UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

MUSEU DE ZOOLOGIA

Tarik Godoy Dangl Plaza

Caracterização das guildas de cupins em uma área de Floresta Amazônica, Rondônia, Brasil

São Paulo

2019

Tarik Godoy Dangl Plaza

Caracterização das guildas de cupins em uma área de Floresta Amazônica, Rondônia, Brasil

Tese apresentada ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Doutor em Ciências

Área de Concentração: Sistemática, Taxonomia e Biodiversidade

Orientadora: Profa. Dra. Eliana M. Cancello

Coorientador: Dr. Rogério R. Silva

São Paulo

2019

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial desse trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de pesquisa e estudo, desde que citada a fonte.

Catalogação na Publicação

Serviço de Biblioteca e Documentação

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Plaza, Tarik Godoy Dangl

Caracterização das guildas de cupins em uma área de Floresta Amazônica, Rondônia, Brasil = Characterization of termite guilds in an area of Amazon Rainforest, Rondônia, Brazil / Tarik Godoy Dangl Plaza; orientadora Profa. Dra. Eliana Marques Cancello; coorientador Dr. Rogério R. Silva. — São Paulo, 2019.

163 p.

Tese (Doutorado) - Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, 2019.

Versão corrigida.

1.Cupins. 2.Guildas ecológicas. 3. Floresta Amazônica – Rondônia - Brasil. I. Cancello, Eliana Marques, orient. II. Silva, Rogério R., coorient. III. Título.

CDU 595.731(811.1)

Ficha elaborada por Viviane Neves dos Santos - Bibliotecária CRB 8-8428/O

Nome: Tarik Godoy Dangl Plaza

Título: Caracterização das guildas de cupins em uma área de Floresta Amazônica, Rondônia, Brasil

Tese apresentada ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo pai obtenção do título de Doutor em Ciências

Aprovado em:

Banca examinadora

Profa. Dra. Eliana Marques Cancello – presidente da banca

Instituição: Museu de Zoologia da USP

Prof. Dr. Ives Haifig

Instituição: Universidade Federal do ABC

Prof. Dr. Alexandre Vasconcellos

Instituição: Universidade Federal da Paraíba

Prof. Dr. Danilo Elias de Oliveira

Instituição: Universidade Federal do Sul e Sudeste do Pará

Prof. Dr. Thiago Santos

Instituição: Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri

“Não haverá maior sábio do que aquele que souber quando algo terminou e quando algo vai começar. Talvez porque mais difícil do que iniciar um processo do nada, seja dá-lo como concluído”

Nilton Bonder

Agradecimentos

À minha querida orientadora Eliana M. Cancello pela disposição, dedicação, preocupação e aconselhamentos antes e durante toda esta jornada.

Ao meu coorientador Rogerio R. Silva que me auxiliou em todo arcabouço ecológico e de análises estatísticas desde a produção do projeto até a finalização da tese.

Aos colegas do laboratório de ortopteroides do Museu de Zoologia da USP, por todo o apoio, conversas, discussões e informações que fizeram desta tese possível.

Ao professor Tiago F. Carrijo por fornecer os espécimes e dados de colega que foram utilizados nesse estudo.

À Joice P. Constantini que me ajudou bastante com as informações ecológicas e morfológicas dos Apicotermitinae.

À minha família que me auxiliou em todos os momentos de aflição durante o período de desenvolvimento da tese com muito carinho e dedicação.

À minha esposa que com todo amor e compreensão sempre me apoiou e ficou ao meu lado em todos os momentos.

RESUMO

Plaza, T.G.D. 2019. Caracterização das guildas de cupins em uma área de floresta amazônica, Rondônia, Brasil

Palavras-Chave: cupins, Guildas ecológicas, Floresta Amazônica, Isoptera, Morfologia

A aplicação do conceito de guildas é considerada especialmente útil em estudos ecológicos porque guildas agrupam organismos que têm significante sobreposição nos requerimentos do nicho e compartilham recursos. Classificações de guildas para Isoptera são inexistentes, com exceção de grupos funcionais ou grupos tróficos, dificultando análises detalhadas sobre estruturação de comunidades de cupins. Neste projeto, foram analisadas amostras de cupins coletadas durante uma extensiva replicação temporal (quatro anos) em uma região de Floresta Amazônica, Porto Velho, Rondônia, totalizando 152 espécies. Para elaborar a classificação em guildas, foram identificados caracteres comportamentais através de literatura e observações de campo. Adicionalmente, um estudo morfológico detalhado foi realizado utilizando 30 indivíduos pertencentes a cinco colônias independentes de cada espécie para cada uma das castas (operários e soldados), incluindo também um estudo morfométrico e um estudo de morfologia de válvulas entéricas. Todas informações foram compiladas em matrizes e um protocolo de análise foi proposto para classificação das guildas. Devido a lacuna de informações, foram eliminadas das análises espécies com dados ausentes nas matrizes de dados, deixando a matriz final com 99 espécies. Para determinar a contribuição das variáveis, foi utilizado a análise FAMD (Análise Fatorial de Dados Mistos), selecionando variáveis importantes para análise de guildas. As matrizes foram separadas em grupos (soldados ou operários) e uma ordenação foi usada para determinar a posição das espécies no espaço multivariado, utilizando blocos de variáveis via MFA (Análise Multifatorial). Para descrever as guildas, foi empregado uma análise HCPC (Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais) usando os cinco primeiros eixos derivados da MFA. Como resultado, foram identificados seis grupos para soldados e sete grupos para operários, representando 10 guildas ecológicas a partir da consolidação das duas classificações (operários e soldados). O tipo de alimentação, o local da colônia, a forma de forrageamento, a morfologia da mandíbula de soldados e os espinhos presentes nas válvulas entéricas foram as variáveis que mais contribuíram para delimitação dos agrupamentos. Foi encontrado um sinal filogenético forte na classificação. A composição das 99 espécies em 10 guildas ecológicas e a descrição das

guildas representa uma nova proposta em ecologia de cupins, criando grupos que poderão ser testados para comparações entre ambientes. Além disso, a elaboração de guildas neste estudo é um primeiro passo para uma melhor compreensão dos cupins no habitat que vivem e na relação ecológica entre as diferentes regiões neotropicais.

Abstract

Plaza, T.G.D. 2019. Characterization of termite guilds in an area of Amazon Rainforest, Rondônia, Brazil

Key-Words: Termites, Ecologic guilds, Amazon Rainforest, Isoptera, Morphology.

Application of the concept of guilds is considered especially useful in ecological studies because guilds group together organisms that have significant overlap in niche requirements and share resources. Guild ratings for Isoptera are non-existent except for functional groups or trophic groups, making detailed analysis of termite community structuring difficult. In this project, termites collected during an extensive temporal replication (four years) were analyzed in a region of the Amazon Rainforest, Porto Velho, Rondônia, totaling 152 species. To develop guild classification, behavioral characters were identified through literature and field observations. Additionally, a detailed morphological study was performed using 30 individuals belonging to five independent colonies of each species for each of the castes (workers and soldiers), including also a morphometric study and an enteric valve morphology study. All information was compiled into matrices and an analysis protocol was proposed for guild classification. Due to the information gap, species with missing data in the data matrices were eliminated from the analyzes, leaving the final matrix with 99 species. To determine the contribution of the variables, FAMD (Factor Analysis of Mixed Data) analysis was used, selecting important variables for guild analysis. The matrices were separated into groups (soldiers or workers) and an ordering was used to determine the position of species in the multivariate space using variable blocks via MFA (Multi Factor Analysis). To describe the guilds, a Hierarchical Grouping on Principal Components (HCPC) analysis was employed using the first five axes derived from the MFA. As a result, six groups for soldiers and seven groups for workers were identified, representing 10 ecological guilds from the consolidation of the two classifications (workers and soldiers). The type of feeding, the colony site, the foraging form, the jaw morphology of the soldiers and the thorns present in the enteric valves were the variables that most contributed to the delimitation of the clusters. A strong phylogenetic signal was found in the classification. The composition of the 99 species in 10 ecological guilds and the description of guilds represents a new proposal in termite ecology, creating groups that can be tested for comparisons between environments. In addition, guild design in this study is a first step towards a better understanding of

termites in the living habitat and the ecological relationship between different neotropical regions.

Sumário

1. Introdução 23
1.1. Biodiversidade 23
1.2. Níveis Tróficos 27
1.3. Nicho ecológico 29
1.4. Grupos funcionais 32
1.5. Guildas ecológicas 33
1.7. Os Cupins 39
2. OBJETIVO 44
2.1. Objetivo primário 44
2.2. Objetivos secundários 44
3. Material e Métodos 44
3.1. Coleta de dados 44
3.1.1. Amostragem de cupins 45
3.1.2. Resultados da amostragem em campo 45
3.2. Base de Dados 49
3.2.1. Matriz ecológica 50
3.2.2. Matriz morfológica: soldados 54
3.2.3. Matriz morfológica de operários 62
3.3.1. Análise das variáveis usadas para descrever características das espécies 74
3.3.2. Classificação das espécies em grupos ecológicos 75
4. Resultados 78
4.1. Matriz ecológica 78
4.1.1. Forma de forrageamento 79
4.1.2. Local da colônia 80
4.1.3. Tipos de ninhos 81
4.1.4. Tipo de alimentação 81
4.1.5. Tipo de defesa dos soldados 81
4.1.6. Tipo de defesa dos operários 81
4.2. Matriz de soldados 83
4.3. Operários 83
4.4. Análise de guildas 85
4.4.1. Agrupamentos para soldados 86

4.4.2. Agrupamentos para operários 87
4.4.3. Descrição das guildas ecológicas 89
5. Discussão 94
7. Referências bibliográficas 104
Anexos 123

Lista de Tabelas

Tabela 1. Espécies utilizadas na presente tese, encontradas durante o monitoramento da área de influência da UHE Jirau. 46

