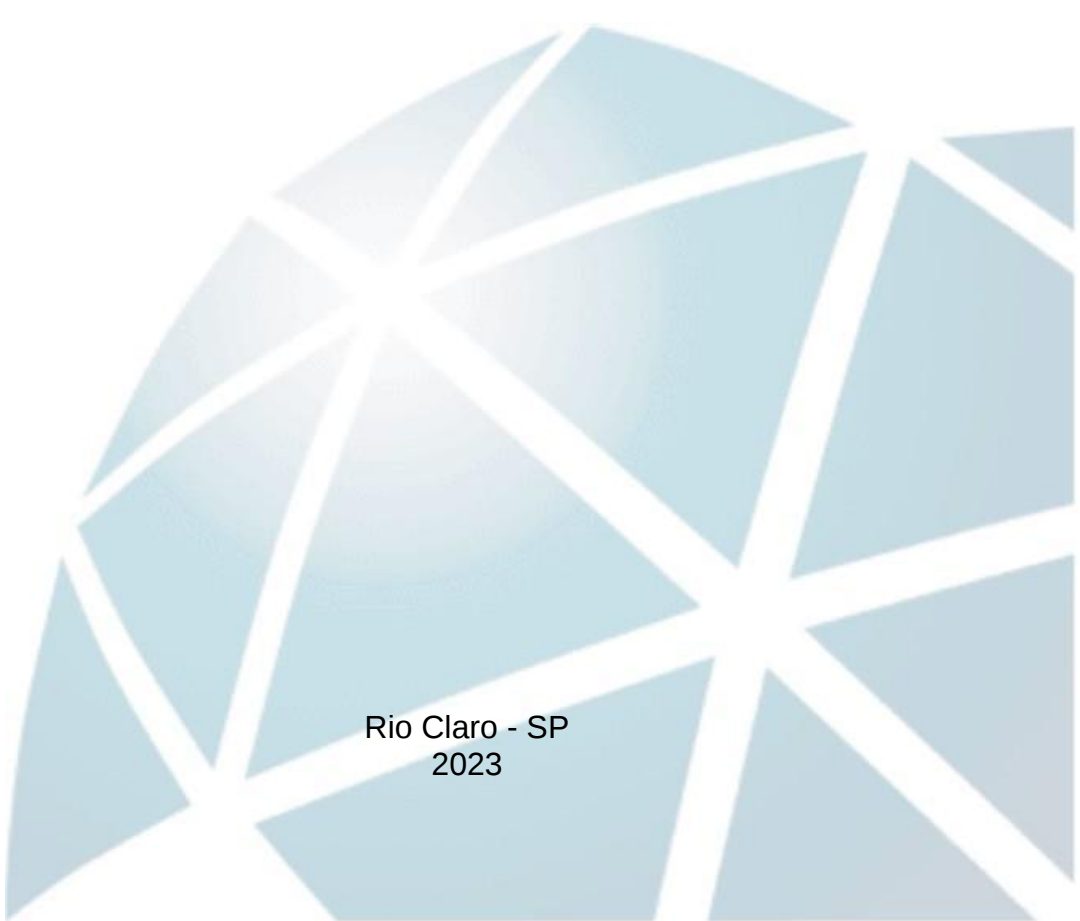

ECOLOGIA

JADE FALTZ

**INTERAÇÕES ENTRE CUPINS E FUNGOS: UMA
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**



Rio Claro - SP
2023

JADE FALTZ

**INTERAÇÕES ENTRE CUPINS E FUNGOS:
UMA REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho”, para obtenção do grau de Ecóloga

Orientador: Prof^a. Dr^a. Ana Maria Costa Leonardo

Rio Claro - SP
2023

F197i	Faltz, Jade Interações entre cupins e fungos: uma revisão bibliográfica / Jade Faltz. -- Rio Claro, 2023 78 p. : il., tabs., fotos, mapas Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ecologia) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro Orientadora: Ana Maria Costa Leonardo 1. Interações Ecológicas. 2. Térmitas. 3. Fungos. I. Título.
-------	--

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

JADE FALTZ

**INTERAÇÕES ENTRE CUPINS E FUNGOS:
UMA REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho”, para obtenção do grau de Ecóloga

BANCA EXAMINADORA:

Prof^a. Dr^a Ana Maria Costa Leonardo
Prof. Dr. André Rodrigues
Prof^a. Dr^a Vanelize Janei

Aprovado em: 8 de novembro de 2023

Assinatura do discente

JADE FALTZ

Assinatura da orientadora

Ana Maria Costa Leonardo

Aos meu pais,

Que sempre me apoiaram

E ao meu avô Andyr e avó Euzebia (em memória)

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, agradeço por sempre me apoiarem e por me permitirem ser livre em minhas escolhas. A minha mãe, minha eterna admiração e ao meu pai, meu eterno porto seguro.

Agradeço ao meu irmão, a relação que mais me faz crescer, e a quem não hesitaria em pedir ajuda. E a minha cunhada, pela amizade durante todos esses anos.

Ao meu namorado Luciano, obrigada por acreditar em mim nos momentos em que nem eu acreditava. Por me amar, nos dias bons e nos dias ruins. Por me acolher e por decidir compartilhar a vida comigo por inteiro.

A todas as amizades que eu fiz durante a faculdade: obrigada! Embora cada um tenha seguido seu caminho, compartilhar a vida universitária com vocês tornou a graduação inesquecível. Aos colegas do LaBic, em especial, Yuri, Lais e Urucum, tivemos trocas incríveis e aos meus amigos mais próximos, Gold, Bin, Isa e Guidi, amo vocês. Aos demais amigos/colegas que poderiam ter seus nomes citados aqui, foi um prazer partilhar momentos mesmo que pequenos com vocês.

Quero agradecer imensamente à Professora Doutora Ana Costa Leonardo por ter aceitado ser minha orientadora em meio às dificuldades. Por toda a ajuda prestada, conhecimento compartilhado e contribuição para a elaboração deste trabalho, sendo essencial na minha formação.

A todos os meus professores desde o ensino médio, principalmente aos que me acompanharam nos processos que me trouxeram até aqui, agradeço me terem preparado tão bem para esta etapa. Em especial, ao Professor Doutor Mauro Galetti, por me orientar durante minha iniciação científica e proporcionar aprendizados e momentos inesquecíveis durante a minha graduação.

E a vida, por sempre me surpreender e proporcionar momentos de aprendizados infinitos.

Por fim, dedico à Ecologia!

RESUMO

Insetos e fungos, dois grupos ricos em espécies, coabitaram diversos ambientes por mais de 400 milhões de anos e desenvolveram diferentes tipos de associações. Os cupins estão entre os mais importantes decompositores encontrados nos ecossistemas e são abundantes em diversos ambientes. Seus ninhos podem ser difusos, e até bem elaborados e complexos. Interações entre cupins e fungos são relatadas em diversos estudos, principalmente na África e Ásia. A interação pode ser positiva para ambos organismos, em casos de mutualismo, e negativa para os cupins, em casos de parasitismo. Na presente revisão, foram detalhadas três das principais interações existentes entre cupins e fungos: o mutualismo obrigatório entre cupins (subfamília Macrotermitinae) e fungos (*Termitomyces* spp.); o mutualismo facultativo entre ovos de cupins e fungos; e, o parasitismo de ovos e dos próprios cupins por fungos. Além disso, também é discutida como algumas das interações foram importantes para a evolução dos organismos envolvidos.

Palavras-chave: Cupins. Fungos. Simbiose. Mutualismo. Parasitismo.

ABSTRACT

Insects and fungi, two species-rich groups, have cohabited diverse environments for more than 400 million years and developed different types of associations. Termites are among the most important decomposers found in ecosystems and are abundant in different environments. Their nests can be diffuse, and even very elaborate and complex. Interactions between termites and fungi have been reported in several studies, mainly in Africa and Asia. The interaction can be positive for both organisms, in cases of mutualism, and negative for termites, in cases of parasitism. In the present review, three of the main interactions between termites and fungi were detailed: the obligatory mutualism between termites (subfamily Macrotermitinae) and fungi (*Termitomyces* spp.); the facultative mutualism between termite eggs and fungi; and, the parasitism of eggs and termites themselves by fungi. Furthermore, it is also discussed how some of the interactions were important for the evolution of the organisms involved.

Keywords: Termites. Fungi. Symbiosis. Mutualism. Parasitism.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	11
2	OBJETIVOS	14
3	REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	15
A	Mutualismo obrigatório entre cupins da subfamília Macrotermitinae e fungos <i>Termitomyces</i> spp.	15
1	Taxonomia dos Macrotermitinae e do fungo <i>Termitomyces</i>	15
2	Local de ocorrência dos Macrotermitinae	18
3	Origem e evolução do mutualismo obrigatório	19
4	Arquitetura dos ninhos de Macrotermitinae	20
5	Estrutura dos favos do fungo <i>Termitomyces</i>	24
6	Composição dos favos do fungo <i>Termitomyces</i>	27
7	Fundação de uma colônia de Macrotermitinae e o estabelecimento do jardim de fungos	28
8	O papel dos fungos <i>Termitomyces</i> na decomposição de plantas.....	31
9	Conflitos existente entre cupins e fungos	36
10	Sucesso ecológico dos Macrotermitinae	38
B	Mutualismo entre ovos de cupins e fungos.....	40
1	Fungo “bola de cupim”	40
2	Como ocorre o mimetismo do ovo pelo fungo?	41
3	Mutualismo facultativo	43
4	Espécies de cupins com ocorrência do fungo “bola de cupim”	44
C	Fungos ectoparasitas associados com cupins	47
1	Fungos ectoparasitas	47
2	Gêneros de fungos ectoparasitas que infestam cupins	47
3	Patogenicidade dos fungos ectoparasitas para os cupins	48
4	Castas de cupins infestadas pelos fungos ectoparasitas	49
5	Espécies de cupins infestadas e características dos gêneros de fungos ectoparasitas	49
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	61
5	REFERÊNCIAS	63

1 INTRODUÇÃO

Insetos e fungos são grupos bastante numerosos em diversos ambientes, nos quais já coabitam por mais de 400 milhões de anos (Misof *et al.*, 2014; Sherwood-Pike *et al.*, 1985). De acordo com Biedermann e Vega (2020), insetos e fungos podem interagir de uma maneira que é positiva para ambos (mutualismo), positiva para um dos organismos e neutra para o outro (comensalismo), positiva para um e negativa para o outro (predação, parasitismo), ou negativa para ambos (competição). No caso do mutualismo, ele ainda pode ser facultativo ou obrigatório.

O termo simbiose foi usado pela primeira vez em 1879, por Heinrich Anton de Bary, para descrever associações próximas entre organismos diferentes vivendo juntos (Wilkinson, 2001). De acordo com Vega e Biederman (2020) o termo simbiose se origina do grego e significa “viver junto” e não deve considerar o papel que os dois organismos desempenham. Portanto, simbiose significa simplesmente uma vida junto, de dois organismos diferentes. Se o efeito benéfico é conhecido, eles são mutualistas. Contudo, na literatura científica encontramos muitas referências a simbiose como sendo interações benéficas.

Os cupins ou térmitas, estão entre os grupos de insetos sociais mais importantes encontrados nos ecossistemas tropicais, onde muitas vezes representam mais de 10% da biomassa animal total existente (Bourguignon *et al.*, 2016). O papel ecológico dos cupins nos ecossistemas é também fundamental, uma vez que ocupam a posição de consumidores primários ou decompositores (herbívoros e detritívoros) nos ecossistemas naturais, atuando na reciclagem de nutrientes por meio da trituração, decomposição, humificação e mineralização de uma variedade de alimentos celulósicos (Tayasú *et al.*, 1997; Costa-Leonardo, 2002).

Eles são insetos pertencentes à ordem Blattaria, infraordem Isoptera (Engel *et al.*, 2009) com cerca de 3.000 espécies descritas em todo o mundo (Ahmad *et al.*, 2021). Atualmente, as espécies são distribuídas em nove famílias: Mastotermitidae, Archotermopsidae, Hodotermitidae, Stolotermitidae, Kalotermitidae, Stylotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae (Krishna *et al.*, 2013; Constantino, 2022), mas só as últimas quatro ocorrem no Brasil e contemplam 349 espécies identificadas (Constantino, 2019). A família Termitidae representa cerca de 75% dos cupins

existentes, sendo a mais numerosa em espécies e a mais diversa em termos ecológicos (Constantino e Acioli, 2008).

O surgimento de novas associações simbióticas entre os insetos e fungos são uma importante fonte de novas trajetórias evolutivas (Chouvenc *et al.*, 2021). A competição entre os fungos presentes nos ambientes onde os cupins vivem levaram à evolução do mutualismo e do parasitismo. As espécies de cupins dependem de seus simbiontes nutricionais para digerir o material vegetal (Engel e Moran, 2013; Bignell, 2000). As associações entre os cupins que cultivam fungos (Macrotermitinae, Termitidae, Blattaria) e seus fungos mutualistas (*Termitomyces*, *Lyophyllaceae*, *Basidiomycota*) estão entre as interações simbióticas mais sofisticadas no mundo dos insetos.

Os cupins vivem em colônias (cupinzeiros) onde se organizam em castas, com clara divisão de trabalhos e sobreposição de gerações. Nas colônias podem ser encontradas três castas: os operários, os soldados e os reprodutores. Os operários são esbranquiçados e cegos, podendo ser machos ou fêmeas, mas são ápteros e estéreis. Eles constituem a casta mais numerosa da colônia e são responsáveis por várias tarefas, entre elas forrageamento, construções dos ninhos e túneis e cuidado com os ovos e jovens. Os soldados, também cegos, geralmente possuem mandíbulas e cabeças esclerotizadas, atuando na defesa da colônia. Esses indivíduos também são ápteros e estéreis. Já, os reprodutores são constituídos pelo rei e rainha, que permanecem nas colônias e se ocupam da reprodução, e pelos reprodutores alados, que aparecem anualmente em colônias maduras e são responsáveis pela fundação de novos ninhos (Costa-Leonardo, 2002).

A base da alimentação dos cupins é celulósica, sendo que eles se alimentam desde madeira sã até madeira morta em diversos estágios de decomposição (Lee e Wood, 1971). O regime alimentar é o fator que afeta mais significativamente a história de vida e a evolução social dos Isoptera (Lima e Costa-Leonardo, 2007). O tamanho da colônia, o desenvolvimento de castas e os ninhos, podem variar de acordo com a disponibilidade de recursos alimentares (Lenz, 1994; Lima e Costa-Leonardo, 2007). Além disso, para a digestão da madeira ingerida os cupins se associam a outros organismos, o que separa esses insetos em dois grandes grupos com estratégias de digestão distintas: cupins “protistas dependentes” e cupins “protistas independentes”.

Os cupins “protistas dependentes” são um grupo de cupins que possuem uma simbiose com protozoários celulolíticos que lhes permitem digerir a madeira (Ahmad *et al.*, 2021), e diferente das demais famílias de cupins, os cupins “protistas independentes” (família Termitidae) perderam seus simbioses intestinais, os protozoários (Lo e Eggleton, 2010), e só possuem bactérias intestinais. Os Termitidae deram um grande passo evolutivo ao perderem esses protistas, e adquiriram uma nova simbiose externa com fungos basidiomicetos do gênero *Termitomyces*, que são responsáveis pela digestão dos alimentos ingeridos pelos cupins (Heim, 1958). No entanto, os mecanismos que levaram à essa perda de protistas e a sucessão de eventos ocorridos no intestino desses cupins permanecem especulativos.

A interação entre cupins e fungos alcançou seu mais alto nível de especialização, um mutualismo obrigatório, na subfamília Macrotermitinae (família Termitidae). Os cupins dessa subfamília se alimentam de material celulósico e desenvolveram uma digestão externa desse alimento, composta por um favo do fungo *Termitomyces*, herdado de um ancestral comum (Bucek *et al.*, 2019). Além dessa interação obrigatória, também foi descrito um mutualismo facultativo entre o fungo conhecido como “bola de cupim” e ovos de alguns cupins e o parasitismo dos cupins por fungos de vários gêneros.

2 OBJETIVOS

Foi realizada uma revisão bibliográfica de três interações conhecidas entre cupins e fungos: mutualismo obrigatório entre cupins da subfamília Macrotermitinae e fungos (*Termitomyces* spp.); mutualismo facultativo entre ovos de cupins e fungos; e parasitismo de cupins por alguns fungos específicos. Todas as interações foram pesquisadas e desenvolvidas para mostrar a evolução do conhecimento dessas relações até os dias atuais.

3 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

A. Mutualismo entre cupins da subfamília Macrotermitinae e fungos *Termitomyces* spp.

Os cupins da subfamília Macrotermitinae (Termitidae: Blattaria) cultivam o fungo basidiomiceto *Termitomyces* (Agaricales: Basidiomycota) (Figuras 1 e 2) em um substrato de fezes produzida a partir da ingestão de alimento, que passa rapidamente pelo trato digestivo do cupim, sem sofrer digestão, e é expelido sob a forma de bolotas (fezes primárias). Essa subfamília de cupins ocorre na África tropical, em partes da Índia e Arábia, e sudeste asiático, e são os cupins dominantes nas savanas e florestas tropicais desses locais (Eggleton, 2000).

Os *Termitomyces* são completamente dependentes dos cupins uma vez que nunca foram encontrados em vida livre (Darlington, 1994; Sands, 1956; Grassé, 1959; Rouland-Lefevre, 2000). Em cada ninho de cupim, os Macrotermitinae cultivam apenas uma espécie do gênero *Termitomyces* que compõe o jardim de fungo (Ahmad *et al.*, 2021).

A externalização precoce da digestão e a mudança precoce também para a alimentação com humus, durante a evolução dos termitídeos, são explicações potenciais para a perda de protistas e o subsequente surgimento dos Termitidae. Portanto, as funções mutualísticas nutricionais se moveram amplamente do intestino do cupim para o favo fúngico em Macrotermitinae, conhecido como “intestino externo” (Eggleton, 2006; Aanen e Boomsma, 2005).

1 Taxonomia dos Macrotermitinae e do fungo *Termitomyces*

Os Macrotermitinae Kemner (1934) são uma subfamília de cupins “protistas independentes” da família Termitidae caracterizada pela peculiaridade de seus integrantes manterem relações mutualísticas com fungos do gênero *Termitomyces* R. Heim (1942), além da morfologia do tubo digestivo (Noirot, 2001). A subfamília é composta por 12 gêneros e cerca de 373 espécies de cupins descritas (Brune, 2014; Poulsen *et al.*, 2014; Constantino, 2022) e possui mutualismo obrigatório com aproximadamente 34 espécies de fungos *Termitomyces* (Mossebo *et al.*, 2017). Assim, os Macrotermitinae incluem os cupins dos gêneros *Acanthotermes*,

Allodontotermes, *Ancistrotermes*, *Euscaiotermes*, *Hypotermes*, *Macrotermes*, *Megaprotermes*, *Microtermes*, *Odontotermes*, *Protermes*, *Pseudacanthotermes* e *Synacanthotermes* (Constantino, 2022). Todos esses gêneros estão presentes na África, exceto *Hypotermes*, enquanto, somente quatro gêneros são encontrados na Ásia (Nobre et al., 2011a).

Termitomyces é um gênero de fungo pertencente à subfamília Lyophyllaceae que, como já relatado, só cresce em associação com cupins e seus ninhos (van de Peppel, 2020; Rouland-Lefevre et al., 2002). Das 30 espécies de fungos foram identificadas em todo o mundo, 23 espécies foram encontradas na África, incluindo *Termitomyces clypeatus*, *Termitomyces microcarpus*, *Termitomyces striatus*, *Termitomyces robustus* e *Termitomyces heimii*, entre outras, e um total de 12 espécies foram encontradas na China (Kirk et al., 2008; Vesala et al., 2017; Kuja et al., 2014; Yang et al., 2019, Kirk et al., 2001).

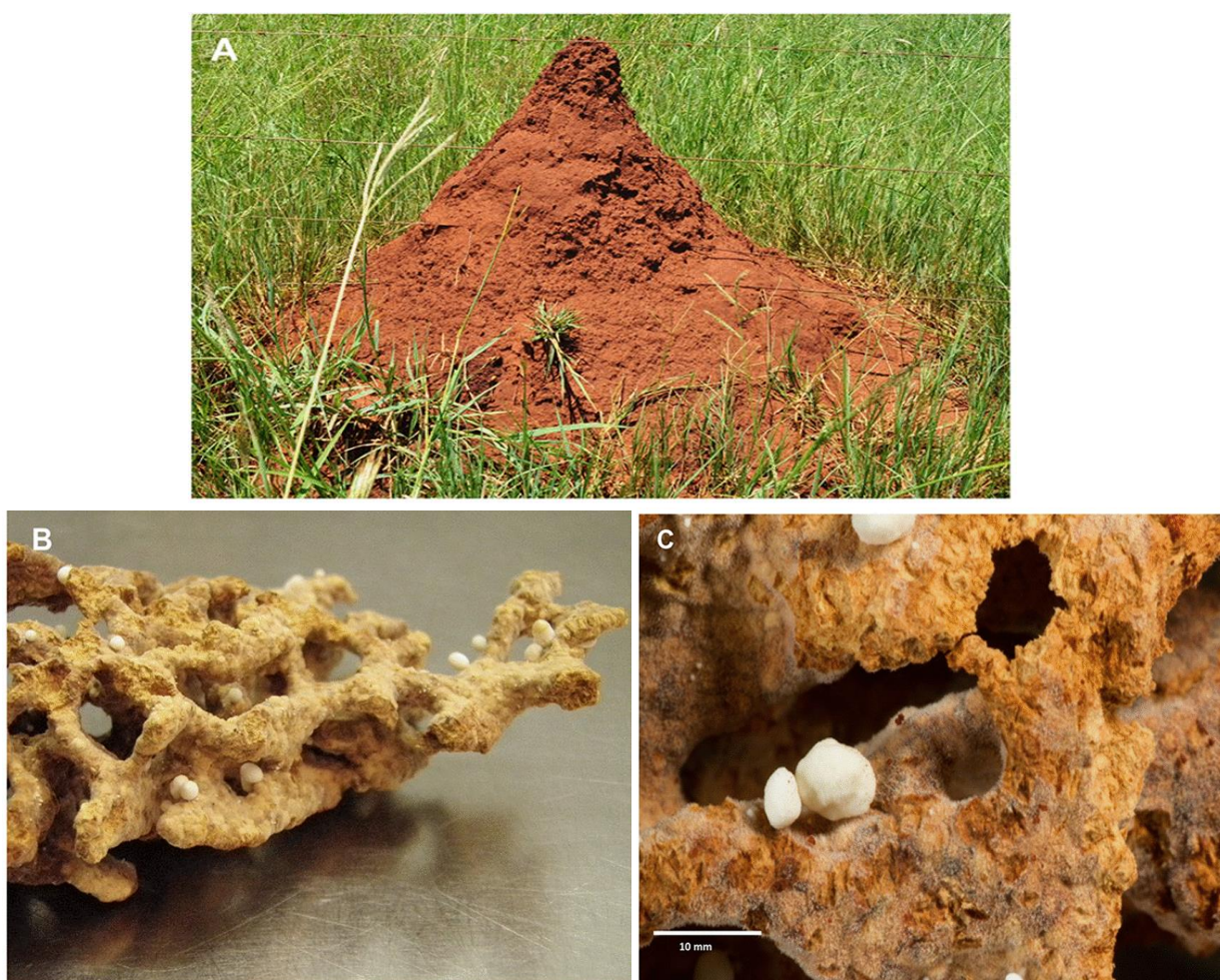


Figura 1 – (A) Ninho de *Macrotermes natalensis*; (B) Câmaras subterrâneas com

nódulos de fungo; (C) Detalhe do nódulo fúngico (escala de 10 mm) (Fonte: Kreuzenbeck *et al.*, 2022).



