

---

**CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

---

**IAGO BUENO DA SILVA**

**ESTUDO COMPARATIVO DA HIPOFARINGE E  
INGESTÃO DE ÁGUA EM CUPINS  
(INSECTA: ISOPTERA)**

IAGO BUENO DA SILVA

ESTUDO COMPARATIVO DA HIPOFARINGE E INGESTÃO DE  
ÁGUA EM CUPINS (INSECTA: ISOPTERA)

Orientadora: ANA MARIA COSTA LEONARDO

Trabalho de Conclusão de Curso  
apresentado ao Instituto de Biociências da  
Universidade Estadual Paulista “Júlio de  
Mesquita Filho” - Câmpus de Rio Claro, para  
obtenção do grau de Bacharel em Ciências  
Biológicas.

Rio Claro  
2016

595.736 Silva, Iago Bueno da  
S586e      Estudo comparativo da hipofaringe e ingestão de água em  
cupins (Insecta: Isoptera) / Iago Bueno da Silva. - Rio Claro,  
2016  
49 f. : il., figs., tabs.

Trabalho de conclusão de curso (bacharelado - Ciências  
biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de  
Biotecnologia de Rio Claro

Orientadora: Ana Maria Coata Leonardo

1. Térmita. 2. Morfologia. 3. Tomada de água. 4.  
Microscopia eletrônica de varredura. 5. Bioensaio. I. Título.

À Lurdes, dedico.

Agradeço aos meus pais, Nair e José, que sempre me apoiaram em minhas escolhas e me ensinaram a não desistir diante das dificuldades.

À minha irmã, Bruna, pelos momentos e conversas descontraídas no pouco tempo que passamos juntos após minha vinda para Rio Claro.

A todos os meus familiares que sempre se preocuparam com meus estudos e com minhas conquistas.

Agradeço à Maryani, que esteve comigo antes e em todo o processo de construção deste trabalho. Agradeço por todo o seu amor e dedicação neste tempo, amenizando a pressão e a correria.

Aos colegas do CBN12, especialmente Letícia (Yopa), que foi uma irmã para mim durante todo esse tempo de graduação; Bruno (Xoko), Graziela, Débora (Juju) e Elisângela (Mandioca), pelos inúmeros trabalhos realizados em grupo e com tudo que aprendemos juntos. Agradeço aos amigos da Biologia, Bruna (Garrafinha), Fernanda (Arisca), Matheus (Branca), Richard (Frodo) e Antônio. Aos colegas de Jundiá, especialmente Thiago, Luciene, Bruna, Taynara, Alexandra, Daniel, Caio e Fernanda.

Aos companheiros da República Makuta, Henrique (Meda), Pedro (Notre), Matheus (Hortência), Nilton (Agroboy), Maltos (JK), Lucas (Loucas), André (Catupily), Ryu (Chun-Li), João (Jon Snow) e Rémi, pelos momentos eternizados em conversas, vídeo-game e conselhos para a graduação e para a vida.

Aos meus professores, que tanto torceram e me apoiaram durante toda a graduação, especialmente Diogo, pelos conselhos e pela confiança depositada em mim em diferentes momentos; Ana Veiga, que passou rápido por minha graduação, mas que deixou o exemplo de como ensinar com amor e dedicação; Edilberto, pelo meu primeiro estágio da graduação e conversas descontraídas no café do Departamento de Zoologia; e Pedro, pelas oportunidades e confiança em diferentes ocasiões.

Aos amigos que fiz graças à Entomologia, especialmente Fábio, Natália, Josué, Mateus, Roberth, Lívia, Marina, Amanda, Luciana e Diego.

Aos colegas do Laboratório de Cupins: Vanelize, Luiza, Lara, Silvana, Otávio, Murilo, Juliana, Ives, Júlia, Letícia e Célia, por todos os ensinamentos que contribuíram para a construção deste trabalho e de outros. Agradeço principalmente à minha orientadora, Ana Maria, pela dedicação sem fim com todos os seus alunos e por despertar em todos nós o amor e a dedicação pela ciência.

Agradeço ao CNPq e Fundunesp pelos suportes financeiros durante a graduação.

## Resumo

A água é um importante recurso na sobrevivência dos cupins. Seu uso abrange desde a hidratação dos indivíduos da colônia, funções metabólicas e construção e manutenção do ninho. De acordo com seus hábitos alimentares, os cupins são divididos entre aqueles que saem do ninho à procura de água e alimento, podendo explorar uma variedade maior de recursos, e aqueles que ficam confinados na colônia durante toda sua vida, fazendo-se necessária a extração de recursos diretamente desta. Adicionalmente, a hipofaringe é uma peça bucal que auxilia, entre outras funções, na captação de água do ambiente, através de forças de capilaridade exercida por arranjos de tricomas presentes nesta. Procurando compreender esta estrutura e sua importância em cupins com diferentes hábitos ecológicos, assim como sua dinâmica na ingestão de água, o presente estudo fez uma análise comparativa, utilizando microscopia eletrônica de varredura, da hipofaringe de 10 espécies de cupins pertencentes a seis famílias diferentes: *Nasutitermes aquilinus*, *Cornitermes cumulans* e *Syntermes grandis* (Termitidae), *Coptotermes gestroi* e *Heterotermes tenuis* (Rhinotermitidae), *Mastotermes darwiniensis* (Mastotermitidae), *Serritermes serrifer* (Serritermitidae), *Cryptotermes brevis* e *Kalotermes flavicollis* (Kalotermitidae) e *Porotermes quadricollis* (Stolotermitidae). Operários e soldados das diferentes espécies foram obtidos de ninhos naturais localizados em Rio Claro/SP e da coleção do Laboratório de Cupins, e submetidos à técnica rotineira de microscopia eletrônica de varredura (MEV). Além da análise morfológica, o comportamento de tomada de água foi avaliado em *Coptotermes gestroi* e *Cornitermes cumulans* por meio de bioensaios. Nestes, os operários e soldados foram dispostos em placas de Petri com areia umedecida, na qual foi colocada corante após um período de estresse hídrico. A rota da água no tubo digestivo dos térmitas foi marcada e o resultado associado com o comportamento dos insetos observados em filmagens. O comportamento de tomada de água e a análise da rota desta nos cupins foram avaliados em cinco réplicas do experimento, em ambas as espécies. Os resultados indicam que: a) Nos cupins que exploram recursos externos ao ninho, a hipofaringe é semelhante quanto ao arranjo e disposição de tricomas. Isto pode estar relacionado com o hábito de vida destes térmitas, que mesmo possuindo diferentes tipos de nidificação, exploram ativamente locais ao redor do ninho; b) Em cupins que não exploram recursos externos ao ninho, a hipofaringe possuiu uma variação na forma, arranjo, morfologia e localização dos tricomas. Mesmo em espécies que possuem

hábitos semelhantes, ou seja, constroem ninhos na madeira seca, existem diferenças na hipofaringe; e c) O corante foi visualizado no tubo digestivo de operários e soldados das duas espécies, apontando que os operários consumiram água e passaram esta aos soldados por meio de trofalaxia estomodeal.

**Palavras-chave:** morfologia, tomada de água, térmitas, microscopia eletrônica de varredura, bioensaio.

## SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO .....	7
2. OBJETIVOS .....	11
3. MATERIAL E MÉTODOS .....	12
3.1 Cupins .....	12
3.2 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) .....	12
3.3 Bioensaio de tomada de água .....	13
4. RESULTADOS .....	14
4.1 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) .....	14
4.1.1 <i>Nasutitermes aquilinus</i> .....	15
4.1.2 <i>Cornitermes cumulans</i> .....	16
4.1.3 <i>Syntermes grandis</i> .....	16
4.1.4 <i>Coptotermes gestroi</i> .....	17
4.1.5 <i>Heterotermes tenuis</i> .....	17
4.1.6 <i>Mastotermes darwiniensis</i> .....	18
4.1.7 <i>Cryptotermes brevis</i> .....	18
4.1.8 <i>Kalotermes flavicollis</i> .....	18
4.1.9 <i>Porotermes quadricollis</i> .....	19
4.1.10 <i>Serritermes serrifer</i> .....	19
4.2. Bioensaio de tomada de água .....	32
4.2.1 Análise comportamental .....	32
4.2.2 Rota do corante no tubo digestivo .....	33
5. DISCUSSÃO .....	39
6. CONCLUSÕES .....	43
7. REFERÊNCIAS .....	44

## 1. Introdução

Os cupins são insetos da ordem Blattodea, infraordem Isoptera, considerados eussociais (INWARD; BECCALONI, 2007; KRISHNA et al., 2013). A eussocialidade é atribuída aos térmitas devido à divisão de tarefas, cuidado com a prole e sobreposição de gerações que ocorrem nestes insetos (ENGEL; GRIMALDI; KRISHNA, 2009). A diferença entre os térmitas e outros insetos eussociais da Ordem Hymenoptera, como formigas, vespas e abelhas, está no desenvolvimento hemimetábolo, bissexualidade e diploidia apresentados pelos cupins (NOIROT, 1969). De acordo com Cameron et al, (2012), os interesses em relação aos cupins contemplam dois extremos, sendo um deles o potencial de destruição atribuído a estes insetos, responsáveis por danos estruturais em construções antrópicas, enquanto o outro está relacionado ao papel dos térmitas como engenheiros do ecossistema.

No cupinzeiro é possível identificar um casal real, indivíduos alados, que revoam em colônias maduras, e uma casta áptera, composta por operários e soldados (NOIROT, 1969). Adicionalmente, pode-se dividir a colônia em castas reprodutivas e estéreis, sendo o casal real, reprodutores secundários e os alados enquadrados na primeira categoria, enquanto operários e soldados são agrupados na segunda (THORNE, 1996; WATANABE et al., 2014)

De acordo com Abe (1987, 1990), os cupins possuem diferentes classificações, dependendo de sua ecologia, hábitos alimentares e nidificação. Os cupins “múltiplas peças” (MP) possuem ninho bem definido e separado da fonte de alimento e água. Considerando que estes cupins podem explorar diferentes áreas de forrageamento, a limitação alimentar nas colônias MP é baixa. Os cupins “única peça” (OP) são aqueles que, durante toda a vida da colônia, permanecem em um único pedaço de madeira, servindo este como refúgio e fonte de alimento (KORB, 2008). Por fim, os térmitas intermediários constroem ninho na madeira, consumindo este recurso como alimento, mas também abrem galerias no solo para obter outros recursos alimentares (ABE, 1987, 1990). Além disso, verifica-se que a maioria das espécies MP possuem operários verdadeiros, os quais sofrem muda irreversível, tornando-se incapaz de proceder para o estágio alado. Por outro lado, as algumas espécies OP (incluindo toda a família Kalotermitidae, Termopsidae e *Serritermes serrifer*) e poucas MP (gênero *Prorhinotermes* e *Termitogeton* da família Rhinotermitidae) possuem falsos operários,

os quais conseguem desenvolver brotos alares e atingir o estágio alado completo, influenciado por condições ambientes (BOURGUIGNON et al., 2009).

Buscando facilitar esta classificação, Korb (2008) sugeriu a inclusão dos Intermediários no grupo MP, mantendo o grupo OP com as características propostas anteriormente. O número de cupins pode atingir milhões de indivíduos em colônias consideradas como MP e cerca de 10.000 indivíduos para colônias classificadas como OP (HIGASHI; ABE, 1997).

Independente do seu modo de vida, os cupins dependem de uma quantidade relevante de umidade para o bom andamento da colônia (GAUTAM; HENDERSON, 2014). Isso porque a construção e manutenção dos ninhos, alimentação de castas dependentes e diversos processos fisiológicos são dependentes de água (PEARCE, 1997). Devido a estas necessidades, não só os cupins, mas também outros insetos podem adquirir água pelo contato com fontes hídricas livres no ambiente, através da absorção pela cutícula ou mesmo pela quebra metabólica do alimento ingerido (GALLO et al., 2002). Ainda, de acordo com Chapman et al. (2013), os insetos tendem a aumentar o consumo de alimento quando este contém pouca umidade, procurando aumentar o ganho de água através de seu consumo.

Por outro lado, a perda de água em insetos pode ocorrer através da evaporação pela superfície corporal, por respiração e também por eliminação de excretas. De qualquer forma, para a sobrevivência do animal, a quantidade de água perdida deve ser compensada pelo seu ganho, como verificado em insetos que compensam a escassez hídrica no ambiente com a quebra metabólica de alimento e consequente produção de água (CHAPMAN et al., 2013). Em cupins, a perda de água é mais acentuada do que em outros insetos, devido à sua cutícula fina, tornando-os mais vulneráveis à dessecação (SPONSLER; APPEL, 1990). Visando reduzir esta vulnerabilidade, alguns cupins possuem diferentes adaptações, como a manutenção da homeostase da temperatura e umidade dentro do ninho (NOIROT; DARLINGTON, 2000), eliminação de fezes sólidas (RUDOLPH; GLOCKE; RATHENOW, 1990) e alteração na composição de sua cutícula, como observado em *Cryptotermes brevis* (WOODROW et al, 2000). Além disso, cupins em grupos tendem a perder menos água do que quando estão isolados (GRUBE; RUDOLPH, 1995).

Muitos insetos bebem água quando estão desidratados, caso de alguns cupins. Para isso, o uso da hipofaringe, que é uma peça bucal situada posteriormente à boca, é

importante. Sieber e Kokwaro (1982) verificaram que, após um período de 15 horas sem água, operários grandes de *Macrotermes michaelseni* projetavam a hipofaringe para fora do trato bucal e a colocavam em contato direto com a água, quando esta era oferecida. Arranjos de tricomas unidirecionais observados na hipofaringe de *Macrotermes subhyalinus* e *Macrotermes bellicosus* sugerem que a água seja adquirida por forças de capilaridade exercidas por estes e ressalta a importância da hipofaringe e sua morfologia na dinâmica de ingestão de água (LYS; LEUTHOLD, 1994). Sendo assim, são necessárias adaptações morfológicas e fisiológicas dos cupins para a tomada de água, de acordo com seus hábitos ecológicos.

A infraordem Isoptera compreende nove famílias viventes (Mastotermitidae, Hodotermitidae, Archotermopsidae, Stolotermitidae, Kalotermitidae, Stylotermitidae, Rhinotermitidae, Serritermitidae e Termitidae), sendo que Termitidae compreende aproximadamente 70% das espécies de cupins e é um dos grupos de insetos ecologicamente importantes com radiação mais recente (ENGEL; GRIMALDI; KRISHNA, 2009).

A seguir, são apresentadas e caracterizadas as espécies classificadas como MP utilizadas neste estudo.

Dentre a família Termitidae, a espécie *Nasutitermes aquilinus* (Holmgren, 1910) é arborícola, com distribuição tropical e subtropical, estando presente no Brasil, Argentina e Paraguai (TORALES et al., 1997). O ninho cartonado pode estar localizado em diferentes alturas nos troncos e galhos das árvores, sempre conectado ao chão por galerias cobertas aderidas ao tronco (COSARINSKY, 2005). Já *Cornitermes cumulans* (Kollar, 1832), uma espécie endêmica da região neotropical (CONSTANTINO, 2016), é considerada uma espécie ceifadora, consumindo material celulósico, como gramíneas mortas e sementes, as quais são cortadas em pequenos pedaços e armazenadas dentro do ninho (LIMA; COSTA-LEONARDO, 2007). O ninho é epígeo, possui forma de montículo e é revestido com barro, que lhe atribui um aspecto rígido (CONSTANTINO, 2014). Por fim, *Syntermes grandis* (Rambur, 1842) é um cupim presente no Cerrado brasileiro, com ninhos característicos, como montículos de solo solto. Possui a parte subterrânea predominante, com uma estrutura pequena e solta na superfície (CONSTANTINO, 1995).