Tabela 2. Médias de ângulo do Naso e de volume aproximado do Naso da família Nasutitermitidae. .....**Erro! Indicador não definido.**

Tabela 3. Tabela resumida das características das dez guildas ecológicas de cupins propostas neste estudo. PFF – Principal forma de forrageamento, MS – Mandíbula soldado, PTE – Principal tipo de espinho da Válvula Entérica. 93

Lista de Figuras

Figura 1. Localização da Válvula Entérica (Fonte: Scheffrahn, 2013). enteric valve seating = Assentamento da Válvula Entérica. 68

Figura 2. Gráfico da proporção de espécies encontradas por subfamília no presente estudo. ... 79

Figura 3. Porcentagem das observações coletadas no presente estudo com relação ao forrageamento, colônia e ninho de espécies de cupins. 80

Figura 4. Porcentagem das observações coletadas no presente estudo com relação a alimentação, tipos de defesa de soldados/operários, forrageamento com outras espécies e tipo de defesa de operários. 82

Figura 5. Representação gráfica da explicação dos eixos (dimensões) das matrizes de operários e soldados, através da Análise de Componentes Principais (PCA). 86

Figura 6. Árvore de similaridade entre soldados. Os grupos foram identificados através de um Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (HCPC). Imagem ampliada no **Anexo: Figura 19**, siglas apresentadas em **Anexo: Tabela 6**. 86

Figura 7. Árvore de similaridade entre operários. Os grupos foram identificados através de um Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (HCPC). Ver imagem ampliada no **Anexo: Figura 18**, siglas apresentadas em **Anexo: Tabela 6**. 88

Figura 8. Relação entre os agrupamentos de Soldados e Operários elaborada com HCPC usando eixos derivados de uma Análise Fatorial Múltipla. (*) Grupo dos Apicotermitinae, que não possuem soldados. Siglas apresentadas em **Anexo: Tabela 6**. 90

Índice de Anexos

Figuras

Figura 1. Desenho amostral de cupins utilizado no programa de monitoramento de fauna da UHE Jirau 124

Figura 2. Módulos de coleta nas áreas de influência da UHE Jirau, Rio Madeira .. 125

Figura 3. Formas de mandíbulas encontradas no projeto 126

Figura 4. Tamanho relativo da Mandíbula 127

Figura 5. Microesculturas na cápsula cefálica de um *Nasutitermes wheeleri* 128

Figura 6. Esquema de Roonwall (1969, modificado) adotado para a tomada de medidas dos soldados 129

Figura 7. Esquematização realizada por Roonwall (1969) determinando como realizar as medidas morfométricas para soldados 130

Figura 8. Esquematização realizada por Roonwall (1969) determinando como realizar as medidas morfométricas 131

Figura 9. Caracteres da maxila de um *Cornitermes ovatus* 132

Figura 10. Detalhe de tubo digestivo com a presença da lingueta mesentérica na espécie *Neocapritermes opacus* 133

Figura 11. Detalhe de tubo digestivo com a presença do prolongamento nodular .. 134

Figura 12. Demonstração das diferentes formas de P1 encontradas no estudo 135

Figura 13. Descrição das zonas da Válvula Entérica determinadas neste estudo ... 136

Figura 14. Imagem de microscopia eletrônica de maxila de um Isoptera 137

Figura 15. Diferentes tipos de espinhos encontrados no projeto 138

Figura 16. Diferentes tipos de pregas encontrados na fauna de Isoptera estudada .. 139

Figura 17. Medidas adotadas no estudo morfométrico dos soldados e operários 140

Figura 18. Ampliação da composição de grupos para operários realizada por um Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (HCPC) 142

Figura 19. Ampliação da composição de grupos para soldados realizada por meio de um Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (HCPC) 143

Tabelas

Tabela 1. Caracteres observados na matriz ecológica 144

Tabela 2. Caracteres observados na matriz de soldados 145

Tabela 3. Caracteres observados na matriz de operários 146

Tabela 4. Blocos de variáveis definidos durante análise de dados para determinação das guildas 148

Tabela 5. Informações ecológicas das espécies encontradas no estudo, obtidas através de consultas à literatura 150

Tabela 6. Lista de espécies pertencentes a cada guilda ecológica desenvolvido no projeto atual 156

1. Introdução

1.1. Biodiversidade

A biodiversidade, ou diversidade biológica, é um conceito clássico em ecologia que pode ser resumido como a soma de todas as variações bióticas do nível genético à escala de ecossistemas (Purvis & Hector 2000).

De forma detalhada, a Segunda Convenção sobre Diversidade Biológica da ONU, de 1992, propõe biodiversidade como um conceito mais abrangente, o que incluiria a variabilidade de organismos vivos de todas as origens, além da variação intra e interespecífica, diversidade de ecossistemas terrestres e aquáticos, além dos complexos ecológicos dos quais fazem parte (Brasil, Ministério do Meio Ambiente – MMA 2000). O termo, neste aspecto, abrange uma medida da variedade, número ou multiplicidade de táxons em uma área restrita ou em uma região, usualmente contemplando a variação gênica, fenotípica, a unicidade taxonômica e o endemismo (Tilman 2001). Desse modo, a biodiversidade consiste em um conceito multidimensional que não pode ser reduzido a um único índice, pois o mesmo seria incapaz de representar a variedade das formas de vida no ambiente (Barbault 1995, Purvis & Hector 2000)

A percepção de que existem diferentes organismos interagindo entre si e com o ambiente não é nova. Esta observação permeia a sociedade desde os primórdios das civilizações (Mayr 1998). O termo "diversidade biológica" em ecologia foi inicialmente utilizado em 1968, no livro *A Different Kind of Country*, de Raymond F. Dasmann, porém apenas na década de 80 que o "jargão" começou a ser usado com frequência na comunidade científica, em especial por meio de Thomas Lovejoy, que o utilizou no prefácio de uma coletânea chamada *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*, organizada por Michael E. Soul é e Bruce A. Wilcox em 1980 (Dasmann 1968, Soulé & Wilcox 1980).

A alcunha de biodiversidade para diversidade biológica só foi idealizada em 1985 pelo professor Walter G. Rosen, do National Research Council / National Academy of Sciences nos Estados Unidos (NRC/NAS), enquanto planejava um Fórum sobre diversidade biológica, intitulado *National Forum on BioDiversity* (Wilson 1997, Sarkar 2002, Noss 2006). Este fórum foi sequencialmente publicado no primeiro número da revista *Conservation Biology*, como um veículo de divulgação cientifica sobre questões relacionadas a conservação da biodiversidade (Lewis 2007).

Essa terminologia foi publicada pela primeira vez em 1988, no livro organizado por Edward O. Wilson que trazia os resultados do *National Forum on BioDiversity*. A coletânea, com o título de *Biodiversity* foi composta de artigos de autoria de 60 (sessenta) das maiores autoridades no assunto, presentes no fórum, entre as quais se encontram o próprio Wilson, Paul R. Ehrlich, Norman Myers, David Ehrenfeld, Robert E. Jenkins, Thomas E. Lovejoy, Lester R. Brown, Michael Soulé e James Lovelock.

Apesar disto, a noção de biodiversidade permanecia vaga e a categorização da biodiversidade na natureza não é tarefa fácil. Wilson, em 1992, no livro *The diversity of life*, indicou a espécie como a unidade fundamental da biodiversidade:

> *[...] o conceito de espécie é crucial para o estudo da biodiversidade. É o Graal da biologia sistemática. Não ter uma tal unidade natural seria lançar uma grande parte da biologia em queda livre, passando do ecossistema direto para o organismo. Seria aceitar a ideia de variação amorfa e limites arbitrários para entidades intuitivamente óbvias como os olmos americanos (espécie:* Ulmus americana*), as borboletas brancas (*Pietris rapae*) e os seres humanos (*Homo sapiens*). Sem as espécies naturais, os ecossistemas só poderiam ser analisados nos termos mais amplos, usando-se descrições grosseiras e mutáveis dos organismos que os constituem. Os biólogos encontrariam dificuldades em comparar os resultados de um estudo com os de outros. Como poderíamos avaliar, por exemplo, as milhares de monografias sobre a* Drosophila*, que formam boa parte do alicerce da genética moderna, se ninguém pudesse distinguir um indivíduo* Drosophila *de outro?* (Wilson 1992, p. 48, tradução nossa).

Ainda nos anos de 1960 até o início de 1970, os pesquisadores George E. Hutchinson e Robert H. MacArthur começaram a pesquisar as interações bióticas, em especial a competição interespecífica entre diferentes espécies, criando um impulso significativo para estudos de estruturação de comunidades. Na década de 1980, além da competição, variação espacial (dados abióticos e geográficos) e temporal (sazonais e etc.) tornaram-se temas importantes em análises sobre comunidades (Barbault 1995).

No final da década de 80, as pesquisas passaram a procurar uma melhor compreensão sobre interações entre as espécies considerando a relação entre distribuição e variações ambientais, entendendo que a diversidade biológica representa o saldo dos processos biogeoquímicos, da história evolutiva e da parcela extrínseca de mudanças nos fatores abióticos (Brown & Heske 1990, Naeem & Wright 2003). Então, no começo dos anos 1990 os estudos de relação entre a biodiversidade e o funcionamento de ecossistemas com o emprego de análises combinatórias destinadas à manipulação da diversidade taxonômica para a representação de conjuntos funcionais ganharam destaque (Naeem & Wright 2003). Ao fim da mesma década, os ecólogos têm cada vez mais utilizado estudos de estrutura e funcionamento de ecossistemas com a ênfase no uso de classificações não filogenéticas dos organismos (Gitay & Noble 1997).