Figura 2 – Micrografias eletrônicas do fungo basidiomiceto *Termitomyces* sp., mostrando conídios agregados (em amadurecimento) provenientes de um ninho de *Macrotermes subhyalinus* e micélio jovem retirado de uma câmara do fungo *Termitomyces* oriundo de um ninho de *Macrotermes michaelsoni* (Fonte: Abe *et al.*, 2000).

2 Local de ocorrência dos Macrotermitinae

Os cupins cultivadores de fungos ocorrem nos trópicos do Velho Mundo e a maioria da diversidade (11 gêneros) e o maior número de espécies de Macrotermitinae ocorrem em habitats de florestas tropicais africanas (Ahmad *et al.*, 2021), onde reconstruções filogenéticas indicam o surgimento da simbiose entre cupins e fungos (Aanen e Eggleton, 2005). Entretanto, várias linhagens se expandiram das florestas para as savanas e matagais semiáridos (Aanen *et al.*, 2002; Aanen e Eggleton, 2005). A distribuição dos Macrotermitinae ocorre nos trópicos desde a África até o Oriente Médio, Sul e Sudeste Asiático, mas está ausente da América Central e do Sul e Australásia (Eggleton, 2000) (Figura 3). Assim, onze gêneros podem ser encontrados na região Africana, quatro gêneros na Ásia e dois gêneros em Madagascar (Poulsen, 2015).

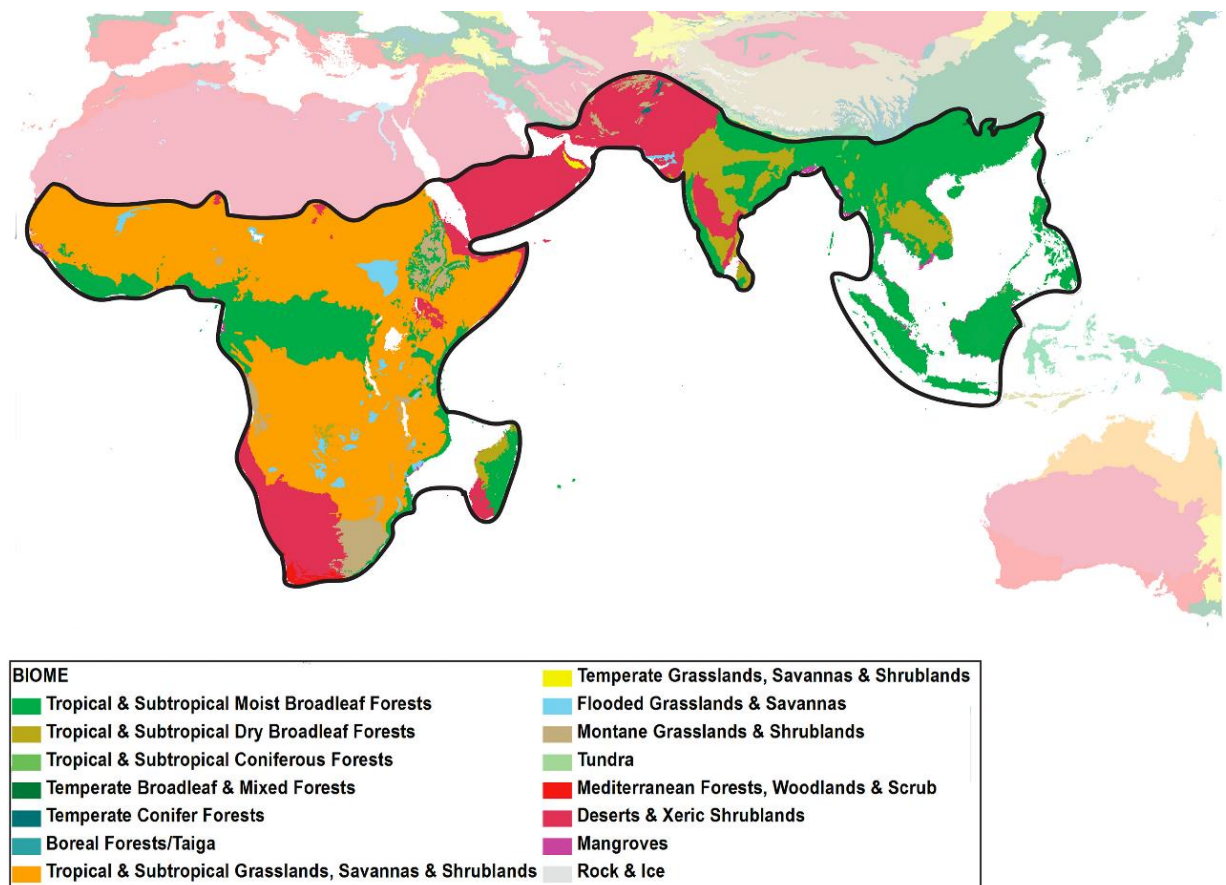


Figura 3 – Distribuição geográfica aproximada dos cupins cultivadores de fungos da subfamília Macrotermitinae (Fonte: Adaptado de Van Thuyne & Verrecchia, 2021).

3 Origem e evolução do mutualismo obrigatório

Os cupins eussociais divergiram de seus ancestrais ao adquirirem protistas flagelados celulolíticos intestinais há aproximadamente 150 milhões de anos (Lo *et al.*, 2000; Inward *et al.*, 2007; Engel *et al.*, 2009; Engel *et al.*, 2016; Krishna *et al.*, 2013; Bucek *et al.*, 2019). A simbiose com protistas foi uma inovação evolutiva importante para o desenvolvimento dos cupins a qual permanece até os dias atuais nos cupins “protistas dependentes” (Bucek *et al.*, 2019). Em contrapartida, há 50 milhões de anos os cupins “protistas independentes” (Termitidae) evoluíram, perdendo seus simbiontes protistas intestinais obrigatórios, e se tornaram livres para diversificar suas dietas, estilos de vida e modificar a anatomia do tubo digestivo (Krishna *et al.*, 2013; Brune, 2014; Aanen e Eggleton, 2017; Šobotník e Dahlsjö, 2017; Bucek *et al.*, 2019).

Os Macrotermitinae cultivam fungos especializados nas colônias de cupins em florestas tropicais africanas desde 30 milhões de anos atrás quando surgiu a simbiose com fungos *Termitomyces* (Bourguignon *et al.*, 2014; Nobre *et al.*, 2011b; Roberts *et al.*, 2016). Após uma longa história evolutiva, essa interação se tornou obrigatória para ambos os parceiros (Aanen *et al.*, 2002; Aanen e Boomsma, 2006; Vesala *et al.*, 2017), e juntos se tornaram decompositores primários de matéria vegetal morta em muitos ecossistemas da savana africana (Aanen e Eggleton, 2005; Holt e Lepage, 2000). Assim, ao formar novas associações mutualísticas microbianas, adaptando suas anatomias e expandindo suas necessidades dietéticas, os cupins, por sua vez, foram capazes de ocupar novos nichos e aumentar a amplitude ecológica (Aanen e Eggleton 2017; Šobotník e Dahlsjö 2017).

A presença de cupins Macrotermitinae na ausência de fungos nunca foi registrada, e experimentos mostram que esses cupins são incapazes de sobreviver sem a presença de *Termitomyces* (Sands, 1956; Grassé, 1959; Rouland-Lefevre 2000). Diversas espécies de Macrotermitinae estão associadas com mais de 30 espécies diferentes de *Termitomyces*, mas em todos os ninhos de cupins encontrados, apenas uma única espécie de *Termitomyces* compõe o jardim de fungo (Ahmad *et al.*, 2021).

De acordo com Lima e Costa-Leonardo (2007), o mutualismo entre esses cupins e *Termitomyces* proporcionou aos térmitas um aproveitamento mais eficiente de nitrogênio e energia, sem serem limitados pela quantidade de simbiontes que seu

intestino pode comportar. Enquanto os cupins inferiores precisam carregar consigo verdadeiras câmaras de fermentação para digerirem a madeira, os Macrotermitinae simplesmente deixam o fungo fazer esse trabalho para eles, possibilitando que os operários sejam mais leves e ativos. Além disso, esses cupins conseguem aproveitar materiais vegetais que seriam impossíveis de serem digeridos sem o fungo. Já o fungo, por sua vez, tem cerca de 25% do material vegetal disponível já cortado em pedacinhos, umedecido e trazido até ele, num ambiente de temperatura e umidade constantes (ninhos dos cupins), onde suas hifas podem penetrar rapidamente e seus competidores são suprimidos (Wood e Thomas 1989; Darlington 1994).

4 Arquitetura dos ninhos dos Macrotermitinae

Os grandes ninhos dos cupins, como os dos cupins cultivadores de fungos da família Macrotermitinae, mostram diferentes partes, muitas delas constituídas por sistemas de cavidades e galerias (Figura 4). Assim, Grassé (1984) define essas partes, como:

- a. Endoécio: sistemas de cavidades, que inclui a câmara real, local que abriga o casal real (rainha e rei), a cria e ovos e as câmaras de fungo;
- b. Periécio: rede de galerias periféricas, que comunica o endoécio com o meio exterior;
- c. Exoécio: conjunto de grandes cavidades que atravessam o cupinzeiro.

Os ninhos dos Macrotermitinae têm aspecto variado e complexo, porque alguns deles atingem tamanhos enormes e ocupam grandes extensões de territórios, onde até modificam a composição do solo (Grassé, 1984). Esses ninhos são construídos com terra, barro e saliva, sendo que essa última funciona como um material ligante, uma espécie de cola. Geralmente, os cupins da família Macrotermitinae apresentam uma extrema redução das fezes quando comparado com outros cupins, e por isso, não utilizam fezes nas suas construções, embora existam algumas exceções (Grassé, 1984).



Figura 4 – (A) Colônia de *Macrotermes natalensis*; (B) Favo de fungo subterrâneo com sistemas de cavidades e galerias; (C) Câmara real, local que abriga o casal real (rainha e rei); (D) Um par real de *Macrotermes natalensis* após a remoção da cobertura da câmara real; (E) Corpos de frutificação de *Termitomyces reticulatus* emergindo de uma colônia de *Odontotermes* (Fonte: Poulsen, 2015).

De acordo com Grassé e Noirot (1958) os ninhos de Macrotermitinae obedecem a seguinte classificação: ninhos com habitáculo individualizado, e ninhos sem habitáculo individualizado. Habitáculo é o nome dado a uma cavidade enorme situada no eixo vertical do ninho (Figura 5), que contém a câmara real, câmaras com favos de fungos e cria, câmaras com cria, câmaras com ovos e até câmaras com serragem (Grassé, 1984). O habitáculo pode ser unitário ou múltiplo. Ninho com habitáculo individualizado é encontrado nos gêneros: *Synacanthotermes*, *Acanthotermes*, *Bellicositermes*, *Macrotermes* e *Sphaerotermes*; enquanto ninho sem habitáculo individualizado é encontrado em *Odontotermes*, *Microtermes*, *Ancistrotermes*, *Allodontermes*, *Megaprotermes*, *Protermes* e *Pseudacanthotermes* (Grassé, 1984).

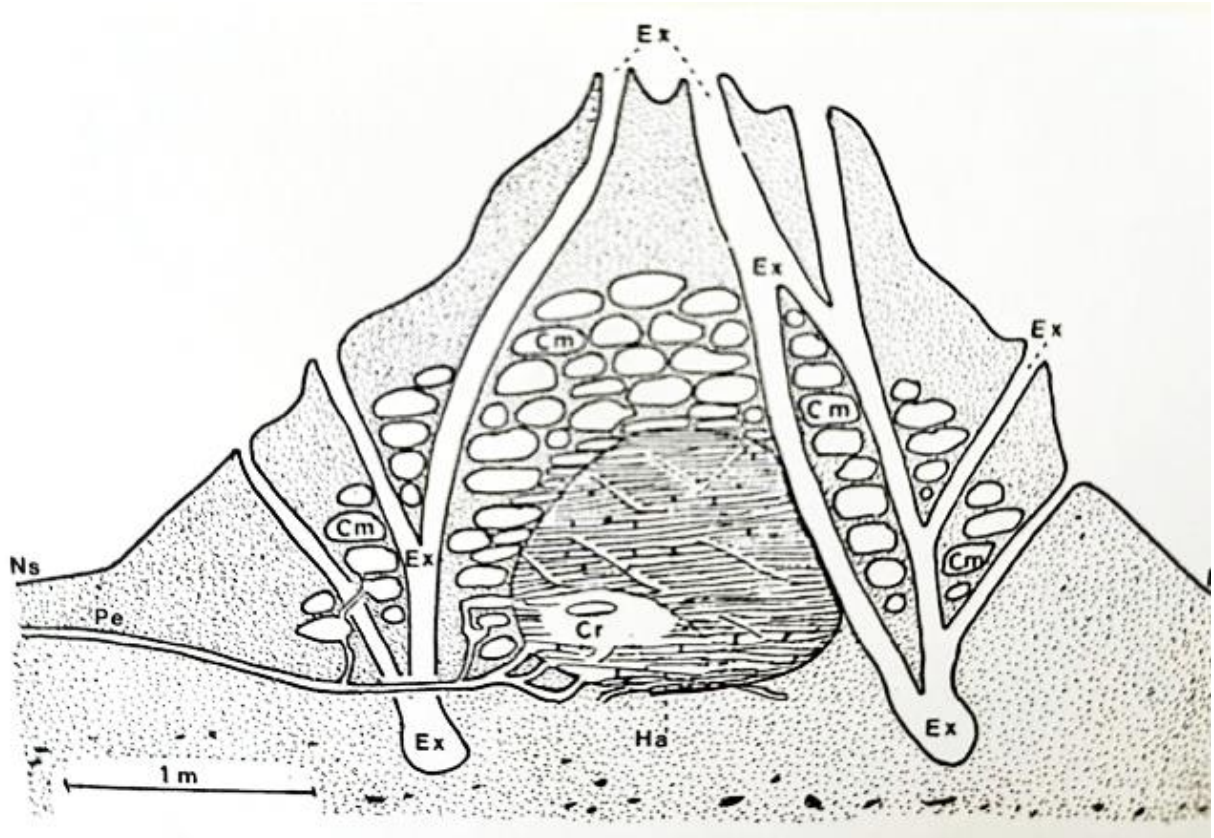


Figura 5 – Diagrama de um ninho epígeo de *Bellicositermes*, seccionado verticalmente para mostrar o habitáculo (Ha), as cavidades do exoécio (Ex), câmaras com fungos (Cm), a câmara real (Cr) e o periécio (Pe) (Fonte: Grassé, 1984).

Além disso, a temperatura ambiente mostra uma influência importante na arquitetura dos ninhos de *Macrotermes bellicosus* na África Ocidental. Ninhos encontrados na savana arbustiva, que é mais quente, mas com temperaturas flutuantes, são mais estruturados, com muito mais cumes e torres do que os ninhos compactos em forma de cúpula, encontrados na floresta de galeria, que é mais fria e uniforme (Korb e Linsenmair, 1998).

Atualmente, as mudanças na arquitetura dos ninhos de *M. bellicosus* em diferentes habitats não é considerada consequência da necessidade de se isolar o ninho do ambiente externo, mas sim, consequência do mecanismo de troca gasosa (Korb, 2003). Assim, o mecanismo de ventilação dos ninhos de *M. bellicosus* na savana raramente funcionaria em uma floresta de galeria, pois depende de gradientes de temperatura, que são causados por altas temperaturas ambientais.

De acordo com Korb (2003) estudos recentes com o cupim *M. bellicosus* considerou a interdependência da temperatura ambiente, termorregulação, ventilação e arquitetura do ninho, e por isso questionam alguns dos paradigmas fundamentais dos cupinzeiros, como por exemplo não ser afetado por temperaturas ambientais. *M. bellicosus* atinge a homeostase térmica dentro do cupinzeiro, mas a temperatura ambiente também tem influência. Em colônias provenientes de habitats mais frios, a arquitetura do monte é adaptada para reduzir a perda de calor, produzido metabolicamente, para o ambiente. Portanto, ninhos com cumes não são vantajosos e assim, foram selecionadas estruturas de ninho que favoreceram a troca gasosa através de um mecanismo de termo-sifão, como acontece com as estruturas conhecidas como torres. Enquanto a área de troca de gás das torres é menor do que as dos cumes, a concentração de CO₂ no ninho pode aumentar e resultar em menor produção de calor. Assim, temperaturas mais baixas do ninho, bem como o aumento das concentrações de CO₂ em florestas pode ser explicada pela influência da temperatura ambiente no mecanismo físico de troca de gás, sem invocar causas termorreguladoras (Korb, 2003).

Adicionalmente, os cupins cultivadores de fungos modificam muito o ambiente externo, aumentando o teor de argila e diminuindo o conteúdo de matéria orgânica e porosidade no solo (Jouquet *et al.*, 2002). Dessa forma, a proporção de argila nos ninhos desses cupins é mais alta do que no solo (Holt e Lepage, 2000).

Os ninhos de Macrotermitinae possuem os favos de fungos que constituem o alimento dos membros da colônia. Além de ser uma fonte de alimento, esses favos de fungos também têm um papel importante no controle da umidade e temperatura dos ninhos de cupins cultivadores de fungos. Isto porque os fungos produzem e aumentam os níveis de CO₂ (Konaté *et al.*, 2003). A estrutura ou morfologia do favo de fungo que está ventilado e localizado adjacente à parede do ninho permite a troca de CO₂ com a atmosfera circundante, e com isso mantêm uma temperatura estável durante todo o ano (Singh *et al.*, 2019).

Vesala *et al.* (2019) relatam que a arquitetura do ninho de *Macrotermes* tem um efeito importante nas temperaturas dos ninhos. Assim, segundo esses autores, temperaturas mais frias sempre foram registradas em grandes ninhos com sistema de ventilação aberto. Porém, quando avaliaram as temperaturas internas de grandes

ninhos com sistema de ventilação fechado e de pequenos ninhos com sistemas de ventilação aberto, a temperatura foi mais alta. Portanto a distribuição de diferentes simbiontes fúngicos em diferentes ninhos não é aleatória, sendo uma das espécies de fungo confinada a “ninhos quentes”.

Diferentes espécies do fungo *Termitomyces* possuem diferentes requisitos de temperatura para serem cultivadas. Assim, diferentes espécies de cupins do gênero *Macrotermes* no Kenya (África) conseguem modificar a arquitetura do ninho para atender aos requisitos térmicos de várias espécies diferentes do fungo (Vesala *et al.*, 2019). Dessa forma, o referido estudo concluiu que, embora seja limitada a capacidade de ventilação de pequenos ninhos, eles estabelecem limites mínimos para o crescimento de colônias de cupins, e que melhorar a ventilação do ninho, invariavelmente diminuiria muito a temperatura, com consequências negativas para o fungo simbiótico.

5 Estrutura dos favos do fungo *Termitomyces*

Os *Termitomyces* crescem em substratos chamados “favos de fungos” (Figura 1, b). Esses favos de fungos são compostos por material vegetal de origem externa coletado pelos cupins (por exemplo, madeira, capim seco, serrapilheira), material vegetal degradado de origem interna, micélio fúngico e nódulos (corpos frutíferos assexuados cobertos por conídios) (Batra e Batra 1979; Rouland-Lefevre, 2000; Aanen *et al.*, 2002).

Os cupins operários ingerem o material vegetal coletado, que passa rapidamente pelo intestino desses cupins, sem sofrer digestão, e é expelido sobre o favo de fungo em forma de esferas, as chamadas “milosferas” (Lima e Costa-Leonardo, 2007). As miloferas são conhecidas como “fezes primárias” e para distingui-las das “fezes finais”, uma vez que suas estruturas diferem das fezes comum dos cupins (Otani *et al.*, 2016). O fungo cresce conforme as fezes são depositadas, e a parte mais antiga é consumida totalmente pelos cupins no período de cinco a oito semanas (Wood e Thomas, 1989; Darlington, 1994).

Os jardins de fungos estabelecidos aparecem como uma estrutura semelhante a uma cortiça, que é o “favo de fungo”. Assim, esse favo é composto de fezes primárias de cupins, que é uma mistura de material vegetal e esporos assexuados de

Termitomyces, que passam pelo intestino de operários jovens (Figura 6). Os cupins fornecem ao fungo simbiote as condições ideais de crescimento (por exemplo, temperatura e umidade controladas e inibição de outros fungos) e inoculação constante de substrato vegetal. Em troca, o fungo *Termitomyces* decompõe o material vegetal, que não pode ser digerido pelos próprios cupins e, fornece nódulos ricos em nutrientes formado por um conglomerado de conídios. Portanto, nesse sistema de cultivo pelos cupins (Figura 6), os operários mais velhos são responsáveis pela coleta da serrapilheira e folhas no campo, enquanto os operários jovens, são os responsáveis pelo comportamento agrícola de cultivar fungos (Rouland-Lefèvre e Bignell, 2001). Operários jovens usam suas fezes primárias para construir os jardins de fungos, como fazendas de cultivo do *Termitomyces* (Rouland-Lefèvre e Bignell, 2001). Os cupins colhem e consomem os nódulos fúngicos cultivados no jardim de fungos, que são aglomerados de esporos e conidióforos produzidos pelo micélio de *Termitomyces* spp., para obter aminoácidos essenciais e esporos para inoculação (Chiu *et al.*, 2019). Os esporos que permanecem no intestino são misturados com os tecidos vegetais ingeridos pelos cupins e são excretados como fezes pelos cupins (Johnson *et al.*, 1981). Assim, as fezes inoculadas com esporos são depositadas no topo dos jardins de fungos como novas fazendas de fungos (Chiu *et al.*, 2019).

Os favos de fungos não são apenas materiais acumulados expelidos em formas de esferas, mas, sua estrutura é dinâmica, com textura bem definida, a qual varia de acordo com a manipulação e atividade de construção distinta realizada pelos cupins (Abe, 2000). De maneira geral, os principais gêneros da subfamília Macrotermitinae, possuem ninhos estruturalmente muito diferentes, e os favos de fungos podem ser distinguidos em três categorias distintas no nível macroscópico (Heim, 1977; Grassé, 1982; Darlington, 1997; Rouland-Lefèvre, 2000).

Os *Macrotermes*, *Odontotermes* e *Protermes* possuem favos de fungo com aspecto alveolar (Figura 7), sendo fácil distinguir a parte superior da inferior. A parte superior possui uma coloração mais escura e a parte inferior mais clara. No caso de *Microtermes* e *Ancistrotermes*, os favos são globulares e oolíticos. São constituídos por diversas câmaras esféricas conectadas uma às outras e possuem uma coloração mais clara. Os favos de fungo de *Pseudacanthotermes* e *Synacanthotermes* estão dispostos de maneira intrincada ou entrelaçada e apresentam coloração marrom.