Em relação à família Rhinotermitidae, o térmita *Coptotermes gestroi* (Wasmann, 1896) é uma espécie invasora no Brasil, com origem no Sudeste asiático e Indonésia. É

considerada uma espécie de interesse econômico, conhecida por causar danos em madeiras, cabos elétricos e telefônicos, plásticos e árvores vivas (COSTA-LEONARDO, 2002). Seus ninhos são cartonados, construído com uma mistura de solo, saliva e fezes. Dependendo da localização, podem ser classificados como subterrâneos (quando estão no solo) ou aéreos (quando estão presentes dentro de estruturas que não se conectam ao solo), caso de ninhos em edifícios (COSTA-LEONARDO, 2002). Já *Heterotermes tenuis* (Hagen, 1858), um cupim subterrâneo com distribuição neotropical, possui registros desde a Argentina até as Ilhas Virgens (EUA) (CONSTANTINO, 2016). Conhecido por atacar culturas agrícolas e estruturas de madeira em áreas urbanas, *H. tenuis* chega a causar prejuízo de US\$ 500 por hectare, incluindo gastos com métodos químicos de combate a esta espécie (GARCIA et al, 2004). Seus ninhos são subterrâneos, compostos por uma rede de galerias difusas ligadas a sítios de alimentação (COSTA-LEONARDO, 2002).

A última espécie considerada “múltiplas peças” foi *Mastotermes darwiniensis* Froggat, 1897. Este cupim é o único representante da família Mastotermitidae, mais basal do ponto de vista filogenético e com ocorrência na Austrália e Nova Guiné (GOODISMAN; CROZIER, 2002). Devido à suas características diferenciadas, como a estrutura das asas posteriores, o mecanismo de postura de ovos e a presença de endossimbiontes específicos, esta espécie é considerada distante de outros cupins e mais próxima de algumas espécies de baratas (NALEPA; LENZ, 2000; GOODISMAN; CROZIER, 2002).

Quanto aos térmitas referidos como “única peça”, representando a família Kalotermitidae, foi escolhida a espécie *Cryptotermes brevis* (Walker, 1853). Este cupim de madeira seca, introduzido no Brasil, com origem duvidosa, é responsável por danos em estruturas de madeira. É considerada uma espécie antropófila, com introdução em diversos países e com um único registro em ambiente natural no Havaí (COSTA-LEONARDO, 2002). Em seu ninho, orifícios são abertos para liberação de fezes secas e de reprodutores alados, na revoada. Devido ao fato desta espécie viver em ambientes com umidade abaixo de 30%, mecanismos fisiológicos de retenção hídrica são importantes para que somente a água presente na madeira seca seja suficiente para hidratar a colônia (FERREIRA et al., 2007; RUDOLPH; GLOCKE; RATHENOW, 1990). Além desta espécie, também foi escolhido o Kalotermitídeo *Kalotermes flavicollis* (Fabricius, 1793), que também constrói ninho na madeira seca, de onde retira

seu alimento. A espécie possui distribuição paleártica (VELONÀ et al., 2011; CONSTANTINO, 2016).

O cupim da madeira úmida *Porotermes quadricollis* (Rambur, 1842) foi o representante da família Stolotermitidae. Este cupim possui distribuição neotropical, ocorrendo nas florestas valdivianas do Chile e na Argentina (CONSTANTINO, 2008, 2016). Estes térmitas vivem na madeira úmida, mas atacam quase exclusivamente a madeira seca de algumas construções na região onde habitam (ARTIGAS; VILLÁN, 2009). Finalmente, a última espécie considerada “única peça” foi *Serritermes serrifer* (Hagen & Bates, 1858), representante de Serritermitidae. É um inseto endêmico do Cerrado, sempre encontrado como inquilino em ninhos de cupins do gênero *Cornitermes* (COSTA-LEONARDO, 1994). A espécie não possui operários verdadeiros, além de apresentar hábito alimentar especializado, consumindo matéria vegetal que se acumula na parede dos ninhos de seu hospedeiro (BARBOSA, 2012; CONSTANTINO, 2014).

## 2. Objetivos

O presente estudo comparou, sob microscopia eletrônica de varredura, a morfologia da hipofaringe em 10 espécies de cupins pertencentes a seis famílias diferentes. Pelo fato das espécies apresentarem diferentes hábitos ecológicos, como o de nidificação e alimentação, espera-se que a sua relação com fontes hídricas seja diferente entre os grupos analisados e isso reflita na morfologia da peça bucal estudada. Para isso, as seguintes hipóteses são apresentadas: i) Os cupins “múltiplas peças” (MP) possuem a morfologia da hipofaringe mais adaptada à captação de água de fontes hídricas, apresentando um maior revestimento de tricomas; e ii) Os cupins “única peça” (OP) possuem a morfologia da hipofaringe menos adaptada a tal atividade, com exceção de *P. quadricollis* e *S. serrifer*, que são cupins com maiores acesso a água, vivendo na madeira úmida e em galerias no solo, respectivamente. Além disso, o estudo procura entender como a tomada de água ocorre nas espécies *Coptotermes gestroi* e *Cornitermes cumulans*, avaliando o uso da hipofaringe por estes insetos quando uma fonte hídrica lhes é oferecida após um período de desidratação, principalmente em operários, que são responsáveis por prover água para os soldados.

### 3. Material e Métodos

#### 3.1 Cupins

As espécies *Nasutitermes aquilinus* (Holmgren, 1910), *Cornitermes cumulans* (Kollar, 1832), *Coptotermes gestroi* (Wasmann, 1896), *Heterotermes tenuis* (Hagen, 1858) e *Cryptotermes brevis* (Walker, 1853) foram coletadas no município de Rio Claro/SP, provenientes de ninhos naturais e colônias artificiais mantidas no Laboratório de Cupins, Unesp Rio Claro. As espécies *Mastotermes darwiniensis* Froggat, 1897 e *Kalotermes flavicollis* (Fabricius, 1793) foram obtidas de ninhos artificiais mantidos no BAM - Bundesanstalt für Materialforschung und – prüfung, Berlim – Alemanha. Os cupins das espécies *Syntermes grandis* (Rambur, 1842), *Serritermes serrifer* (Hagen & Bates, 1858) e *Porotermes quadricollis* (Rambur, 1842) foram obtidos da coleção do Laboratório de Cupins da Unesp Rio Claro, e foram coletados, respectivamente, nas cidades de Ribeirão Preto, Brasília e Rio Claro (Chile). Devido à dificuldade de novas coletas de *M. darwiniensis* (espécie endêmica da Austrália), uma única amostra, com poucos indivíduos, a qual foi cedida ao grupo da Unesp pelo BAM (Alemanha), foi utilizada para análise da hipofaringe desta espécie, que representa uma única família basal.

#### 3.2 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

As cabeças dos cupins foram isoladas de seus corpos com o auxílio de pinças de ponta dura e lupa. Suas peças bucais foram destacadas, de modo que somente a hipofaringe permanecesse presa à cabeça por sua musculatura. As amostras foram então fixadas em Karnovisky (paraformaldeído 2% em glutaraldeído 2,5% em tampão cacodilato de sódio 0,1M, pH 7,4) durante 1h. Em seguida, as amostras foram lavadas em água destilada, buscando a retirada de resíduos e desidratadas em concentrações crescentes de etanol (70%, 90%, 95% e três banhos de álcool 100%), sendo 10 minutos em cada banho. Depois, as referidas amostras foram levadas ao ponto crítico (Balzers CPD 030) para completa desidratação, fixadas em suporte de alumínio e metalizadas com ouro em “sputtering” (Balzers SCD 050). Finalmente, as hipofaringes foram examinadas em microscópio eletrônico de varredura Hitachi TM 3000, no Laboratório de Microscopia Eletrônica da Unesp Rio Claro.

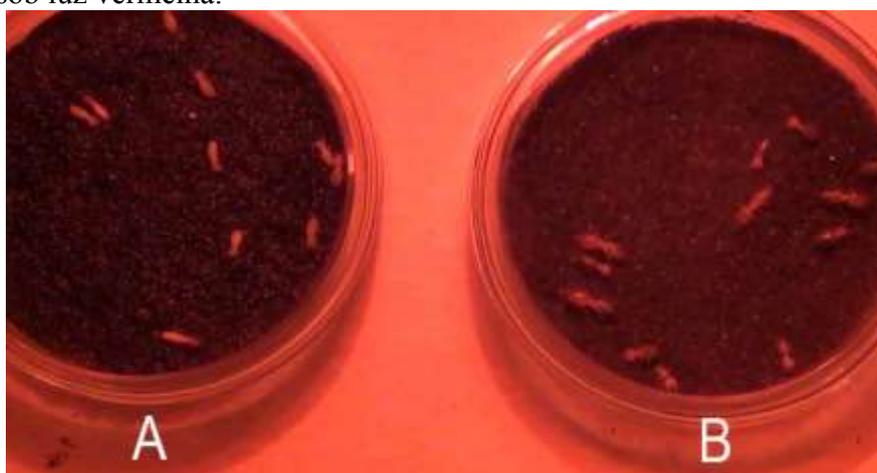
### 3.3 Bioensaio de tomada de água

Operários e soldados de *C. cumulans* e *C. gestroi* foram coletados de ninhos mantidos no Laboratório de Cupins. Um grupo de cada espécie, composto por 10 operários e cinco soldados, foi colocado separadamente em uma placa de Petri de 5,5cm de diâmetro com areia esterilizada e umedecida a 10%. Os dois grupos, em suas respectivas placas, foram alojados em um recipiente maior, que foi mantido em uma sala com temperatura de 25° C durante 16 horas. Neste recipiente, também foi colocada uma placa (3,3cm de diâmetro) com vermiculita umedecida. O principal objetivo desta etapa foi manter os indivíduos sem alimentação para esvaziar o tubo digestivo dos mesmos, a fim de facilitar a análise posterior do trajeto da água.

Após as 16 horas, os cupins foram transferidos para placas de Petri com a mesma dimensão das anteriores. Com o propósito de causar estresse hídrico nestes insetos, nas referidas placas não havia alimento e nem água, sendo que os cupins foram mantidos nestas condições durante 6 horas. Por fim, os dois grupos foram transferidos para placas de Petri de mesma dimensão, com areia esterilizada, umedecida a 10% e corada com Azul Tripán 0,2% (metodologia adaptada de Gallagher e Jones, 2010).

As placas foram fechadas com tampas de vidro e mantidas sobre uma bancada de concreto em uma sala escura iluminada somente com luz vermelha, a fim de não estressar os cupins (Fig. 1).

**Figura 1** – Vista geral do experimento de tomada de água com operários e soldados mantidos sob luz vermelha.



A: *Coptotermes gestroi*; B: *Cornitermes cumulans*. Elaborado pelo autor.

Ao todo, foram realizadas quatro coletas, uma logo após a transferência para as placas com areia corada (dois operários e um soldado), uma após 1h de experimento (dois operários e um soldado), outra após 2h (três operários e um soldado) e, por fim, uma coleta foi feita após 3h da transferência (três operários e dois soldados). Após todas as coletas, os cupins foram dissecados em solução fisiológica com o auxílio de pinças, sob estereomicroscópios Zeiss Stemi 2000 e Zeiss Stemi SV11, para verificar a rota da água no tubo digestivo com auxílio do corante. O objetivo desta etapa foi verificar se os operários haviam consumido a água com Azul Tripán 0,2% oferecida aos mesmos. Além disso, foi verificada se a água corada também aparecia no tubo digestivo dos soldados, uma vez que estes dependem das interações com operários para adquirir água e alimento por trofalaxia (SUÁREZ; THORNE, 2000).

Para auxiliar nos registros, três filmagens de sete minutos foram conduzidas em cada repetição alguns minutos após cada coleta (foi utilizada uma filmadora Sony Handycam HDR-CX130). No primeiro vídeo, após a coleta de tempo 0h, o número de cupins desempenhando o comportamento de tomada de água foi registrado e, um deles, foi escolhido ao acaso, para verificar por quanto tempo este permanecia na posição de embebição. Além disso, outros comportamentos foram registrados: Trofalaxia estomodeal entre operários, trofalaxia estomodeal entre operários e soldados, trofalaxia proctodeal entre operários, trofalaxia proctodeal entre operários e soldados, self-grooming (auto-limpeza), allogrooming (limpeza de um companheiro de ninho) entre operários e allogrooming de um operário em um soldado.

Para cada espécie, cinco repetições foram conduzidas seguindo a mesma metodologia.

## **4. Resultados**

### **4.1 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)**

Os resultados indicam que a hipofaringe é uma estrutura globosa, quase sempre intumescida, onde é possível a observação de uma região frontal, uma dorsal, uma ventral e duas laterais. Estas regiões podem ser lisas ou apresentar tricomas com diferentes aspectos morfológicos. Contudo, nas laterais da hipofaringe não existem tricomas, apresentando ornamentação em escamas.

Nos cupins classificados como MP, a hipofaringe manteve o padrão morfológico esperado para estas espécies, com um revestimento de tricomas em diferentes regiões da referida estrutura. Por outro lado, nos cupins referidos com OP, as diferenças morfológicas ficaram mais evidentes, ainda que a família Kalotermitidae tivesse dois representantes com o mesmo hábito ecológico analisados no estudo.

#### 4.1.1 *Nasutitermes aquilinus*

Nos operários maiores desta espécie, a hipofaringe possui duas fileiras paralelas de tricomas na região dorsal, as quais se unem e aumentam em quantidade na região posterior. A região dorsal mediana é lisa, porém as margens dorsais apresentam uma ornamentação em escamas (Figs. 2A e 2B). Na região frontal, uma densa cobertura de tricomas unidirecionais é observada, partindo de diversos pontos da região frontal e unindo-se aos tricomas da região dorsal logo acima (Figs. 2C e 2D). Um arranjo de sete sensilas basicônicas (quimiorreceptoras) é observado na região dorso-basal (Fig. 2E). Nos operários menores, a região dorsal também apresenta duas faixas de tricomas, ainda que estes se encontrem menos numerosos e uniformes em relação aos operários maiores (Figs. 2F e 2G). Na região frontal, também possível identificar uma densa camada de tricomas finos, que se projetam de diferentes regiões e estão direcionados para cima (Figs. 2H e 2I). Por fim, quatro sensilas basicônicas foram documentadas na região dorso-basal da hipofaringe (Fig. 2J).

Em relação aos soldados maiores de *N. aquilinus*, a hipofaringe mostra poucos e esparsos tricomas na região dorsal, cujas fileiras estão mais espaçadas e não se encontram na parte posterior, que é lisa (Figs. 3A e 3B). Um conjunto de quatro sensilas basicônicas é observado na região dorso-basal da hipofaringe (Fig. 3C), acompanhada de uma única sensila caética (mecanorreceptora). Nos soldados menores, foram obtidas imagens da região frontal, principal região utilizada na tomada de água, que não possui arranjo denso de tricomas. Ao invés disso, poucos e esparsos tricomas são observados, dando a esta região uma morfologia completamente diferente daquela encontrada em operários maiores e menores (Figs. 3D e 3E). É possível observar arranjo de três sensilas basicônicas e três caéticas na região dorso-basal, conforme documentação (Fig. 3F).

#### 4.1.2 *Cornitermes cumulans*

As imagens mostram que a hipofaringe dos operários possui a região dorsal alargada, com duas faixas de tricomas paralelas, as quais se unem na região posterior em uma faixa larga e única (Figs. 4A e 4B). Ainda nos operários, na região frontal, é possível observar uma densa camada de tricomas finos e longos, que se dividem nas duas faixas dorsais apontadas anteriormente (Figs. 4C e 4D). Na região dorso-basal, é possível observar uma única sensila caética localizada anteriormente, seguida por duas sensilas basicônicas.

