Nasutitermes corniger* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae), from infested tracts in southeastern Florida. *International Journal of Pest Management*, v. 60, n. 1, p. 9-21, 2014.
- SCHOENER, T. W. Ecological niche, pp. 3-13. Em: *The Princeton guide to ecology* (S.A. Levin, eds.). Princeton University Press, New Jersey, 2009.
- SILVA, Aline Nascimento Filgueira et al. Resource selection in nasute termite: The role of social information. *Ethology*, v. 127, n. 3, p. 278-285, 2021.
- ŠOBOTNÍK, Jan; JIROŠOVÁ, Anna; HANUS, Robert. Chemical warfare in termites. *Journal of Insect Physiology*, v. 56, n. 9, p. 1012-1021, 2010.
- SPENCE, Rowena; SMITH, Carl. Male territoriality mediates density and sex ratio effects on oviposition in the zebrafish, *Danio rerio*. *Animal Behaviour*, v. 69, n. 6, p. 1317-1323, 2005.
- SRIVASTAVA, Diane S. Using local–regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, v. 68, n. 1, p. 1-16, 1999.
- SUTER, R. B.; KEILEY, M. Agonistic interactions between male *Frontinella pyramitela* (Araneae, Linyphiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 15, n. 1, p. 1-7, 1984.
- TAIT, Leigh W.; SCHIEL, David R. Impacts of temperature on primary productivity and respiration in naturally structured macroalgal assemblages. *PLoS One*, v. 8, n. 9, p. e74413, 2013.
- TAYLOR, Andrew D. Metapopulations, dispersal, and predator-prey dynamics: an overview. *Ecology*, v. 71, n. 2, p. 429-433, 1990.
- THORNE, Barbara L.; TRANIELLO, James FA. Comparative social biology of basal taxa of ants and termites. *Annual Review of Entomology*, v. 48, n. 1, p. 283-306, 2003.

- THORNE, Barbara L.; HAVERTY, Michael I. An assessment of the potential uses of agonistic behaviors in termite control. In: Haverty, Michael I.; Wilcox, W. Wayne, technical coordinators. 1991. Proceedings of the symposium on current research on wood-destroying organisms and future prospects for protecting wood in use; September 13, 1989; Bend, OR. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-128. Berkeley, CA: Pacific Southwest Research Station, Forest Service, US Department of Agriculture; p. 24-27. 1991.
- THORNE, Barbara L. Termite-termite interactions: workers as an agonistic caste. *Psyche*, v. 89, n. 1-2, p. 133-150, 1982.
- TILMAN, D.; PACALA, S. The maintenance of species richness in plant communities. In: RICKLEFS, R.; SCHLUTER, D. (Ed.). *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, 1993.
- TOFT, C.A. Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia*, 1-21, 1985.
- TOLARES, J. G. Infestacion de construciones por *Microcerotermes strunckii*. *Ver. Assoc. Ciência Natural Litoral*. V.26 (1): p. 41-48. 1995.
- TRANIELLO, James FA; LEUTHOLD, Reinhard H. Behavior and ecology of foraging in termites. In: *Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology*. Springer, Dordrecht, p. 141-168, 2000.
- TRANIELLO, James FA; ROBSON, Simon K. Trail and territorial communication in social insects. In: *Chemical ecology of insects 2*. Springer, Boston, MA, p. 241-286, 1995.
- TRANIELLO, James FA. Enemy deterrence in the recruitment strategy of a termite: soldier-organized foraging in *Nasutitermes costalis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 78, n. 3, p. 1976-1979, 1981.
- TURCOTTE, Martin M.; LEVINE, Jonathan M. Phenotypic plasticity and species coexistence. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 31, n. 10, p. 803-813, 2016.
- TYLIANAKIS, Jason M. et al. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology letters*, v. 11, n. 12, p. 1351-1363, 2008.
- TYLIANAKIS, Jason M. et al. Resource heterogeneity moderates the biodiversity-function relationship in real world ecosystems. *PLoS biology*, v. 6, n. 5, p. e122, 2008.
- VALLADARES, Fernando et al. Species coexistence in a changing world. *Frontiers in plant science*, v. 6, p. 866, 2015.
- VASCONCELLOS, A.; A.G. BANDEIRA; C. S. MIRANDA & M. P. SILVA. Termites (Isoptera) pests in buildings in João Pessoa, Brazil. *Sociobiology*, 40 (3): 639-644, 2002.
- VERNER, Jared. On the adaptive significance of territoriality. *The American Naturalist*, v. 111, n. 980, p. 769-775, 1977.

- WATANABE, Sara YM et al. It is not only group size: Soldiers also modulate the tolerance to insecticide in termites (Blattodea: Isoptera). *Entomological Science*, v. 26, n. 2, p. e12546, 2023.
- WATSON, Adam et al. Animal populations in relation to their food resources. A symposium of the British Ecological Society. Aberdeen 24-28 March 1969. In: *Animal populations in relation to their food resources. A symposium of the British Ecological Society. Aberdeen 24-28 March 1969.* Oxford & Edinburgh, Blackwell, 1970.
- WILCOX, R. Stimson. Food-based territoriality and sex discrimination in the water strider *Gerris*. In: *Insect Behavior*. CRC Press, 2019. p. 167-176.
- WOOD, T. G. & Sands, W. A. The Role of Termites In Ecosystems. In Brian, M. V. (ed.), *Production ecology of ants and termites.* Cambridge University Press, Cambridge. p. 245-292, 1978.
- WONG, N.; LEE, C.-Y. Influence of different substrate moisture on wood consumption and movement patterns of *Microcerotermes crassus* and *Coptotermes gestroi* (Blattodea: Termitidae, Rhinotermitidae). *Journal of Economic Entomology*, v.103, n.2, p.437-442, 2010.
- WONG, Nellie; LEE, Chow-Yang. Intra-and interspecific agonistic behavior of the subterranean termite *Microcerotermes crassus* (Isoptera: Termitidae). *Journal of economic entomology*, v. 103, n. 5, p. 1754-1760, 2010.