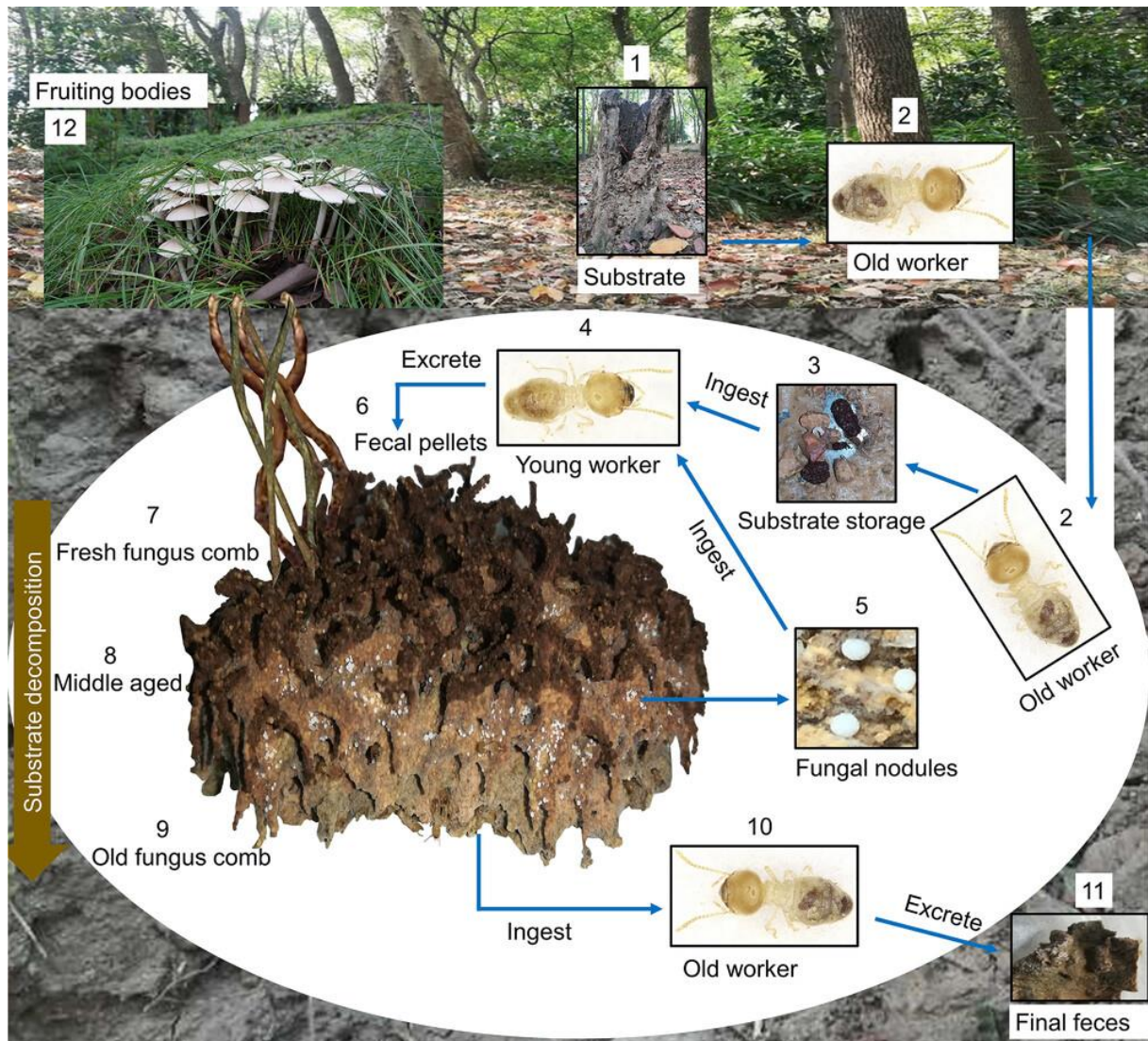


Figura 6 – Representação esquemática do papel dos operários do cupim *Odontotermes formosanus* na decomposição de plantas e suas relações com o favo de fungo *Termitomyces*: (1) Vários substratos de plantas são coletados por (2) operários mais velhos no ambiente externo e (3) estocados dentro do ninho; (4) Os operários jovens ingerem o substrato de planta estocado junto com (5) os esporos fúngicos assexuados (ricos em enzimas que degradam lignocelulose) produzidos em nódulos do favo de *Termitomyces* de meia idade; (6) Fezes primárias (7,8,9); Partes do favo de fungo; (10) Operários velhos consomem a parte velha do favo de fungo e depositam; (11) Fezes finais (Fonte: Ahamad *et al.* 2021).



Figura 7 – Favo de fungo de *Odontotermes yuanaensis* (Fonte: Abe *et al.*, 2000).

6 Composição do favo de fungo *Termitomyces*

A composição dos favos de fungos irá variar de acordo com a alimentação dos cupins, sendo assim, diferentes composições químicas são encontradas entre as espécies (Abe *et al.*, 2000). Os *Macrotermes*, por exemplo, não se alimentam de madeira, mas sim de serrapilheira. Os cupins tipicamente florestais como *M. muelleri* e *M. ivorensis* se alimentam exclusivamente de folhas mortas ou verdes, enquanto os cupins de savana como *M. bellicosus* e *M. subhyalinus* coletam madeira seca ou talos de grama como alimento. Em *Pseudacanthotermes*, *Odontotermes*, *Acanthotermes*, *Ancistrotermes* e *Microtermes*, o material coletado pode ser derivado de todas as partes da planta, incluindo folhas, caules e raízes (Nandika *et al.*, 2021).

A celulose, o composto orgânico mais abundante da Terra, representa 20% dos componentes presentes no favo de fungo, sendo essa porcentagem relativamente constante entre as espécies estudadas. A lignina, representa de 10 a 25% dos componentes do favo de fungo, com exceção no favo de *Macrotermes goliath*, a qual representa 43%. As cinzas na maioria dos favos representam cerca de 13%, mas um valor maior foi encontrado em *Odontotermes badius* (28%) (Cmelik e Douglas, 1970).

A quitina representa aproximadamente 1%, um nível muito baixo relatado por vários autores. Ácidos húmicos também são encontrados devido a passagem pelo trato digestivo dos cupins. Análises deste tipo têm sido geralmente confinadas a *Macrotermes* e *Odontotermes* (Abe *et al.*, 2000).

Os favos de fungos de *Macrotermes michaelseni* no Quênia apresentam diferentes composições de acordo com a variação geográfica. Em uma das áreas, os favos eram compostos de 30% de madeira e 70% de grama e em outra área, eram compostos 64% de madeira e 36% de espécies herbáceas (Boutton *et al.*, 1983). A variação geográfica entre os grupos analisados sugere flexibilidade alimentar capaz de contribuir para a abundância de cupins e seu papel proeminente na reciclagem de nutrientes nos ecossistemas de savana africana.

Diversos estudos analisaram as composições químicas de favos de fungos, porém, é difícil comparar as composições químicas entre as espécies pois diversos autores que abordam o tema usam diferentes protocolos analíticos e analisam diferentes componentes (Abo-Khatwa, 1976; Becker e Seifert, 1962; Cmelik e Douglas, 1970; Garnier-Sillam *et al.*, 1988; Mishra e Sen-Sarma, 1979; Rohrmann, 1977).

7 Fundação de uma colônia de Macrotermitinae e o estabelecimento do jardim de fungo

Geralmente, as colônias de cupins que cultivam fungos são fundadas por um único par de reprodutores. Depois da revoada, o casal perde as asas e começa a escavar o ninho. Assim, constroem a câmara real e depois de algum tempo a rainha começa a colocar ovos. Quando os operários da primeira cria estão maduros eles deixam o ninho para forragear e coletam basidiósporos do fungo parceiro (Nobre *et al.*, 2011a; 2011b). Essa transmissão horizontal do fungo (Figura 8), implica que a reprodução dos dois parceiros (cupins e fungos) é desconectada e uma das principais consequências é que em cada geração, novas combinações de cupim e linhagens de fungos ocorrem (Korb e Aaanen, 2003).

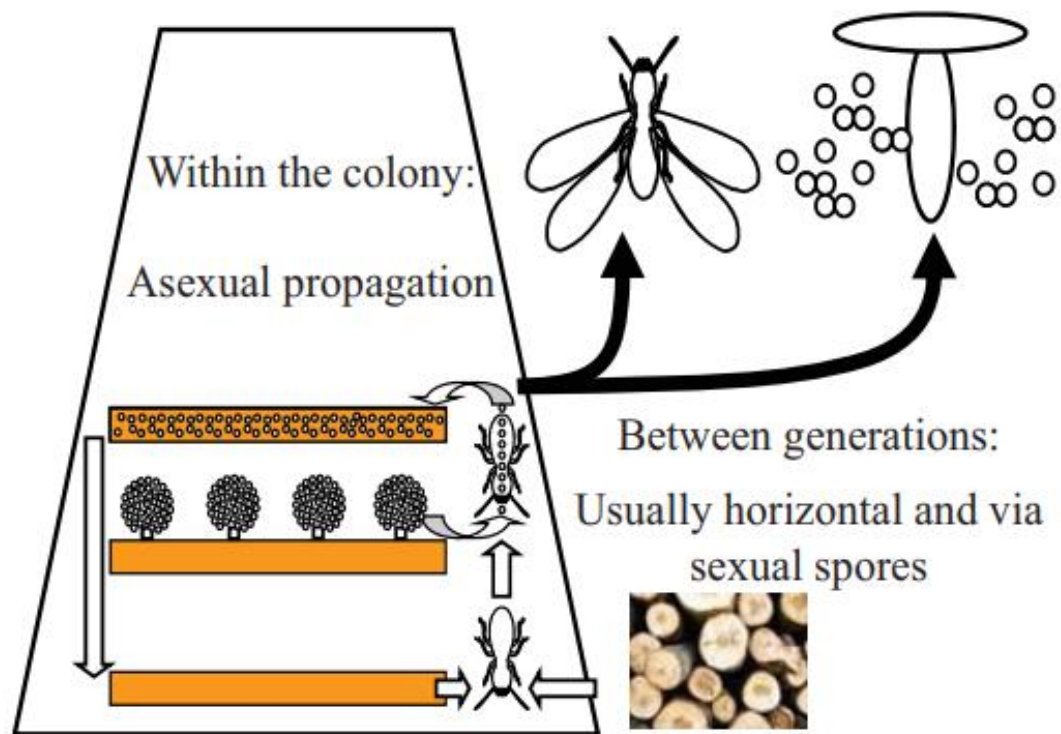


Figura 8 – Transmissão horizontal do fungo em *Macrotermes*: Principais aspectos do ciclo de vida de uma espécie típica de cupins cultivadores de fungos com transmissão horizontal. O fungo é clonalmente propagado dentro da colônia através de esporos assexuados e pode viver por mais de 20 anos. A dispersão ocorre através da produção anual de descendentes sexuais, independentemente em cupins (reprodutores alados) e fungos (esporos sexuais de cogumelos) (Fonte: Nobre e Aanen, 2012).

Os fungos *Termitomyces* têm um ciclo de vida baseado em dois tipos de reprodução: sexuada e assexuada (Darlington, 1994). A maioria dos simbiontes fúngicos são transmitidos para a próxima geração de cupins por meio da transmissão horizontal, compreendendo o ciclo de vida sexual dos fungos (Korb *et al.*, 2020). Como relatado, o casal real, a rainha e o rei, estabelecem seu novo ninho sem a presença do fungo, e cupins operários forrageadores coletarão esporos sexuais de *Termitomyces*, e substrato vegetal para seu crescimento (Darlington, 1994; Korb e Aanen, 2003). Os esporos sexuais são encontrados em grande quantidade no ambiente e seus corpos de frutificação, os cogumelos (Figura 4,e), são reproduzidos acima do solo todos os anos (Wisselink *et al.*, 2020). Compostos por várias hifas, os cogumelos espalham um grande número de esporos sexuais por todo o ambiente, os

quais são coletados pelos cupins forrageiros para inocular colônias recém fundadas de cupins (Darlington, 1994; Johnson *et al.*, 1981; Nobre *et al.*, 2010, 2011b).

Múltiplas linhagens são coletadas para que uma mistura de fungos geneticamente diferentes exista dentro de colônias jovens, mas a exclusão competitiva ocorre através da seleção dependente de frequência durante o amadurecimento das colônias, e assim, é mantida apenas uma única cepa de fungo (Aanen *et al.*, 2009). Embora a transmissão horizontal dos simbiontes fúngicos permita o estabelecimento de múltiplos heterocários geneticamente diferentes dentro de um cupinzeiro, as transmissões estão restritas a um clado fúngico relativamente estreito. Consequentemente, as histórias evolutivas de Macrotermitinae e *Termitomyces* apresentam congruência filogenética, com gêneros específicos de cupins cultivando conjuntos específicos de parceiros *Termitomyces* (Aanen *et al.*, 2002; Nobre *et al.*, 2011b). Como exposto acima, apenas um único heterocário de uma única espécie de *Termitomyces* é associado a uma colônia de cupim, não existindo variação genética (Aanen *et al.*, 2002; 2019; Vesala *et al.*, 2017; Nobre *et al.*, 2014; Makonde *et al.*, 2013).

A produção de corpos de frutificação nos cupinzeiros é um evento sazonal e correlaciona-se com as chuvas, com os vôos nupciais dos cupins alados e com o aparecimento de novos operários de cupins (Koné *et al.*, 2011; 2018). Os novos operários aparecem quando os *Termitomyces* de colônias de cupins maduras estão em processo de frutificação. Dependendo da espécie de *Termitomyces*, esse processo ocorre depois de um mês e meio a três meses após a fundação de um novo ninho (Koné *et al.*, 2011). O tempo sincronizado de frutificação de fungos e o aparecimento de operários de cupins de colônias recém estabelecidas, ajudam esses operários a adquirirem esporos de fungos frescos do ambiente para inocularem o jardim de fungos (Wisselink *et al.*, 2020). Além disso, também ajuda o fungo a se dispersar para novas colônias de cupins (Wisselink *et al.*, 2020).

A co-evolução entre cupins e fungos pode ter favorecido o momento da frutificação e a dispersão dos cupins alados (Wisselink *et al.*, 2020). O modo como ocorre a transmissão horizontal de simbiontes dá ao cupim a flexibilidade de adquirir um simbionte fúngico diferente a cada geração (Bright & Bulgheresi, 2010), e proporciona um tempo para selecionar aquele com melhor desempenho (Wisselink

et al., 2020). Além disso, permite que o simbiote se disperse para longe de parentes próximos e evite a competição (Frank, 1996).

No ciclo de vida assexuado o simbiote fúngico é transmitido verticalmente, os reprodutores, o rei ou a rainha, carregam consigo esporos assexuados dos simbioses de seu ninho parental para novos favos de fungos (Grassé e Noirot, 1958; Johnson *et al.*, 1981; Leuthold *et al.*, 1989). Esse tipo de transmissão evoluiu pelo menos duas vezes: em *Macrotermes bellicosus*, onde o rei carrega um inóculo fúngico em seu intestino anterior durante a fundação da colônia, e no gênero *Microtermes*, onde a rainha é responsável por carregar o inóculo fúngico (Korb e Aanen, 2003).

8 O papel dos fungos *Termitomyces* na decomposição de plantas

A biomassa vegetal está entre as principais fontes de alimento dos organismos, no entanto, a maioria deles são incapazes de processá-la (Pauly e Keegstra, 2008). Formada por grandes cadeias de carboidratos como a celulose, hemicelulose, lignina e outras moléculas que compõe a parede da célula vegetal, uma barreira é formada, dificultando a extração dos nutrientes das plantas pelos cupins (Pauly e Keegstra, 2008). Assim, processos complexos são necessários, como reações químicas, mecânicas ou enzimáticas para quebrar a heterogeneidade estrutural (Burton e Fincher, 2009; Taylor, 2008; Ishii, 1984). A associação com fungos *Termitomyces* permitiu aos cupins processarem e decomporem de maneira eficiente a biomassa vegetal (da Costa *et al.*, 2019). A decomposição ocorre em duas etapas, em locais distintos dentro das colônias, e inclui contribuições enzimáticas de todos os parceiros envolvidos no mutualismo (Poulsen *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2013).

A primeira etapa de decomposição consiste em uma passagem intestinal rápida e de decomposição mínima do material vegetal, conhecida como a clivagem da lignina (Li *et al.*, 2017). Como já relatado, os operários mais jovens são responsáveis por dar início à essa etapa, eles inoculam o substrato alimentar da colônia, e consomem os esporos sexuais e assexuados de *Termitomyces*, proveniente dos favos maduros ricos em nutrientes (Poulsen *et al.*, 2014). Após esta primeira passagem pelo intestino desses cupins, uma mistura é excretada como fezes primárias, é depositada em forma de estrutura esponjosa, formando um novo favo de fungo rico em lignina, onde os *Termitomyces* desenvolvem hifas, micélio e produzem nódulos (Nobre *et al.*, 2011b; Sands, 1960). Durante a maturação desse novo favo, os polissacarídeos complexos

são convertidos em monossacarídeos simples através da quebra de ligações de lignina (Poulsen *et al.*, 2014).

Após a maturação, ocorre a segunda passagem intestinal, os cupins mais velhos consomem as partes mais antigas do favo de maneira lenta, consumindo quase todos os nutrientes restantes, e excretando as fezes finais (Badertscher *et al.*, 1982; Leuthold *et al.*, 1989; Rouland-Lefèvre e Bignell, 2002). O substrato da planta assim é digerido de forma eficiente através dos esforços combinados de fungos e enzimas bacterianas intestinais (Liu *et al.*, 2013; Dietrich *et al.*, 2014; Otani *et al.*, 2014). A degradação da lignina também pode ser complementada por reações químicas durante a primeira passagem intestinal (Li *et al.*, 2017).

Os *Termitomyces* desempenham um papel importante na primeira etapa de decomposição durante a degradação da lignina. Além disso, foi comprovado durante análises químicas que o conteúdo de lignina é reduzido nos favos de fungos de várias espécies de *Macrotermes* (Rohrmann, 1978; Hyodo *et al.*, 2000; 2003). Enzimas fúngicas, como celulasas e xilanases, auxiliam algumas espécies de *Macrotermes* a clivar a lignina e facilitar o acesso à celulose (Grassé e Noirot, 1958; Abo-Khatwa, 1978; Martin e Martin, 1978; Rouland *et al.*, 1988a; Matoub e Rouland, 1995; Hyodo *et al.*, 2003; Poulsen *et al.*, 2014).

Martin e Martin (1978) estudaram a digestão da celulose em *Macrotermes natalensis* e deram origem a hipótese da enzima adquirida (Figura 9,a). Segundo os autores, essa espécie de cupim possui o conjunto de três enzimas digestivas necessárias para a digestão da celulose: a C1-celulasas, a Cx-celulasas e β -glucosidases. As Cx-celulasas e β -glucosidases são enzimas endógenas dos intestinos dos cupins e a C1-celulasas foi adquirida posteriormente dos fungos. Ou seja, ao se alimentarem do micélio de *Termitomyces*, os cupins também ingerem enzimas fúngicas que complementam a atividade das enzimas já existentes nos intestinos de *M. natalensis*, proporcionando um benefício direto para os cupins. Em *Macrotermes subhyalinus*, as celulasas C1e Cx encontradas, são adquiridas a partir do consumo de conidióforos de *Termitomyces*, e também auxiliam nas fases iniciais da digestão da celulose (Abo-Khatwa, 1978).

A origem das enzimas em cupins que cultivam fungos não está clara para todas as espécies de cupins envolvidos nesse mutualismo. Estudos futuros devem se

concentrar em esclarecer e identificar quais famílias de enzimas são produzidos pelo hospedeiro, por bactérias simbióticas ou por fungos simbióticos. A hipótese descrita acima que *Termitomyces* poderia ser um provedor de enzimas para complementar as enzimas endógenas no intestino de cupins foi sugerida pela primeira vez para *M. natalensis* e parece se aplicar também em outras espécies de *Macrotermes* (Tabela 1). A xilanase, uma enzima derivada do fungo, está presente no intestino de *Macrotermes bellicosus* (Matoub e Rouland, 1995), enquanto em outras espécies as celulasas não apresentam um efeito funcional (Tabela 1).

O processo de decomposição de material vegetal, que ocorre externamente em favos de fungo, mudou de maneira significativa a necessidade de ingestão interna de celulose, alterando a microbiota intestinal dos cupins que cultivam fungos. As bactérias intestinais encontradas nos Macrotermitinae têm capacidade de digestão de celulose e de outros polissacarídeos complexos, e estão reduzidas em comparação com as bactérias intestinais de outros cupins protistas independentes (Poulsen *et al.*, 2014; Liu *et al.*, 2013). A importância dos *Termitomyces* pode diferir entre os gêneros e espécies (Leuthold, 1989; Aanen, 2006; Nobre e Aanen, 2012) (Figura 9, bc), porém, mais estudos são necessários para compreender a complexidade da decomposição de biomassa vegetal por cupins que cultivam fungos.

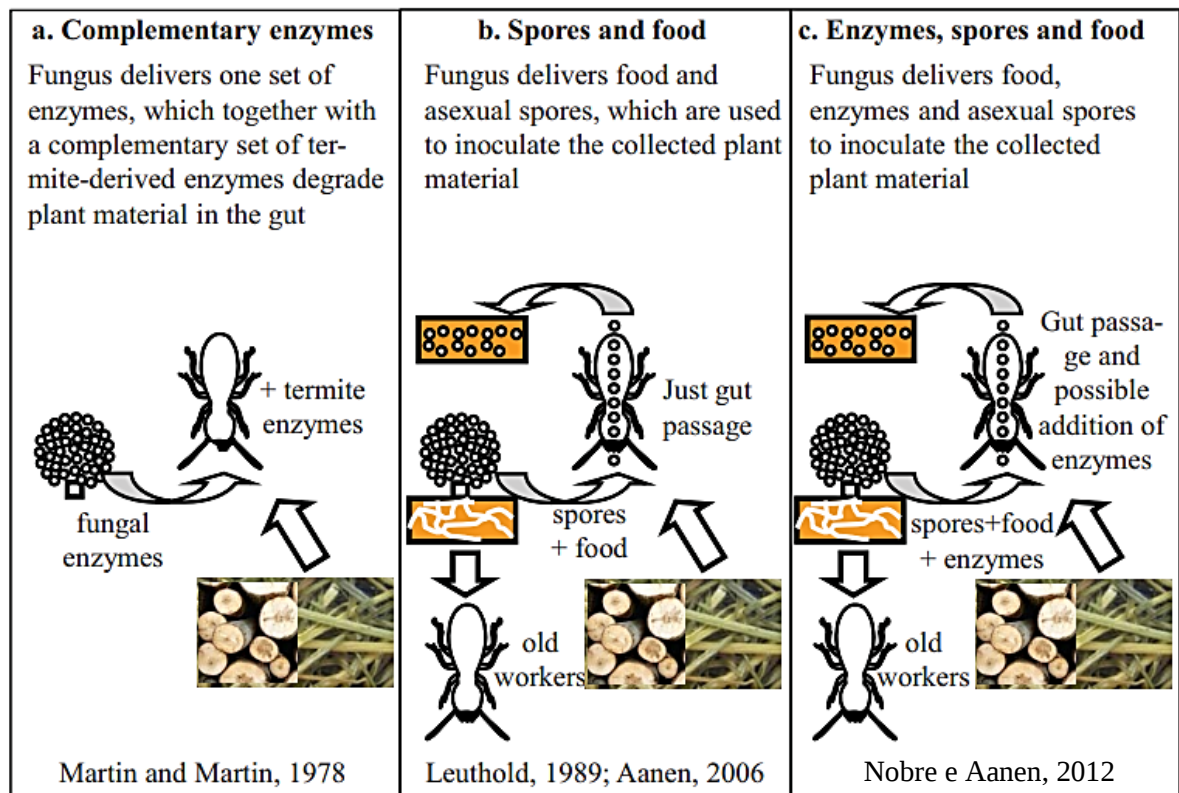


Figura 9 – Hipóteses alternativas para o papel do fungo nas espécies de cupins que cultivam fungos: (A) De acordo com a hipótese da enzima adquirida, fungos e cupins produzem diferentes conjuntos de enzimas celulolíticas, que juntas degradam o material vegetal dentro do intestino do cupim; (B) Os nódulos são uma fonte adicional de alimento rico em proteínas e são usados para inocular o jardim de fungos; (C) Hipótese dos ruminantes, na qual os nódulos são uma fonte de alimentos, enzimas e esporos. Os fungos podem produzir o conjunto completo de enzimas celulolíticas ou os fungos e cupins fornecem conjuntos diferentes e complementares (Fonte: Nobre e Aanen, 2012).

Tabela 1 – Papel decompositor do fungo *Temitomyces* no mutualismo com diferentes espécies de cupins cultivadores de fungos, principalmente *Macrotermes* (M.) e *Odontotermes* (O) (Fonte: De Fine Licht (2007)).