Por outro lado, a hipofaringe dos soldados é um pouco menor em relação à dos operários e, na região dorsal, também é possível observar duas faixas de tricomas, porém em menor quantidade e sem uma fusão destas na região posterior (Figs. 4E e 4F). A região frontal é quase desprovida de tricomas, com poucas estruturas destas esparsas entre si e com tamanho reduzido (Figs. 4G e 4H). Sensilas basicônicas novamente aparecem na região dorso-basal, logo após uma única sensila caética.

#### 4.1.3 *Syntermes grandis*

A hipofaringe é a de maior tamanho entre as espécies analisadas. Contudo, este cupim possui grandes proporções, o que favorece ao tamanho da peça bucal estudada. Sua morfologia é semelhante tanto em operários maiores quanto nos menores. Nos maiores, a região dorsal apresenta duas faixas de tricomas e uma região completamente lisa entre elas. Estas faixas se unem na região posterior, formando uma cobertura densa de tricomas nesta região (Fig. 5A). Na superfície frontal, a cobertura de tricomas finos e longos é acentuada, com estas estruturas partindo de diferentes níveis (Figs. 5B e 5C). Por fim, é possível observar um grupo de nove sensilas basicônicas e aproximadamente dez poros glandulares na região dorso-basal da hipofaringe (Fig. 5D).

Nos operários menores, a referida peça bucal também apresenta duas faixas de tricomas na região dorsal, unindo-se na região posterior (Fig. 5E). Na porção frontal, arranjos de tricomas semelhantes aos de operários maiores se projetam unidirecionalmente, partindo de diferentes pontos desta região (Figs. 5F e 5G). A região dorso-basal apresenta nove sensilas basicônicas, juntamente com uma única sensila caética (Fig. 5H).

Em relação aos soldados de *S. grandis*, a hipofaringe apresenta região dorsal quase desprovida de tricomas, com apenas duas faixas sutis compostas por estas estruturas (Fig. 5I). Na parte frontal, os tricomas são curtos e pouco agregados, de forma que é possível observar de onde os mesmos se originam (Figs. 5J e 5K). Por fim, nove sensilas basicônicas são identificadas na região dorso-basal (Fig. 5L).

#### **4.1.4 *Coptotermes gestroi***

Em operários *C. gestroi*, as mesmas duas faixas na região dorsal podem ser observadas, com tricomas relativamente longos e finos (Figs. 6A e 6B). Na região frontal, uma cobertura significativa de tricomas é observada, que se originam em diferentes pontos desta superfície e se unem na região dorsal, formando as faixas citadas acima (Figs. 6C e 6D). No total, 11 sensilas basicônicas estão dispostas na região dorso-basal da hipofaringe, dividindo espaço com três sensilas caéticas.

Nos soldados, a região dorsal possui poucos tricomas, corroborando com o que foi observado em outras espécies MP. Duas faixas singelas de tricomas se estendem até a região posterior, sendo esta desprovida destas estruturas (Figs. 6E e 6F). Na região frontal, a baixa quantidade de tricomas se repete, sendo possível observar algumas estruturas curtas e dispersas entre si (Fig. 6G). No total, 12 sensilas basicônicas são identificadas na região dorso-basal dos soldados, juntamente com duas sensilas caéticas (Fig. 6H). Os operários e soldados apresentam ornamentação em escamas na região lateral, com morfologia que variou entre as castas analisadas.

#### **4.1.5 *Heterotermes tenuis***

Nos operários desta espécie, assim como em *C. gestroi*, a região dorsal é composta por duas fileiras de tricomas, unidos posteriormente e com uma superfície lisa entre elas. Na extremidade apical da região dorsal, é possível observar o arranjo de tricomas que irá se unir com os tricomas da região frontal (Figs. 7A e 7B). Na região frontal, os tricomas são longos e finos, ocupando uma grande área superficial (Figs. 7C e 7D). As sensilas identificadas são do tipo basicônicas (nove) e caéticas (duas), dispostas na região dorso-balsa da referida peça bucal.

Em soldados, a hipofaringe apresenta uma região dorsal quase desprovida de tricomas, sendo possível observar somente algumas destas estruturas dispersas entre si

(Figs. 7E e 7F). Por fim, sua porção frontal também é praticamente desprovida de tricomas, sendo que os existentes são curtos e dispersos (Figs. 7G e 7H). Não foi possível identificar as sensilas nestes indivíduos.

#### **4.1.6 *Mastotermes darwiniensis***

As análises de MEV evidenciaram que a hipofaringe dos operários possuem duas faixas de tricomas na região dorsal, porém com um aspecto um pouco diferenciado, formadas por tricomas finos (Fig. 8A). Porém, a região frontal assemelha-se com a de outras espécies, com um denso arranjo de tricomas longos e finos direcionados para frente (Fig. 8B). Por fim, sensilas basicônicas foram observadas na região dorso-basal.

Nos soldados desta espécie, a região dorsal possui poucos tricomas, enfileirados e direcionados para a superfície posterior desta (Fig. 8C). Já na região frontal, uma morfologia diferenciada aparece, com uma quantidade maior de tricomas do que aquela observada em outros soldados de espécies MP. Ainda sim, a quantidade de tricomas é muito menor do que em operários desta espécie e de outras (Fig. 8D). Na região dorso-basal, foram identificadas aproximadamente cinco sensilas caéticas.

#### **4.1.7 *Cryptotermes brevis***

Neste térmita, a hipofaringe é achatada, com a região dorsal dos falsos operários possuindo uma densa cobertura de tricomas, as quais formam uma única faixa espessa, que se estende até a região posterior desta estrutura (Figs. 9A e 9B). Já na região frontal, os tricomas são pouco esparsos e espessos, direcionados para cima (Fig. 9C).

Na casta de defesa, a morfologia é semelhante à de falsos operários, com a região dorsal coberta por uma única faixa de tricomas espessos, que se estende até a região posterior (Figs. 9D e 9E). A região frontal possui diferentes tricomas, espessos e finos, direcionados para a região posterior da hipofaringe (Fig. 9F).

Em nenhuma das castas foi possível identificar as sensilas.

#### **4.1.8 *Kaloterme flavicollis***

Nesta outra espécie da família Kalotermitidae, a hipofaringe possui um aspecto arredondado, tanto em falsos operários, quanto nos soldados analisados. Em falsos

operários, faixas de tricomas espessos se distribuem nas margens da região dorsal, com uma cobertura de tricomas curtos e esparsos localizando-se na superfície dorsal entre as faixas marginais (Figs. 10A e 10B).

Nos soldados, as mesmas faixas marginais aparecem na região dorsal da hipofaringe, estendendo-se até a região posterior. Porém, a superfície entre as faixas é completamente lisa, somente com alguns tricomas finos conforme esta se aproxima da região frontal (Fig. 10C). Na parte frontal, há um arranjo de tricomas espessos e relativamente longos, que se unem posteriormente com as faixas marginais na região dorsal (Fig 10D).

Nas castas de *K. flavicollis*, não foi possível visualizar as sensilas da região dorso-basal.

#### **4.1.9 *Porotermes quadricollis***

As micrografias mostram que, em falsos operários, a região dorsal deste órgão é completamente coberta por tricomas espessos. Seu arranjo assemelha-se a um redemoinho, com presença de tricomas também na região posterior (Fig. 11A). Adicionalmente, a região frontal possui muitos tricomas espessos unidirecionais (Fig. 11B). A região dorso-basal possui sete sensilas basicônicas (Fig. 11C).

Já nos soldados, a região dorsal também é coberta por tricomas espessos formando uma única faixa, porém estes direcionados para a região posterior (Figs. 11D e 11E). Na região frontal, tricomas espessos se projetam dispersos uns dos outros, diferentes daqueles observados nos falsos operários desta espécie, com tricomas agregados. Ao todo, dez sensilas basicônicas foram contabilizadas nas imagens da região dorso-basal (Fig. 11F).

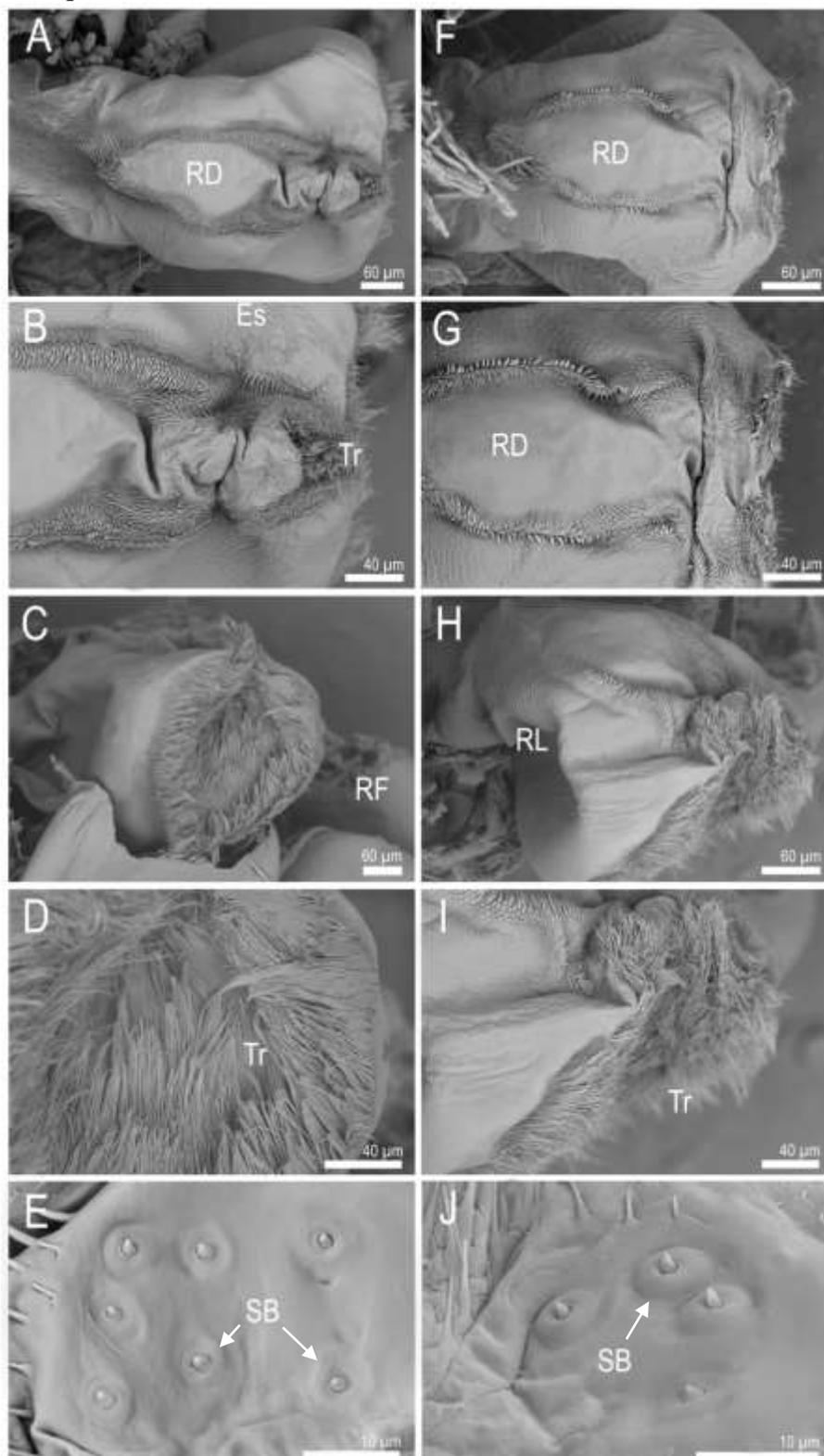
#### **4.1.10 *Serritermes serrifer***

As imagens obtidas para esta espécie indicam as maiores variações morfológicas observadas em cupins MP. Primeiramente, os falsos operários de *S. serrifer* apresentam duas faixas de tricomas na região dorsal, porém é possível observar tricomas entre estas faixas principais, diferente de outras espécies, onde esta superfície é lisa (Figs. 12A e 12B). Na região frontal, o arranjo de tricomas finos e longos se repete, estando estes

direcionados para cima (Fig. 12C). Na região dorso-basal, as imagens mostram quatro sensilas basicônicas (Fig.12D).

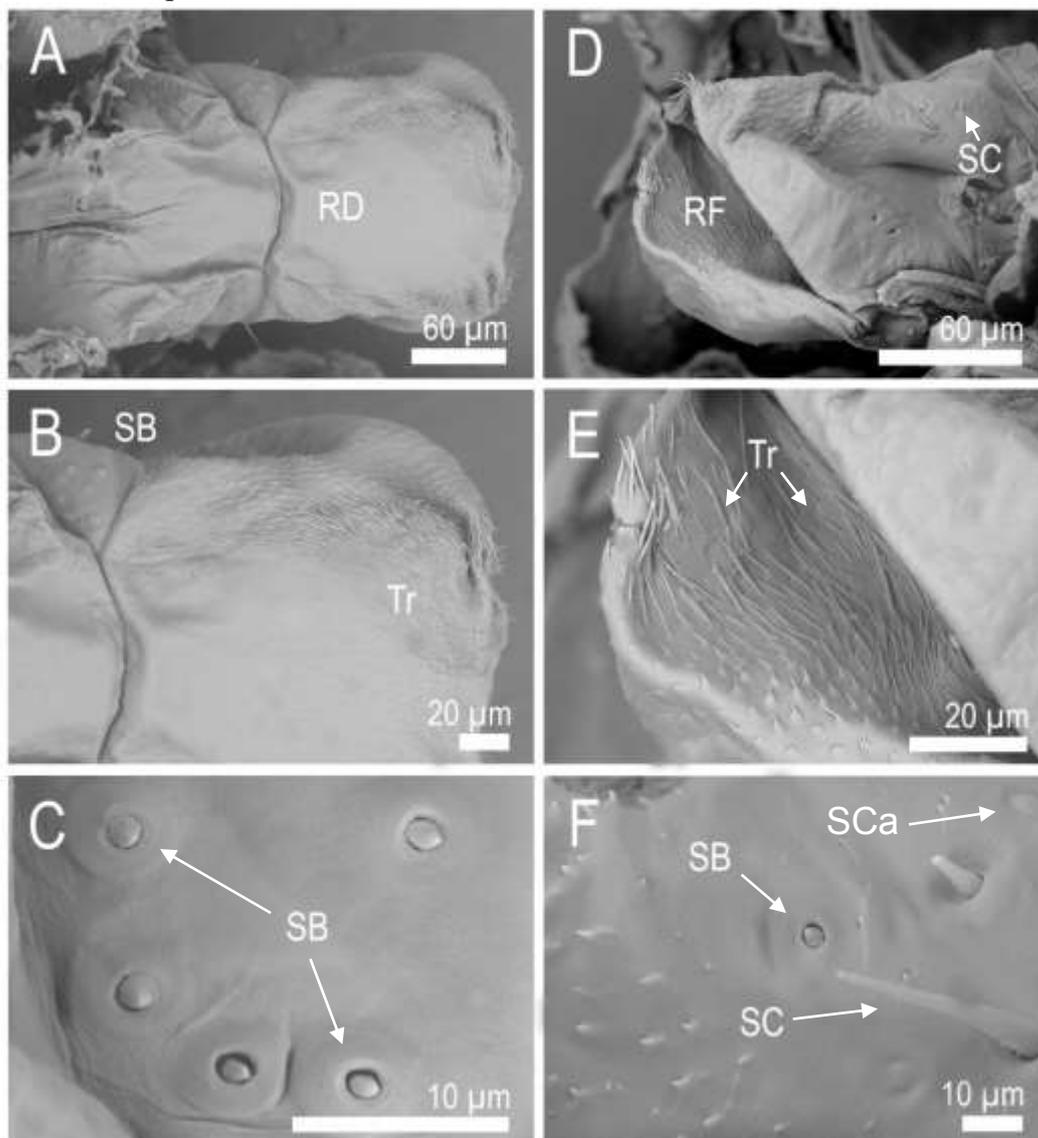
As imagens da hipofaringe de soldados mostram duas faixas de tricomas finos e espessos estão localizados na região dorsal, havendo também alguns tricomas esparsos na região entre estas duas fileiras (Figs. 12E e 12F). É possível observar que, na região frontal, há um arranjo de tricomas finos e longos, porém em menor quantidade quando comparado com esta disposição nos falsos operários (Fig. 12G). No total, sete sensilas basicônicas e três caéticas estão localizadas na região dorso-basal (Fig. 12H).