Em Lévêque (1999), a biodiversidade refere-se em especial a três níveis interligados de hierarquia biológica: a) a diversidade das espécies, na qual a identificação das espécies e seu inventário constituem a maneira mais simples de descrever a diversidade biológica de uma área geográfica; b) a diversidade genética, que é o conjunto da informação genética contida dentro de todos os seres vivos, correspondendo a variabilidade dos genes e dos genótipos entre espécies e no seio de cada espécie e c) a diversidade ecológica, na qual os ecossistemas estão constituídos pelos complexos de espécies (ou biocenose) e seu ambiente físico, podendo distinguir numerosos tipos de ecossistemas naturais, como as florestas tropicais, os recifes de coral, os manguezais, as savanas, as tundras, etc. Ainda em seu livro, ele destaca:

> *"A biodiversidade não é um simples catálogo de genes, espécies e ambientes. Ela deve ser percebida como um conjunto dinâmico e interativo entre os diferentes níveis de hierarquia biológica. Segundo as teorias atuais de evolução, é graças à existência de uma diversidade genética no seio das espécies que estas últimas podem se adaptar às mudanças do meio ambiente que sempre marcaram a história da Terra. Reciprocamente, a diversidade genética de uma espécie evolui em função do tempo, em reposta a estas mudanças do meio ambiente, bem como em razão das mutações. O mesmo ocorre com as comunidades vegetais e animais, que constituem os ecossistemas e que respondem por meio de mudanças qualitativas e quantitativas às*

flutuações do meio no qual elas vivem. Esta dinâmica de sistemas biológicos e das condições ecológicas, às quais eles são confrontados, explica que as espécies evoluem e se diversifiquem e que os ecossistemas hospedem floras e faunas mais ou menos ricas, em virtude de sua história. Sob este aspecto, a diversidade biológica é uma versão moderna das ciências da evolução, que realiza a síntese entre as aquisições recentes da biologia molecular e da ecologia..." (Lévequê, 1999, 18-19).

Nesse sentido, os pensamentos tradicionais disponíveis para quantificar a diversidade biológica podem ser agrupados em dois grupos importantes: 1) quantificações por números de espécies e 2) índices de diversidade de espécies (incorporando diversidade e abundância relativa). No primeiro grupo encaixam-se três medidas de diversidade, propostas por Whittaker (1970): (*i*) Diversidade alfa representa o número de espécies encontrado em um habitat ou unidade amostral dentro de uma região e é uma medida de riqueza local de espécies; (*ii*) Diversidade beta representa uma medida de heterogeneidade de comunidades em determinado território e quantifica diferenças na composição de espécies entre comunidades ecológicas (Anderson et al. 2011). A diversidade beta é o resultado de dois processos distintos, como a substituição de espécies e ganho ou perda de espécies (Baselga 2010); (*iii*) Diversidade gama representa o número total de espécies de uma região (conjunto regional de espécies), em geral abrange grandes extensões de ecossistemas.

Essas medidas não são capazes de elucidar os processos presentes nas comunidades que podem levar a diversidade (Shimatani 2001). Atualmente, existem medidas de diversidade que levam em conta informações importantes – mas usualmente ignoradas – sobre as espécies. As mais notáveis são as medidas que incorporam as relações de parentesco entre as espécies e as que levam em conta características funcionais dos organismos presentes na comunidade (McGill et al. 2015).

Comunidades ecológicas são assembleias de espécies concorrentes que interagem potencialmente umas com as outras. Elas resultam não só de processos ecológicos, como competição entre espécies (Hutchinson 1959, Leibold 1998) e os filtros ambientais (Weiher & Keddy 1995, Chase 2003), mas também de processos evolutivos passados e contínuos (Tofts & Silvertown 2000, Ackerly 2003).

1.2. Níveis Tróficos

Com as publicações de Thomas Malthus, a comunidade científica começou a se preocupar com a capacidade da Terra suportar a vida e sua expansão. No início do século XIX, o biólogo Raymond Pearl (1920), o matemático Alfred James Lotka (1925) e físico/matemático Vito Volterra (1926) desenvolveram as bases matemáticas para o estudo das populações, o que levou a experimentos sobre interação predador-presa, as relações competitivas entre espécies e o controle populacional.

No início do século XX, botânicos da Europa começavam a estudar a composição, a estrutura e a distribuição das comunidades vegetais, enquanto do outro lado do mundo, nos Estados Unidos, os estudos estavam focados em descobrir o desenvolvimento dessas comunidades, ou sua sucessão. Tal trabalho ampliou a visão de interações planta-animais, nas quais ambas eram importantes, junto com todo componente biótico.

Em 1920, o biólogo alemão August Thienemann, introduziu o conceito de níveis tróficos, pelos quais a energia dos alimentos é transferida por uma série de organismos das plantas verdes (produtoras) aos vários níveis de animais (consumidores).

Em 1927, o ecologista inglês Charles Sutherland Elton, avançou nessa abordagem com o conceito de nichos ecológicos e pirâmides de números. Aproveitando os trabalhos de Elton, dois biólogos americanos, Edward Asahel Birge e Chancey Juday (década de 1930), começaram a medir a reserva energética de lagos, desenvolvendo a ideia da produção primária, proporção na qual a energia é gerada, ou fixada, pela fotossíntese.

Um novo conceito ganhou força no início do século XX, a esquiometria, que significa "*A aplicação das leis de conservação da matéria e das proporções definidas para o entendimento das taxas e produtos das reações químicas de um grupo de reagentes*", segundo Elser & Hamilton (2007). Em seus trabalhos, Lotka começou a analisar à luz desse conceito as razões estequiométricas dos elementos químicos essenciais entre os organismos e o meio abiótico (Loladze & Kuang 2000). Outros autores começaram a utilizar estes novos conceitos, como Alfred Redfield que se dedicou a relação entre a disponibilidade dos elementos químicos dos oceanos e a composição elementar do plâncton marinho (Redfield 1934). Em 1986, o americano William A. Reiners iniciou a discussão entre a abordagem energética e de fluxo de matéria e propõe o uso da estequiometria dos seres vivos e das suas estruturas mecânicas como uma maneira de interligar matéria e energia nos ecossistemas. Fato é

que a abundância dos elementos químicos nos organismos, em especial C, N e P, fornece uma perspectiva do ecossistema e os estoques e fluxos de matéria e energia no ambiente (Sterner & Elser 2002). Sendo assim, é possível estabelecer uma rede de comunicação entre os níveis de organização porque se torna viável calcular a composição elementar e estimar os fluxos dos elementos químicos numa enorme variedade de entidades biológicas, desde organelas e células, até ecossistemas e toda a biosfera (Elser *et al*. 2000, Sterner & Elser 2002).

Em 1942, o americano Raymond Laurel Linderman desenvolveu o conceito trófico-dinâmico de Ecologia, detalhando o fluxo da energia em um ecossistema. Estes estudos foram aprofundados pelos americanos Eugene e Howard Odum e pelo australiano John Derrick Ovington que passaram a utilizar dados quantitativos em seus trabalhos. Sequencialmente os estudos de fluxo de energia e ciclo de nutrientes, junto com a esquiometria, foram estimulados por novas técnicas como radioisótopos, microcalorimetria, computação e matemática aplicada, permitindo que a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas fossem estudados.

Estudos de interação trófica vêm sendo desenvolvidos nesse sentido, em especial a organização de teias tróficas (Dunne 2005, Montoya *et al*. 2006, Giacomini 2007). Uma teia trófica é a representação das relações alimentares entre predadores e presas numa comunidade ecológica (Pimm 1982, Cohen 1978). As interações tróficas são componentes essenciais para o entendimento da dinâmica das populações, e consequentemente dos padrões emergentes de coexistência e diversidade nos ecossistemas (Tokeshi 1999, Chesson 2000, Giacomini 2007). Porém os padrões de interação nas comunidades são muito mais complexos e diversificados do que se supunha na década de 70 e 80 (Brown *et al*. 2001, Woodward & Hildrew 2002), e, como consequência, passou a ser necessário um grande número de atributos para entender estruturação de comunidades (Cattin *et al*. 2004, Williams & Martinez 2008, Vermaat *et al*. 2009).

1.3. Nicho ecológico

A primeira aparição do conceito de nicho ecológico veio em 1917, com Joseph Grinnell (1924), *"... a menor unidade de distribuição, dentro da qual, cada espécie é mantida devido às suas limitações instintivas e estrutural"*. Cada espécie possui seu perfil fisiológico, morfológico e comportamental, tornando-os adequados para ocupar um ou outro território. Esta abordagem enfatiza os fatores ambientais, ignorando os efeitos potenciais de outras espécies sobre o nicho, pois para esse autor o nicho é uma característica do ambiente, não das espécies. Dessa forma, o nicho Grinnelliano pode ser definido por variáveis fundamentalmente não interativas (cenopoéticas) (James *et al.* 1984, Austin 2002) e pelas condições ambientais em ampla escala, relevantes ao entendimento de propriedades ecológicas e geográficas em grande escala (Jackson & Overpeck 2000, Peterson 2003).

Sequencialmente uma das definições mais utilizadas foi dada por Charles Sutherland Elton (1927) que conceituou nicho ecológico como o que o animal faz no ecossistema, sem referência à localização dos indivíduos. O conceito de Elton é uma abordagem principalmente trófica, caracterizando os nichos de acordo com predadores/presas, onde os recursos são os próprios organismos vivos para os níveis tróficos superiores. Por essa razão, o nicho é o lugar que ocupa no meio biótico, sua relação com recursos alimentares e seus predadores/competidores.

A distinção das ideias de Grinnell e Elton se dá geralmente entre seus conceitos de nichos, que se atribui um caráter principalmente abiótico ao primeiro e biótico ao segundo, por isso a definição de Grinnell foi semelhante ao “habitat” e de Elton como o “nicho funcional”. Colwell (1992) agrupa essas duas definições sob o que ele chama de nicho ambiental.