Ocorre degradação da lignina pelo fungo	Não ocorre degradação da lignina pelo fungo	Referências	
<i>M. natalensis</i>		Rohrmann (1978)	
<i>M. ukuzii</i>		Rohrmann (1978); Rohrmann and Rossman (1980)	
<i>M. gilvus</i>		Hyodo et al. (2000)	
<i>M. annandalei</i>		Hyodo et al. (2003)	
<i>M. carbonarius</i>		Hyodo et al. (2003)	
<i>M. muelleri</i>		Hyodo et al. (2003)	
<i>O. badius</i>		Cmelik & Douglas (1970)	
	<i>O. species 1</i>	Hyodo et al. (2003)	
	<i>O. formosanus</i>	Hyodo et al. (2003)	
	<i>O. takensis</i>	Hyodo et al. (2003)	
	<i>Hypotermes makhamensis</i>	Hyodo et al. (2003)	
	<i>Ancistrotermes pakistanicus</i>	Hyodo et al. (2003)	
	<i>Pseudoacanthotermes militaris</i>	Hyodo et al. (2003)	
Celulases adquiridas do fungo	Xilanases adquiridas do fungo	Sem celulases adquiridas	Referências
<i>M. natalenses</i>			Martin and Martin (1977); Martin and Martin (1978)
<i>M. subhyalinus</i>			Abo-Khatwa (1978); Rouland-Lefèvre (2000)
		<i>M. subhyallinus</i>	Veivers et al. (1991); Bignell et al. (1994)
<i>M. mülleri</i>	<i>M. mülleri</i>		Rouland et al. (1988a); Rouland et al. (1988b)
	<i>M. bellicosus</i>		Matoub e Rouland (1995); Rouland et al. (1991)
	<i>O.nr. pauperans</i>		Rouland et al. (1991)
		<i>M. michaelsoni</i>	Veivers et al. (1991); Bignell et al. (1994)
		<i>M. barneyi</i>	Crosland et al. (1996)

9 Conflitos existentes entre cupins e fungos

A dispersão horizontal do fungo e a reprodução sexuada, assim como a produção de alados pela colônia de cupins são cruciais para a persistência do mutualismo. No entanto, existe um conflito fundamental entre o cupim e o fungo sobre os recursos alocados há dispersão e como isso pode ser minimizado. De acordo com Hamilton (1977), os simbioss são favorecidos para se dispersarem longe de seus parentes próximos e evitarem a competição com os mesmos. No entanto, a transmissão horizontal de simbioss pode levar à mistura de simbioss no hospedeiro (Wisselink *et al.*, 2020). A mistura de simbioss pode levar a uma maior competição dentro do hospedeiro por recursos e maior virulência contra o hospedeiro, diminuindo a aptidão deste (Wisselink *et al.*, 2020).

Quando simbioss geneticamente diferentes estão presentes, o sucesso de um genótipo simbiote depende relativamente mais de seu sucesso competitivo dentro desse grupo do que do sucesso geral do grupo (Frank, 1996). Simbioss com propriedades antagônicas ampliadas, aumentaram o sucesso competitivo em detrimento da reprodução e do sucesso do grupo (Aanen *et al.*, 2009; Aanen, 2006). A variação genética dentro de um grupo de simbioss pode, portanto, levar à seleção de simbioss com maior força competitiva, mas menores benefícios para o hospedeiro (Bastiaans *et al.*, 2016). Para reduzir esse efeito, é do interesse do hospedeiro evitar a mistura simbiote, e isso é ainda mais prejudicial se houver um efeito negativo direto da mistura simbiote (Frank, 1996). Uma vez que o mutualismo entre cupins cultivadores de fungos e *Termitomyces* é caracterizado pela transmissão horizontal, a mistura do mutualista poderia ocorrer e os cupins cultivadores de fungos se beneficiariam da restrição do número de simbioss fúngicos, para evitar a seleção por características mais virulentas (Wisselink *et al.*, 2020).

Monoculturas crescentes significam que não há competição direta entre os fungos, devido à mistura de simbioss, e as monoculturas são ecologicamente estáveis e mantidas por seleção dependente de frequência positiva (Wisselink *et al.*, 2020). A uniformidade genética entre os simbioss fúngicos é crítica porque quando vários simbioss estão presentes em um cupinzeiro, os simbioss gastam recursos em competir entre si em vez de crescer, resultando em menores rendimentos de esporos assexuados (Wisselink *et al.*, 2020). É, portanto, benéfico para os cupins

estabelecer e manter estritamente uma monocultura porque é a chave para o maior rendimento. No entanto, cultivar uma monocultura também pode tornar uma cultura suscetível a parasitas e doenças (Visser *et al.*, 2011), diminuindo o rendimento (Zhu *et al.*, 2000), e pode, em casos graves, até causar o colapso de uma colônia.

Os cupins desenvolveram maneiras de reconhecer patógenos e removê-los efetivamente do favo fúngico (Katariya *et al.*, 2017; 2018; Visser *et al.*, 2012). O processo de remoção de doenças e parasitas é essencial para a manutenção de monoculturas fúngicas saudáveis e para a estabilidade da simbiose. Embora os mecanismos por trás do estabelecimento e da aplicação de uma monocultura ainda não sejam completamente compreendidos (Vesala *et al.*, 2019), trabalhos recentes estão focando nesses processos.

Em colônias ativas de cupins produtores de fungos, *Termitomyces* é criado em monocultura. No entanto, o fungo *Pseudoxylaria* está presente nos jardins de fungos da maioria dos cupins que criam fungos, mas de uma maneira discreta. Na ausência de cupins, a *Pseudoxylaria*, cresce bastante nos favos de fungos, além de fungos de outras espécies. Não se sabe como os cupins controlam o crescimento de fungos indesejados. O estudo de Wisser (2011) testou o efeito de operários de *M. natalensis* na higiene dos jardins de fungos por meio da incubação dos favos de fungo com e sem cupins, e foi observado que os operários conseguiam limpar uma colônia já infectada. Assim, os favos de fungos foram menos infectados quando os operários de cupins estavam presentes. A *Pseudoxylaria* só desenvolveu tecido esclerotizado em fragmentos de favos que foram mantidos sem operários. Além disso, os operários de cupins adicionados aos favos infectados por *Pseudoxylaria* não conseguiram limpar o favo completamente.

Concluindo, a transmissão horizontal tem seus prós e contras. A dispersão do simbionte fúngico não depende da dispersão dos cupins e vice-versa, o que pode levar a um conflito de interesses sobre os recursos destinados à reprodução e aqueles investidos na dispersão. A produção de corpos de frutificação dos fungos desperdiça recursos, que de outra forma, poderiam ter sido alocados para o crescimento da colônia e, em última análise, para a produção de mais reprodutores alados. Essas observações levaram vários pesquisadores a argumentar que os cupins suprimem a formação do corpo de frutificação de seu simbionte fúngico (Wisselink *et al.*, 2020).

O fungo, por outro lado, tem interesse em investir energia na construção de mais favos de fungos (Korb & Aanen, 2003; Aanen & Boomsma, 2006). Com a produção de mais reprodutores alados e a dispersão de cupins, menos energia é investida no forrageamento de materiais celulósicos ou mais favos fúngicos, diminuindo o potencial de crescimento do fungo (Wisselink *et al.*, 2020). Sabe-se que alguns outros fungos são capazes de afetar o comportamento do hospedeiro para aumentar sua própria reprodução; por exemplo, fungos basidiomicetos do gênero *Fibularhizoctonia* mimetizam os ovos do cupim *Reticulitermes speratus* para serem rapidamente transportados para novas áreas livres de competidores dentro do ninho de cupins (Matsuura, 2003). No entanto, não se sabe se *Termitomyces* desenvolveu mecanismos para afetar o comportamento dos cupins (Wisselink *et al.*, 2020).

10 Sucesso ecológico dos Macrotermitinae

A associação com *Termitomyces* tem sido atribuída como o principal fator para o sucesso ecológico de cupins cultivadores de fungos nos ecossistemas que habitam, uma vez que essa associação é mutuamente benéfica. Os cupins fornecem um ambiente de crescimento constante e altamente regulado para seus mutualistas fúngicos, enquanto os fungos fornecem alimentos e nutrientes para os cupins (Um *et al.*, 2013; Sapountzis *et al.*, 2016). Condições sazonais altamente desfavoráveis, como flutuações de temperatura e baixa umidade, foram superadas pelos fungos a partir do mutualismo, e os cupins foram capazes de acessar recursos anteriormente inacessíveis, como os substratos de plantas complexas (por exemplo, lignocelulose) (Nobre e Aanen, 2012).

Grassé e Noirot (1958) sugeriram que os fungos tem um papel importante na degradação da lignina aumentando a digestibilidade da celulose em espécies de cupins do gênero *Macrotermes*. A interação entre cupins e fungos deu origem a uma estratégia de dupla decomposição com contribuições complementares para a decomposição da biomassa vegetal entre os jardins de fungos mantidos externamente e as contribuições bacterianas durante duas passagens intestinais.

Os cupins que cultivam fungos desempenham papéis importantes na reciclagem de nutrientes em seus ambientes. Os Macrotermitinae podem coletar 20% a 30% da produção anual de serapilheira e até 65% da serapilheira seca, enquanto 80% do carbono ingerido pelos Macrotermitinae pode ser digerido pelo *Termitomyces*

(Wood e Sands, 1978). Em alguns ambientes tropicais áridos, os cupins que cultivam fungos podem reciclar até 90% de todo o material vegetal (Buxton, 1981), beneficiando os ecossistemas naturais (Ashton *et al.*, 2019), mas também causando sérios danos e perdas econômicas na agricultura (Mora *et al.*, 1996; Sattar *et al.*, 2013; Sapountzis *et al.*, 2016). Por exemplo, favos de fungos de *Macrotermes michaelsoni* no Quênia eram compostos de 30% de madeira e 70% de grama em uma área e 64% de madeira e 36% de espécies herbáceas em outra área (Boutton *et al.*, 1983). Tal variação geográfica sugere flexibilidade alimentar, o que pode muito bem contribuir para a abundância de cupins e seu papel proeminente na reciclagem de nutrientes nos ecossistemas de savana africana (da Costa *et al.*, 2019).

Diversos autores investigam o que motivou o surgimento da interação entre cupins e fungos. A hipótese mais conhecida foi a necessidade dos cupins superiores (família Termitidae) desenvolverem novas estratégias para decompor eficientemente seus alimentos após a perda completa dos flagelados intestinais cerca de 60 milhões de anos atrás (Bourguignon *et al.*, 2014; Brune, 2014). Os *Termitomyces* são uma fonte de proteína que fornece diversas enzimas para o catabolismo da celulose e lignina, em graus variáveis nas diferentes espécies de cupins. Além de servirem como fonte de alimento, esses fungos auxiliam os cupins que cultivam fungos na decomposição da biomassa vegetal. Por outro lado, os *Termitomyces* são capazes de digerir o carbono ingerido pelos Macrotermitinae, e proporcionam um aproveitamento eficiente diminuindo a razão carbono/nitrogênio metabolizando os carboidratos e desempenhando um papel importante na digestão de uma ampla gama de fontes de carbono (Poulsen *et al.*, 2014; Otani *et al.*, 2016). Entre as famílias de cupins, os cupins cultivadores de fungos apresentam taxas comparativamente mais altas de degradação e digestão de material vegetal, em decorrência de sua associação com fungo (Ahmad *et al.*, 2021).

No entanto, a principal função de *Termitomyces* ainda não está definida para todas as espécies de Macrotermitinae, sendo que os padrões coevolutivos desse mutualismo estão começando a ser melhor compreendidos (Rouland-Lefèvre *et al.*, 2002; Katoh *et al.*, 2002; Taprab *et al.*, 2002; Aanen *et al.*, 2002). Em algumas espécies de cupins, a função dos fungos é degradar a lignina facilitando o acesso a celulose e deixando-a disponível para os cupins, e para outros grupos de cupins os fungos são a principal fonte de alimento rica em nutrientes.

B. Mutualismo entre Ovos de Cupins e Fungos

1 Fungo “bola de cupim”

Bolas marrons de forma semelhante, mas com tamanhos diferentes dos ovos dos cupins são frequentemente encontradas no meio da pilha de ovos de um cupim do Japão, *Reticulitermes speratus* e são conhecidas como “bolas de cupins” (Matsuura *et al.*, 2000) (Figura 10). Essas “bolas de cupins” foram anteriormente interpretadas como ovos tróficos, ou seja, ovos que só servem para alimentação (Iwata *et al.*, 1999), contudo eles nunca foram descritos em cupins. Depois de um estudo molecular, Matsuura *et al.* (2000) identificou essa “bola de cupim” como o escleródio do fungo *Fibularhizoctonia* spp. que é próximo filogeneticamente do fungo *Athelia* spp. Além disso, os autores concluíram que o fungo “bola de cupim” mimetiza os ovos.



Figura 10 – Fungos “bolas de cupim” na pilha de ovos do cupim *Reticulitermes flavipes*. Os ovos de cupim são transparentes e ovais, enquanto as bolas de cupim são marrons e esféricas (Fonte: Maekawa *et al.* 2020).

2 Como ocorre o mimetismo do ovo pelo fungo?

Os insetos sociais desenvolveram sociedades sofisticadas, que são caracterizadas por sistemas de comunicação bastante eficientes e baseados em sinais químicos (Wilson, 1971; Vandermeer *et al.*, 1998). A capacidade de sintetizar compostos químicos é bioquimicamente finita e cara, levando potencialmente a forte pressão evolutiva para o uso de produtos únicos, que sirvam parcimoniosamente para propósitos múltiplos (Blum, 1996; Steiger *et al.*, 2011). Como várias substâncias eram produzidas pelos insetos, e não eram utilizadas para comunicação, esses produtos químicos serviram como pontos de partida para a evolução da comunicação (Matsuura e Matsunaga, 2015).

Os operários de cupins são cegos (Costa-Leonardo, 2000) e reconhecem os ovos baseado na forma, tamanho e sinais químicos. A rainha do cupim *R. speratus* produz um feromônio volátil, que é constituído pelo n-butil-n-butirato (nBnB) e 2-metil-1-butanol (2M1B) (Matsuura *et al.*, 2010; Yamamoto *et al.*, 2012). Esse feromônio de rainha tem várias funções, como regulação da produção de ovos em nível de colônia (Yamamoto e Matsuura, 2011) e inibição de rainhas neotênicas (Matsuura *et al.*, 2010). Esses mesmos compostos voláteis, o n-butil-n-butirato (nBnB) e o 2-metil-1-butanol (2M1B) são emitidos pelos ovos do cupim *R. speratus* para orientar os operários de cupins a encontrá-los e cuidarem deles (Matsuura *et al.*, 2010).

Os operários coletam os ovos postos pelas rainhas e os empilham todos juntos para poder cuidar melhor deles. Este comportamento de proteção do ovo é essencial para a sobrevivência do mesmo, uma vez que esses ovos são lambidos (sofrem “grooming”) e na saliva deles existem substâncias bactericidas (Cole *et al.*, 2020). Matsuura *et al.* (2000) sugeriram que o fungo “bola de cupim” mimetiza os ovos tanto do ponto de vista morfológico como químico. Eles também descobriram que os cupins evitam a germinação dos escleródios por meio do “grooming” e sugerem que o escleródio protege os cupins de fungos patógenos putativos.

Nas colônias de cupins, poucos indivíduos, os reprodutores produzem descendentes, enquanto a maioria trabalha em prol desses indivíduos, realizando tarefas como construção do ninho, forrageamento e cuidado com a cria (Costa-Leonardo, 2000). A sobrevivência da rainha e da cria são fatores determinantes na

produtividade da colônia, sendo que a proteção da cria é especialmente importante em cupins subterrâneos, já que os ovos de cupins não sobrevivem em seu habitat, os ninhos, ricos em microorganismos sem sofrerem “grooming” pelos operários (Matsuura *et al.*, 2000). Logo após serem postos, os ovos são levados para câmaras de ovos, os berçários, onde sofrem “grooming” e são frequentemente empilhados pelos operários. Devido ao “grooming” os ovos ficam revestidos com saliva rica em substâncias antibióticas que os protegem da dessecação e infecção.

De acordo com Matsuura (2006), os cupins cuidam exclusivamente de fungos que têm diâmetro que correspondem exatamente ao tamanho do ovo e que apresentam superfície lisa. Além disso, ao contrário de outros fungos formadores de escleródio, o fungo “bola de cupim” tem um tamanho extremamente estável, correspondente ao tamanho do ovo de cupim. Também, perderam a camada externa semelhante a uma casca e, adquiriram a superfície lisa, como uma adaptação morfológica para o mimetismo do ovo (Matsuura *et al.*, 2009) (Figura 11).

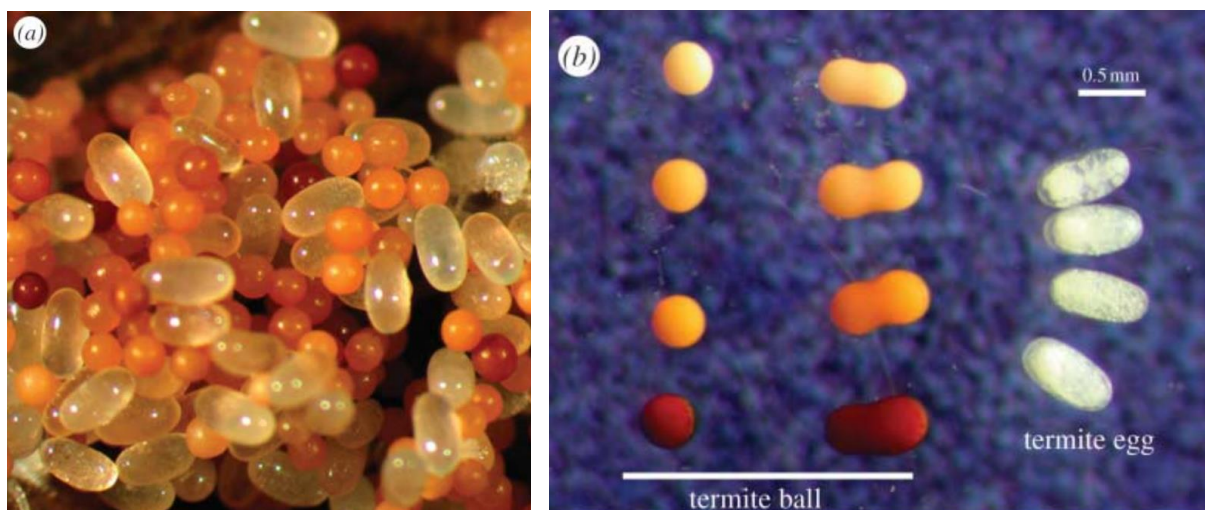


Figura 11 – Ovos de cupins e fungos “bolas de cupim”: (A) Pilha de ovos no ninho de *Reticulitermes virginicus*. Os ovos de cupim são transparentes e ovais, enquanto os fungos “bolas de cupim” (escleródios fúngicos que imitam ovos) são marrons e esféricos; (B) Comparação das formas e cores de “bolas de cupim” e ovos de cupim. A maioria das “bolas de cupim” são esféricas, com raras ocorrências de bolas ovais resultantes da fusão de duas bolas de cupim (Fonte: Matsuura, 2006).

O feromônio de reconhecimento dos ovos pelos cupins é constituído por pelo menos dois compostos, que já foram identificados a B-glicosidase e a lisozima. Ambas as enzimas são importantes compostos salivares em cupins e também são produzidos pelos ovos de cupins. Na saliva, a lisozima age como um agente de defesa antibacteriana e a B-glicosidase, como uma enzima de digestão. Assim, a evolução permitiu aos cupins, usarem esses produtos químicos, pré-existentes, também na superfície do ovo como um sinal de reconhecimento do ovo.

O fungo imita quimicamente os ovos de cupins, produzindo a enzima B-glicosidase, que é uma enzima que digere celulose e é produzida por vários fungos (Matsuura *et al.*, 2009). Os fungos “bolas de cupim” foram cuidados por cupins apenas quando o fungo produziu B-glicosidase. A sobreposição do nicho de digestão da celulose entre os cupins e o fungo compartilham os mesmos produtos químicos fornecendo a oportunidade para a origem do mimetismo do ovo de cupim pelo fungo. Isso, segundo Matsuura *et al.* (2009) sugere que compostos de feromônios podem evoluir originalmente dentro de outros contextos de história de vida e, só mais tarde, ganhar função na comunicação química.

Ye *et al.* (2021) não acredita que os cupins são enganados pelo fungo e sim que eles selecionam seus fungos favoritos para cuidarem junto com os ovos, porque consomem esses fungos.

3 Mutualismo facultativo

Essa interação ovo e fungo “bola de cupim” é considerada mutualismo facultativo pois o fungo é encontrado sozinho em ambiente livre. “Bolas de cupins” que ficam velhas, se mostram encolhidas e deformadas, e são retiradas das pilhas de ovos e jogadas no canto do ninho como lixo (Matsuura *et al.*, 2009). Desse modo, essas bolas descartadas, germinam e crescem no ninho. Quando aparecem bolas de cupins recém formadas, elas são levadas pelos cupins para a pilha de ovos. Assim, o fungo “bola de cupim” é capaz de viver no cupinzeiro, onde outras espécies naturais de fungos dificilmente acessam, devido a defesa antifúngica dos cupins (Rosengaus *et al.*, 1998).

Ao imitar ovos de cupins quimicamente (Matsuura *et al.*, 2009) e morfológicamente (Matsuura, 2006), o fungo “bola de cupim” ocupa um habitat quase

livre de concorrentes dentro dos ninhos de cupins. Esse fungo depende dos operários de cupins para protegê-lo contra dessecação e outros microorganismos. Além disso, como atrai quimicamente e com frequência os operários, o fungo alcança uma taxa de sobrevivência de quase 100%. O que ocorre, é que a maioria das “bolas de cupim” são inibidas de germinarem e assim, o fungo raramente consome os ovos (Matsuura, 2006).

Essa relação de mutualismo é vantajosa para os parceiros uma vez que o fungo “bola de cupim” ganha um habitat exclusivo (Matsuura, 2006), e fica protegido, enquanto o fungo serve de fonte de alimento adicional e também fornece enzimas celulasas (Ye *et al.*, 2019) que podem ser incorporadas ao processo digestivo dos cupins.

4 Espécies de cupins com ocorrência do fungo “bola de cupim”

As bolas de fungos marrons, conhecidas como “bolas de cupim”, são frequentemente encontradas em pilhas de ovos de cupins dos gêneros *Reticulitermes* e *Coptotermes*, conforme já comentado em outros tópicos. As “bolas de cupins” são os escleródios de um fungo athelióide (*Basidiomycota*, *Agarcomycotina*) do gênero *Fibularhizoctonia*.

Família Rinotermitidae

Espécies de *Reticulitermes*

Até o momento, os escleródios de *Fibularhizoctonia* sp. só foram encontrados em quatro espécies de *Reticulitermes* no Japão (*Reticulitermes speratus*, *Reticulitermes kanmonensis*, *Reticulitermes amamianus* e *Reticulitermes miyatakei*) e quatro espécies nos Estados Unidos (*Reticulitermes flavipes*, *Reticulitermes virginicus*, *Reticulitermes hageni* e *Reticulitermes mallei*) (Ye *et al.*, 2019).

Nem todas as espécies de *Reticulitermes* coletam os escleródios de fungos. Os operários de *R. labralis* e *R. chinensis* carregam os escleródios para suas pilhas de ovos em ninhos, enquanto os operários de *R. aculabialis* não carregam escleródios quando acham essas estruturas fora dos ninhos. Essa variação é um sinal importante de que existem diferenças significativas na capacidade de reconhecer e responder

aos escleródios de *Fibularhizoctonia* sp. entre as espécies de *Reticulitermes* (Ye et al., 2019).

Espécies de *Coptotermes*

Fungos “bola de cupim” foram encontrados em pilha de ovos de *Coptotermes formosanus* nos Estados Unidos (Matsuura e Yashiro, 2010) e em pilha de ovos de *Coptotermes gestroi* (Figura 12) no Brasil (Costa-Leonardo et al., 2022).