**Figura 2** – Ultramorfologia da hipofaringe em operários maiores e menores de *Nasutitermes aquilinus*



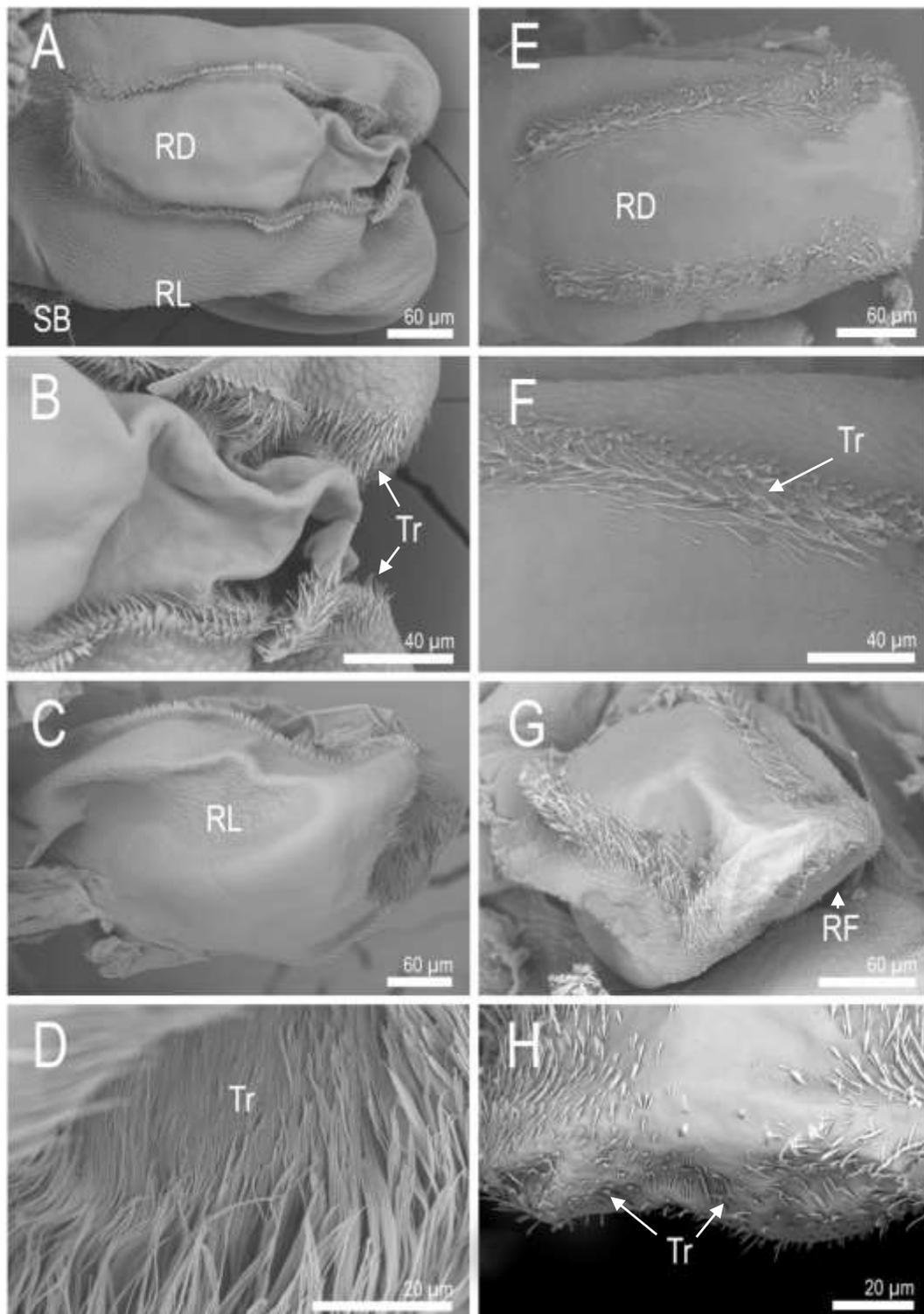
A – E: Hipofaringe em operários maiores. A) Vista dorsal; B) Detalhe da região dorsal; C) Vista frontal; D) Detalhe da região frontal; E) Detalhe das sensilas na região dorso-basal. F – J: Hipofaringe em operários menores. F) Vista dorsal; G) Detalhe da região dorsal; H) Vista frontal; I) Detalhe da região frontal; J) Detalhe das sensilas na região dorso-basal. RD: Região dorsal; RL: Região lateral; RF: Região frontal; Es: Escamas; Tr: Tricomas; SB: Sensilas basicônicas. Elaborado pelo autor.

**Figura 3** - Ultramorfoloogia da hipofaringe em soldados maiores e menores de *Nasutitermes aquilinus*



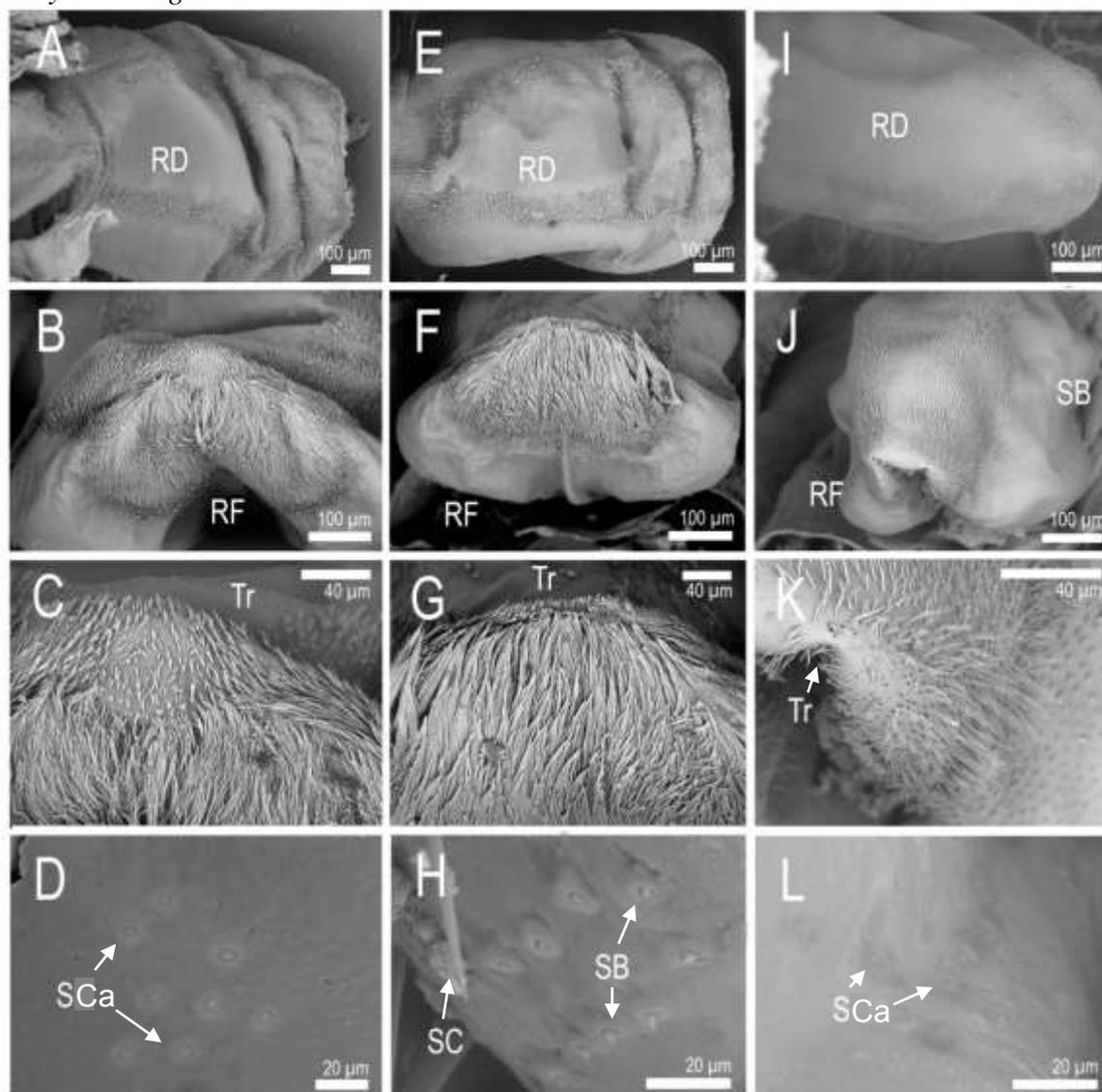
A – C: Hipofaringe em soldados maiores. A) Vista dorsal; B) Detalhe da região dorsal; C) Detalhe das sensilas na região dorso-basal. D – F: Hipofaringe em soldados. D) Vista frontal; E) Detalhe da região frontal; F) Detalhe das sensilas na região dorso-basal. RD: Região dorsal; RL; RF: Região frontal; Tr: Tricomas; SB: Sensilas basicônicas; SC: Sensilas caéticas; SCa: Sensila campaniformia. Elaborado pelo autor.

**Figura 4** - Ultramorfologia da hipofaringe em operários e soldados de *Cornitermes cumulans*



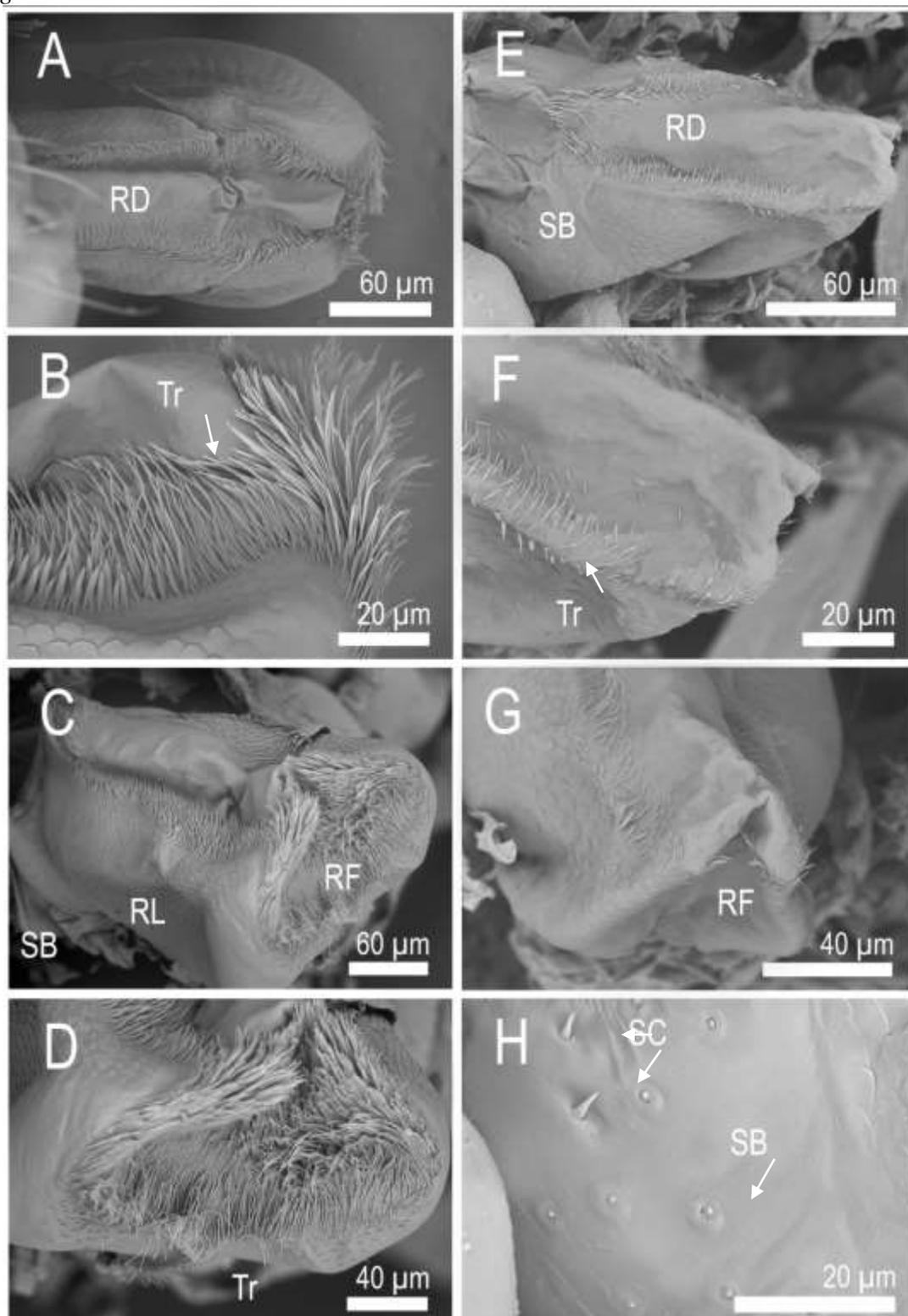
A – D: Hipofaringe em operários. A) Vista dorsal; B) Detalhe da região dorsal; C) Vista frontal; D) Detalhe da região frontal. E – H: Hipofaringe em soldados. E) Vista dorsal; F) Detalhe da região dorsal; G) Vista frontal; H) Detalhe da região frontal. RD: Região dorsal; RL: Região lateral; RF: Região frontal; Tr: Tricomas. Elaborado pelo autor.