Em 1944, George Evelyn Hutchinson definiu o conceito de nicho como a soma de todas as variáveis ambientais que atuam sobre um organismo, nesse sentido, o nicho passa a ser um hipervolume da região do espaço n-dimensional de todos os fatores que atuam sobre uma espécie. Ainda postula que, pelo princípio da exclusão competitiva, duas espécies similares que coexistem necessariamente ocupam diferentes nichos.Hutchinson altera a noção de que nicho é um atributo do meio ambiente, considerando-o como uma característica da espécie e delimitado pela combinação de fatores que permitem com que persistam no ambiente. Seu conceito não elucida

questões como: (1) algumas regiões do nicho devem ser melhores que outras em termos de probabilidades de sobrevivência da espécie; (2) nem todas as variáveis que afetam um organismo pode ser representada de forma linear; (3) não considera uma dimensão temporal, isto é, seu modelo refere-se a um único instante no tempo (Pulliam 2000).

Em meados da década de 60, os pesquisadores Robert MacArthur, Richard Levins, Eric Pianka, entre outros, começaram a desenvolver uma nova definição sobre nicho, criando o que é conhecido como teoria do nicho moderno. A ideia foi mudar o foco do nicho, uma vez que não havia sido considerado uma diversidade de condições ambientais que permitisse que uma espécie sobrevivesse, como a distribuição do uso de recursos pela espécie.

Neste sentido foram desenvolvidos modelos teóricos para investigar quantas espécies (e quão similares) podem coexistir em uma dada comunidade, sob a premissa que competição por recursos é o mecanismo que determina a ecologia das populações. Esta representação permite avaliar algumas propriedades de nicho como a sua amplitude ou sobreposição. Esta ideia foi bastante criticada, pois carecia de uma hipótese nula adequada, de rigor estatístico. Além disso, muitos teóricos afirmavam que a competição não era necessariamente o principal processo direcionador em ecologia.

Sendo assim, a definição de nicho ecológico considera a relação das espécies com o meio, porém como esta configuração é estruturada difere de autor para autor; abaixo apresento alguns exemplos:

"*A posição ou status de um organismo dentro de sua comunidade e ecossistema resultante de suas adaptações estruturais, respostas fisiológicas e comportamento específico (por herança e/ou aprendizado).*" (Odum, 1959)

"*Nicho ecológico é a soma total do uso dos recursos bióticos e abióticos por um organismo em seu ecossistema*." (Campbell, 1996)

"*Relação do indivíduo ou da população com todos os aspectos de seu ambiente – e dessa forma o papel ecológico das espécies dentro da comunidade*." (Ricklefs, 2003)

Em 2001, Hubbell propôs a "Teoria Neutra da Biodiversidade e Biogeografia" em que as diferenças de nichos são irrelevantes. Seu argumento foi que, o princípio da exclusão competitiva frequentemente leva muito tempo, então outros processos como

dispersão e deriva ecológica aleatória se tornam dominantes, juntamente com certas características da população (nascimento, mortalidade e reprodução).

Em 2003, Chase e Leibold propuseram uma reformulação do conceito de nicho ecológico, sugerindo que o nicho é a descrição conjunta das condições ambientais que permitem à espécie satisfazer seus requerimentos mínimos, de forma que a taxa de natalidade de uma população local, seja igual ou maior que a taxa de mortalidade em conjunto com os impactos dos indivíduos dessa espécie nas condições ambientais.

Em 2004, Eugene Odum propõe:

> *[...] O nicho ecológico é um termo com maior âmbito que inclui, não apenas o espaço físico ocupado por um organismo, mas também o seu papel funcional na comunidade (como, por exemplo, a sua posição trófica) e a sua posição nos gradientes ambientais de temperatura, humidade, pH, solo e outras condições de existência [...] Consequentemente, o nicho ecológico de um organismo depende não apenas do sítio onde ele vive, mas também daquilo que faz (como transforma energia, se comporta, responde ao seu ambiente físico e biótico e o modifica), e da forma como é limitado por outras espécies. Por analogia, pode dizer-se que [...] o nicho é a sua "profissão" <>, biologicamente falando* (Odum 2004, p.375).

O conceito moderno de nicho ecológico é tido como as relações ecológicas, disponibilidade de recursos e condições para um indivíduo ou uma espécie. Entretanto, o nicho não é rígido, há uma tolerância nos nichos, ou seja, um indivíduo consegue viver em um espectro de temperatura, pH ou de disponibilidade de algum recurso, esses parâmetros são ditos como dimensões de um nicho, sendo assim, um nicho pode ter n-dimensões (Begon *et al*. 2009).

1.4. Grupos funcionais

Embora a definição de cada espécie estabeleça um resultado único de evolução e de interação entre o genoma e o meio ambiente, há muito tempo se reconhece que parece haver um grau de redundância entre espécies em termos de sua contribuição para os processos do ecossistema, ou seja, algumas espécies exercem funções similares.

A ideia de formalizar grupos que estruturem o ambiente surgiu durante repetidas vezes na história dos conceitos ecológicos (Barbault 1995). A classificação de plantas com base na funcionalidade e fisiologia das espécies foram encontradas desde Theophratus, cerca de 300 a.C. (Barbault 1995, Gitay & Noble 1997). Nas descrições de estudo de polinizadores, Kölreuter em 1761 e Sprengel em 1793, sugeriram que podiam ser reunidos em grupos os organismos com comportamento similar que exerciam semelhantes interações sobre as flores. Isso representou um importante passo em estudos de síndromes de polinização, sendo que em 1862, Darwin e outros estudiosos elaboraram a perspectiva de que combinações de características florais poderiam refletir o tipo de polinizador associado (Fenster *et al*. 2004).

Em 1934, Raunkiaer indicou que agrupamentos de formas de vida de plantas eram úteis em análises sobre a influência do clima na composição e dinâmica vegetais. Essa prática levava em consideração a fundamentação morfológica encontrada nos espécimes, porém, como aspectos importantes da vegetação não são expressos apenas pelas referências morfológicas, tornou-se necessário o reconhecimento de características adicionais relacionadas ao habitat e à ecologia vegetal (Barbault 1995). Tais perspectivas originaram inconsistência na terminologia e o surgimento de muitos termos que têm sido utilizados para se expressar o mesmo princípio, a exemplos de formas de crescimento, formas de vida e estratégias (Semenova & Van der Maarel 2000). A construção moderna do conceito iniciou-se com sugestões levantadas nos anos 1960, dentre os ecólogos que, seguindo Hutchinson e MacArthur, adotaram o consenso sobre a organização das comunidades em assembleias de espécies definidas por sua base funcional (Barbault 1995, Gitay & Noble 1997).

O ecólogo Kenneth W. Cummins (1974) observou a *"...necessidade de identificar grupos funcionais de organismos, pelo menos parcialmente independentes das determinações taxonômicas tradicionais, a fim de abordar um importante ecossistema orientado a processos ecológicos*", definindo o termo "grupo funcional".

Outros biólogos criaram definições semelhantes, concentrando-se nos "papéis ou processos similares" de grupos de indivíduos associados (Korner 1993, Hobbs *et al*. 1995).

Por exemplo, Gilbert (1980) propôs um esquema para mostrar como a maior parte da diversidade neotropical é organizada por mosaicos químicos e mutualismo, utilizando elementos chave da organização da teia alimentar, ou seja, grupos de espécies que realizam funções importantes como a polinização (beija-flores, morcegos, mariposas e abelhas), dispersão de sementes (aves e morcegos), e defesa vegetal (formigas) que pertecem a diferentes grupos funcionais determinando o papel do animal no ambiente.

1.5. Guildas ecológicas

A primeira aparição do termo “guilda ecológica” deu-se em 1903, pelo alemão Andreas Franz Whilheim Schimper, traduzindo a palavra *Genossenschaften*, do alemão para a versão inglesa como “guilda ecológica”, sendo esta referida à distribuição de plantas com a mesma forma de vida (Root 1967). Para geógrafos e botânicos, o termo guilda já era utilizado (Schimper 1903, Clements 1905).

Em 1904, Grinnell utilizou o termo guilda para definir como conceito de subdivisão do habitat em que um organismo vive, incluindo todos os componentes necessários para sobrevivência das espécies.

A partir daí diversos autores começaram a utilizar essa terminologia para diferentes sentidos, como grupo de espécies invasoras, grupos funcionais, espécies ocupantes de um mesmo ambiente e etc. (Wilson 1999).

Apenas em 1927, Charles Sutherland Elton sugeriu que as comunidades de animais estariam estruturadas em grupos com similaridades em relação à habilidade de sobrevivência ou forma de obtenção de alimento, cunhando o termo “guilda ecológica”. Esta ideia foi ganhando maior estruturação na década de 50, quando a ênfase dos estudos ecológicos foi competição interespecífica como processo de estruturação de comunidades.

Ainda seguindo as ideias de Elton, George Evelyn Hutchison (1957) considerou guilda como um agrupamento de espécies que compartilham o máximo de sobreposição das características do nicho multidimensional, entendendo que as espécies poderiam atuar de forma similar no ecossistema, sendo ecologicamente similares em suas funções.

Em 1967, Richard Bruce Root criou a definição de “guildas ecológicas” de forma a ser utilizada até os dias atuais, como:

> *"Uma guilda é definida como um grupo de espécies que explora de forma similar uma classe de recursos ambientais. Esse termo agrupa espécies que apresentam sobreposições significativas em seus requerimentos de nicho, sem considerar sua posição taxonômica. (...) assim como para o gênero na taxonomia, os limites que circunscrevem a filiação de qualquer guilda necessariamente são algo arbitrários. Para ser considerado um membro da guilda de coletores em folhagens de bosques de carvalho, a maior fração da dieta de uma ave deve consistir de artrópodes coletados na zona de folhagem dos carvalhos. Como resultado, aves que apenas ocasionalmente usam a zona de folhagem são excluídas, apesar de exercerem alguma influência no suprimento de recursos alimentares da guilda."*

Em resumo, o termo guilda ecológica refere-se a grupos de espécies que provêm sua subsistência pelos mesmos tipos de recursos e que utilizam as mesmas estratégias na ocupação de seus nichos (Terborgh & Robinson 1986), idealizando que as relações ecológicas entre as espécies da guilda são moldadas pela competição por recursos limitados.