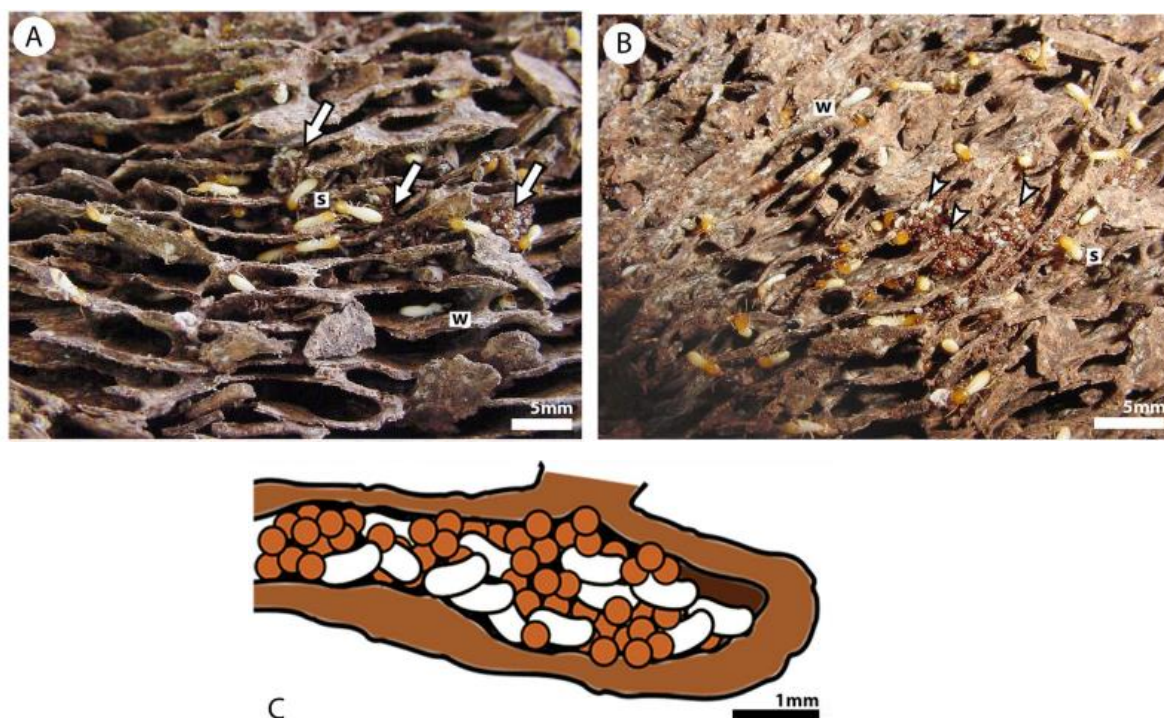


Figura 12 – A e B- Regiões do ninho de *Coptotermes gestroi* com câmaras de ovos misturadas com o fungo “bola de cupim”. C- Detalhe de uma câmara mostrando os ovos esbranquiçados misturados aos fungos marrons e arredondados (Fonte: Costa-Leonardo et al., 2022).

Família Termitidae

Nasutitermes takasagoensis

Um outro fungo “bola de cupim” (‘tipo Z’) foi também descoberto entre os ovos do cupim subtropical, *Nasutitermes takasagoensis* do Japão (Figura 13). A análise filogenética indicou que esse fungo tipo Z é um fungo Trechisporoid, *Trechispora* sp., que é filogeneticamente distante da *Fibularhizoctonia*, indicando duas origens

independentes do mimetismo de ovos de cupins por fungos formadores de escleródio (Matsuura e Yashiro, 2010). O mimetismo de ovo de cupim por esses fungos oferece um modelo de evolução paralela.

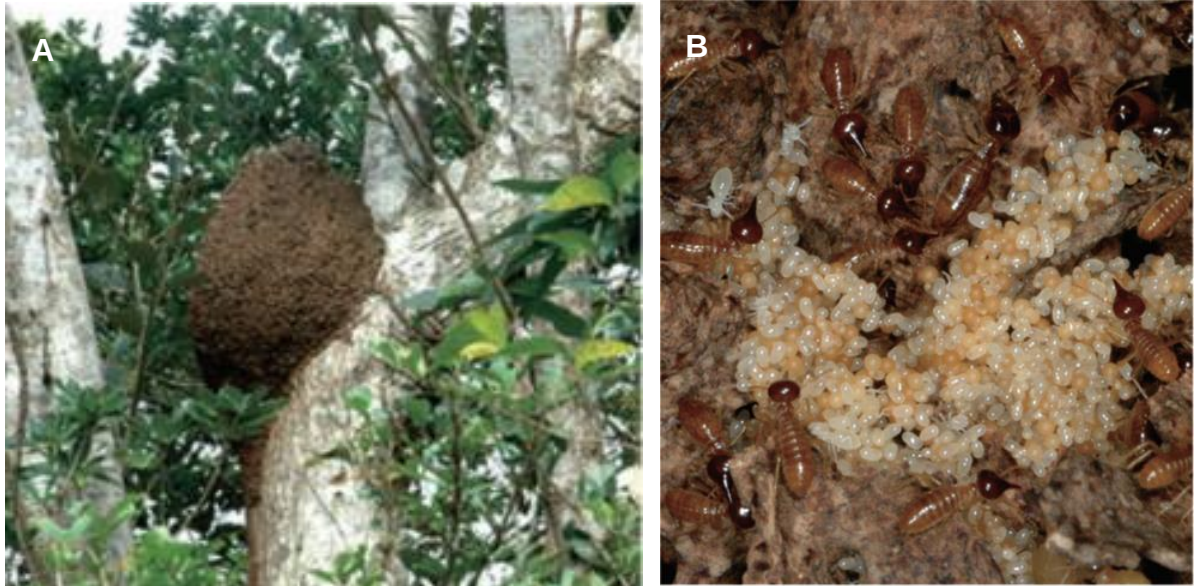


Figura 13 – (A) Ninho arborícola do cupim *Nasutitermes takasagoensis*; (B) Fungo bola de cupim do tipo Z em uma pilha de ovos do cupim *Nasutitermes takasagoensis*. (Fonte: Matsuura e Yashiro, 2010).

C. Fungos ectoparasitas associados com cupins

1 Fungos ectoparasitas

A vida em sociedade dos cupins e a proximidade deles com o solo aumenta o risco de exposição a vários microrganismos, incluindo fungos (Sands, 1969; Rosengaus *et al.*, 2003). Os fungos são organismos adaptados para viver entre os insetos, e muitas vezes, são parasitas. Organismos parasitas dependem do seu hospedeiro para sobrevivência, uma vez que o hospedeiro fornece nutrição e proteção. Assim, os parasitas têm otimizado estratégias, para obter a nutrição necessária dos hospedeiros, que resultam no seu desenvolvimento (Quicke, 1997).

Fungos ectoparasitas são fungos que vivem na superfície externa do hospedeiro (Vega e Blackwell, 2005). Organismos ectoparasitas não encontram rapidamente uma fonte de nutrientes na superfície externa do hospedeiro e por isso eles necessitam de adaptações para acessar os nutrientes (Nieto *et al.*, 2007), tal como a habilidade de penetrar na cutícula desse hospedeiro (Geiser *et al.*, 2005). Os hospedeiros de fungos ectoparasitas estão espalhados entre diferentes ordens de insetos e eles infestam diferentes estágios de desenvolvimento como ovos, larvas, pupas, ninfas e adultos.

2 Gêneros de fungos ectoparasitas que infestam cupins

Já foram descritas 22 espécies pertencentes a 9 gêneros de fungos ectoparasitas de cupins, sendo que o gênero *Antennopsis* é específico de cupins (Blackwell e Rossi, 1986, Wilson *et al.*, 2021). A tabela 2 mostra a classificação dos 9 gêneros de fungos ectoparasitas que infestam os cupins: *Antennopsis*, *Laboulbeniopsis*, *Hormiscioideus*, *Coreomycetopsis*, *Dimeromyces*, *Laboulbenia*, *Ophiocordyceps*, *Mattirolella* e *Termitaria* (Wilson *et al.*, 2021).

Tabela 2 – Gêneros de fungos ectoparasitas de cupins (Fonte: Wilson *et al.*, 2021).

Filo	Classe	Ordem	Família	Gênero
Ascomycota	Sordariomycetes			<i>Antennopsis</i> *
	Laboulbeniomycetes			<i>Laboulbeniopsis</i> *
				<i>Hormiscioideus</i> *
		Laboulbeniales	Laboulbeniaceae	<i>Coreomycetopsis</i>
				<i>Dimeromyces</i>
				<i>Laboulbenia</i>
		Hypocreales	Ophiocordycipitaceae	<i>Ophiocordyceps</i>
		Ophiostomatales	Kathistaceae	<i>Mattirolella</i>
				<i>Termitaria</i>

**Incertae sedis*

Fonte: Wilson *et al.* (2021)

3 Patogenicidade dos fungos ectoparasitas para os cupins

Uma extensa pesquisa tem sido realizada para descobrir o poder de fungos entomopatogênicos contra os cupins, e cerca de 20 espécies têm sido testadas, mas nenhum estudo tem focado nos fungos ectoparasitas (Lai *et al.*, 1982; Zoberi, 1995; Culliney e Grace, 2000; Chouvenc *et al.*, 2011). A maioria das infestações fúngicas ectoparasitas causam pouco dano para os cupins hospedeiros (Wilson *et al.*, 2021). Os fungos ectoparasitas prejudicam as atividades dos cupins hospedeiros e também induzem deficiências comportamentais (Weir e Blackwell, 2005).

De acordo com Buchli (1952; 1960) fungos ectoparasitas têm a habilidade de reduzir a vida média do cupim hospedeiro. Cupins infestados pelo fungo ectoparasita *Termitaria* sp. apresentaram menor sobrevivência do que cupins não infestados (Lenz e Kimbrough, 1982). Similarmente, Thorne e Kimbrough (1982) relataram que no Panamá, os cupins *Nasutitermes corniger* e *Nasutitermes ephratae*, infestados pelo fungo ectoparasita *Mattirolella crustosa*, morreram rapidamente quando comparado com indivíduos não infectados. A mortalidade de cupins infestados por fungos ectoparasitas pode ser causada devido a toxinas fúngicas, obstrução da circulação de hemolinfa, falta de nutrientes e invasão de órgãos (Goettel e Inglis, 1997).

4 Castas de cupins infestadas pelos fungos ectoparasitas

O comportamento social dos cupins, tais como comportamento de “grooming” e “trofalaxia”, facilitam a transmissão do fungo entre os cupins e o ambiente úmido e fechado dos ninhos subterrâneos são benéficos para o crescimento e sobrevivência dos fungos (Blackwell e Rossi, 1986; Myles *et al.*, 1998).

O nível de infestação pode variar entre as castas de cupins. Os indivíduos que sofrem mudas para crescer, como os operários e ninfas, apresentam menos fungos em comparação com as castas terminais de desenvolvimento, como os soldados e os reprodutores neotênicos. Os operários e ninfas, quando sofrem mudas, eliminam os fungos ao se desfazer do tegumento infestado (Myles *et al.*, 1998) e por isso apresentam menos fungos que as castas terminais. Uma infestação mais pesada de castas que não mudam por *Mattiorella* foi reportada em *Nasutitermes* por Thorne e Kimbrough (1982) e em *Antennopsis gallica*, onde os soldados e os reprodutores neotênicos estavam mais infestados do que os operários e ninfas (Buchli, 1952; Myles *et al.*, 1998).

5 Espécies de cupins infestadas e características dos gêneros de fungos ectoparasitas

A tabela 3 mostra as famílias de cupins infestadas pelos 9 gêneros de fungos ectoparasitas.

Antennopsis

De acordo com Guswenrivo *et al.* (2017) *Antennopsis* é o gênero de fungo ectoparasita mais comum e especializado em cupins. Existem três espécies de *Antennopsis* que infestam cupins das famílias Kalotermitidae, Rhinotermitidae e Termitidae (Blackwell e Rossi 1986). Os fungos são extremamente difundidos desde regiões tropicais a temperadas. Espécies de *Antennopsis* foram relatadas em quase todos os continentes, exceto na Austrália (Heim, 1951; Buchli 1960a; Gouger e Kimbrough, 1969; Blackwell, 1980; Blackwell e Rossi, 1986; Myles *et al.*, 1998).

Os talos fúngicos podem estar localizados em qualquer região do corpo do inseto e castas, incluindo ovos e larvas (Buchli, 1960b) (Figura 14). Myles *et al.* (1998)

registrou 3.404 talos de fungos distribuído pelo corpo do cupim, com a seguinte frequência: região da cabeça = 18,6%, tórax = 34,6% e abdômen = 46,8%. Ou seja, regiões do corpo maiores, como o abdômen, suportaram mais talos de fungos em função da área de superfície (Wilson *et al.*, 2021).

O fungo *Antennopsis* não penetra no corpo do cupim após a fixação e o declínio da população de cupins ocorre indiretamente. Quando a população do cupim hospedeiro é alta, os conidióforos produzem uma cola que afeta o movimento e a alimentação dos cupins, podendo interromper o processo de muda e gerando lesões (Heim e Buchli, 1951; Buchli, 1952, 1960a,b; Buchli 1966). A ausência de haustório (estrutura do fungo que absorve nutrientes do hospedeiro) sugere que o fungo não absorve nutrientes do hospedeiro, mas vive e obtém nutrientes do que Myles *et al.* (1998) chamou de “pele social” dos hospedeiros. Esse termo foi proposto para descrever as superfícies cuticulares coletivas dos insetos sociais que propicia um espaço para fungos, que constitui um nicho rico em nutrientes.

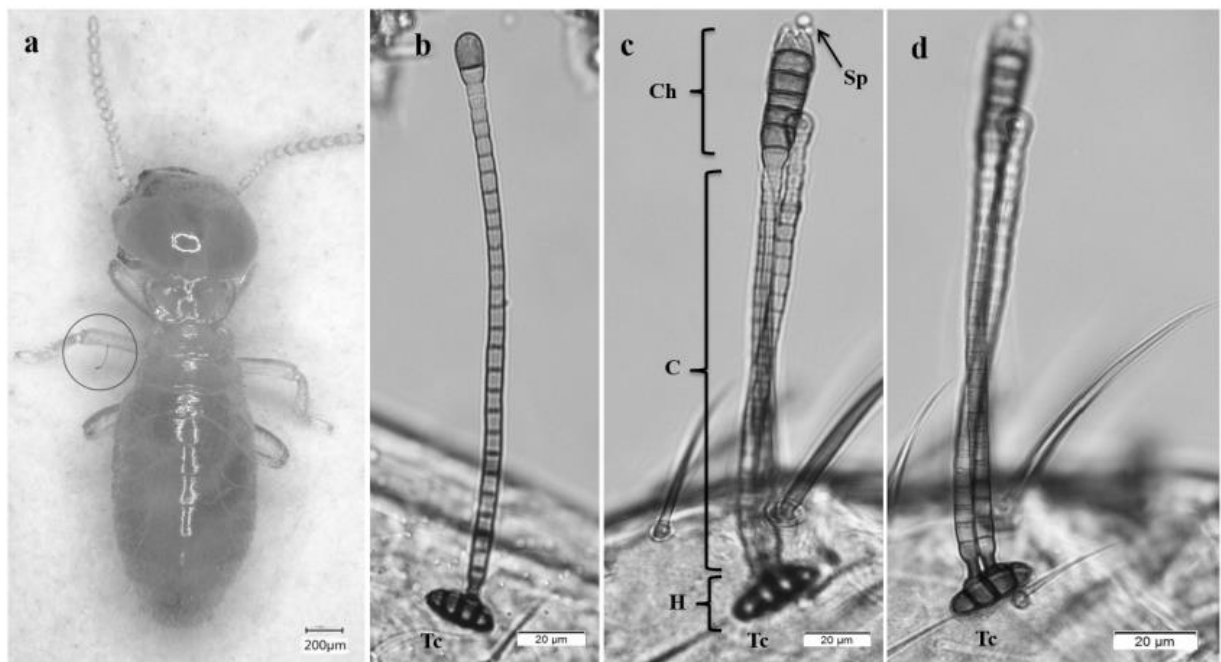


Figura 14 – (A) Talo de *Antennopsis gallica* crescendo na perna de um operário *Reticulitermes speratus*. (B) Um talo com uma cabeça conidial imatura. (C) Dois talos, com um talo liberando esporos (Sp). (D) Diferentes planos focais da figura (C). Cutícula de cupim (Tc), fixação (H), conidióforo (C) e cabeça do conídio (Ch) (Fonte: Guswenrivo *et al.*, 2017).

O fato de *Antennopsis* interferir com o sucesso da revoada e também infestar ovos levou Wilson *et al.* (2021) a sugerir que esse fungo ectoparasita tem potencial para ser usado como controle microbiano para cupins das famílias Rhinotermitidae e Kalotermitidae.

Laboulbeniopsis

Assim como *Antennopsis*, os fungos *Laboulbeniopsis* estão entre as espécies de fungos ectoparasitas de cupins mais comuns (Blackwell e Rossi 1986). O gênero possui cerca de 22 espécies de fungos que parasitam duas famílias de cupins, Rhinotermitidae e Termitidae. Amplamente distribuídos geograficamente, foram encontrados nas Américas do Norte, Central e do Sul, bem como na África, Ásia e Europa (Thaxter, 1920; Kimbrough e Gouger, 1970; Blackwell e Kimbrough, 1976a; Rossi e Rossi 1977b; Blackwell 1980; Blackwell e Rossi 1986).

Os talos de fungos estão distribuídos em mais de um local em seu hospedeiro. Assim, a presença do fungo *Laboulbeniopsis termitarius* foi registrado nas pernas, peças bucais, cabeça, abdômen, torác e antenas (Gougher e Kimbrough, 1969; Blackwell, 1980). Guswenrivo *et al.* (2018) observaram que a parte do corpo mais infestada de *R. speratus* são as antenas, seguidas do abdômen, perna, cabeça e tórax. A presença de pelo menos um talo por indivíduo foi encontrado em mais de uma colônia (Guswenrivo *et al.* 2018; Kimbrough e Gouger, 1970), sendo a incidência de infestação por *Laboulbeniopsis* maior do que 20% na maioria dos estudos (Kimbrough e Gouger, 1970; Blackwell, 1980; Henk *et al.*, 2003).

Não foram documentados danos ao hospedeiro causado por *Laboulbeniopsis*, no entanto, em grandes níveis de infestação, suspeita-se que os movimentos dos cupins podem ser afetados (Wilson *et al.*, 2021). Segundo Kimbrough e Gouger (1970), a infestação por *L. termitarius*, uma das espécies mais comuns encontradas, não tem efeito patológico direto em cupins. O fungo não penetra no corpo do cupim, e conseqüentemente não causa danos a cutícula (Blackwell e Kimbrough, 1976a). A maioria das espécies de *Laboulbeniopsis* utiliza haustórios para absorver nutrientes do hospedeiro e nutrir o talo em crescimento (Benjamin, 1971), exceto *L. termitarius* que penetra na cutícula do hospedeiro por meio de uma célula de fixação basal de coloração mais escura (Figura 15).

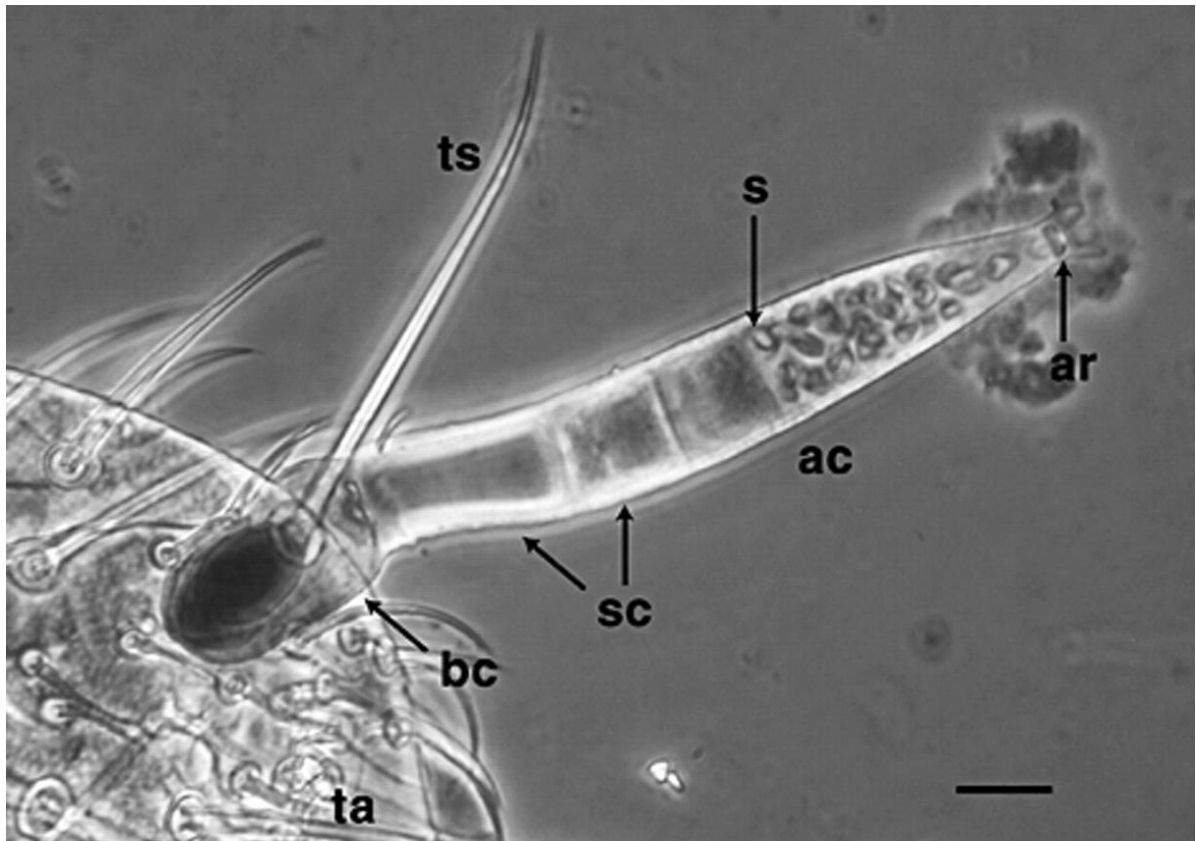


Figura 15 – Talo de fungo de *Laboulbeniopsis termitarius* na cutícula de *Reticulitermes flavipes*. A célula de fixação basal escurecida (bc) que se assemelha superficialmente àquelas encontradas nos *Laboulbeniales* está fixada em uma parte da antena do cupim (ta) adjacente a uma cerda proeminente (ts). As duas células-tronco (sc) conectam a célula de fixação basal à célula ascógena (ac). Os esporos unicelulares (s) são visíveis dentro do asco, assim como o anel apical (ar) através do qual os esporos emergem. Barra de escala = 10 µm (Fonte: Henk *et al.* 2003).

Hormiscioideus

Hormiscioideus filamentosus é um fungo conhecido por infestar cupins do Brasil, sendo a única espécie que compõe o gênero *Hormiscioideus*. O ectoparasitismo por *H. filamentosus* em *Armitermes neotenicus*, hoje, *Silvestritermes neotenicus* (Holmgren, *Blattaria: Termitidae*) foi documentado apenas uma vez no Mato Grosso por Blackwell e Kimbrough (1978).

Semelhante a outros pequenos fungos filamentosos, este fungo foi encontrado em todas as partes do corpo e extremidades de seu hospedeiro, e documentado em

diversas castas de cupins (jovens alados, soldados e operários) (Blackwell e Kimbrough, 1978). O fungo se fixa ao inseto por meio de pequenas conexões haustoriais na cutícula do hospedeiro. De acordo com a quantidade de *H. filamentosus* encontrado em uma colônia (60% dos indivíduos estavam infestados na colônia de *S. neotênicus*), o impacto na sobrevivência do hospedeiro foi baixo, porém são necessários mais estudos para determinar os danos efetivos causados aos cupins (Blackwell e Kimbrough, 1978).