**Figura 5** - Ultramorfologia da hipofaringe em operários maiores e menores e soldados de *Syntermes grandis*



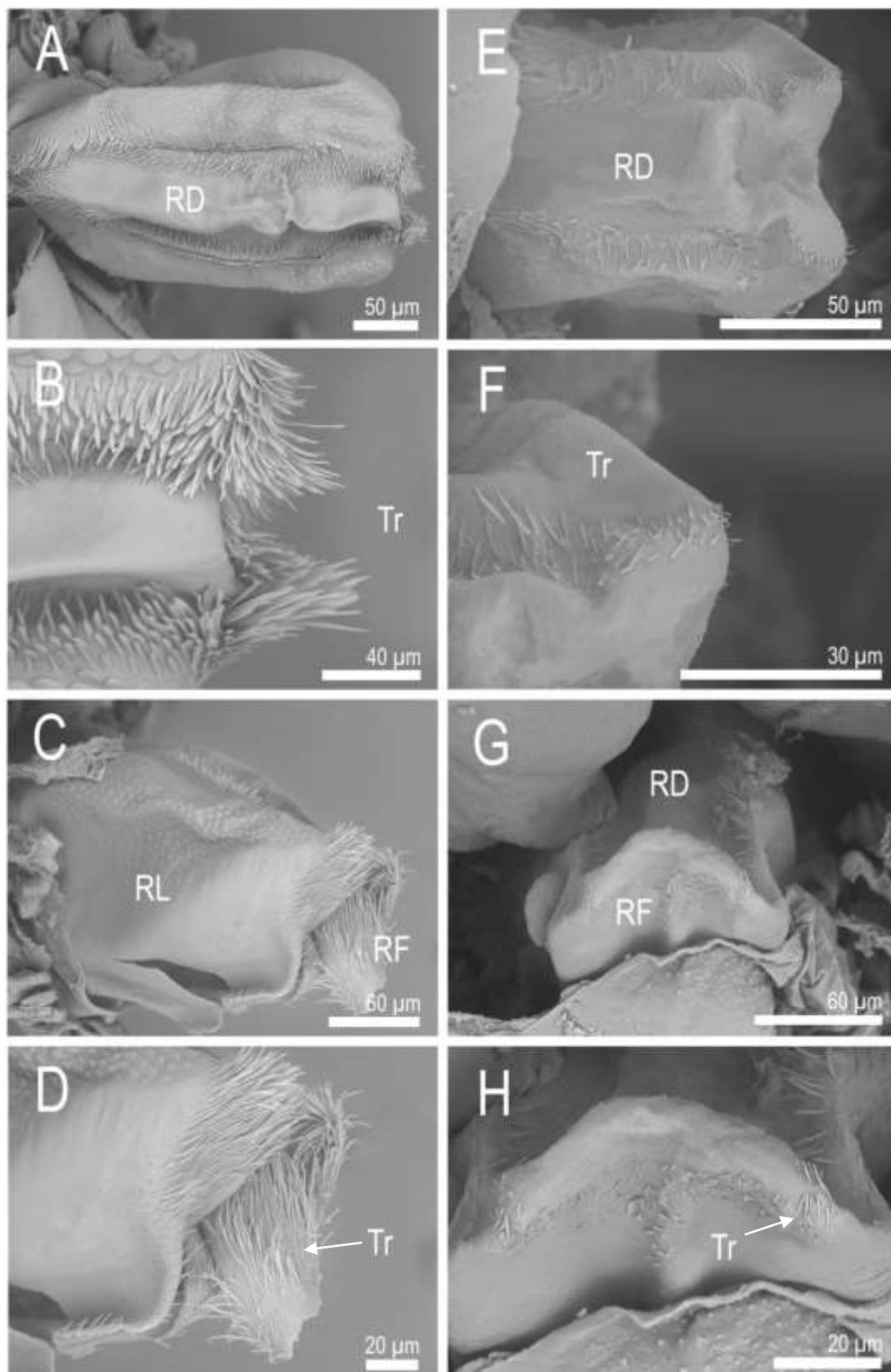
A – D: Hipofaringe em operários maiores. A) Vista dorsal; B) Vista frontal; C) Detalhes da região frontal D) Detalhe das sensilas na região dorso-basal. E – H: Hipofaringe em operários menores. E) Vista dorsal; F) Vista frontal; G) Detalhe da região frontal; H) Detalhe das sensilas na região dorso-basal. I – L: Hipofaringe em soldados. I) Vista dorsal; J) Vista frontal; K) Detalhe da região frontal; L) Detalhe das sensilas na região dorso-basal. RD: Região dorsal; RF: Região frontal; Tr: Tricomas; SB: Sensilas basicônicas; SC: Sensilas caéticas; SCa: Sensilas campaniformias. Elaborado pelo autor.

**Figura 6** - Ultramorfolgia da hipofaringe em operários e soldados de *Coptotermes gestroi*



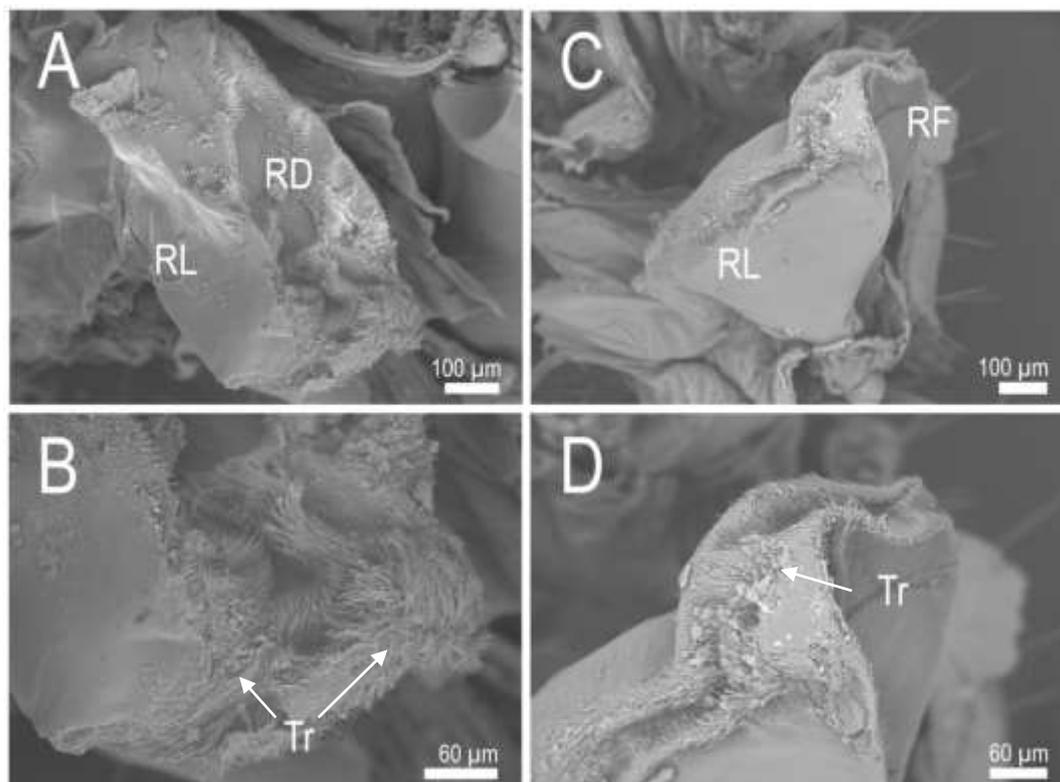
A – D: Ultramorfolgia da hipofaringe de operários de *C. gestroi*. A) Vista dorsal; B) Detalhe do ápice da região lateral; C) Vista frontal; D) Detalhe da região frontal. E – H: Ultramorfolgia da hipofaringe de soldados de *C. gestroi*; E) Vista dorsal; F) Detalhe da região dorsal; G) Vista frontal; H) Detalhe das sensilas na região dorso-basal. RD: Região dorsal; RL: Região lateral; RF: Região frontal; Tr: Tricomas; SB: Sensilas basicônicas; SC: Sensilas caéticas. Elaborado pelo autor.

**Figura 7** - Ultramorfologia da hipofaringe em operários e soldados de *Heterotermes tenuis*



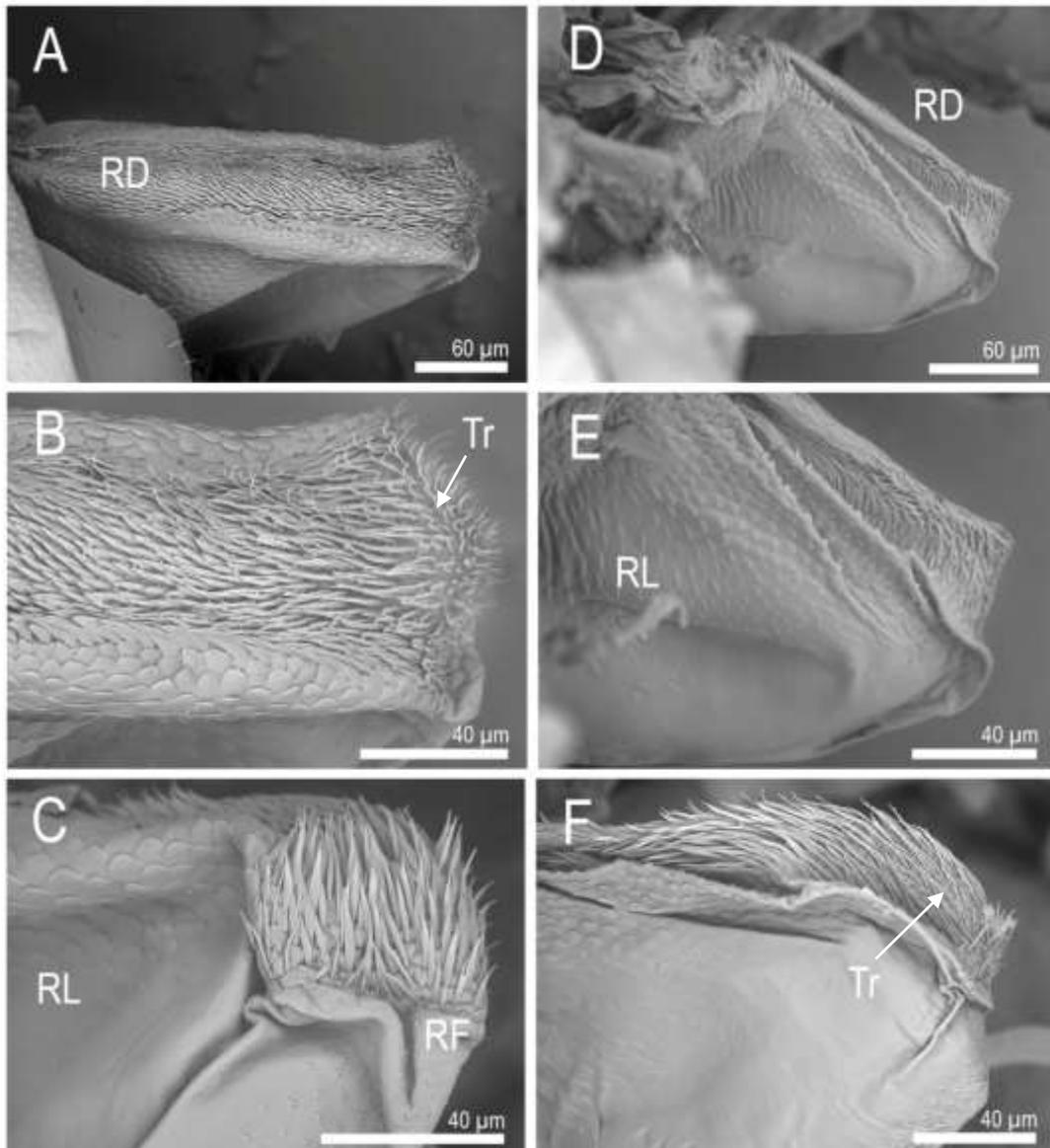
A – D: Hipofaringe em operários de *H. tenuis*. A) Vista dorsal; B) Detalhe da região dorsal; C) Vista frontal; D) Detalhe da região frontal. E – H: Hipofaringe em soldados de *H. tenuis*; E) Vista dorsal; F) Detalhe da região dorsal; G) Vista frontal; H) Detalhe da região frontal. RD: Região dorsal; RL: Região lateral; RF: Região frontal; Tr: Tricomas. Elaborado pelo autor.

**Figura 8** - Ultramorfologia da hipofaringe em operários e soldados de *Mastotermes darwiniensis*

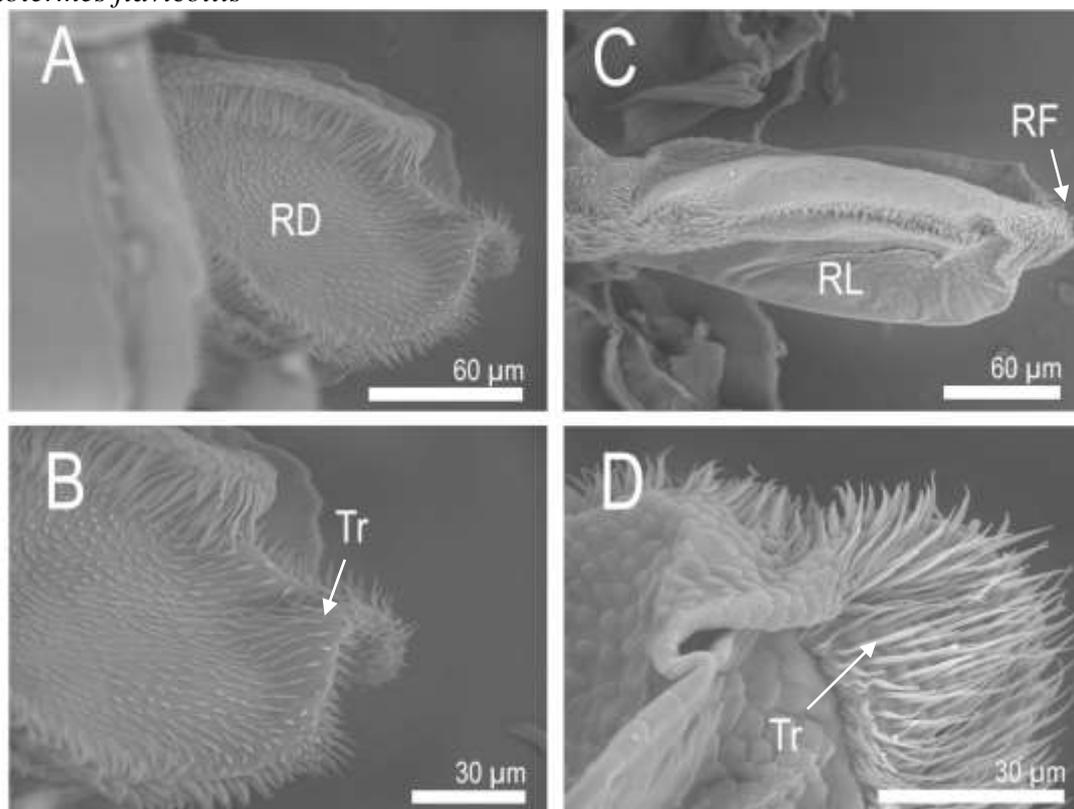


A e B: Hipofaringe em operários. A) Vista dorsal; B) Detalhe da região dorsal. C e D: Hipofaringe em soldados. C) Vista frontal; D) Detalhe da região frontal. RD: Região dorsal; RL: Região lateral; RF: Região frontal; Tr: Tricomas. Elaborado pelo autor.