Os ecólogos Hutchinson e MacArthur (1959) e MacArthur e Levins (1967) descrevaram guildas como sendo consideradas entidades coevoluídas e "arenas de intensa competição interespecífica".

Porém a definição de Root não foi a única apresentada. Considerando a potencial limitação taxonômica imposta pelo termo “de forma similar”, James MacMahon e seus colaboradores em 1981 propuseram a remoção desse termo da definição de guildas

(MacMahon *et al.* 1981). Dessa forma o conceito de guilda passou a ter sentido apenas em relação ao indivíduo no ambiente, englobando grupos maiores e mais diversos de espécies, que podem usar o recurso de diferentes formas e com diferentes finalidades.

Schoener (1982) em sua revisão sobre estudos de competição observou que a sobreposição de nicho entre as espécies varia de acordo com a abundância de recursos, quando existe mais recurso disponível temos menos coocorrência e mais sobreposição no uso de recursos do que quando o recurso é mais raro.

Em 1983, Ralph C. MacNally propôs a inclusão de critérios taxonômicos. O critério taxonômico poderia aliviar julgamentos *a priori* de como as espécies se relacionam, geralmente assumidos em um contexto competitivo. A limitação taxonômica, mas não necessariamente como um critério, de fato esteve presente na maioria dos estudos de guildas, tanto por praticidade e ausência de informações, quanto pela validade geral da premissa sobre maior semelhança de nicho entre espécies filogeneticamente mais próximas.

Em 1996, John E. Fauth e colaboradores propuseram subdividir o conceito de guilda entre seus componentes global e local, mantendo o termo guilda com sua definição mais abrangente, como o conjunto de todas as espécies que exploram o mesmo tipo de recurso de forma similar, sem a necessidade de coocorrência, e adicionando o termo "guilda local" para um subconjunto de espécies da guilda que coocorrem em uma mesma comunidade.

Em 1999, John Bastow Wilson sugere a subdivisão de guilda ecológica em "guilda alfa" (uso de recursos dentro de uma comunidade) e "guilda beta" (distribuição de acordo com condições ambientais). Ambas as categorias são subdividas em quatro classes que dependem dos critérios comumente utilizados para agrupamentos, desse modo, é possível incorporar os diferentes sentidos para o termo guilda, grupos funcionais e outras taxocenoses.

Teoricamente, a guilda é independente da relação filogenética entre espécies, mas os membros de uma guilda são muitas vezes espécies intimamente relacionadas; provavelmente, compartilham traços e adaptações da história de vida semelhantes a recursos e habitats (Blondel 2003).

O importante para o conceito de guilda é a noção de um recurso que pode ser explorado "de forma semelhante", facilmente observado em animais, porém, não é

óbvio para plantas, e difícil de categorizar e quantificar (Simberloff & Dayan 1991, De Kroon & Olff 1995).

Como observado por MacMahon *et al.* (1981), *"... não importa se um organismo remove uma folha de árvore para material de nidificação, para comida, ou como um substrato para o crescimento de fungos que por sua vez são usados como recurso alimentar; a folha foi utilizada e os usuários dessa, pertencem à mesma guilda*".

A segregação ao longo de gradientes de recursos de guildas foi baseada principalmente em diferenças nas características morfológicas intimamente associadas às técnicas de alimentação e muitas vezes associados aos deslocamentos de caracteres em sua filogenia (Blondel 2003). Uma mesma espécie pode pertencer a diferentes guildas durante sua vida como resultado de mudanças ontogenéticas no uso do recurso (MacNally 1983, Simberloff & Dayan 1991, Gerking 1994).

As guildas fornecem uma maneira de separar comunidades taxonomicamente complexas em unidades ecológicas gerenciáveis. Elas também fornecem uma perspectiva diferente sobre a composição da comunidade do que métricas com base na riqueza de espécies ou identidade taxonômica, devido ao seu foco nas estratégias de vida. Além disso, o uso de guildas permite estudos comparativos entre diferentes comunidades, mesmo quando não há sobreposição direta na composição de espécies (Hawkins & MacMahon 1989, Terborgh & Robinson 1986, Wilson 1999).

A aplicação do conceito de guildas é considerada especialmente útil em estudos ecológicos porque guildas agrupam organismos que têm significante sobreposição nos requerimentos do nicho e compartilham recursos (Jaksic 1981, Pianka 1980).

A utilização de modelos de classificação em guildas ecológicas em animais, especialmente insetos, é algo pouco usual, uma vez que é necessário a obtenção de diversas informações da ecologia do animal em estudo, além da caracterização correta taxonômica dos animais. Quando estas condições são satisfeitas, é possível utilizar as informações por meio de variáveis com diversas categorias, por exemplo, em uma categoria relacionada ao tipo de ninhos de cupins, as categorias inseridas seriam ninhos arborícolas, ninhos epígeos ou ninhos subterrâneos, quando todas as informações são compiladas, podemos utilizá-las para análise de agrupamento, nas quais as guildas são reveladas por distância entre os agrupamentos. Métodos objetivos de descrição dos agrupamentos também podem ser utilizados (Farias & Jaksic 2006).

Em alguns casos os modelos de guildas não são apropriados, como por exemplo, a aplicação de modelos em comunidades em que existem espécies de animais que apresentam diferenças entre a ecologia nas fases de desenvolvimento e/ou em diferentes sexos (Hawkins & MacMahon 1989). Comunidades que contém espécies que alternam o consumo de recursos nas diferentes épocas do ano, não são apropriadas para este tipo de estudo (Jaksic 1981).

No entanto, apesar do desenvolvimento de modelos de guildas para invertebrados (Shimano *et al.* 2012, Silva *et al*. 2015), não existem estudos para Isoptera, com exceção de descrições de grupos funcionais ou tróficos (Donovan 2002, Bignell & Eggleton 2000). A biologia de cupins é ainda pouco conhecida para a maioria das espécies, uma vez que dezenas de espécies forrageando juntas podem ser encontradas no mesmo ambiente ou vivendo juntas no mesmo ninho. Além disto, a observação em ambiente natural é muitas vezes difícil porque são invertebrados de hábitos predominantemente subterrâneos.

1.6. Guildas ecológicas ou grupos funcionais?

O correto uso dos termos e conceitos é particularmente importante no desenvolvimento de pesquisas que utilizam, por exemplo, modelagens sobre o uso do solo e respostas a mudanças ambientais (Wilson 1999, Blaum *et al*. 2011, Blondel 2003). Antigamente grupos ecológicos eram a base de índices inicialmente empregados para quantificar diversidade funcional (Petchey *et al*. 2004, McGill *et al*. 2006), bem como o reconhecimento de grupos bioindicadores (Stork & Samways 1995, Dufrêne & Legendre 1997).

Simberloff & Dayan (1991) revisaram os termos de guildas ecológicas e grupos funcionais e seus respectivos conceitos, concluindo que a maioria dos pesquisadores usa mais ou menos como sinônimo, tendo preferência por guilda porque "a metáfora da guilda de profissões parecia mais elegante".

Sabemos que em Zoologia o termo "guilda" foi utilizado pela primeira vez por Root (1967) e subsequente o termo paralelo "grupos funcionais" por Cummins (1974). As duas terminologias fazem referência a princípios fundamentais de atributos coletivos dos grupos de espécies, sendo a um grupo formado por espécies que exploram recursos

de forma semelhantes (a guilda) e os processos do ecossistema que necessitam da exploração de recursos por espécies (o grupo funcional).

Pensando no exemplo de Gilbert (1980) citado no subtítulo acima (Grupos funcionais), podemos dizer neste caso que espécies envolvidas em cada uma das funções pertencem ao mesmo grupo funcional (dispersores de sementes, polinizadores), mas também podem ser associados como as mesmas guildas já que compartilham o mesmo recurso (frutos ou néctar respectivamente).

Nota-se que o conceito de guilda se refere apenas às relações entre os associados da guilda para aquisição de recursos, enquanto que o conceito de grupo funcional refere-se a uma ampla gama de funções do ecossistema, como ciclos bioquímicos, resistência invasão ou incêndio, aquisição de recursos, água absorção, armazenamento de recursos, defesa contra a herbivoria, polinização, dispersão de sementes ou quaisquer processos físicos, tais como engenharia do ecossistema, perturbação e bioturbação (Blondel 2003)

Um grupo de espécies pode ser considerado como uma guilda ou um grupo funcional, dependendo da questão abordada. Quando utilizamos “guildas” determinamos uma abordagem para identificar espécies que compartilham e usam recursos de "maneira similar" (Root 1967), enquanto o uso de grupos funcionais tem como ênfase a forma como recursos são processados pelas espécies, desempenhando a mesma função de ecossistema, ou "papel similar".

No conceito de guilda, o foco é a espécie que explora recursos, enquanto que na abordagem de grupo funcional o foco é o recurso que utiliza mediadores, ou seja, membros de um grupo funcional (Blondel 2003). Além disso, enquanto a guilda trata de espécies na escala da comunidade e aborda as competições existentes, os grupos funcionais tratam de espécies na escala do ecossistema e tratam das similaridades funcionais em determinado contexto (Blondel 2003).

Outra característica que os difere é a consequência da remoção de espécies do ambiente, em guildas, resultam na alteração do sistema, enquanto que, em grupos funcionais, a redundância funcional entre as espécies não altera funções ecológicas (Blondel 2003).

Os membros de uma mesma guilda compartilham um mesmo recurso e ao fazê-lo podem eventualmente tornar-se parceiros engajado em um mesmo processo ecossistêmico, enquanto grupos funcionais incluem por definição parceiros que estão engajados em um mesmo processo ecossistêmico. Guildas e grupos funcionais podem

ser as duas facetas da mesma moeda (estrutura *versus* funcional), mas em alguns momentos o uso de recursos pode não afetar necessariamente como o serviço do ecossistema é fornecido ou executado (Loreau *et al*. 2001). Teoricamente um grupo funcional pode conter mais de uma guilda, enquanto uma guilda não pode agrupar mais de um grupo funcional (Silva *et al*. 2015).