Recentemente, Costa-Leonardo e Janei (2023) registraram a ocorrência de um fungo similar a *H. filamentosus* infestando ovos de cupins *Nasutitermes corniger* (Termitidae) no Brasil (Figura 16). Esse foi o primeiro registro do fungo *Hormiscioideus* como ectoparasita de ovos de cupins.

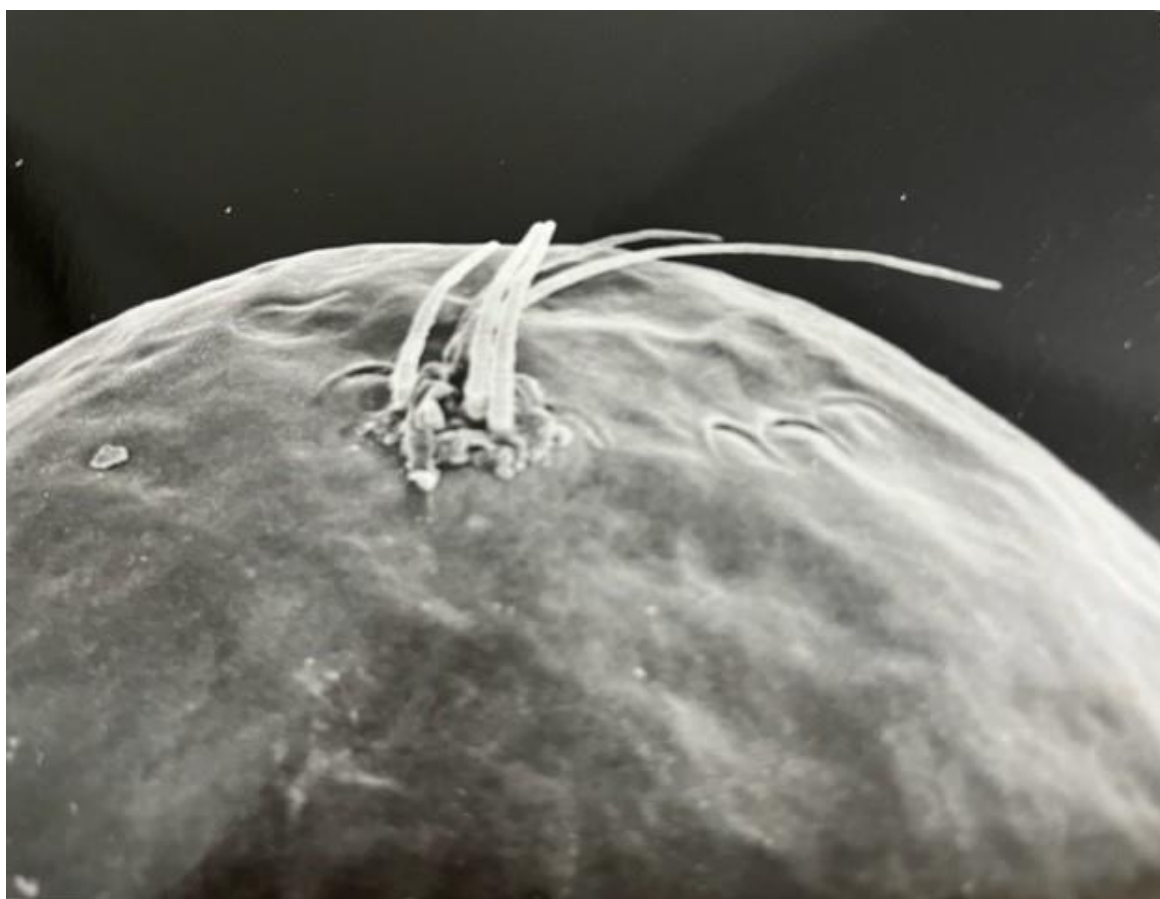


Figura 16 – Fungo similar a *Hormiscioideus filamentosus* ectoparasita do ovo do cupim *Nasutitermes corniger* (Fonte: Costa-Leonardo e Janei, 2023).

Coreomycetopsis

Semelhante a *H. filamentosus*, a espécie de fungo ectoparasita *Coreomycetopsis oedipus* é a única espécie que compõe o gênero *Coreomycetopsis*. Com distribuição geográfica restrita ao Novo Mundo, os *C. oedipus* ectoparasitam as famílias de cupins Rhinotermitidae e Termitidae (Thaxter, 1920; Blackwell e Rossi, 1986). Considerado um fungo morfologicamente complexo, é tipicamente encontrado em associação com o fungo *L. termitarius* (Blackwell e Kimbrough, 1976a, b).

A posição de talos fúngicos está relacionada a proteção que a superfície do inseto pode proporcionar. Já foi registrado talos de fungos nas pernas do cupim *Eutermes morio*, sendo que talos fúngicos são comumente encontrados abaixo dos esporões da tíbia e raramente em antenas (Thaxter, 1920; Blackwell e Kimbrough, 1976b).

Danos aos hospedeiros e diminuição da sobrevivência não são registrados, a ausência de haustórios ou estruturas para a absorção de nutrientes reforça essa hipótese (Blackwell e Kimbrough, 1976b).

Dimeromyces

O gênero *Dimeromyces* é composto por 109 espécies, sendo que apenas duas delas ectoparasitam cupins (Kimbrough *et al.*, 1972; Rossi e Cesari- Rossi, 1977). Já foi registrado *Dimeromyces isopterus* e *Dimeromyces majewskii* em cupins das famílias Rhinotermitidae e Termitidae na América do Norte e África (Kimbrough *et al.*, 1972; Rossi e Cesari- Rossi 1977). Contudo, a distribuição geográfica do gênero ainda é incerta. Além disso, são necessários mais estudos sobre sua distribuição, transmissão, taxa de infestação e impacto nos hospedeiros. Adicionalmente, não foi registrada nenhuma preferência de casta por este gênero de fungo.

Talos fúngicos de *D. isopterus* foram observados distribuídos por todas as partes do corpo do cupim *R. flavipes*, e em maior quantidade na cabeça e abdômen (Kimbrough *et al.*, 1972). A infestação por *Dimeromyces* ocorre com a germinação de ascósporos (esporos sexuais formados no interior de um asco). Ao tocarem na cutícula dos hospedeiros, as pontas dos esporos (ápices) quebram e germinam (Kimbrough *et al.*, 1972). A baixa ocorrência de *Dimeromyces* em colônias de cupins

e nos próprios indivíduos, sugere que não causam danos e nem diminuição da taxa de sobrevivência do hospedeiro (Wilson *et al.*, 2021).

Laboulbenia

A maioria de espécies que compõem o gênero *Laboulbenia*, infestam besouros. Entretanto, Roland Thaxter (1895) documentou pela primeira vez a espécie *Laboulbenia hagenii* no cupim *Macrotermes bellicosus* na África Oriental. Em seguida, *Laboulbenia ghanaensis* também foi descrita infestando cupins no ano de 1986. Atualmente, cerca de 7 espécies de *Laboulbenia* infestam cupins das famílias Termitidae e Hodotermitidae e estão restritas a hospedeiros da África (Buchli, 1966; Rossi, 1974; Thaxter, 1895; Rossi e Blackwell, 1986; Rossi e Leonardi, 2018).

A presença do fungo *Laboulbenia* foi documentada em todas as regiões do corpo do cupim, sendo descrita como mais abundante na cabeça, peças bucais e antenas (Rossi, 1974; Blackwell e Rossi, 1986). O fungo se liga à cutícula do hospedeiro em diversos locais por meio de uma célula do 'pé', após os ascósporos serem liberados e subdivididos em duas células. Não existem registros necessários para o cálculo do nível de infestação por *Laboulbenia* em cupins. Além disso, parece que esse fungo tem baixo impacto na sobrevivência de seu hospedeiro, contudo faltam mais estudos sobre essa interação (Wilson *et al.*, 2021).

Ophiocordyceps

Os fungos parasitas do gênero *Ophiocordyceps* são conhecidos por infestarem as formigas transformando-as em “zumbis” (Andersen e Hughes, 2012; de Bekker *et al.*, 2014; Mongkolsamrit *et al.*, 2012). O parasita citado é capaz de manipular o hospedeiro para atingir locais ideais para seu desenvolvimento, porém, nos cupins infestados, não foi observado manipulação comportamental, como ocorre em formigas.

Cerca de 10 das 235 espécies de *Ophiocordyceps* foram registradas infestando cupins da família Termitidae (Spatafora *et al.*, 2015; Khonsanit *et al.*, 2019). Frequentemente encontrado na Ásia, *Ophiocordyceps* também pode ser encontrado na África e América do Norte (Kobayasi, 1941; Stiffler *et al.*, 1941; Kobayasi e Shimizu,

1978; Blackwell e Gilbertson, 1981, 1984; Suh *et al.*, 1998; Sung *et al.*, 2007; Tasanathai *et al.*, 2019).

Ophiocordyceps foi relatado presente em várias castas de cupins, sendo registrado com maior frequência em reprodutores alados. A ocorrência de talos fúngicos foi documentada no tórax do hospedeiro (Conlon *et al.*, 2017), perna (Blackwell e Gilbertson, 1981) e abdômen (Suh *et al.*, 1998) de reprodutores (alados) e operários (Ochiel *et al.*, 1996; Suh *et al.*, 1998; Conlon *et al.*, 2017).

Diferente demais dos gêneros, a patogenicidade em hospedeiro é significativa e documentada por diversos autores (Tasanathai *et al.*, 2019; Blackwell e Gilbertson 1981; 1984; Ochiel *et al.*, 1997) (Figura 17). As hifas de *Ophiocordyceps* entram na cutícula do hospedeiro, o micélio preenche completamente seu interior, permanecendo apenas a cutícula mais resistente e ocasionando a morte do cupim (Tasanathai *et al.*, 2019). Em outros casos, as hifas emergem através de poros ou danos na cutícula externa (Blackwell e Gilbertson 1981). Nas condições favoráveis aos fungos parasitas, a mortalidade dos cupins registrada foi maior (Blackwell e Gilbertson 1984), em comparação com aquela em condições desfavoráveis (Ochiel *et al.*, 1997). O nível de infestação de *Ophiocordyceps* em cupins tende a ser baixo, possivelmente devido à sua letalidade em condições ideais para o fungo (Wilson *et al.*, 2021).

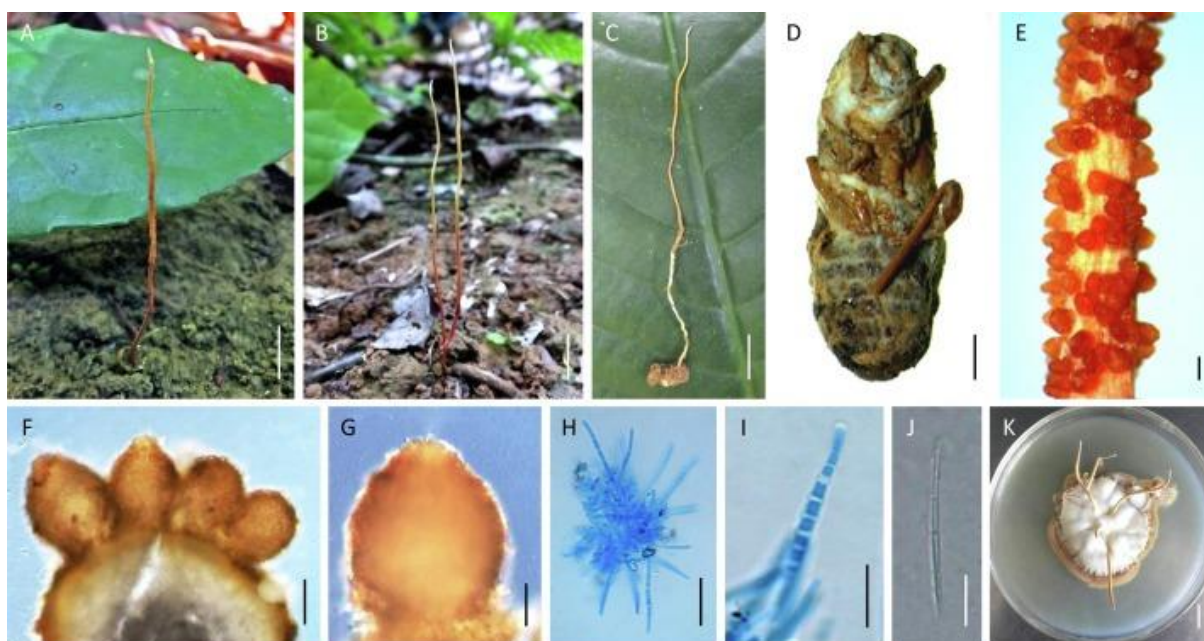


Figura 17 – Morfologia e ecologia de *Ophiocordyceps puluungensis*: (A) Estroma

maduro decorrente do cupim enterrado no solo; (B) Estromas imaturos provenientes do cupim enterrados no solo; (C) Fungo no cupim; (D) Cupim hospedeiro de *O. puluongensis*; (E) Parte fértil; (F, G) Peritécios; (H, I) Asco; (J) Ascósporo; (K) Colônia em PDA (Fonte: Xu *et al.*, 2022).

Termitariales

Termitaria e Mattirolella

Os gêneros *Termitaria* e *Mattirolella* são semelhantes morfológicamente, e possuem características similares como: a estrutura fúngica ‘esporodóquio’, o desenvolvimento haustorial e a presença de Phialoconidi. Devido à alta similaridade entre os gêneros, eles foram colocados em uma ordem denominada Termitariales (Khan e Kimbrough, 1974a; Kimbrough e Lenz, 1982). Cerca de oito fungos de *Termitariales* foram formalmente descritos e identificados infestando exoesqueletos de cupins (Kimbrough e Lenz, 1982). Além disso, duas espécies de *Mattirolella* foram registrados infestando cupins (Colla, 1929; Khan e Kimbrough, 1974a; Kimbrough e Thorne, 1982).

Os fungos ectoparasitas do gênero *Termitaria* formam pequenas lesões no exoesqueleto de diferentes espécies de cupins. As lesões fúngicas são denominadas ‘esporodóquio’ e essa estrutura varia em sua forma: discóide/disciforme (circular), elipsóide, alongada, romboide, em forma de estrela e pontiaguda (Figura 18 e 19). Internamente, essas lesões são muito rigidamente organizadas em camadas.

Os esporodóquios de *Termitaria* estão presentes em diversas regiões do hospedeiro e infestam todas as castas das espécies hospedeiras (Colla, 1929; Barbosa, 2015), incluindo antenas de cupins mais jovens (Thaxter, 1920; Feytaud e Dieuzeide, 1927; Tate, 1927; Khan e Kimbrough 1974a; Blackwell *et al.*, 2003). *Termitaria snyderi*, a espécie mais comum do ectoparasita, foi encontrada em todas as partes do corpo de soldados e operários de cupins (Buchli, 1966), na forma de elipsóide, ou circular (Thaxter, 1920; Khan e Aldrich, 1974; Khan e Kimbrough, 1974b; Kimbrough e Lenz, 1982). Apesar de não ter sido identificado um padrão entre as espécies, a infestação é maior no abdômen, tórax, cabeça e pernas do hospedeiro (Thaxter, 1920; Feytaud e Dieuzeide, 1927; Tate, 1927; Khan e Kimbrough 1974a; Blackwell *et al.*, 2003).

O modo de transmissão da *Termitaria* e *Mattirolella* ainda não está clara, contudo, existem hipóteses que sugerem a infestação de *Termitaria* por meio da ingestão de esporos ou através de aberturas (feridas) ou até de locais onde a cutícula é mais fina (Ensaf *et al.*, 2006). Para *Mattirolella*, Kimbrough e Thorne (1982) hipotetizaram que os cupins interagem com esporodóquios de *Mattirolella sporodochia* confundindo-os com os cupins soldados, devido à semelhança do formato pontiagudo do fungo e do soldado companheiro de ninho.



Figura 18 – Cupins da espécie *Nasutitermes corniger* infestados por *Termitaria*. Esporodóquio em disco, com parte central clara e contorno em preto (Foto: A. M. Costa-Leonardo).

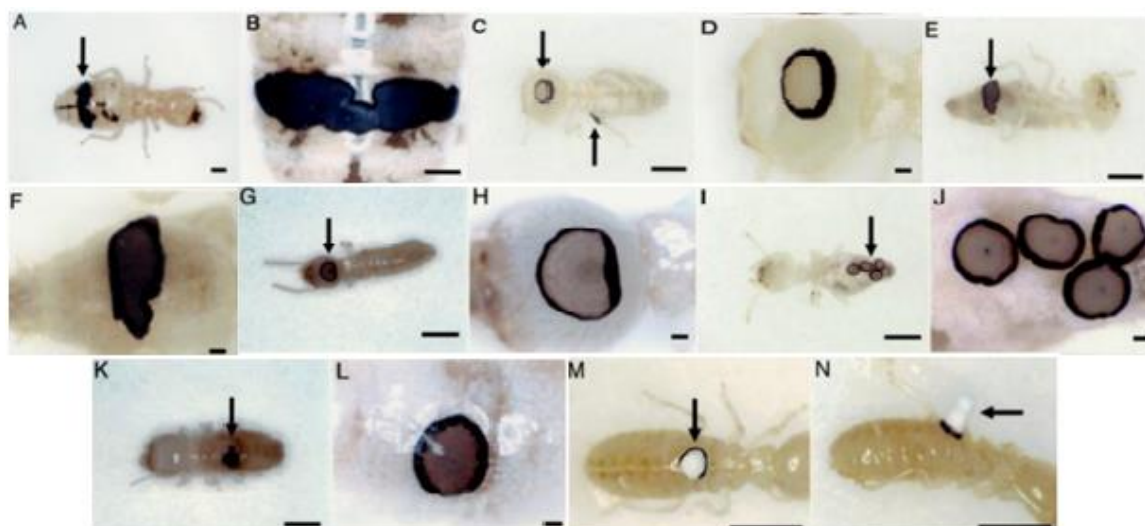


Figura 19 – Esporodóquio em vários cupins infestados por *Termitaria*. (A) e (B) *Hodotermopsis japonica*; (C) (D) *Reticulitermes speratus speratus*; (E) (F) (G) (H) *Reticulitermes speratus kyushuensis*; (I) (J) (K) e (L) *Coptotermes formosanus*; (M) e (N) Operários infectados de *R. speratus speratus* com uma protuberância do esporodóquio (M vista dorsal; N vista lateral). A seta indica o esporodóquio do fungo. Barras de escala = 1mm (A, B, C, E, G, I, K, M e N) e 0,1mm (D, F, H, J e L) (Fonte: Hojo *et al.*, 2001).

O hospedeiro é afetado pela patogenecidade de *Termitaria* de maneira indireta. Os locais mais afetados por esporodóquios podem hipertrofiar ou causar malformações leves, reduzindo o movimento e agilidade de acordo com o nível de infestação e localização (Thaxter, 1920; Feytaud e Dieuzeide, 1927; Tate, 1927; Buchli, 1966; Khan e Kimbroug, 1974b; Blackwell, 1980; Blackwell *et al.*, 2003). A diminuição na agilidade dos hospedeiros e as menores taxas de consumo de madeira em consequência de más formações diminui a sobrevivência dos indivíduos (Colla, 1929; Khan e Kimbrough, 1974b; Lenz e Kimbrough, 1982; Lenz e Kimbrough, 1982).

Assim como os fungos *Termitaria*, *Mattirolella* é capaz de penetrar e causar hipertrofia nas células epidérmicas de seus hospedeiros (Colla, 1929; Khan e Kimbrough, 1974a). Os cupins infestados morreram mais rapidamente do que os indivíduos não infestados (Thorne e Kimbrough, 1982). Membros da colônia infestados com *Mattirolella silvestri* são menores que membros não infestados (Barbosa, 2015) e uma ligação entre a muda e a sobrevivência foi considerada (Thorne e Kimbrough, 1982). A presença de *Mattirolella* foi identificada em diversas regiões do corpo do hospedeiro, como cabeça, abdômen, tórax, pernas e antenas (Colla, 1929; Khan e Kimbrough, 1974b).

Tabela 3 – Famílias e espécies de cupins infestadas pelos 9 gêneros de fungos ectoparasitas (Fonte: Wilson *et al.*, 2021).

Gênero do fungo	Família do cupim	Espécie de cupins
Antennopsis	Kalotermitidae	<i>Neotermes amplus</i>
		<i>Neotermes desneuxi</i>
		<i>Glyptotermes longiceps</i>
	Rhinotermitidae	<i>Coptotermes elisae</i>
		<i>Coptotermes obiratus</i>
		<i>Reticulitermes virginicus</i>
		<i>Reticulitermes flavipes</i>
		<i>Reticulitermes speratus</i>
		<i>Reticulitermes lucifigus</i>
	Termitidae	<i>Nasutitermes sp.</i>
Laboulbeniopsis	Rhinotermitidae	<i>Reticulitermes speratus</i>
		<i>Reticulitermes flavipes</i>
		<i>Reticulitermes lucifigus</i>
		<i>Reticulitermes virginicus</i>
Hormiscioideus	Termitidae	<i>Armitermes neotenicus</i>
Coreomycetopsis	Rhinotermitidae	<i>Reticulitermes virginicus</i>
		<i>Eutermes morio</i>
Dimeromyces	Rhinotermitidae	<i>Reticulitermes flavipes</i>
	Termitidae	<i>Allyscotermes kilimandjaricus</i>
Laboulbenia	Termitidae	<i>Macrotermes bellicosus</i>
		<i>Macrotermes herus</i>
		<i>Amitermes evuncifer</i>
		<i>Odontotermes badiu</i>
	Hodotermitidae	<i>Anacanthotermes ochraceus</i>
Ophiocordyceps	Rhinotermitidae	<i>Tenuirostritermes tenurotermes</i>
Mattirolella	Termitidae	<i>Nasutitermes ephratae</i>
		<i>Nasutitermes corniger</i>
Termitaria	Termitidae	<i>Nasutitermes costalis</i>
		<i>Nasutitermes guayanae</i>
		<i>Nasutitermes luzonicus</i>
		<i>Nasutitermes exitosus</i>
		<i>Nasutitermes surinamensis</i>
		<i>Nasutitermes longipennis</i>
	Mastotermitidae	<i>Mastotermes darwiniensis</i>
	Stolotermitidae	<i>Porotermes adamsoni</i>

9 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A relação mutualística obrigatória entre os Macrotermitinae e *Termitomyces* é multifacetada, mas é largamente baseada nas enzimas complementares desses dois grupos de organismos e sistemas reprodutores adaptativos. Os cupins forrageiam em material celulósico (muitas vezes, plantas mortas) que passam rapidamente e mudam muito pouco no trato digestivo desses insetos, mas vão servir como depósito fecal usado para construir os favos de fungos. O micélio de *Termitomyces* cresce no favo e degrada lignina e celulose. Depois de 5-8 semanas o fungo “velho” é ingerido pelos cupins que também consomem grupos de esporos assexuados, ricos em nitrogênio na superfície do favo. O alimento é assim, degradado por enzimas que ocorrem nas glândulas salivares e intestino dos cupins e as quais digerem celulose, amido, carboidratos solúveis, pectinas e quitinas. Algumas enzimas são produzidas pelos cupins, enquanto outras são adquiridas via ingestão de esporos de fungos ou via bactérias do intestino. Por sua vez, o fungo cresce em um ambiente favorável, livre de competidores. Os cupins e *Termitomyces* adaptaram mutualmente seus ciclos de vida para assegurar que novas colônias recebam um inóculo do fungo que é implantado em um substrato adequado. Na maioria das associações, o fungo produz basidiomas que surgem dos favos de fungos e aparecem acima do solo, brevemente, a tempos específicos do ano, que coincide com as primeiras excursões de forrageamento dos operários dessas novas colônias. Esses operários ingerem basidiocarpos com seu alimento celulósico (material de planta) e assim inoculam esporos nos depósitos fecais que é o início do primeiro favo de fungo.