**Figura 9** - Ultramorfolgia da hipofaringe em falsos operários e soldados de *Cryptotermes brevis*

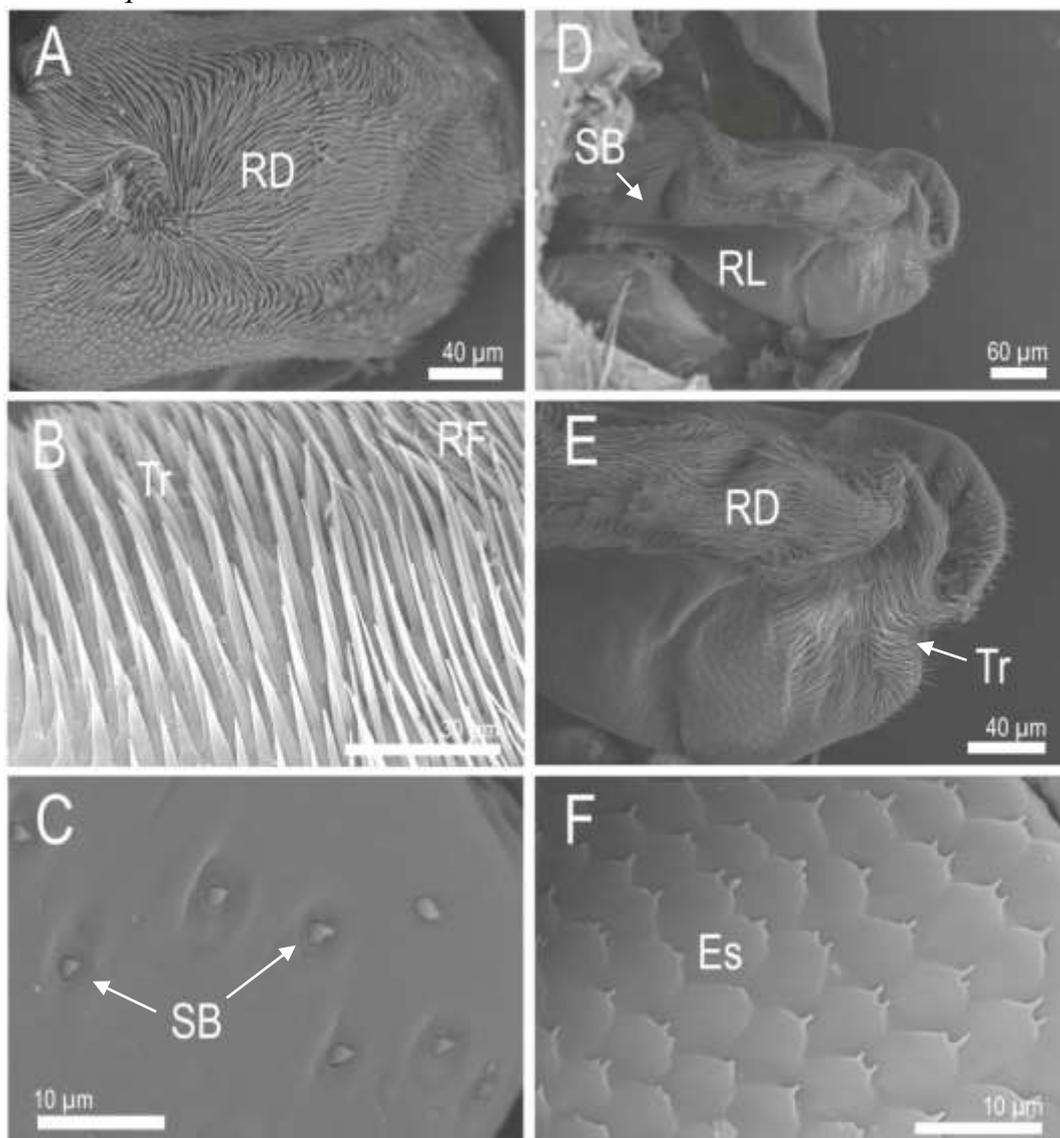


**Figura 10** - Ultramorfologia da hipofaringe em falsos operários e soldados de *Kalotermes flavicollis*



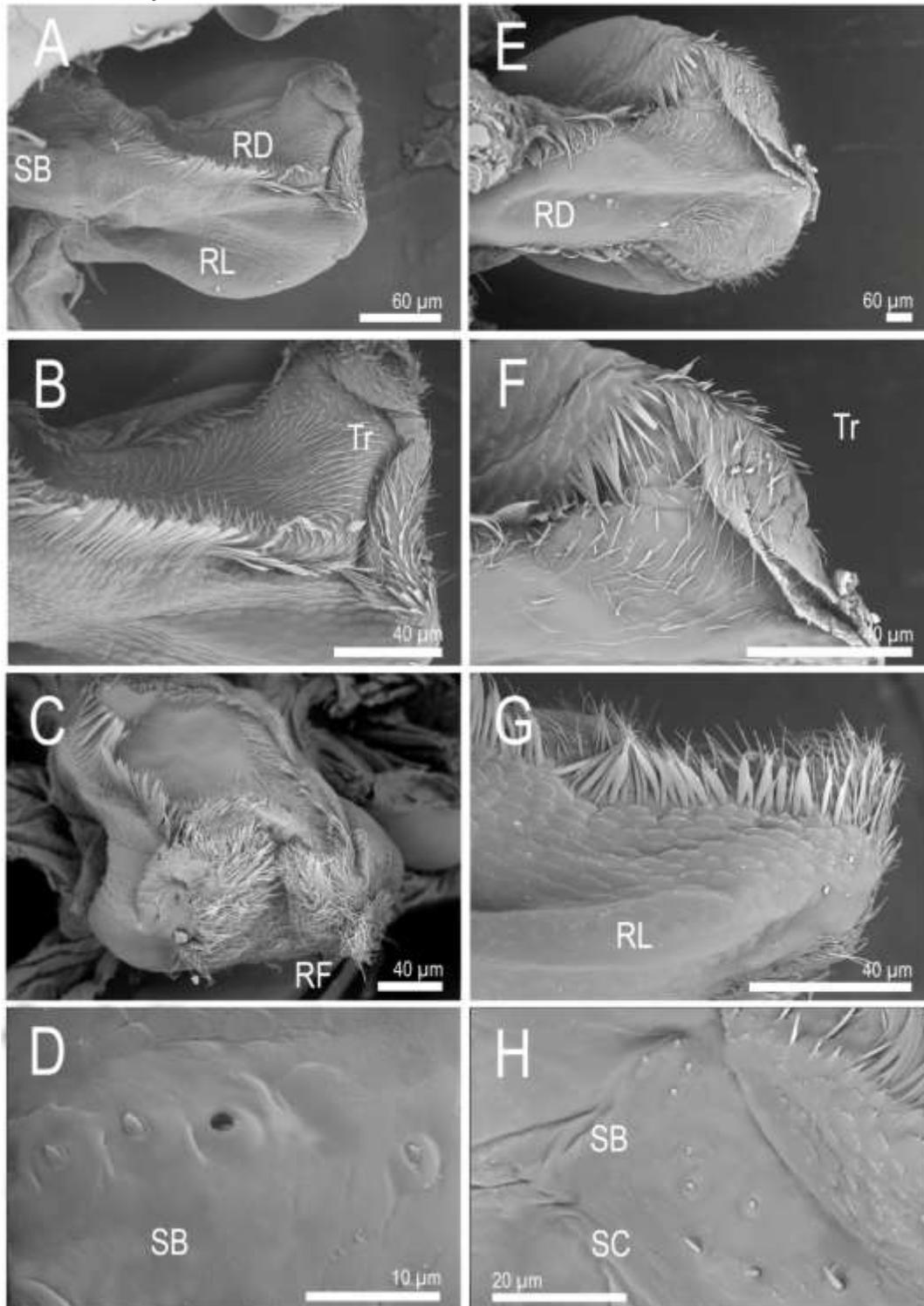
A e B: Hipofaringe em falsos operários. A) Vista dorsal; B) Detalhe da região dorsal. C e D: Hipofaringe em soldados. C) Vista lateral; D) Detalhe da região frontal. RD: Região dorsal; RL: Região lateral; RF: Região frontal; Tr: Tricomas. Elaborado pelo autor.

**Figura 11** - Ultramorfologia da hipofaringe em falsos operários e soldados de *Porotermes quadricollis*



A – C: Hipofaringe em falsos operários. A) Vista dorsal; B) Vista frontal; C) Detalhe das sensilas na região dorso-basal. D - F: Hipofaringe em soldados. D) Vista dorsal; E) Detalhe da região dorsal; F) Ornamentação em escamas. RD: Região dorsal; RL: Região lateral; RF: Região frontal; Es: Escamas; Tr: Tricomas; SB: Sensilas basicônicas. RD: Região dorsal; RL: Região lateral; RF: Região frontal; Es: Escamas; Tr: Tricomas; SB: Sensilas basicônicas. Elaborado pelo autor

**Figura 12** - Ultramorfologia da hipofaringe em falsos operários e soldados de *Serritermes serrifer*



A - C: Hipofaringe em falsos operários. A) Vista dorsal; B) Detalhe da região dorsal; C) Vista frontal. D - F: Hipofaringe em soldados. D) Vista dorsal; E) Detalhe da região dorsal; F) Vista frontal. RD: Região dorsal; RL: Região lateral; RF: Região frontal; Tr: Tricomas. Elaborado pelo autor.

## 4.2 Bioensaio de tomada de água

### 4.2.1 Análise comportamental

Em *Cornitermes cumulans*, o comportamento de tomada de água foi executado 19 vezes pelos operários nas cinco réplicas desenvolvidas. Esta atividade é caracterizada pela imobilidade do inseto, posicionando a cabeça em direção à areia umedecida e apresentando um movimento alternado das antenas em direção ao substrato umedecido (Fig. 13). O tempo de duração desta atividade comportamental variou de 29s a 7min entre os cupins selecionados na primeira observação (0h); 34s a 7min34s na segunda observação (1h) e 2min17s a 7min36s na última observação (2h) (Tab. 1). Além deste comportamento principal, os térmitas observados realizaram, ao menos uma vez, outras atividades, tais como trofalaxia estomodeal entre operários, trofalaxia estomodeal entre operários e soldados, self-grooming, allogrooming entre operários e allogrooming entre operários e soldados (Figs. 14 e 15).

A espécie *Coptotermes gestroi* não teve o mesmo comportamento observado para *C. cumulans*. A tomada de água foi executada somente quatro vezes pelos operários, com duração de 25s a 7min34s em diferentes operários (Tab. 2). Outros comportamentos, como trofalaxia estomodeal entre operários, trofalaxia estomodeal entre operários e soldados, allogrooming entre operários e allogrooming entre operários e soldados, foram executados pelos operários desta espécie.

**Tabela 1:** Número de operários de *C. cumulans* observados tomando água e duração deste comportamento.

Repetição	Tomada de água					
	0h após oferecimento de água		1h após oferecimento de água		2h após oferecimento de água	
	nº cupins tomando água	Duração do comportamento (min/seg)*	nº cupins tomando água	Duração do comportamento (min/seg)*	nº cupins tomando água	Duração do comportamento (min/seg)*
1	3	1' 29''	1	57''	0	-
2	1	4' 33''	1	1' 8''	3	7' 36''
3	1	1' 8''	2	34''	0	-
4	1	7'	2	4' 44''	1	2' 17''
5	1	34''	2	7' 34''	0	-

\* Operários escolhidos ao acaso

**Tabela 2:** Número de operários de *C. gestroi* observados tomando água e duração deste comportamento.

Repetição	Tomada de água					
	0h após oferecimento de água		1h após oferecimento de água		2h após oferecimento de água	
	nº cupins tomando água	Duração do comportamento (min/seg)*	nº cupins tomando água	Duração do comportamento (min/seg)*	nº cupins tomando água	Duração do comportamento (min/seg)*
1	0	-	0	-	0	-
2	0	-	0	-	0	-
3	0	-	1	25''	0	-
4	0	-	0	-	0	-
5	3	7'34''	0	-	0	-

\* Operários escolhidos ao acaso

#### 4.2.2 Rota do corante no tubo digestivo

O tubo digestivo dos cupins, assim como de outros insetos, é constituído pelos intestinos anterior, médio e posterior. O intestino anterior é formado pela faringe, esôfago, pelo papo e por uma moela muscular. Logo em seguida, existe uma estrutura

denominada válvula esofagiana, que penetra no intestino médio. Os túbulos de Malpighi estão inseridos no limite entre o intestino médio ou mesêntero e o intestino posterior. Por fim, no intestino posterior, é possível observar o primeiro segmento proctodeal (P1), a válvula entérica (P2), a pança (P3), o cólon (P4) e o reto (P5) (COSTA-LEONARDO, 2002). As figuras 16 e 17 ilustram o tubo digestivo e suas estruturas nas espécies *C. cumulans* e *C. gestroi*, respectivamente.

Os operários coletados de *C. cumulans* no intervalo de 0h não apresentaram nenhum corante no sistema digestivo, o que era esperado. Para os cupins coletados depois de 1h de experimento, o corante foi visualizado somente até o mesêntero. Na terceira coleta, com 2h de experimento, a maior parte dos operários possuía corante até o segmento P1, com alguns registros no mesêntero (Fig. 18). Por fim, a última coleta (3h) evidenciou o corante no segmento P1 e, em uma das análises, o corante atingiu o segmento P3 de um operário. Nos soldados, os indivíduos coletados no tempo de 0h também não apresentaram marcação no tubo digestivo. Apenas um soldado apresentou corante após 1h de experimento, estando este presente na moela. Após 2h e 3h, os soldados coletados apresentaram marcação no mesêntero, sendo este o ponto máximo onde foi possível observar o corante azul.

Em *C. gestroi*, o tubo digestivo não apareceu corado no tempo de 0h, o que já era esperado tanto para operários quanto para soldados. Após 1h, os operários apresentaram marcação no mesêntero, sendo que em dois indivíduos o corante azul foi observado nos segmentos P3 e P4, respectivamente. Na coleta de 2h, o mesêntero se destacou como região marcada, sendo que este corante atingiu o segmento P4 em um dos operários coletados. Por fim, após 3h de experimento, o segmento P4 apareceu marcado em dois operários, sendo que o mesêntero novamente foi a região com mais marcas de Azul Tripán 0,2% (Fig. 19). Em soldados, um indivíduo apresentou corante no segmento P3 após 1h de experimento, caracterizando uma exceção, já que nenhum outro soldado teve o tubo digestivo marcado com esta quantidade de tempo. Nenhum tubo digestivo apareceu corado após 2h de experimento e, após 3h, somente o mesêntero dos soldados foi corado (Fig. 20).

**Figura 13** - Operários de *C. cumulans* desempenhando o comportamento de tomada de água.



Elaborado pelo autor

**Figura 14** – Dois operários de *C. cumulans* executando trofalaxia estomodeal enquanto outro operário pratica allogrooming em um soldado.



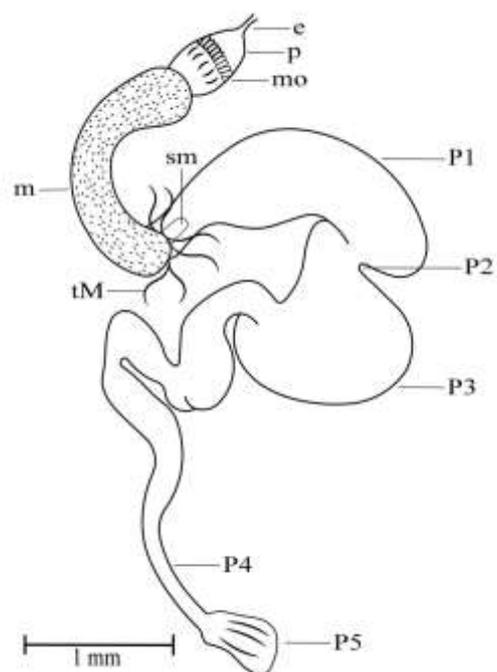
Elaborado pelo autor

**Figura 15** – Operário e soldado de *C. cumulans* executando trofalaxia estomodeal.



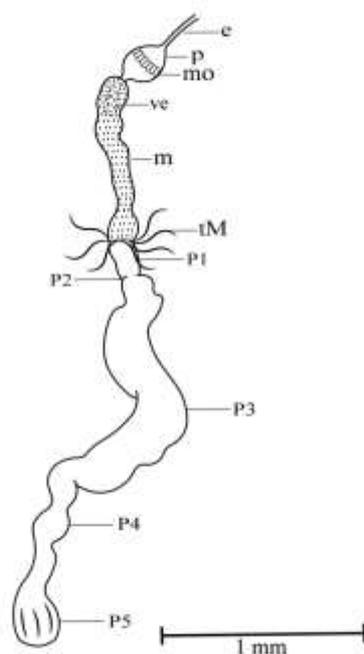
Elaborado pelo autor

**Figura 16** – Representação do tubo digestivo de *C. cumulans*



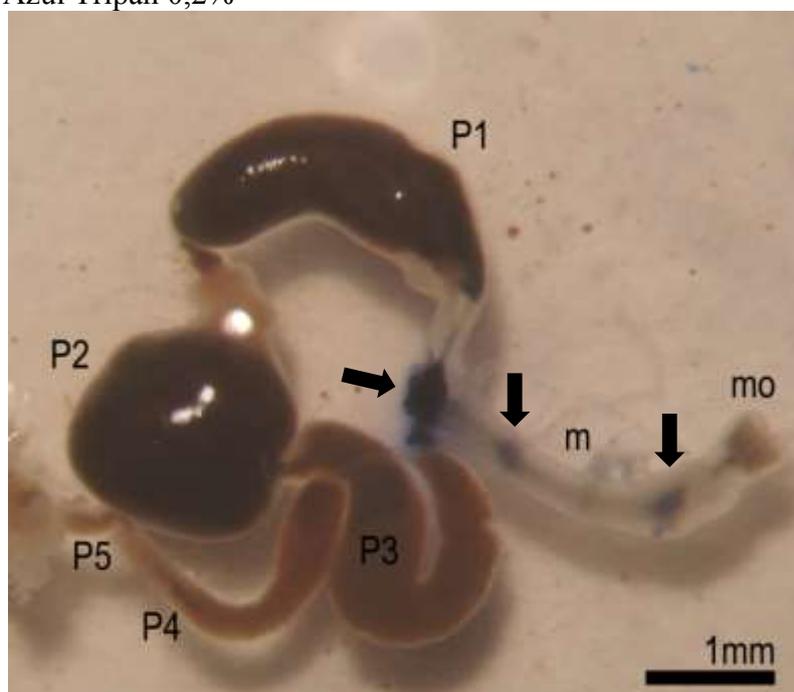
Regiões: e) esôfago; p) papo; mo) moela; ve) válvula esofágica; m) mesêntero; tM) túbulos de Malpighi; sm) segmento misto; P1) primeiro segmento proctodeal; P2) válvula entérica; P3) pança; P4) cólon e P5) reto. Elaborado pelo autor.