Wilson (1999) apresenta uma classificação de guildas alfa e beta, sendo alfa relativa a recursos e beta relativa a características do ambiente. Esta estrutura se assemelha bastante com a de Blondel (2003), pois alfa guilda equivale a guilda (*sensu lato*) e beta guilda equivale ao grupo funcional.

1.7. Os Cupins

Os cupins (Blattaria, Isoptera) são insetos hemimetábolos, ortopteroides, eussociais, ou seja, que apresentam divisão reprodutiva do trabalho, sobreposição de gerações e cuidado cooperativo com a prole (Wilson 1971).

Além disto, são insetos com uma baixa riqueza de espécies, porém com uma abundância alta nos biomas brasileiros (Benito *et al.* 2004), que representa cerca de 10% (dez por cento) da biomassa animal nos trópicos (Bignell 2006). Na Amazônia este número pode corresponder a 20% (vinte por cento) da biomassa animal (Martius 1994).

Os cupins são detritívoros e comem material ligninocelulósico, exercem papel importante nos processos de ciclagem de nutrientes e formação do solo (Eggleton *et al.* 1996, Davies *et al*. 1999), podendo consumir, em alguns ecossistemas, mais de 50% (cinquenta por cento) da serapilheira (Eggleton & Bignell 1995, Bignell & Eggleton 2000).

Os cupins estão associados a processos de aeração, descompactação do solo e promovem a movimentação de partículas do solo entre os horizontes (Davies *et al*. 1999). Além disso, interferem na liberação de metano (CH4) e dióxido de carbono (CO2), devido a processo de digestão da celulose, e por meio da fixação de nitrogênio pela ação dos simbiontes intestinais (Black & Okwakol 1997, Eggleton *et al*. 1999, Sugimoto *et al*. 2000).

Por essa razão são fundamentais para vários processos ecológicos locais e para a manutenção da biodiversidade. Em áreas áridas e semiáridas o aumento de retenção de água no solo pode ser relacionado com a abundância de cupins, aumentando a estrutura vegetal da região, uma vez que observamos modificações de água em diferentes escalas,

de partículas de argila a paisagens inteiras através de uma rede densa de galerias conectadas do solo ao subterrâneo (Jouquet *et al.* 2016).

Apesar de a celulose ser a única fonte de recurso alimentar dos cupins, essa substância é consumida em várias formas presentes na natureza, tais como madeira viva, seca e em diferentes estados de decomposição, gramíneas, fungos, líquens, folhas secas e húmus (Eggleton *et al*. 1995).

De modo geral por serem animais detritívoros, utilizam uma quantidade de recurso alimentar virtualmente ilimitada, pois não precisam estar vinculados com a disponibilidade do mesmo e nem prejudicam a velocidade de recuperação de recurso na natureza, como os herbívoros, que podem esgotar os recursos.

Existem espécies de cupins com uma dieta grande distribuição, os xilófagos em especial, são responsáveis pela maioria dos danos às estruturas de madeira e agricultura, como algumas espécies de Termitidae (*Nasutitermes*), Kalotermitidae (*Cryptotermes*) e Rhinotermitidae (*Coptotermes*), ou espécies consideradas pragas por seus danos em ambientes urbanos, como Kalotermitidae (*Cryptotermes brevis*, *Cryptotermes dudleyi*, *Cryptotermes havilandi*) e Rhinotermitidae (*Coptotermes gestroi*) (Constantino 2002). Para plantações de monocultura, como cana-de-açúcar, arroz e eucalipto, temos espécies pragas das famílias Termitidae (*Nasutitermes*, *Cornitermes*, *Procornitermes*, *Cylindrotermes* e *Neocapritermes*) e Rhinotermitidae (*Heterotermes*) (Novaretti & Fontes 1998, Fontes & Milano 2002, Costa *et al*. 2009).

De modo geral, as monoculturas agrícolas apresentam menor riqueza de espécies em relação a áreas de mata preservada (Calderon & Constantino 2007). Os pastos cultivados também afetam negativamente a diversidade de cupins (Constantino 2002). Porém, espécies construtoras de ninhos epígeos tendem a apresentar uma alta densidade populacional nestas áreas, aumentando a quantidade de ninhos disponíveis nestes ambientes (Constantino 2002, Cunha & Orlando 2011).

O tempo de reestruturação de ninhos é um dos principais fatores para a reestruturação local da comunidade de térmitas (Jones 2003), quanto mais tempo sem interferência antrópica, maior as chances da recolonização de térmitas e a composição convergir para algo próximo do ambiente natural (Vasconcellos *et al.* 2008).

Conforme Eggleton *et al*. (1997) os cupins podem ser classificados com relação ao tipo de alimentação, sendo encontrado cupins se alimentando de solo (solos minerais), interface de solo/madeira, xilófagos, que se alimentam de serapilheira e de líquens. Outra classificação seguiu o padrão: xilófagos, humívoros, intermediários

(interface xilófago-humívoros), folífagos, alguns são cultivadores de fungos, os Macrotermitinae, e os que se alimentam de musgos e líquens (Bignell & Eggleton 2000), devemos destacar que os cultivadores de fungos são comuns nos Paleotrópicos, mas não são encontrados nas regiões Neotropical e Australásia (Eggleton 2000).

Outro aspecto relevante diz respeito ao conhecimento taxonômico do grupo, há um razoável grau de conhecimento das espécies brasileiras de Termitidae, com exceção da subfamília Apicotermitinae, cujo desconhecimento em todas as áreas é grande.

Como os cupins de uma determinada espécie sempre se alimentam do mesmo recurso, não utilizam diferentes recursos ao longo do ano e muitos têm a capacidade de construir ninhos ou viver em ninhos de outros, podemos esperar estabilidade suficiente para usar espécies de cupins em estudo de guildas ecológicas.

Uma outra vantagem de se trabalhar com Isoptera é que através de características morfológicas indiretas é possível ter uma ideia dos hábitos alimentares das espécies. A morfologia mandibular pode ser um guia para grupos de alimentação, por exemplo, todos os humívoros mostram uma perda de cristas transversais na placa molar da casta operária e sua transformação em cúspides esmagadoras (Deligne 1966, Sands 1965). A morfologia do tubo digestório também pode ser utilizada, o material mais decomposto, tende a ser consumido por animais com o intestino mais longo (Bignell & Eggleton 1995).

Neste sentido, diversos pesquisadores tentaram categorizar os cupins em diferentes grupos ecológicos, baseando-se no tipo de alimentação consumida (Eggleton *et al*., 1997, Bignell & Eggleton, 2000, Poovoli & Rajmohana 2016), relacionando alimentação com ninhos (Domingos *et al*. 1986, Gontijo & Domingos 1991), alimentação com a morfologia e conteúdo intestinal (Donovan *et al*. 2001), fatores ambientais diversos e alimentação (Santos *et al*. 2010).

Classificações sobre a ecologia dos cupins são problemáticas, pois o conhecimento sobre a biologia dos Isoptera possui diversas lacunas, muitas espécies têm seus ninhos de forma subterrânea ou em troncos de árvores secas, dificultando a observação de comportamentos relevantes (Zanetti *et al*. 2002).

Outro comportamento são as atividades de forrageamento e tunelamento, limitando a influência de fatores ambientais tais como temperatura do ar, umidade do

solo, umidade relativa do ar, temperatura do solo e precipitação (Houseman & Gold 2003, Su & Puche 2003, Ahmed & Riaz, 2004, Arab *et al*. 2005, Green *et al*. 2005).

Um dos trabalhos a tentar relacionar os térmitas com guildas foi o de Gontijo e Domingos (1991), que separou as 46 espécies de cupins encontrados no estudo em cinco grupos, utilizando a relação entre alimentação e construção de ninhos: (1) os que se alimentam de serapilheira/grama que constroem ninhos epígeos e (2) os que não constroem; (3) os que comem solo e matéria orgânica que não constroem ninhos e os xilófagos, divididos entre aqueles que (4) constroem ninhos ou (5) não constroem.

Em 2002, Bignell e Eggleton propuseram seis grupos que consideraram grupos funcionais de cupins, sendo eles: Geófagos (*Soil-feeders*), cupins que se alimentam solo; Xilófagos (*Wood-feeders*), que se alimentam de madeira e serapilheira, independente do estado de decomposição; Intermediário xilófago/geófago (*Soil/wood interface-feeders*), comem madeira extremamente podre, quase se fundindo com o solo; os que comem serapilheira (*Litter-foragers*), alimentam-se de pedaços de madeira da serapilheira; ceifadores de grama geralmente morta ou seca (*Grass-feeders*); que se alimentam de líquens (*Minor feeding groups*), representado por um grupo pequeno de espécies consumidoras líquens e algas.

Donovan *et al.* (2001) sugeriram uma classificação de grupos alimentares por meio de caracteres morfológicos e conteúdo dos intestinos dos animais na coleção de cupins do Museu Nacional de História Natural de Londres. Obtiveram quatro grupos distintos: Grupo I, com os "cupins inferiores" (possuem microrganismos flagelados) se alimentam de madeira morta e grama; Grupo II, parte da família Termitidae, com uma variedade grande de alimentação, como madeira podre, grama, serapilheira e micro epífitas; Grupo III, alguns representantes da família Termitidae que se alimentam das camadas de solo ricas em material orgânico; Grupo IV, contém os cupins que se alimentam de solo (novamente alguns os Termitidae), ingerindo solo aparentemente mineral.