Os cupins cultivadores de fungos são amplamente reconhecidos por sua falta de especificidade de espécie com seus cultivares de *Termitomyces*. Assim, em geral, cada espécie de cupim é capaz de cultivar várias espécies de *Termitomyces* e da mesma forma, cada espécie de *Termitomyces* está associada a várias espécies de cupins, como amplamente reportado, por Chiu *et al.* (2023), entre outros pesquisadores. Apesar associação dos Macrotermitinae com mais de 40 espécies diferentes de *Termitomyces*, uma única espécie de fungo é sempre encontrada compondo o jardim de fungo de uma colônia de cupim (Ahmad, 2021).

Concluindo, o uso dos favos de fungos capacitou os Macrotermitinae para explorar fontes alimentares mais diversas que outros cupins e o resultado é uma parceria de sucesso, já que os Macrotermitinae dominam a fauna de cupins onde

ocorrem e sempre constituem o maior componente da biomassa animal nesses ecossistemas.

Algumas espécies de cupins abrigam fungos conhecidos como fungos “bolas de cupins” (escleródios), que estão misturadas com as pilhas de ovos nos ninhos desses insetos. Essa associação é considerada um mutualismo facultativo, pois não ocorre em todos os ninhos de *Reticulitermes*, *Coptotermes* e *Nasutitermes takasagoensis*, cupins nos quais já foram descritas sua ocorrência. Nesse tipo de mutualismo, o fungo ganha um habitat livre de outros fungos competidores e o cupim adquire celulasas adicionais pelo consumo do fungo e talvez também, proteção dos ovos, com a produção de compostos antifúngicos ou antibacterianos por esse fungo basidiomiceto associado.

Um grande número de fungos tem efeito nocivo sobre os cupins pois atuam como parasitas. Os cupins de uma maneira geral são hospedeiros de até 34 espécies de fungos ectoparasitas, contudo ainda é desconhecido o efeito patogênico da maioria desses fungos. Os fungos ectoparasitas raramente matam seus hospedeiros e alguns fungos, como *Antennopsis* são altamente especializados, e só são encontrados infestando cupins. Contudo, para alguns grupos de fungos, as interações com os cupins ainda não são completamente conhecidas.

REFERÊNCIAS

- AANEN, D. K. & BOOMSMA, J. J. Evolutionary dynamics of the mutualistic symbiosis between fungus-growing termites and *Termitomyces* fungi. **Insect-fungal associations: ecology and evolution**, p. 191-210, 2005.
- AANEN, D. K. *et al.* High symbiont relatedness stabilizes mutualistic cooperation in fungus-growing termites. **Science**, v. 326, n. 5956, p. 1103-1106, 2009.
- AANEN, D. K. *et al.* The evolution of fungus-growing termites and their mutualistic fungal symbionts. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 23, p. 14887-14892, 2002.
- AANEN, D. K.; BOOMSMA, J. J. The evolutionary origin and maintenance of the mutualistic symbiosis between termites and fungi. In: **Insect symbiosis**, v. 2. CRC press, p. 101-118. 2006.
- AANEN, D. K.; EGGLETON, P. Fungus-growing termites originated in African rain forest. **Current biology**, v. 15, n. 9, p. 851-855, 2005.
- AANEN, D. K.; EGGLETON, P. Symbiogenesis: Beyond the endosymbiosis theory? **Journal of theoretical biology**, v. 434, p. 99-103, 2017.
- ABE, T. *et al.* (Ed.). Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology. **Springer Science & Business Media**, 2000.
- ABO-KHATWA, N. Cellulase of fungus-growing termites: a new hypothesis on its origin. **Experientia**, v. 34, p. 559-560, 1978.
- ABO-KHATWA, N. Preservation of energy-linked functions of insect mitochondria by simple freezing methods. **Life sciences**, v. 18, n. 3, p. 329-338, 1976.
- AHMAD F. *et al.* Multipartite symbioses in fungus-growing termites (Blattodea: Termitidae, Macrotermitinae) for the degradation of lignocellulose. **Insect Science**, v. 28, n. 6, p. 1512-1529, 2021.
- ANDERSEN, S.; HUGHES, D. A. Host specificity of parasite manipulation: Zombie ant death location in Thailand vs. Brazil. **Communicative & Integrative Biology**, v. 5, n. 2, p. 163-165, 2012.
- ASHTON, L. A. *et al.* Termites mitigate the effects of drought in tropical rainforest. **Science**, v. 363, n. 6423, p. 174-177, 2019.
- BADERTSCHER, A. *et al.* A search for muon-electron and muon-positron conversion in sulfur. **Nuclear Physics A**, v. 377, n. 2-3, p. 406-440, 1982.
- BARBOSA, J. R. C. **Padrão de castas e ocorrência de um fungo ectoparasita em Rhinotermitidae (Insecta: Isoptera)**, 2015. 94 f. Tese, (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Federal da Paraíba, João Pessoa, 2015.
- BATRA L. R.; BATRA S. W. T. Termite-fungus mutualism. In: **Insect-Fungus**

Symbiosis (Batra L.R., Ed), Allanheld, Osmun, Montclair, New Jersey. pp 117-163, 1979.

BECKER, G.; SEIFERT, K. Ueber die chemische Zusammensetzung des Nest-und Galeriematerials von Termiten. **Insectes sociaux**, v. 9, p. 273-289, 1962.

BENJAMIN R. K. Introduction and Supplement to Roland Thaxter's Contribution towards a Monograph of the Laboulbeniaceae. **Bibliotheca Mycologica**, v. 80: 1-155, 1971.

BIEDERMANN, P. HW.; VEGA, F. E. Ecology and evolution of insect–fungus mutualisms. **Annual review of entomology**, v. 65, p. 431-455, 2020.

BIGNELL, D. E. *et al.* Functions of symbiotic fungus gardens in higher termites of the genus *Macrotermes*: evidence against the acquired enzyme hypothesis. **Acta microbiologica et immunologica Hungarica**, v. 41, n. 4, p. 391-401, 1994.

BIGNELL, D. E. Introduction to symbiosis. **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**, p. 189-208, 2000.

BLACKWELL, M. New records of termite-infesting fungi. **Journal of Invertebrate Pathology**, v. 35, n. 1, p. 101-104, 1980.

BLACKWELL, M.; GILBERTSON, R. L. *Cordycepioideus octosporus*, a termite suspected pathogen from Jalisco, Mexico. **Mycologia**, v. 73, n. 2, p. 358-362, 1981.

BLACKWELL, M.; GILBERTSON, R. L. New information on *Cordycepioideus bisporus* and *Cordycepioideus octosporus*. **Mycologia**, v. 76, n. 4, p. 763-765, 1984.

BLACKWELL, M.; HENK, D. A.; JONES, K. G. Extreme morphological divergence: phylogenetic position of a termite ectoparasite. **Mycologia**, v. 95, n. 6, p. 987-992, 2003.

BLACKWELL, M.; KIMBROUGH, J. W. A developmental study of the termite-associated fungus *Coreomycetopsis oedipus*. **Mycologia**, v. 68, n. 3, p. 551-558, 1976b.

BLACKWELL, M.; KIMBROUGH, J. W. *Hormiscioideus filamentosus* gen. et sp. nov., a termite-infesting fungus from Brazil. **Mycologia**, v. 70, n. 6, p. 1274-1280, 1978.

BLACKWELL, M.; KIMBROUGH, J. W. Ultrastructure of the termite-associated fungus *Laboulbeniopsis termitarius*. **Mycologia**, v. 68, n. 3, p. 541-550, 1976a.

BLACKWELL, M.; ROSSI, W. Biogeography of fungal ectoparasites of termites. **Mycotaxon**, v. 25, n. 2, p. 581-601, 1986.

BLUM, A. Crop responses to drought and the interpretation of adaptation. **Plant growth regulation**, v. 20, p. 135-148, 1996.

- BOURGUIGNON, T. *et al.* The soldierless Apicotermatinae: insights into a poorly known and ecologically dominant tropical taxon. **Insectes sociaux**, v. 63, p. 39-50, 2016.
- BOUTTON, T. W.; ARSHAD, M. A.; TIESZEN, L. L. Stable isotope analysis of termite food habits in East African grasslands. **Oecologia**, v. 59, p. 1-6, 1983.
- BRIGHT, M.; BULGHERESI, S. A complex journey: transmission of microbial symbionts. **Nature Reviews Microbiology**, v. 8, n. 3, p. 218-230, 2010.
- BRUNE, A. Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts. **Nature Reviews Microbiology**, v. 12, n. 3, p. 168-180, 2014.
- BUCEK, A. *et al.* Evolution of termite symbiosis informed by transcriptome-based phylogenies. **Current Biology**, v. 29, n. 21, p. 3728-3734. e4, 2019.
- BUCHLI, H. Leffet du champignon parasite *Antennopsis gallica* sur les jeunes colonies de Termites. **C. R. Academie des Sciences**, v. 250, n. 7, p. 1320-1321, 1960a.
- BUCHLI, H. Notes sur les parasites fongiques des Isopteres. **Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol**, v. 3, n. 4, p. 589-610, 1966.
- BUCHLI, H. R. *Antennopsis gallica*, a new parasite on Termites. **Transac, 9th Int. Congr. Entom.** v. 1, p. 519-524, 1952.
- BUCHLI, H.; BUCHLI, H. Un champignon Parasite du Termite de Saintonge. **Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences**, v. 1, n. 1, 1951.
- BUCHLI, H. Une nouvelle espèce de Champignon parasite du genre *Antennopsis* sur les Termites de Madagascar. **R. R. Acad. Sci. Paris.** 1960b.
- BUCHLI, H.H.R. *Antennopsis gallica*, **Trans. Ninth Int. Congr. Entomol**, 1952.
- BURTON, Rachel A.; FINCHER, Geoffrey B. (1, 3; 1, 4)- β -d-glucans in cell walls of the Poaceae, lower plants, and fungi: a tale of two linkages. **Molecular plant**, v. 2, n. 5, p. 873-882, 2009.
- BUXTON, R. D. Termites and the turnover of dead wood in an arid tropical environment. **Oecologia**, v. 51, n. 3, p. 379-384, 1981.
- CHIU, C. *et al.* Body size of fungus-growing termites infers on the volume and density of their fungal cultivar. **Royal Society Open Science**, v. 10, n. 6, p. 230126, 2023.
- CHOUVENC, T.; ŠOBOTNÍK, J.; ENGEL, M. S.; & BOURGUIGNON, T. Termite evolution: mutualistic associations, key innovations, and the rise of Termitidae. **Cellular and Molecular Life Sciences**, v. 78, n. 6, p. 2749-2769, 2021.
- CHOUVENC, T.; SU, N.; GRACE, J. K. Fifty years of attempted biological control of termites—Analysis of a failure. **Biological Control**, v. 59, n. 2, p. 69-82, 2011.

CMELIK, S. H. W.; DOUGLAS, C. C. Chemical composition of "fungus gardens" from two species of termites. **Comparative Biochemistry and Physiology**, v. 36, n. 3, p. 493-502, 1970.

COLE, E. L.; BAYNE, H.; ROSENGAUS, R. B. Young but not defenceless: antifungal activity during embryonic development of a social insect. **Royal Society Open Science**, v. 7, n. 8, p. 191418, 2020.

BOURGUIGNON, T. *et al.* The evolutionary history of termites as inferred from 66 mitochondrial genomes. **Molecular biology and evolution**, v. 32, n. 2, p. 406-421, 2014.

COLLA, S. Su alcuni funghi parassiti delle termiti. **Boll. Lab. Zool. Portici.**, v. 22, p. 39-48, 1929.

CONLON, B. H. *et al.* Draft genome of the fungus-growing termite pathogenic fungus *Ophiocordyceps bispora* (Ophiocordycipitaceae, Hypocreales, Ascomycota). **Data in brief**, v. 11, p. 537-542, 2017.

CONSTANTINO, R. A revised and geo-referenced list of type localities for termites in South America. **Zootaxa**, v. 4638, n. 3, p. zootaxa. 4638.3. 5-zootaxa. 4638.3. 5, 2019.

CONSTANTINO, R. Guia de Identificação de Cupins. 2022.

CONSTANTINO, R.; ACIOLI, A. N. S. Diversidade de Cupins (Insecta: Isoptera) no Brasil. **Biodiversidade do solo em ecossistemas brasileiros**, p. 278-297, 2008.

COSTA-LEONARDO, A. M. *et al.* Biological data for the Neotropical termite *Nasutitermes globiceps* (Isoptera: Termitidae: Nasutitermitinae). **Sociobiology**, v. 36, n. 1, p. 63-78, 2000.

COSTA-LEONARDO, A. M.; JANEI, V. Record of na ectoparasitic fungus on eggs of the Neotropical térmita *Nasutitermes corniger* (Blattaria, Isoptera, Termitidae), Sociobiology. 2023. No prelo.

COSTA-LEONARDO, A. M.; JANEI, V.; DA SILVA, I. B. Comparative reproductive biology of pre-, imaginal, and neotenic castes of the Asian termite *Coptotermes gestroi* (Blattaria, Isoptera, Rhinotermitidae). **Bulletin of Entomological Research**, v. 112, n. 6, p. 827-836, 2022.

COSTA-LEONARDO, A. M.; REBÊLO, J. M. M. Cupins-praga: morfologia, biologia e controle. In: **Cupins-Praga: morfologia, biologia e controle**. p. 128-128, 2002.

CROSLAND, M. W. J.; CHAN, L. K.; BUSWELL, J. A. Symbiotic fungus and enzymatic digestion in the gut of the termite, *Macrotermes barneyi* (Light)(Isoptera: Termitidae). **Journal of Entomological Science**, v. 31, n. 1, p. 132-137, 1996.

CULLINEY, T. W.; GRACE, J. K. Prospects for the biological control of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae), with special reference to *Coptotermes formosanus*. **Bulletin of entomological research**, v. 90, n. 1, p. 9-21, 2000.

DA COSTA, R. R. *et al.* Can interaction specificity in the fungus-farming termite symbiosis be explained by nutritional requirements of the fungal crop?. **Fungal Ecology**, v. 38, p. 54-61, 2019.

DARLINGTON, J. P. E. C.; LEPONCE, M.; OGUTU, W. O. Termites (Isoptera) in Kibale Forest National Park, Western Uganda. **Journal of East African Natural History**, v. 86, n. 1, p. 51-59, 1997.

DARLINGTON, J. PEC. Nutrition and evolution in fungus-growing termites. **Nourishment and evolution in insect societies**, p. 105-130, 1994.

DE BEKKER, C. *et al.* Species-specific ant brain manipulation by a specialized fungal parasite. **BMC evolutionary biology**, v. 14, p. 1-12, 2014.

DE FINE LICHT, H. H.; BOOMSMA, J. J.; AANEN, D. K. Asymmetric interaction specificity between two sympatric termites and their fungal symbionts. **Ecological Entomology**, v. 32, n. 1, p. 76-81, 2007.

DIETRICH, C.; KÖHLER, T.; BRUNE, A. The cockroach origin of the termite gut microbiota: patterns in bacterial community structure reflect major evolutionary events. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 80, n. 7, p. 2261-2269, 2014.

EGGLETON, P. Global patterns of termite diversity. **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**, p. 25-51, 2000.

EGGLETON, P. The termite gut habitat: its evolution and co-evolution. **Intestinal microorganisms of termites and other invertebrates**, p. 373-404, 2006.

ENGEL, M. S. *et al.* Morphologically specialized termite castes and advanced sociality in the Early Cretaceous. **Current Biology**, v. 26, n. 4, p. 522-530, 2016.

ENGEL, M. S.; GRIMALDI, D. A.; KRISHNA, K. Termites (Isoptera): their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. **American Museum Novitates**, v. 2009, n. 3650, p. 1-27, 2009.

ENGEL, P.; MORAN, N. A. The gut microbiota of insects—diversity in structure and function. **FEMS microbiology reviews**, v. 37, n. 5, p. 699-735, 2013.

ENSAF, A.; BOUREE, P.; CALLARD, P. New contribution to the morphology of an ecto-parasitic and pathogenic fungus: *Termitaria coronata* Thaxter (Termitariales, Deuteromycetes). **Cryptogamie Mycologie**, v. 27, n. 3, p. 219-230, 2006.

FEYTAUD, J.; DIEUZEIDE, R. Sur un champignon parasite du *Reticulitermes lucifugus* Rossi. **Rev. Zool. Agr.**, v. 26, p. 161-163, 1927.

FRANK, S. A. Host–symbiont conflict over the mixing of symbiotic lineages. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 263, n. 1368, p. 339-344, 1996.

GARNIER-SILLAM, E. *et al.* Transformation de la matière organique végétale sous l'action du termite *Macrotermes mülleri* (Sjöstedt) et de son champignon symbiotique. **Canadian journal of microbiology**, v. 34, n. 11, p. 1247-1255, 1988.

GEISER, M. *et al.* Ultrafine particles cross cellular membranes by nonphagocytic mechanisms in lungs and in cultured cells. **Environmental health perspectives**, v. 113, n. 11, p. 1555-1560, 2005.

GOETTEL, M. S.; INGLIS, G. D. Fungi: hyphomycetes. In: **Manual of techniques in insect pathology**. Academic press, 1997. p. 213-249.

GOUGER, R. J.; KIMBROUGH, J. W. *Antennopsis gallica* Heim and Buchli (Hyphomycetes: Gloeohaustoriales), an entomogenous fungus on subterranean termites in Florida. **Journal of Invertebrate Pathology**, v. 13, n. 2, p. 223-228, 1969.

GRASSÉ, P. La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez *Bellicositermes natalensis* et *Cubitermes* sp. la théorie de la stigmergie: Essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs. **Insectes sociaux**, v. 6, p. 41-80, 1959.

GRASSÉ, P. P.; NOIROT, (Ch). Le comportement des termites à l'égard de l'air libre. L'atmosphère des termitières et son renouvellement. **Ann. Sci. Nat. Zool**, v. 20, p. 28, 1958.

GRASSÉ, P. Termitologia. Anatomie, physiologie, biologie-systématique des termites. **Tome III: Comportement, socialite, ecologie, evolution, systematique**. 1982.

GRASSÉ, P. Termitologia. Anatomie–physiologie–biologie–systématique des termites, fondation des societes, construction. **Masson**, Paris, v. 2, 1984.

GUSWENRIVO, I. *et al.* Development of multiplex nested PCR for simultaneous detection of ectoparasitic fungi *Laboulbeniopsis termitarius* and *Antennopsis gallica* on *Reticulitermes speratus* (Blattodea: Rhinotermitidae). **Journal of economic entomology**, v. 111, n. 3, p. 1330-1336, 2018.

HAMILTON, W. D.; MAY, R. M. Dispersal in stable habitats. **Nature**, v. 269, n. 5629, p. 578-581, 1977.

HEIM, R. *et al.* Termites et champignons; les champignons termitophiles d'Afrique noire et d'Asie meridionale. Paris, France: Bouhée, 1977.

HEIM, R. *Termitomyces*. Flore iconographique des champignons du Conge. **Jardin Botanique**, Bruxelles. 7, 139-151, 1958.

HEIM, R. Mémoire sur l'" *Antennopsis*", ectoparasite du termite de Saintonge. 1951.

HENK, D. A.; WEIR, A.; BLACKWELL, M. *Laboulbeniopsis termitarius*, an ectoparasite of termites newly recognized as a member of the Laboulbeniomycetes. **Mycologia**, v. 95, n. 4, p. 561-564, 2003.

HOJO, M. *et al.* Termitaria species (Termitariales, Deuteromycetes) found on Japanese termites (Isoptera). **Sociobiology**, v. 38, n. 3, p. 327-334, 2001.

HOLT, J. A.; LEPAGE, M. Termites and soil properties. **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**, p. 389-407, 2000.

HYODO, F. *et al.* Differential role of symbiotic fungi in lignin degradation and food provision for fungus-growing termites (Macrotermitinae: Isoptera). **Functional Ecology**, v. 17, n. 2, p. 186-193, 2003.

HYODO, F. *et al.* Role of the mutualistic fungus in lignin degradation in the fungus-growing termite *Macrotermes gilvus* (Isoptera; Macrotermitinae). **Soil Biology and Biochemistry**, v. 32, n. 5, p. 653-658, 2000.

INWARD, D.; BECCALONI, G.; EGGLETON, P. Death of an order: a comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. **Biology letters**, v. 3, n. 3, p. 331-335, 2007.

ISHII, S. Cell wall cementing materials of grass leaves. **Plant Physiology**, v. 76, n. 4, p. 959-961, 1984.

IWATA, A. *et al.* Scalable routing strategies for ad hoc wireless networks. **IEEE journal on selected areas in communications**, v. 17, n. 8, p. 1369-1379, 1999.

JOHNSON, R. A. *et al.* The inoculation of the fungus comb in newly founded colonies of some species of the Macrotermitinae (Isoptera) from Nigeria. **Journal of Natural History**, v. 15, n. 5, p. 751-756, 1981.

JOUQUET, P. *et al.* Effect of termites on clay minerals in tropical soils: fungus-growing termites as weathering agents. **European Journal of Soil Science**, v. 53, n. 4, p. 521-528, 2002.

KATARIYA, L. *et al.* Fungus-farming termites selectively bury weedy fungi that smell different from crop fungi. **Journal of Chemical Ecology**, v. 43, p. 986-995, 2017.

KATARIYA, L. *et al.* Local hypoxia generated by live burial is effective in weed control within termite fungus farms. **Insectes Sociaux**, v. 65, p. 561-569, 2018.

KATOH, H. *et al.* Genetic variation of symbiotic fungi cultivated by the macrotermitine termite *Odontotermes formosanus* (Isoptera: Termitidae) in the Ryukyu Archipelago. **Molecular Ecology**, v. 11, n. 8, p. 1565-1572, 2002.

KHAN, S. R.; ALDRICH, H. C. Conidiogenesis in *Termitaria snyderi* (Fungi Imperfecti). **Canadian Journal of Botany**, v. 51, n. 12, p. 2307-2314, 1973.

KHAN, S. R.; KIMBROUGH, J. W. Morphology and development of *Termitaria snyderi*. **Mycologia**, v. 66, n. 3, p. 446-462, 1974b.

KHAN, S. R.; KIMBROUGH, J. W. Taxonomic position of *Termitaria* and *Mattirolella* (entomogenous Deuteromycetes). **American Journal of Botany**, v. 61, n. 4, p. 395-399, 1974a.

KHONSANIT, A. *et al.* Cryptic species within *Ophiocordyceps myrmecophila* complex on formicine ants from Thailand. **Mycological progress**, v. 18, p. 147-161, 2019.

KIMBROUGH, J. W.; GOUGER, R. J. Structure and development of the fungus *Laboulbeniopsis termitarius*. **Journal of Invertebrate Pathology**, v. 16, n. 2, p. 205-213, 1970.

KIMBROUGH, J. W.; LENZ, M. New species of Termitaria (*Termitariales*, *Deuteromycetes*) on Australian termites (Isoptera). **Botanical Gazette**, v. 143, n. 2, p. 262-272, 1982.

KIMBROUGH, J. W.; MORALES, M. I.; GOUGER, R. J. A new species of *Dimeromyces* (Laboulbeniales) on subterranean termites. **Mycologia**, v. 64, n. 2, p. 388-393, 1972.

KIMBROUGH, J. W.; THORNE, B. L. Structure and development of *Mattirolella crustosa* (Termitariales, Deuteromycetes) on Panamanian termites. **Mycologia**, v. 74, n. 2, p. 201-209, 1982.

KIRK, P. M. *et al.* Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. **CAB International**, Wallingford, UK, 2008.