**Figura 17** – Representação do tubo digestivo de *C. gestroi*



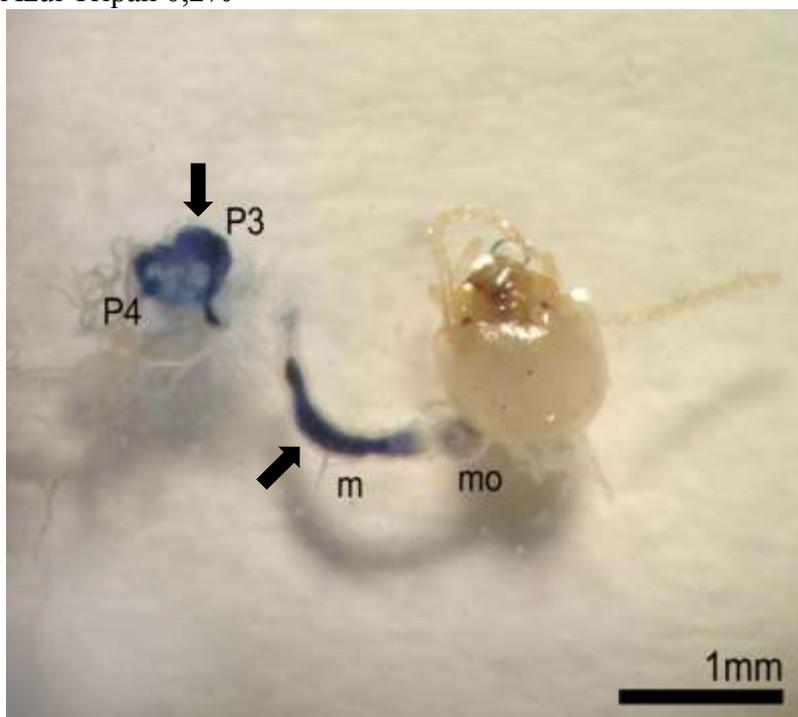
Regiões: e) esôfago; p) papo; mo) moela; ve) válvula esofágica; m) mesêntero; tM) túbulos de Malpighi; P1) primeiro segmento proctodeal; P2) válvula entérica; P3) pança; P4) cólon e P5) reto. Fonte: BARSOTTI (1996), p. 42.

**Figura 18** – Tubo digestivo de um operário de *C. cumulans* após 2h na placa com areia umedecida e Azul Tripan 0,2%



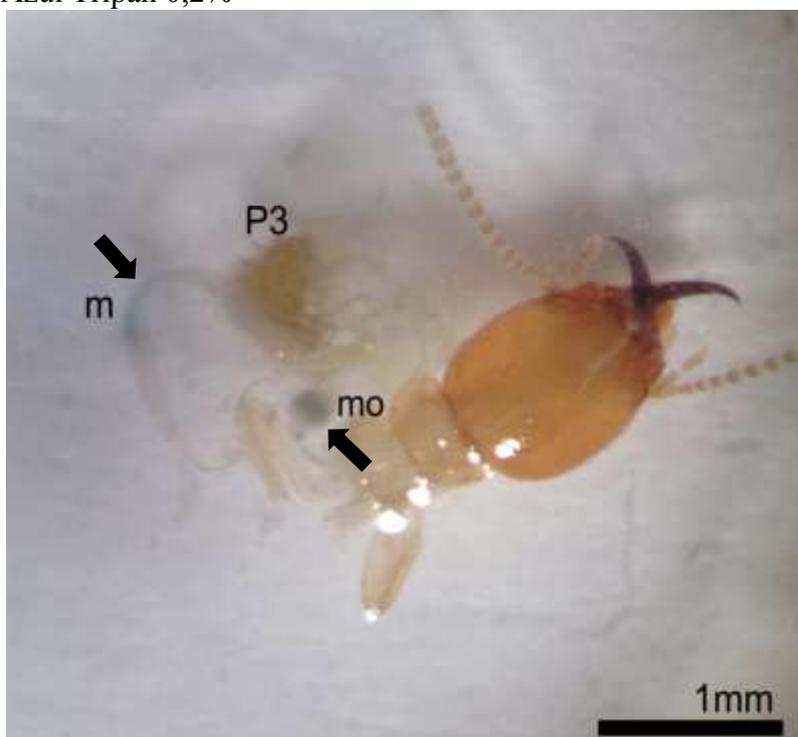
As setas indicam a marcação com corante ao longo do mesêntero (m). P1) primeiro segmento proctodeal; P2) válvula entérica; P3) pança; P4) cólon e P5) reto. Elaborado pelo autor.

**Figura 19** – Tubo digestivo de um operário de *C. gestroi* após 3h na placa com areia umedecida e Azul Tripán 0,2%



As setas indicam a marcação com corante ao longo do mesêntero (m) e da pança (P3). mo = moela; P4 = cólon. Elaborado pelo autor.

**Figura 20** – Tubo digestivo de um soldado de *C. gestroi* após 3h na placa com areia umedecida e Azul Tripán 0,2%



As setas indicam a marcação com corante na moela (mo) e no mesêntero (m). P3) pança. Elaborado pelo autor.

## 5. Discussão

A hipofaringe é uma importante peça bucal na dinâmica hídrica de cupins, já que possibilita a extração de água dissolvida no solo e também a que está na forma de gotas (RUDOLPH; GLOCKE; RATHENOW, 1990). Ainda, de acordo com estes autores, o arranjo de tricomas, principalmente na região frontal, é responsável por possíveis forças de capilaridade envolvidas na tomada de água por cupins, uma vez que esta região é a primeira que entra em contato com a fonte hídrica. Além das adaptações morfológicas desta peça bucal, a hidratação em cupins subterrâneos pode se dar por outros mecanismos. Em *Reticulitermes flavipes* (Rhinotermitidae), verificou-se que os reservatórios salivares são usados para transportar água para regiões mais secas, depositando-a sobre o alimento (GALLAGHER; JONES, 2010). De acordo com Shelton e Grace (2003), *Coptotermes gestroi*, apresenta uma menor permeabilidade de cutícula quando comparada àquela de *Coptotermes formosanus*, o que possibilita uma menor perda de água na primeira espécie.

Os resultados da morfologia da hipofaringe, encontrada nos cupins considerados “múltiplas peças”, confirmam o já obtido para outras espécies estudadas. As espécies, com diferentes hábitos de nidificação e alimentação, mas que possuem uma relação íntima com a água explorada em fontes externas ao ninho apresentaram semelhanças morfológicas e disposição dos tricomas nas regiões dorsais e frontais da hipofaringe. Na família Termitidae, a hipofaringe é muito semelhante entre as espécies analisadas. Mesmo em *N. aquilinus*, que possuem operários e soldados maiores e menores, não foram notadas diferenças morfológicas, sugerindo que ambos os operários estão aptos a captar água no ambiente, deslocando-se por túneis que ligam o ninho arborícola até o chão (COSARINSKY, 2005).

Nos cupins da família Rhinotermitidae, a morfologia da hipofaringe de *C. gestroi* e *H. tenuis* é muito semelhante, apesar de apresentarem algumas diferenças em relação à forma. Isto reforça o hábito de vida e comportamental destes insetos, que possuem ninhos subterrâneos e constroem uma rede de túneis acima ou abaixo da superfície, explorando diferentes recursos (ARAB; COSTA-LEONARDO, 2005). As imagens da hipofaringe de *M. darwiniensis* não ofereceram grande riqueza de detalhes devido à dificuldade de limpeza do material, contudo, foi possível observar as características mínimas presentes no mesmo, similares a de outras espécies MP

avaliadas, corroborando com o hábito subterrâneo da espécie, com ninho separado da área de forrageamento (GOODISMAN; CROZIER, 2002; KORB, 2008).

Para algumas espécies MP de interesse econômico, como *C. gestroi* e *H. tenuis*, o controle de umidade faz-se necessário para que possíveis medidas de combate a estas espécies sejam eficazes. Ainda que as estruturas atacadas não contenham umidade, a presença de solos contendo água, em torno destas estruturas, é suficiente para atrair estes cupins. (RUDOLPH; GLOCKE; RATHENOW, 1990).

Diferente dos resultados morfológicos obtidos para a hipofaringe das espécies MP, os cupins classificados como OP não apresentam semelhança na distribuição e quantidade de tricomas ao longo da referida estrutura. Devido ao fato de *P. quadricollis* ser um cupim de madeira úmida, era esperado que o mesmo apresentasse morfologia de hipofaringe diferenciada da encontrada em cupins de madeira seca. Mas, constataram-se também diferenças em espécies de cupins de madeira seca, caso de *K. flavicollis* e *C. brevis*, ambos pertencentes à família Kalotermitidae.

A morfologia presente em *C. brevis* difere daquela encontrada em *K. flavicollis* principalmente na região dorsal, onde a primeira espécie apresenta uma faixa contínua de tricomas longos e espessos, nos falsos operários, ao passo que na segunda espécie, os tricomas são curtos e não seguem a mesma faixa observada em *C. brevis*. Em soldados, a diferença é ainda maior, uma vez que *C. brevis* apresenta morfologia semelhante aos falsos operários, com longos e espessos tricomas. Já os soldados de *K. flavicollis*, apresentam a superfície dorsal da hipofaringe quase desprovida de tricomas, lembrando a hipofaringe de soldados de espécies MP. Rudolph et al., (1990), estudando a morfologia da hipofaringe sob microscopia de luz e varredura nos kalotermitídeos *Kaloterms flavicollis*, *Cryptotermes dudleyi* e *Neotermes jouteli*, concluíram que estes apresentam poucos tricomas na região frontal, mas nenhuma imagem foi publicada descrevendo estas características. Além disso, os autores não citam a casta ou castas analisadas e se limitam a analisar somente as regiões frontal e dorsal da hipofaringe.

O aspecto morfológico da hipofaringe em *P. quadricollis* é diferenciado daquele encontrado em falsos operários e soldados de cupins de madeira seca. Rudolph et al., (1990) analisaram *Zootermopsis* sp., um cupim de madeira úmida, sob microscopia de varredura, mas nenhuma imagem foi publicada, não sendo possível compará-la com aquelas obtidas para *P. quadricollis*. Simplesmente, os autores se limitam a reportar que a referida peça é provida de uma cobertura de tricomas nas regiões dorsal e ventral. Fica

evidente, que os tricomas na referida espécie são maiores e numerosos do que os presentes nas espécies de madeira seca estudadas.

Por fim, *S. serrifer* apresenta características semelhantes aos cupins MP, ainda que seja classificado dentro de OP. Os cupins desta espécie são inquilinos obrigatórios em ninhos (montículos) construídos pelos cupins do gênero *Cornitermes*, alimentando-se principalmente de matéria vegetal existente dentro do mesmo (BARBOSA, 2012; CONSTANTINO, 2014; COSTA-LEONARDO, 1994). Ainda que essa espécie tenha acesso à água presente nas estruturas do ninho onde habita, o confinamento dentro destas construções impossibilita seu forrageio fora do ninho, o que torna um cupim OP.

Se aceita que cupins de madeira seca não são capazes de adquirir água do ar atmosférico, ou de uma fonte livre ou até mesmo, água diluída no solo (RUDOLPH; GLOCKE; RATHENOW, 1990; KORB, 2008). Sendo assim, estas espécies desenvolveram diferentes estratégias para minimizar a falta de água dos ambientes onde vivem, muitas vezes uma peça de mobiliário em uma casa. A perda de água nestes cupins de madeira seca é sempre menor do que nos cupins subterrâneos e nos que vivem madeira úmida, principalmente devido à presença de um reto especializado, que reabsorve grandes quantidades de água e produz fezes extremamente secas. Além disso, estes Kalotermitidae possuem lipídeos cuticulares que reduzem a perda de água através do tegumento. Adicionalmente, o cupim de madeira seca *C. brevis* é intolerante a altos valores de umidade, reforçando os hábitos ecológicos da espécie (COLLINS; HAVERTY; THORNE, 1997; RUDOLPH; GLOCKE; RATHENOW, 1990; WOODROW et al., 2000; SHELTON; GRACE, 2003).

De acordo com o exposto, em espécies OP de interesse econômico, a umidade pode ser utilizada com um fator de controle para cupins de madeira úmida, mas para espécies de madeira seca, outros fatores precisam ser considerados além da umidade, visto que estas espécies vivem em ambientes muito secos e não toleram uma alta umidade no interior de seus ninhos (RUDOLPH; GLOCKE; RATHENOW, 1990). Visto que *C. brevis*, representa uma grande ameaça para as estruturas de madeira sinantrópicas, o seu combate e controle é essencial para poupar gastos na casa dos milhões em tratamento e recuperação de estruturas infestadas (GUERREIRO et al., 2014).

A hipofaringe de todos os cupins analisados, com exceção de *C. brevis* que não permitiu uma boa visualização da região, apresentou sensilas de três tipos na região

dorso-basal: basicônicas, campaniformias e caéticas. As imagens das sensilas não refletem o número destas estruturas presentes na hipofaringe, mas, no geral, as sensilas basicônicas estavam presentes em maior número em relação às caéticas e campaniformias. As sensilas basicônicas, que são quimiorreceptoras, permitem a percepção de substâncias químicas enquanto as sensilas caéticas, que são mecanorreceptoras permitem a percepção do ambiente interno, tais como partículas de alimento. Outros insetos, como baratas e gafanhotos, também apresentam um grande número de sensilas agrupadas nas diferentes peças bucais, principalmente nos palpos maxilares e labiais (CHAPMAN; SIMPSON; DOUGLAS, 2013). Ainda, de acordo com este autor, na base da hipofaringe do gafanhoto *Locusta* sp., constatou-se de 50 a 250 sensilas.

As espécies de cupins analisadas no bioensaio de tomada de água apresentaram diferenças evidentes em seu comportamento. Esta atividade foi bastante comum em operários de *C. cumulans*, com diversos operários realizando esta atividade concomitantemente. Este comportamento já foi visualizado por Rudolph et al (1990) para indivíduos das famílias Mastotermitidae e Rhinotermitidae, que permaneceram imóveis bebendo água quando esta lhes era oferecida. Por outro lado, o mesmo autor relata que este comportamento não é observado em cupins de madeira seca e madeira úmida, que ficam presos nas gotas de água. Adicionalmente, espécies de clima árido podem apresentar o mesmo problema de afogamento em gotas de água, conforme verificado por Grube e Rudolph (1995) no rinotermitídeo *Psammotermes allocerus*. Por outro lado, somente operários de *Macrotermes michaelseni* foram observados tomando água, o que não aconteceu com soldados e cupins imaturos (SIEBER; KOKWARO, 1982).