Eggleton *et al*. (2002) utilizaram a classificação de Donovan *et al*. (2001) acrescentando as seguintes informações: Grupo I – Pronoto plano e mais de 4 túbulos de Malphigi no intestino; Grupo II – Pronoto em forma de sela, 4 ou menos túbulos de Malphigi, placa molar convexa com ranhuras; Grupo III – mandíbula direita côncava, Válvula Entérica com mais de 3 pregas, porém pouco esclerotizadas; Grupo IV – mandíbula direita côncava e sem ranhuras, Válvula Entérica esclerotizada e com mais de 3 pregas na a.

O maior problema encontrado por esses pesquisadores foi a falta de conhecimento da ecologia alimentar dos cupins (Jones 2003), muito embora Bignell & Eggleton (2002) afirmem que alguns cupins que utilizam mais de uma forma alimentar podem ser alocados em diversos grupos funcionais.

Outro ponto não abordado nos estudos sobre grupos ecológicos de cupins é a ausência de informações sobre espécies inquilinas, principalmente sobre alimentação dessas espécies e a possível variedade de materiais de alimentação da subfamília Apicotermitinae, podendo variar de húmus e minerais no solo até espécies que comem serapilheira e galhos mortos (Bourguignon *et al*. 2015).

Em um compilado de informações sobre defesa, alimentação e ninhos, proveniente de Noirot & Darlington (2000) os autores propõem a classificação dos ninhos em: a) Ninhos em madeiras (*Wood nesting*), que ficam em troncos mortos ou árvores em pé; b) Ninhos hipógeos (*Hypogeal nesting*), quando se encontram abaixo da terra sem associação com montes; c) Ninhos epígeos (*Epigeal mounds*), em árvores sem ligação com o solo; d) Ninhos arborícolas (*Arboreal nests*), construídos em troncos ligados ao solo geralmente cartonados.

O desafio de estabelecer informações sobre espécies inquilinas e reformadoras de ninhos de outras espécies, além de como classificar espécies que não constroem ninhos, mas ficam difusos no solo, tem sido uma das questões para estudiosos da área. Por essa razão Higashi & Abe (2000) classificou os cupins pelo tipo de alimentação consumida como madeira, grama morta, folhas mortas, solo e líquens e pelo tipo de ninho como "em madeira", subterrâneo, epígeo e arbóreo. Então sugeriram que os ninhos fossem classificados em: a) espécies que constroem um ninho único, localizado na madeira, da qual a colônia se alimenta (exclusivamente); b) espécies que constroem ninhos localizados na madeira seca, sendo que as espécies consomem a mesma madeira, mas também constroem galerias para consumirem outros pedaços de madeira; c) espécies que constroem ninhos em vários locais (troncos, solo, superfície e etc.) e utilizam galerias para consumir material vegetal morto próximo a região do ninho. Shellman-Reeve (1997) classificou esses mesmos comportamentos como ninhos *single-site*, ninhos *multiple-site* e ninhos *central-site*.

De maneira geral, as classificações sugeridas para cupins abordam apenas partes da informação sobre o comportamento e ecologia dos animais, não havendo nenhum

trabalho que reúna informações sumarizadas de ninhos, alimentação, forrageamento, defesa e características básicas para a elaboração de guildas ecológicas.

2. OBJETIVO

2.1. Objetivo primário

Este estudo tem como objetivo principal identificar e caracterizar guildas ecológicas dos cupins a partir de caracteres morfológicos e de biologia.

2.2. Objetivos secundários

Identificar características morfológicas associadas à ecologia dos cupins;

Compilar informações da literatura, incluindo características ecológicas e morfológicas diretamente relacionadas as estratégias de vida do maior número possível de espécies de cupins que ocorrem na área estudo, em uma área de Floresta Amazônica brasileira.

3. Material e Métodos

3.1. Coleta de dados

O material analisado é o resultado de uma detalhada amostragem espacial e temporal realizada por Tiago F. Carrijo (e alguns colaboradores na coleta) durante Tese de Doutorado (Carrijo 2013). Todas as amostras estão depositadas na coleção de Isoptera do MZUSP.

As amostragens foram realizadas no extremo oeste de Rondônia, a sudoeste da capital Porto Velho. Inserida no bioma Amazônico, as áreas integraram o Programa de Monitoramento de Fauna das UHE de Jirau, compreendendo a região do alto Rio Madeira. A maior parte do material foi identificada até espécie ou “morfoespécie” e apenas uma parte das amostras está sem determinação (21,03% do total), sendo que a subfamília Apicotermitidae representa 14,78% do material não identificado. Considerando que Apicotermitidae foi encontrada em um número elevado de amostras (20,84% das amostras), utilizamos no presente estudo para representar essa subfamília, uma fração das amostras coletadas (73,4% das amostras de Apicotermitinae).

As coletas foram realizadas em seis sítios de coleta chamados módulos (codificados como Ce, Cd, Me, Md, Ae e Ad), sendo que cada módulo contém dois

transectos paralelos de três quilômetros de extensão, distantes entre si um quilômetro. Os transectos iniciavam a 50 m da margem do rio, seguindo perpendicularmente em direção ao interior da mata (**Anexo: Figura 1**). Esses módulos estavam localizados aos pares, no lado direito (Cd, Md, Ad) e esquerdo (Ce, Me, Ae) do Rio Madeira (**Anexo: Figura 2**).

3.1.1. Amostragem de cupins

A coleta das amostras em cada campanha foi realizada com um protocolo padronizado, que consistia em subparcelas de 5x2m nos seis módulos de monitoramento de fauna da UHE Jirau, perfazendo 772 subparcelas durante todo o período de monitoramento. As subparcelas de cada módulo foram escolhidas de forma que ao longo de todo período de amostragem e em cada distância do rio (50 m, 1 km, 2 km e 3 km; **Anexo: Figura 1**) fossem amostradas cinco subparcelas, distantes umas das outra ao menos 50 metros.

Cada subparcela de 5 x 2 m foi amostrado por duas pessoas por 30 minutos (uma hora/coletor). A procura por cupins foi feita em cupinzeiros epígeos e arborícolas a uma altura máxima de dois metros do solo, troncos, galhos e gravetos caídos, galerias externas nos troncos e galhos de árvores, serapilheira e no solo até uma profundidade de aproximadamente 20 cm.

3.1.2. Resultados da amostragem em campo

Durante o período de coleta na área de influência da UHE Jirau foram obtidas 7.309 amostras de cupins, mas para obtenção dos dados necessários para análises do presente trabalho (matrizes para classificação em guildas), utilizamos indivíduos de todas as espécies coletadas no projeto UHE Jirau, o que representou o estudo de 4.969 amostras e 152 espécies, sendo 96 espécies identificadas e 56 morfoespécies, para as quais não foi possível atribuir nome (Tabela 1).

No atual trabalho, levantamos dados morfométricos para todas as espécies coletadas (152 espécies). Para isso, medimos 2.160 indivíduos soldados e 2.809 indivíduos operários.

Tabela 1. Espécies utilizadas na presente tese, encontradas durante o monitoramento da área de influência da UHE Jirau.

Famílias	Subfamílias	Espécies
Rhinotermitidae		
		Coptotermes testaceus
		Dolichorhinotermes latilabrum
		Dolichorhinotermes sp.1
		Heterotermes tenuis
		Rhinotermes hispidus
		Rhinotermes marginalis
Termitidae		
	Apicotermitinae	
		Anoplotermes banksi
		Anoplotermes janus
		Anoplotermes parvus
		Anoplotermes sp.1
		Anoplotermes sp.2
		Anoplotermes sp.7
		Anoplotermes sp.8
		Anoplotermes sp.9
		Aparatermes sp.1
		Aparatermes sp.2
		Compositermes
		Gen.nov.1 sp.1
		Gen.nov.1 sp.3
		Gen.nov.10 sp.1
		Gen.nov.10 sp.2
		Gen.nov.10 sp.3
		Gen.nov.11 sp.1
		Gen.nov.11 sp.2
		Gen.nov.11 sp.3
		Gen.nov.11 sp.5
		Gen.nov.11 sp.6
		Gen.nov.11 sp.7
		Gen.nov.12 sp.1
		Gen.nov.12 sp.2
		Gen.nov.12 sp.4
		Gen.nov.12 sp.6
		Gen.nov.2 sp.1
		Gen.nov.3 sp.1
		Gen.nov.4 sp.1
		Gen.nov.4 sp.2
		Gen.nov.4 sp.3
		Gen.nov.5 sp.1

	Gen.nov.5 sp.4
	Gen.nov.5 sp.5
	Gen.nov.7 sp.1
	Gen.nov.7 sp.2
	Gen.nov.7 sp.4
	Gen.nov.8 sp.1
	Gen.nov.8 sp.2
	Gen.nov.9 sp.1
	Grigiotermes hageni
	Grigiotermes sp.1
	Grigiotermes sp.2
	Grigiotermes sp.3
	Grigiotermes sp.6
	Longustitermes manni
	Rubeotermes jheringi
	Ruptitermes arboreus
Nasutitermitinae	
	Agnathotermes sp.1
	Angularitermes coninasus
	Anhangatermes macarturi
	Araujotermes nanus
	Atlantitermes oculatissimus
	Atlantitermes snyderi
	Atlantitermes sp.4
	Caetermes taquarussu
	Coatitermes clevelandi
	Coatitermes kartaboensis
	Coendutermes tucum
	Constrictotermes cavifrons
	Convexitermes convexifrons
	Cyranotermes karipuna
	Cyranotermes timuassu
	Diversitermes diversimiles
	Ereymatermes sp.1
	Nasutitermes acangussu
	Nasutitermes banksi
	Nasutitermes bivalens
	Nasutitermes corniger
	Nasutitermes ephratae
	Nasutitermes gaigei
	Nasutitermes globiceps
	Nasutitermes guayanae
	Nasutitermes macrocephalus
	Nasutitermes major
	Nasutitermes octopilis
	Nasutitermes similis