KATARIYA, L.; RAMESH, P. B.; BORGES, R. M. Dynamic environments of fungus-farming termite mounds exert growth-modulating effects on fungal crop parasites. **Environmental microbiology**, v. 20, n. 3, p. 971-979, 2018.

KATARIYA, L. *et al.* Fungus-farming termites selectively bury weedy fungi that smell different from crop fungi. **Journal of Chemical Ecology**, v. 43, p. 986-995, 2017.

KIRK, P. M. *et al.* Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. **CABI publishing**, 2001.

KOBAYASI, Y. The genus *Cordyceps* and its allies. **Sci Rep Tokyo Bunrika Daigaku, Sec B**, v. 84, p. 53-260, 1941.

KOBAYASI, Y.; SHIMIZU, D. *Cordyceps* species from Japan. 1978.

KONATÉ, S. *et al.* Effect of underground fungus-growing termites on carbon dioxide emission at the point-and landscape-scales in an African savanna. **Functional Ecology**, v. 17, n. 3, p. 305-314, 2003.

KONÉ, N. A. *et al.* Diversity, phenology and distribution of *Termitomyces* species in Côte d'Ivoire. **Mycology**, v. 9, n. 4, p. 307-315, 2018.

KONÉ, N. A. *et al.* Environmental and biological determinants of *Termitomyces* species seasonal fructification in central and southern Côte d'Ivoire. **Insectes sociaux**, v. 58, p. 371-382, 2011.

KORB, J. Thermoregulation and ventilation of termite mounds. **Naturwissenschaften**, v. 90, p. 212-219, 2003.

KORB, J.; AANEN, D. K. The evolution of uniparental transmission of fungal symbionts in fungus-growing termites (Macrotermitinae). **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 53, p. 65-71, 2003.

KORB, J.; LINSSENMAIR, K. E. The effects of temperature on the architecture and distribution of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera, Macrotermitinae) mounds in different habitats of a West African Guinea savanna. **Insectes sociaux**, v. 45, p. 51-65, 1998.

KORB, J.; SILUÉ, S. K.; KONÉ, N. A. Can differences in symbiont transmission mode explain the abundance and distribution of fungus-growing termites in West Africa? **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 8, p. 600318, 2020.

KREUZENBECK, N. B. *et al.* Comparative genomic and metabolomic analysis of *Termitomyces* species provides insights into the terpenome of the fungal cultivar and the characteristic odor of the fungus garden of *Macrotermes natalensis* termites. **Msystems**, v. 7, n. 1, p. e01214-21, 2022.

KRISHNA, K. *et al.* Treatise on the Isoptera of the world. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, n. 377. 2013.

KUJA, J. O. *et al.* Diversity, properties and ecological significance of the genus *Termitomyces* associated with fungus farming termites in Africa. **Internat J Micro Mycol**, v. 2, p. 29-36, 2014.

LAI, P. Y.; TAMASHIRO, M.; FUJIT, J. K. Pathogenicity of six strains of entomogenous fungi to *Coptotermes formosanus*. **Journal of Invertebrate Pathology**, v. 39, n. 1, p. 1-5, 1982.

LEE, K. E. & WOOD, T. G. Termites and soils. **New York: Academic Press**, 1971.

LENZ M. Food resources, colony growth and caste development in wood-feeding termites. In: **Nourishment and evolution in insect societies** (Hunt JH, Nalepa CA, eds). Boulder, Colorado: Westview Press; 159–209, 1994.

LENZ, M.; KIMBROUGH, J. W. Effects of species of *Termitaria* (Termitariales, Deuteromycetes) on Australian termites (Isoptera). **Botanical gazette**, v. 143, n. 4, p. 546-550, 1982.

LEUTHOLD, R. H.; BADERTSCHER, S.; IMBODEN, H. The inoculation of newly formed fungus comb with *Termitomyces* in *Macrotermes colonies* (Isoptera, Macrotermitinae). **Insectes Sociaux**, v. 36, n. 4, p. 328-338, 1989.

LI, H. *et al.* Lignocellulose pretreatment in a fungus-cultivating termite. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 114, n. 18, p. 4709-4714, 2017.

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

LIU, N. *et al.* Metagenomic insights into metabolic capacities of the gut microbiota in a fungus-cultivating termite (*Odontotermes yunnanensis*). **PLoS One**, v. 8, n. 7, p. e69184, 2013.

LO, N. *et al.* Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. **Current Biology**, v. 10, n. 13, p. 801-804, 2000.

LO, N.; EGGLETON, P. Termite phylogenetics and co-cladogenesis with symbionts. *Biology of Termites: A Modern Synthesis*. **Springer Science & Business Media**, pp. 27– 50, 2010.

MAEKAWA, N. *et al.* *Athelia termitophila* sp. nov. is the teleomorph of the termite ball fungus *Fibularhizoctonia* sp. **Mycoscience**, v. 61, n. 6, p. 323-330, 2020.

MAKONDE, H. M. *et al.* Diversity of *Termitomyces* associated with fungus-farming termites assessed by cultural and culture-independent methods. **PLoS One**, v. 8, n. 2, p. e56464, 2013.

MARTIN, M. M.; MARTIN, J. S. Cellulose digestion in the midgut of the fungus-growing termite *Macrotermes natalensis*: the role of acquired digestive enzymes. **Science**, v. 199, n. 4336, p. 1453-1455, 1978.

MARTIN, Michael M.; MARTIN, Joan S. Cellulose digestion in the midgut of the fungus-growing termite *Macrotermes natalensis*: the role of acquired digestive enzymes. **Science**, v. 199, n. 4336, p. 1453-1455, 1978.

MATOUB, M.; ROULAND, C. Purification and properties of the xylanases from the termite *Macrotermes bellicosus* and its symbiotic fungus *Termitomyces* sp. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology**, v. 112, n. 4, p. 629-635, 1995.

MATSUURA, K. *et al.* Cuckoo fungus mimics termite eggs by producing the cellulose-digesting enzyme β -glucosidase. **Current Biology**, v. 19, n. 1, p. 30-36, 2009.

MATSUURA, K. *et al.* Identification of a pheromone regulating caste differentiation in termites. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 107, n. 29, p. 12963-12968, 2010.

MATSUURA, K. Symbionts affecting termite behavior. In *Insect Symbiosis*; Bourtzis, K., Miller, T.A., Eds.; **CRC Press**, p. 131–143, 2003.

MATSUURA, K. Termite-egg mimicry by a sclerotium-forming fungus. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 273, n. 1591, p. 1203-1209, 2006.

MATSUURA, K.; MATSUNAGA, T. Antifungal activity of a termite queen pheromone against egg-mimicking termite ball fungi. **Ecological research**, v. 30, p. 93-100, 2015.

MATSUURA, K.; YASHIRO, T. Parallel evolution of termite-egg mimicry by sclerotium-forming fungi in distant termite groups. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 100, n. 3, p. 531-537, 2010.

MATSUURA, T. *et al.* Large expansion of the ATTCT pentanucleotide repeat in spinocerebellar ataxia type 10. **Nature genetics**, v. 26, n. 2, p. 191-194, 2000.

MISHRA, S. C.; SEN-SARMA, P.K. Studies on deterioration of wood by insects III. Chemical composition of faecal matter, nest material and fungus comb of some Indian termites. **Material und Organismen**, v.14, p. 2-14, 1979.

MISOF B, L. S.; MEUSEMANN, K.; PETERS, RS.; DONATH, A. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. **Science**, v. 346, n. 6210, p. 763-767, 2014.

MONGKOLSAMRIT, S. *et al.* Life cycle, host range and temporal variation of *Ophiocordyceps unilateralis/Hirsutella formicarum* on Formicine ants. **Journal of invertebrate pathology**, v. 111, n. 3, p. 217-224, 2012.

MORA, P.; ROULAND, C. & ; RENOUX, J. Foraging, nesting and damage caused by *Microtermes subhyalinus* (Isoptera: Termitidae) in a sugarcane plantation in the Central African Republic. **Bulletin of Entomological Research**, v. 86, n. 4, p. 387-395, 1996.

MOSSEBO, D. C. *et al.* Phylogenetic relationships, taxonomic revision and new taxa of *Termitomyces* (Lyophyllaceae, Basidiomycota) inferred from combined nLSU-and mtSSU-rDNA sequences. **Phytotaxa**, v. 321, n. 1, p. 71-102, 2017.

MYLES, T. G.; STRACK, B. H.; FORSCHLER, B. Distribution and Abundance of *Antennopsis gallica* (Hyphomycetes: Gleohaustoriales), an Ectoparasitic Fungus, on the Eastern Subterranean Termite in Canada. **Journal of invertebrate pathology**, v. 72, n. 2, p. 132-137, 1998.

NANDIKA, D. *et al.* Chemical components of fungus comb from Indo-Malayan termite *Macrotermes gilvus* hagen mound and its bioactivity against wood-staining fungi. **Forests**, v. 12, n. 11, p. 1591, 2021.

NIETO, N. C. *et al.* Ectoparasite diversity and exposure to vector-borne disease agents in wild rodents in central coastal California. **Journal of medical entomology**, v. 44, n. 2, p. 328-335, 2007.

NOBRE, T. Dispersion and colonisation by fungus-growing termites: vertical transmission of the symbiont helps, but then...?. **Communicative & Integrative Biology**, v. 3, n. 3, p. 248-250, 2010.

NOBRE, T. *et al.* Dating the fungus-growing termites' mutualism shows a mixture between ancient codiversification and recent symbiont dispersal across divergent hosts. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 12, p. 2619-2627, 2011a.

NOBRE, T. *et al.* Farming termites determine the genetic population structure of *Termitomyces* fungal symbionts. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 9, p. 2023-2033, 2011b.

NOBRE, T. *et al.* The scope for nuclear selection within *Termitomyces* fungi associated with fungus-growing termites is limited. **BMC Evolutionary Biology**, v. 14, p. 1-12, 2014.

NOBRE, T.; AANEN, D. K. Fungiculture or Termite Husbandry? The Ruminant Hypothesis. **Insects**, v. 3, n. 1, p. 307-323, 2012.

NOIROT, C. The gut of Termites (Isoptera) comparative anatomy, systematics, phylogeny. II. Higher Termites (Termitidae). In: **Annales de la Société entomologique de France**, p. 431-471, 2001.

OCHIEL, G. S. *et al.* *Cordycepioideus bisporus*, a naturally occurring fungal pathogen on termite alates in Kenya. **IOBC WPRS BULLETIN**, v. 19, p. 172-178, 1996.

OCHIEL, G. S.; EVANS, H. C.; EILENBERG, J. *Cordycepioideus*, a pathogen of termites in Kenya. **Mycologist**, v. 1, n. 11, p. 7-9, 1997.

OTANI, S. *et al.* Bacterial communities in termite fungus combs are comprised of consistent gut deposits and contributions from the environment. **Microbial ecology**, v. 71, p. 207-220, 2016.

OTANI, S. *et al.* Identifying the core microbial community in the gut of fungus-growing termites. **Molecular Ecology**, v. 23, n. 18, p. 4631-4644, 2014.

PAULY, M.; KEEGSTRA, K. Cell-wall carbohydrates and their modification as a resource for biofuels. **The Plant Journal**, v. 54, n. 4, p. 559-568, 2008.

POULSEN, M. *et al.* Complementary symbiont contributions to plant decomposition in a fungus-farming termite. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 40, p. 14500-14505, 2014.

POULSEN, M. Towards an integrated understanding of the consequences of fungus domestication on the fungus-growing termite gut microbiota. **Environmental Microbiology**, v. 17, n. 8, p. 2562-2572, 2015.

QUICKE, D. L.J. *et al.* **Parasitic wasps**. Chapman & Hall Ltd, 1997.

ROBERTS, E. M. *et al.* Oligocene termite nests with in situ fungus gardens from the Rukwa Rift Basin, Tanzania, support a Paleogene African origin for insect agriculture. **PLoS One**, v. 11, n. 6, p. e0156847, 2016.

ROHRMANN, G. F. Biomass, distribution, and respiration of colony components of *Macrotermes ukuzii* Fuller (Isoptera: Termitidae: Macrotermitinae). **Sociobiology**, v. 2, p. 283-295, 1977.

ROHRMANN, G. F. The origin, structure, and nutritional importance of the comb in two species of Macrotermitinae (Insecta, Isoptera). V. 18, p. 89– 98, 1978.

ROHRMANN, G. F.; AY, ROSSMAN. Nutrient strategies of *Macrotermes ukuzii* (Isoptera: Termitidae). **Pedobiologia**, 20, 61 – 73, 1980.

ROSENGAUS, R. B. *et al.* Disease resistance: a benefit of sociality in the dampwood

termite *Zootermopsis angusticollis* (Isoptera: Termopsidae). **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 44, p. 125-134, 1998.

ROSENGAUS, R. B. *et al.* Nesting ecology and cuticular microbial loads in dampwood (*Zootermopsis angusticollis*) and drywood termites (*Incisitermes minor*, *I. schwarzi*, *Cryptotermes cavifrons*). **Journal of Insect Science**, v. 3, n. 1, p. 31, 2003.

ROSSI, W. A new species of *Laboulbenia* (Ascomycetes, Laboulbeniales) parasite of termites. 1974.

ROSSI, W. *et al.* New species and new records of Laboulbeniales (Ascomycota) from Sierra Leone. **Phytotaxa**, v. 358, n. 2, p. 91-116, 2018.

ROSSI, W.; BLACKWELL, M. New species of *Laboulbenia* from termite hosts in Africa. **Mycologia**, v. 78, n. 1, p. 142-145, 1986.

ROSSI, W.; ROSSI, M. G. C. Sui funghi parassiti di termiti italiane. **Plant Biosystem**, v. 111, n. 3, p. 165-170, 1977.

ROULAND, C. *et al.* Synergistic activities of the enzymes involved in cellulose degradation, purified from *Macrotermes mülleri* and from its symbiotic fungus *Termitomyces* sp. **Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry**, v. 91, n. 3, p. 459-465, 1988b.

ROULAND, C.; LENOIR, F. e; LEPAGE, M. The role of the symbiotic fungus in the digestive metabolism of several species of fungus-growing termites. **Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology**, v. 99, n. 4, p. 657-663, 1991.

ROULAND, C.; RENOUX, J.; PETEK, F. Purification and properties of two xylanases from *Macrotermes mülleri* (Termitidae, Macrotermitinae) and its symbiotic fungus *Termitomyces* sp. **Insect biochemistry**, v. 18, n. 7, p. 709-715, 1988a.

ROULAND-LEFEVRE, C. *et al.* Phylogenetic relationships in *Termitomyces* (Family Agaricaceae) based on the nucleotide sequence of ITS: a first approach to elucidate the evolutionary history of the symbiosis between fungus-growing termites and their fungi. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 22, n. 3, p. 423-429, 2002.

ROULAND-LEFÈVRE, C. Symbiosis with fungi. **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**, p. 289-306, 2000.

ROULAND-LEFÈVRE, C.; BIGNELL, D. E. Cultivation of symbiotic fungi by termites of the subfamily Macrotermitinae. **Symbiosis: mechanisms and model systems**, p. 731-756, 2002.

ROULAND-LEFÈVRE, Corinne; BIGNELL, David E. Cultivation of symbiotic fungi by termites of the subfamily Macrotermitinae. In: **Symbiosis: mechanisms and model systems**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2001. p. 731-756.

SANDS, W. A. Some factors affecting the survival of *Odontotermes badius*. **Insectes sociaux**, v. 3, n. 4, p. 531-536, 1956.

- SANDS, W. A. The association of termites and fungi. **Biology of Termites**, vol. 1, p. 495-524, 1969.
- SANDS, W. A. The initiation of fungus comb construction in laboratory colonies of *Ancistrotermes guineensis* (Silvestri). **Insectes Sociaux**, v. 7, n. 3, p. 251-263, 1960.
- SAPOUNTZIS, P. *et al.* Potential for nitrogen fixation in the fungus-growing termite symbiosis. **Frontiers in Microbiology**, v. 7, p. 1993, 2016.
- SATTAR, A.; NAEEM, M.; UL-HAQ, E. Impact of environmental factors on the population dynamics, density and foraging activities of *Odontotermes lokanandi* and *Microtermes obesi* in Islamabad. **Springerplus**, v. 2, p. 1-7, 2013.
- SHERWOOD-PIKE, M. A.; GRAY, J. Silurian fungal remains: probable records of the class Ascomycetes. **Lethaia**, v. 18, n. 1, p. 1-20, 1985.
- SINGH, K. *et al.* The architectural design of smart ventilation and drainage systems in termite nests. **Science Advances**, v. 5, n. 3, p. 8520, 2019.
- ŠOBOTNÍK, J.; DAHLSJO, C. Isoptera. In: **Reference Module in Life Sciences**. Amsterdam: Elsevier, 2017.
- SPATAFORA, J. W. *et al.* New 1F1N species combinations in Ophiocordycipitaceae (Hypocreales). **IMA fungus**, v. 6, p. 357-362, 2015.
- STEIGER, S. *et al.* NEMO5: A parallel multiscale nanoelectronics modeling tool. **IEEE Transactions on Nanotechnology**, v. 10, n. 6, p. 1464-1474, 2011.
- STIFLER, C. B. A new genus of Hypocreales. **Mycologia**, v. 33, n. 1, p. 82-86, 1941.
- SUH, S. *et al.* Molecular phylogenetic study of a termite pathogen *Cordycepioideus bisporus*. **Mycologia**, v. 90, n. 4, p. 611-617, 1998.
- SUNG, G. *et al.* Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi. **Studies in mycology**, v. 57, p. 5-59, 2007.
- TAPRAB, Y. *et al.* Molecular phylogeny of symbiotic basidiomycetes of fungus-growing termites in Thailand and their relationship with the host. **Bioscience, biotechnology, and biochemistry**, v. 66, n. 5, p. 1159-1163, 2002.
- TASANATHAI, K. *et al.* Phylogenetic and morphological classification of *Ophiocordyceps* species on termites from Thailand. **MycoKeys**, v. 56, p. 101, 2019.
- TATE, P. On *Ectomyces calotermis* n. sp., an Ascomycete Parasitic on *Calotermes samoanus* Holmgren (Isoptera, Protermitidae). **Parasitology**, v. 19, n. 1, p. 54-60, 1927.
- TAYASU, I. *et al.* Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: an indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding. **Ecological Entomology**, v. 22, n. 3, p. 343-351, 1997.

TAYLOR, N. G. Cellulose biosynthesis and deposition in higher plants. **New phytologist**, v. 178, n. 2, p. 239-252, 2008.

THAXTER, R. Notes on Laboulbeniaceae, with descriptions of new species. In: **Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences**. American Academy of Arts & Sciences, p. 467-481, 1894.

THAXTER, R. Second note on certain peculiar fungus-parasites of living insects. **Botanical Gazette**, v. 69, n. 1, p. 1-27, 1920.

THORNE, B. L.; KIMBROUGH, J. W. The impact of *Mattirolella crustosa* (Termitariales, Deuteromycetes) on species of *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae) in Panama. **Mycologia**, v. 74, n. 2, p. 242-249, 1982.

UM, S. *et al.* The fungus-growing termite *Macrotermes natalensis* harbors bacillaene-producing *Bacillus* sp. that inhibit potentially antagonistic fungi. **Scientific Reports**, v. 3, n. 1, p. 1-7, 2013.

VAN DE PEPPEL, L. JJ; AANEN, D. K. High diversity and low host-specificity of *Termitomyces* symbionts cultivated by *Microtermes* spp. indicate frequent symbiont exchange. **Fungal Ecology**, v. 45, p. 100917, 2020.

VAN THUYNE, J.; VERRECCHIA, E. P. Impacts of fungus-growing termites on surficial geology parameters: A review. **Earth-Science Reviews**, v. 223, p. 103862, 2021.

VANDERMEER, J. *et al.* Global change and multi-species agroecosystems: concepts and issues. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 67, n. 1, p. 1-22, 1998.

VEGA, F. E.; BIEDERMANN, P. HW. On interactions, associations, mycetangia, mutualists and symbiotes in insect-fungus symbioses. **Fungal Ecology**, v. 44, p. 100909, 2020.

VEGA, F. E.; BLACKWELL, M. (Ed.). **Insect-fungal associations: ecology and evolution**. Oxford University Press, 2005.

VEIVERS, P. C. *et al.* Digestion, diet and polyethism in two fungus-growing termites: *Macrotermes subhyalinus* Rambur and *Macrotermes michaelsoni* Sjøstedt. **Journal of Insect Physiology**, v. 37, n. 9, p. 675-682, 1991.

VESALA, R. *et al.* Diversity of fungus-growing termites (*Macrotermes*) and their fungal symbionts (*Termitomyces*) in the semiarid Tsavo Ecosystem, Kenya. **Biotropica**, v. 49, n. 3, p. 402-412, 2017.

VESALA, R. *et al.* Termite mound architecture regulates nest temperature and correlates with species identities of symbiotic fungi. **PeerJ**, v. 6, p. e6237, 2019.

VISSER, A. A. *et al.* Exploring the potential for actinobacteria as defensive symbionts in fungus-growing termites. **Microbial Ecology**, v. 63, p. 975-985, 2012.

VISSER, A. A. *et al.* Pseudoxylaria as stowaway of the fungus-growing termite nest:

Interaction asymmetry between *Pseudoxylaria*, *Termitomyces* and free-living relatives. **Fungal Ecology**, v. 4, n. 5, p. 322-332, 2011.

VISSER, A. A. **On the ecology and evolution of microorganisms associated with fungus-growing termites**. Wageningen University and Research, 2011.

WEIR, A. *et al.* Fungal biotrophic parasites of insects and other arthropods. **Insect-fungal associations: Ecology and evolution**, p. 119-145, 2005.

WILKINSON, D. M. At cross purposes. **Nature**, v. 412, n. 6846, p. 485-485, 2001.

WILSON, E. O. *et al.* **The insect societies**. Cambridge, Massachusetts, USA, Harvard University Press [Distributed by Oxford University Press, 1971.

WILSON, M.; BARDEN, P.; WARE, J. A Review of Ectoparasitic Fungi Associated With Termites. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 114, n. 4, p. 373-396, 2021.

WISSELINK, M.; AANEN, D. K.; VAN'T PADJE, A. The longevity of colonies of fungus-growing termites and the stability of the symbiosis. **Insects**, v. 11, n. 8, p. 527, 2020.

WOOD, T. G., & THOMAS, R. J. The mutualistic association between Macrotermitinae and *Termitomyces*. **Insect-fungus interactions**, v. 14, p. 69-92, 1989.

WOOD, T. G.; & SANDS, W. A. The role of termites in ecosystems. In: Brian MV (ed) Production ecology of ants and termites. **Cambridge Univ Press**, Cambridge, pp 245–292, 1978.

XU, Z. *et al.* Phylogeny and morphology of *Ophiocordyceps puluongensis* sp. nov. (Ophiocordycipitaceae, Hypocreales), a new fungal pathogen on termites from Vietnam. **Journal of invertebrate Pathology**, v. 192, p. 107771, 2022.

YAMAMOTO, Y.; KOBAYASHI, T.; MATSUURA, K. The lack of chiral specificity in a termite queen pheromone. **Physiological entomology**, v. 37, n. 2, p. 192-195, 2012.

YAMAMOTO, Y.; MATSUURA, K. Queen pheromone regulates egg production in a termite. **Biology Letters**, v. 7, n. 5, p. 727-729, 2011.

YANG, G. Y. *et al.* A review of the studies of termite-symbiotic *Termitomyces*. **Mycosystema**, v. 38, n. 11, p. 1747-1759, 2019.

YE, C. *et al.* The nest fungus of the lower termite *Reticulitermes labralis*. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 3384, 2019.

ZHU, Y. *et al.* Genetic diversity and disease control in rice. **Nature**, v. 406, n. 6797, p. 718-722, 2000.

ZOBERI, M. H. *Metarhizium anisopliae*, a fungal pathogen of *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Mycologia**, v. 87, n. 3, p. 354-359, 1995.