Os bioensaios com *C. gestroi* não seguiram os padrões observados em *C. cumulans*, uma vez que os cupins passavam quase todo o tempo das observações tunelando nas bordas das placas. Somente na última réplica foi possível identificar alguns comportamentos, como o de tomada de água e allogrooming e assim, contabilizar o tempo de permanência nestas ações. A dificuldade em identificar o comportamento de embebição nesta espécie pode estar associada ao fato de que este rinotermitídeo tolera muitas horas de estresse hídrico, chegando a perder aproximadamente 23% da massa corporal após 30h sem água e conseguindo recuperar seu peso após o oferecimento de papel filtro umedecido (JANEI; LIMA; COSTA-

LEONARDO, 2015). Além disso, sugere-se que soldados utilizam, além da trofalaxia estomodeal com operários, o seu tegumento para adquirir água em umidades relativas (JANEI et al., 2014). Assim, 6h sem água pode não ter sido tempo suficiente para causar um grande estresse hídrico nestes animais, contrário ao que aconteceu com *C. cumulans*. Outro ponto a ser considerado é que os térmitas de *C. gestroi* utilizados foram coletados de armadilhas, ou seja, eram forrageiros em busca de comida. Assim, após 16 horas sem alimento, os cupins estavam com o tubo digestivo praticamente vazio e escavaram galerias na areia a procura de recursos alimentares. Cupins forrageiros são ávidos pela exploração de novos territórios, construindo uma rede irregular e ramificada de túneis na procura do alimento (COSTA-LEONARDO, 2008).

Quando a tomada de água é observada em colônias inteiras, caso do experimento realizado por Gallagher e Jones (2010) com *Reticulitermes flavipes* (Rhinotermitidae), o comportamento observado pode estar sendo realizado por um cupim operário que não é forrageiro. Como os operários e soldados de *C. cumulans* foram extraídos de ninhos coletados inteiros e mantidos em laboratório, o repertório comportamental foi muito maior do que aquele observado em subcolônias de forrageiros de *C. gestroi*. Ainda sim, o tubo digestivo dos operários de *C. gestroi* estava corado com Azul Tripán 0,2%, indicando que os operários ingeriram água e esta foi passada via trofalaxia para os soldados, os quais também apresentaram corante ao longo do tubo.

## 6. Conclusões

- Nos cupins classificados como MP, a hipofaringe apresenta morfologia semelhante nas espécies estudadas, seguindo um padrão geral de localização e distribuição. A região frontal da hipofaringe de operários, sendo a primeira parte que entra em contato com a água, apresenta uma grande quantidade de tricomas finos e longos nas espécies analisadas, sugerindo que estas estruturas são utilizadas de fato na captação de água. Nos soldados, esta região da hipofaringe apresenta poucos tricomas, corroborando com outros dados que sugerem que esta casta não consegue se ingerir água sozinha, estando dependente da trofalaxia de operários ou hidratação via tegumento.

- Nos cupins OP, a hipofaringe mostrou morfologia variada nas diferentes espécies, mas com pouca presença de tricomas em relação aos cupins considerados MP, com exceção de *S. serrifer*. Devido a estas características, pode se concluir que as

diferenças na quantidade e morfologia dos tricomas nos cupins de madeira em relação aos MP, estejam relacionadas ao hábito destas espécies, as quais vivem confinadas em pedaços de madeira.

- Na região dorso-basal das hipofaringe, independente do cupim ser MP ou OP, podem existir sensilas basicônicas, campaniformias e caéticas, estando as primeiras em maior quantidade.

- Os bioensaios de tomada de água indicam que os operários ingerem água ativamente após certo período de estresse hídrico, que parece variar entre as espécies. Esta ingestão segue o caminho: cavidade bucal, faringe, esôfago, moela, mesêntero e intestino posterior. Por outro lado, soldados não foram observados ingerindo água, mas praticaram trofalaxia estomodeal com operários em diferentes momentos, recebendo água dos mesmos.

## 7. Referências

ABE, T. Evolution of life types in termites. In: CONNELL, J.H., HIDAKA, J. (Ed.) **Evolution and coadaptation in biotic communities**. 1st ed. Tokyo: University of Tokyo Press, 1987. p. 125–148.

\_\_\_\_\_. Evolution of worker caste in termites. In: VEERESH, G. K.; MALLIK, B.; VIRAKTAMATH, C. A. (Ed.) **Social insects and the environments**. New Delhi: Oxford & IBH, 1990. p. 29-30.

ARAB, A.; COSTA-LEONARDO, A. M. Effect of biotic and abiotic factors on the tunneling behavior of *Coptotermes gestroi* and *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Behav. Processes**, v. 70, p. 32–40, 2005.

ARTIGAS, J.; VILLAN, L. Wood resistance to *Porotermes quadricollis* (Rambur), the wet wood termite (Isoptera, Termopsidae). **Gayana**, v. 73, n. 1, p. 1–11, 2009.

BARBOSA, J. R. C. **Sistema de castas em *Serritermes serrifer* (Isoptera: Serritermitidae)**. Dissertação de Mestrado. 2012. Universidade de Brasília, Brasília, 2012.

BARSOTTI, R. C. **Influência do teor de umidade da madeira na alimentação e morfologia do tubo digestivo dos cupins *Heterotermes tenuis* e *Coptotermes havilandii* (Isoptera: Rhinotermitidae)**. Dissertação de Mestrado. 1996. Universidade Estadual Paulista – Câmpus de Rio Claro, Rio Claro, 1996.

BOURGUIGNON, T. et al. Developmental pathways of *Glossotermes oculatus* (Isoptera, Serritermitidae): at the cross-roads of worker caste evolution in termites. **Evolut. develop.**, v. 11, n. 6, p. 659–668, 2009.

CAMERON, S. L. et al. A mitochondrial genome phylogeny of termites (Blattodea: Termitoidea): Robust support for interfamilial relationships and molecular synapomorphies define major clades. **Mol. phylogenet. evol.**, v. 65, n. 1, 2012.  
Disponível em: <  
[http://eprints.qut.edu.au/53211/1/53211\\_Authors\\_Final\\_Version\\_Cameron.pdf](http://eprints.qut.edu.au/53211/1/53211_Authors_Final_Version_Cameron.pdf)>.  
Acesso em: 13 jun. 2016.

CHAPMAN, R. F.; SIMPSON, S. J.; DOUGLAS, A. E. (Ed.) **The Insects: Structure and Function**. 5th ed. New York: Cambridge University Press, 2013.

COLLINS, M. S.; HAVERTY, M. I.; THORNE, B. L. The termites (Isoptera: Kalotermitidae, Rhinotermitidae, Termitidae) of the british Virgin Islands: Distribution, moisture relations and cuticular hydrocarbons. **Sociobiology**, v. 30, n. 1, p. 63-76, 1997.  
Disponível em: < [http://www.fs.fed.us/psw/publications/mhaverty/MIH\\_95.PDF](http://www.fs.fed.us/psw/publications/mhaverty/MIH_95.PDF)>.  
Acesso em: 13 may 2016.

CONSTANTINO, R. Revision of the neotropical termite genus *Syntermes* Holmgren. **The University of Kansas Science Bulletin**, v. 55, n. 13, p. 455–518, 1995.

\_\_\_\_\_. Termites (Isoptera) in South America. In: CAPINERA, J. L. (Ed.). **Encyclopedia of entomology**. 3th ed. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2008.

\_\_\_\_\_. **Cupins do Cerrado**. 1. ed. Rio de Janeiro: Technical Books, 2014.

\_\_\_\_\_. **Termite Catalog**. Disponível em:  
<[http://www.termitologia.unb.br/index.php?option=com\\_content&view=article&id=10&Itemid=10](http://www.termitologia.unb.br/index.php?option=com_content&view=article&id=10&Itemid=10)>. Acesso em: 10 jun. 2016.

COSARINSKY, M. Comparative micromorphology of arboreal and terrestrial carton nests of the neotropical termite *Nasutitermes aquilinus* (Isoptera: Termitidae). **Sociobiology**, v. 45, n. 3, p. 1–15, 2005.

COSTA-LEONARDO, A. M. The leg exocrine system in *Serritermes serrifer* (Hagen, 1858), phylogenetic implications (Isoptera: Serritermitidae). **Insectes soc.**, v. 41, n. 1, p. 111–114, 1994.

\_\_\_\_\_. (Ed.) **Cupins-praga: Morfologia, biologia e controle**. 1. ed. Rio Claro: Divisa editora, 2002.

\_\_\_\_\_. Dinâmica do forrageamento em cupins subterrâneos. In: VILELA, E. F. et al. (Ed.). **Insetos sociais: Da biologia à aplicação**. 1 ed. Viçosa: Editora UFV, 2008. p. 347–358.

ENGEL, M. S.; GRIMALDI, D. A.; KRISHNA, K. Termites (Isoptera): Their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance. **Am. mus. novit**, v. 3650, p. 27, 2009. Disponível em: <  
<http://www.digitallibrary.amnh.org/bitstream/handle/2246/5969/N3650.pdf?sequence=3&isAllowed=y>>. Acesso em: 15 nov. 2015.

FERREIRA, M. et al. Consumo de madeiras e produção de partículas fecais pelas espécies de térmitas açorianas da família Kalotermitidae: *Kaloterмес flavicollis* e *Cryptotermes brevis*. In: WORKSHOP: MEDIDAS PARA A GESTÃO E COMBATE DE TÉRMITAS NOS AÇORES. 2007, Açores. **Resumo**. Açores: [s.n.], 2007.p. 47–61. Disponível em: < <http://repositorio.uac.pt/handle/10400.3/1918>> . Acesso em: 15 fev. 2016.

GALLAGHER, N. T.; JONES, S. C. Moisture augmentation of food items by *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Sociobiology**, v. 55, n. 3, p. 735–748, 2010.

GALLO, D. et al. (Ed.) **Entomologia agrícola**. Vol. 10. Piracicaba: FEALQ, 2002. 920 p.

GARCIA, J. F.; MACEDO, L. P. M.; BOTELHO, P. S. M. Inimigo a pé. **Cultiv. Gd. Cult.**, v. 5, p. 18-26, 2004.

GAUTAM, B.; HENDERSON, G. Water Transport by *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Environ. entomol.**, v. 43, n. 5, p. 1399-1405, 2014.

GOODISMAN, M.; CROZIER, R. Population and colony genetic structure of the primitive termite *Mastotermes darwiniensis*. **Evolution**, v. 56, n. 1, p. 70–83, 2002. Disponível em: < <http://www.goodismanlab.biology.gatech.edu/pdf/Goodisman%20PDFs/2002/Goodisman%20and%20Crozier.Masto%20PopGen.Evolution.2002.pdf>>. Acesso em: 29 mar. 2016.

GRUBE, S.; RUDOLPH, D. Termites in arid environments: the water balance of *Psammotermes allocerus* Silvestri. **Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.**, v. 10, p. 665–668, 1995.

GUERREIRO, O. et al. Potential distribution and cost estimation of the damage caused by *Cryptotermes brevis* (Isoptera: Kalotermitidae) in the Azores. **J. econ. entomol.**, v. 107, n. 4, p. 1554–1562, ago. 2014.

HIGASHI, M.; ABE, T. Global diversification of termites driven by the evolution of symbiosis and sociality. In: ABE, T.; LEVIN, S. A.; HIGASHI, M. (Ed.). **Biodiversity: An ecological perspective**. 1st ed. New York: Springer-Verlag, 1997. p. 83–112.

INWARD, D.; BECCALONI, G. Death of an order : A comprehensive molecular phylogenetic study confirms that termites are eusocial cockroaches. **Biol. lett.**, v. 3, n. 3, p. 331-335, 2007. Disponível em: < <http://sostermitas.angra.uac.pt/fotos/biblioteca/1232116945.pdf>>. Acesso em: 8 apr. 2016.

JANEI, V. et al. Os soldados de *Coptotermes gestroi* (Isoptera, Rhinotermitidae) bebem água sozinhos? In: WORKSHOP SOBRE INSETOS SOCIAIS, 2, 2014, Ribeirão Preto. **Resumo**. Ribeirão Preto [s.n.], 2014, [s.p.]. Disponível em :<  
<http://iussisecbras.yolasite.com/resources/Resumos%20IUSSEI%202014.pdf>> . Acesso em: 18 ago. 2016.

\_\_\_\_\_; LIMA, J. T.; COSTA-LEONARDO, A. M. Rehydration after water stress in forager workers of *Coptotermes gestroi* (Wasmann) (Blattaria: Rhinotermitidae). **Neotrop. entomol.**, v. 44, n. 3, p. 301-307, 2015.

KORB, J. The Ecology of Social Evolution in Termites. In: KORB, J. & HEINZE, J. (Ed.) **Ecology of Social Evolution**. Heidelberg: Springer. 1st ed. 151-174, 2008.

KRISHNA, K. et al. Treatise on the Isoptera of the World. **Bull. Am. Mus. Nat. Hist.**, v. 377, n. 4, 2013.

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

LYS, J.A.; LEUTHOLD, R. Forces affecting water imbibition in *Macrotermes* workers (Termitidae, Isoptera). **Insectes soc.**, v. 41, n. 1, p. 79-84, 1994.

NALEPA, C.; LENZ, M. The ootheca of *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera: Mastotermitidae): homology with cockroach oothecae. **Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. sci.**, v. 267, n. 1454, p. 1809-1813, 2000.

NOIROT, Charles. Formation of castes in the higher termites. In: KRISHNA, K.; WEESNER, F. M. **Biology of termites**. New York: Academic Press, 1969. p. 311-350.

\_\_\_\_\_; DARLINGTON, J. P. E. C. Termite Nests: Architecture, Regulation and Defence. In: ABE, T.; BIGNELL, D.; HIGASHI, M. (Eds.). **Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2000. p. 121-139.

PEARCE, M. J. (Ed.) **Termites: biology and pest management**. 1st ed. Madison: Cab International, 1997.

RUDOLPH, D.; GLOCKE, B.; RATHENOW, S. On the role of different humidity parameters for the survival, distribution and ecology of various termite species. **Sociobiology**, v. 17, p. 129-140, 1990.

SHELTON, T.; GRACE, J. Cuticular permeability of two species of *Coptotermes* Wasmann (Isoptera: Rhinotermitidae). **Comp. Biochem. Physiol.**, v. 134, 2003. p. 205-211.

SIEBER, R.; KOKWARO, E. D. Water intake by the termite *Macrotermes michaelseni*. **Entomol. Exp. Appl.**, v. 31, n. 2-3, p. 147-153, 1982.

SPONSLER, R.; APPEL, A. Aspects of the water relations of the Formosan and eastern subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). **Environ. Entomol.**, 1990.

SUÁREZ, M. E.; THORNE, B. L. Rate, amount, and distribution pattern of alimentary fluid transfer via trophallaxis in three species of termites (Isoptera: Rhinotermitidae, Termopsidae). **Ann. Entomol. Soc. Am.**, v. 93, n. 1, p. 145-155, 2000.

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

TORALES, G. J. et al. Primera lista faunística de los isópteros de la Argentina. **Rev. Soc. Entomol. Argent.**, v. 56, n. 1-4, p. 43-51, 1997.

VELONÀ, et al. Mitochondrial and nuclear markers highlight the biodiversity of *Kaloterme flavicollis* (Fabricius, 1793)(Insecta, Isoptera, Kalotermitidae) in the Mediterranean area. **Bulletin of Entomological Research**, v. 101, n.3, 2011. p. 353-364.

WATANABE, D. et al. Social interactions affecting caste development through physiological actions in termites. **Frontiers in Physiology**, v. 5, p. 1–12, 2014.

WOODROW, R. J. et al. Modification of Cuticular Hydrocarbons of *Cryptotermes brevis* (Isoptera: Kalotermitidae) in Response to Temperature and Relative Humidity. **Environ. Entomol.**, v. 29, n. 6, p. 1100–1107, 2000.