	Nasutitermes sp.13
	Nasutitermes bolivari
	Nasutitermes sp.9
	Nasutitermes surinamensis
	Nasutitermes wheeleri
	Paraconvexitermes acangapua
	Parvitermes sp.2
	Rotunditermes rotundiceps
	Rotunditermes sp.1
	Subulitermes baileyi
	Subulitermes constriceps
	Triangularitermes triangulariceps
	Velocitermes beebei
	Velocitermes sp.11
	Velocitermes sp.12
Syntermitinae	
	Cornitermes bolivianus
	Cornitermes ovatus
	Cornitermes pilosus
	Cornitermes pugnax
	Cornitermes weberi
	Curvitermes minor
	Curvitermes odontognathus
	Cyrilliotermes angulariceps
	Cyrilliotermes strictinasus
	Embiratermes ignotus
	Embiratermes latidens
	Embiratermes neotenicus
	Embiratermes sp.1
	Labiotermes guasu
	Labiotermes labralis
	Labiotermes leptothrix
	Labiotermes orthocephalus
	Labiotermes pelliceus
	Mapinguaritermes peruanus
	Paracurvitermes manni
	Paracurvitermes sp.1
	Rhynchotermes amazonensis
	Silvestritermes euamignathus
	Silvestritermes holmgreni
	Silvestritermes minutus
	Syntermes aculeosus
	Syntermes crassilabrum
	Syntermes molestus
	Syntermes peruanus
	Syntermes spinosus

	Syntermes tanygnathus
	Uncitermes teevani
Termitinae	
	Cavitermes rozeni
	Cavitermes tuberosus
	Cornicapritermes mucronatus
	Crepititermes verruculosus
	Cylindrotermes flangiatus
	Cylindrotermes parvignathus
	Dentispicotermes sp.1
	Divinotermes tuberculatus
	Inquilinitermes inquilinus
	Microcerotermes sp.1
	Neocapritermes longinotus
	Neocapritermes opacus
	Neocapritermes pumilis
	Neocapritermes talpa
	Neocapritermes talpoides
	Neocapritermes taracua
	Neocapritermes unicornis
	Neocapritermes utiariti
	Orthognathotermes humilis
	Planicapritermes planiceps
	Spinitermes longiceps
	Termes sp.1

3.2. Base de Dados

Para desenvolver o estudo, foram organizadas inicialmente três tipos de matrizes, contendo informações inéditas para a classificação de guildas ecológicas de cupins. A primeira matriz, chamada de “matriz ecológica”, descreve informações sobre ecologia das espécies. A segunda matriz, chamada “matriz morfológica de operários”, contém características morfológicas e morfométricas, tanto internas quanto externas, estritamente de operários. Finalmente, a terceira matriz, chamada “matriz morfológica de soldados”, contém características morfológicas e morfométricas externas de soldados.

A seguir, descrevo em detalhe os dados incluídos em cada tipo de matriz que formam a base de dados para as análises da presente tese:

3.2.1. Matriz ecológica

A matriz ecológica utiliza como unidade de análise a espécie, pois foi considerado em sua maioria caracteres fixos para as espécies (ou, se variável, um código específico foi usado para acomodar variação nesta matriz).

Para construir a matriz ecológica, foram utilizadas informações sobre biologia das espécies de cupins, divididas em nove categorias, descritas abaixo. As informações obtidas para as espécies do estudo vieram de observações de campo, de dados disponíveis na literatura publicada e de contribuições da equipe do laboratório de Isoptera do Museu de Zoologia da USP.

As variáveis utilizadas na matriz ecológica são definidas abaixo, acompanhadas de comentários para complementar informações sobre os estados das variáveis:

E1 – Forrageamento

É uma característica binária, descrevendo presença ou ausência de forrageamento:

(0) forrageia;

(1) não forrageia.

Comentários: 'forrageia' refere-se ao comportamento de saída dos cupins do ninho para forragear (buscar recursos alimentares). O forrageamento tem implicações diretas na mobilidade, defesa e na dispersão de cupins.

E2 – Forma de forrageamento

Os cupins podem utilizar mais de uma forma de forrageamento (isso é, colônias da mesma espécie podem utilizar diferentes formas). Esta variável foi codificada em um bloco, sendo que cada categoria considerada é uma variável binária (presente ou não presente).

As variáveis para o bloco E2 são:

(E2_1) a céu aberto;

(E2_2) em túneis construídos;

(E2_3) subterrâneo;

(E2_4) interface solo/tronco;

(E2_5) em madeira podre;

(E2_6) difuso na matéria orgânica do solo;

(E2_7) dentro de troncos secos.

Comentários: A forma de forrageamento indica quais ambientes os cupins buscam alimento, e de forma indireta, como contém informações sobre como as colônias se defendem de predadores durante a busca por alimento (por exemplo, sob túneis).

E3 – Local da colônia

Os cupins podem utilizar mais de um local para estabelecimento da colônia (isso é, colônias da mesma espécie podem utilizar diferentes locais). Esta variável foi codificada em bloco, cada uma sendo uma variável binária (presente ou não presente).

As variáveis para o bloco E3 são:

(E3_1) ninho próprio;

(E3_2) espécies reformadoras de ninhos construídos por outras espécies;

(E3_3) difusos sem necessariamente uma estrutura rígida construída ou um núcleo aparente;

(E3_4) inquilinos de outras espécies;

(E3_5) habitam troncos no chão em diferentes estados de decomposição.

Comentários: A categoria "local da colônia" descreve onde as colônias são encontradas, está relacionada com a forma de vida, proteção da colônia e utilização de espaços físicos do ambiente; além disso, cada variável representa gastos energéticos diferentes.

E4 – Tipos de ninhos

Os cupins podem se utilizar de mais de um tipo de ninho (isso é, colônias da mesma espécie podem utilizar diferentes estratos do ambiente). Esta variável foi codificada em bloco, sendo que cada uma é uma variável binária (presente ou não presente).

As variáveis para o bloco E4 são:

(E4_1) ninhos epígeos;

(E4_2) ninhos arborícolas;

(E4_3) ninhos subterrâneos.

Comentários: Esta categoria descreve tipos de ninhos construídos, descrevendo o local onde as espéciessão encontradas

E5 – Material dos ninhos

Descreve o tipo de material usado para construção do ninho. É uma variável categórica nominal com três níveis exclusivos:

(1) argiloso;

(2) formado de matéria orgânica;

(3) de argila com matéria orgânica.

Comentários: O material coletado pelos indivíduos para a formação do ninho está diretamente relacionado com o local de forrageamento das espécies (se ela é a construtora), e comportamento de defesa do ninho.

E6 – Tipo de alimentação

Os principais tipos de recursos alimentares usados pelas espécies foram usados para representar uma variável categórica nominal com cinco níveis:

(1) Xilófagos: alimentação baseada em madeira e serapilheira, independendo do estágio de decomposição;

(2) Ceifadores: cortam material vegetal vivo para se alimentar;

(3) Humívoros: alimentação baseada em material orgânico em decomposição;

(4) "Alimentação inquilina": reúne espécies inquilinas obrigatórias de outras espécies de cupins e que utilizam como alimento material orgânico proveniente de espécie construtora;

(5) Interfase entre Solo/Madeira: espécies que utilizam a madeira extremamente decomposta, em fase de incorporação com o solo.

Comentários: O tipo de alimentação descreve quais recursos alimentares são utilizados pelas espécies.

Não está claro ainda qual a alimentação de espécies inquilinas como *Inquilinitermes inquilinus*; existem indícios de alimentações em espécie do mesmo gênero, como *I. fur* que se alimenta de fezes que possuem fungos associados que podem digerir celulose do construtor *Constrictotermes cyphergaster* (Barbosa-Silva *et al*. 2016).

Outra forma de alimentação é demonstrada por inquilinos de ninhos de *Cornitermes*, como por exemplo, *Serritermes serrifer* que possivelmente se alimenta de material orgânico vegetal dentro das paredes do ninho, uma vez que túneis desta espécie dentro dos ninhos de *Cornitermes* têm altas concentrações desse material (Barbosa &

Constantino 2017), mas devemos salientar que esta espécie não faz parte do presente estudo.

E7 – Tipos de defesa de soldados

Variável codificada exclusivamente para soldados. É uma variável categórica nominal com quatro níveis:

(1) ausência de soldados (Apicotermitinae);

(2) defesa química através do Naso ou secreções;

(3) defesa mecânica através da mandíbula;

(4) defesas químicas e mecânicas combinadas, através de soldados morfologicamente distintos, sendo um especializado em defesa química e outro em defesa mecânica.

Comentários: Descreve estratégias utilizadas por soldados para proteger a colônia; note que os representantes da Região Neotropical da subfamília Apicotermitinae não apresentam soldados.

Para acomodar essa variável nas análises utilizamos ausência de soldados (1) como uma das categorias, embora não seja um tipo de defesa de soldados. O uso alternativo de codificações para variáveis ausentes em matrizes funcionais é um procedimento adotado para incluir espécies que de outra forma não poderiam ser analisadas (Cooke *et al.*, 2019).

E8 – Tipos de defesas de operários

Variável codificada unicamente para operários. É uma variável categórica nominal com dois níveis:

(1) defesa mecânica através da mandíbula;

(2) defesa mecânica pela mandíbula e defesa química por meio de ruptura de órgãos deiscentes ou glândulas no tórax e/ou no abdome.

Comentários: Os operários muitas vezes têm um papel importante na defesa da colônia, respondendo a perturbações externas de diversas formas, e por isso é importante qualificar quais são as possíveis respostas de defesa usadas por operários, incluindo as espécies que têm soldados.

Alguns operários, durante a defesa física da colônia, na maior parte das vezes realizada por mordidas, utilizam muita pressão nos músculos associados às mandíbulas, o que faz com que eles defequem durante o processo; nestes casos, não utilizam as fezes

como uma forma de defesa química dos operários. Além disto, não consideramos os alarmes químicos para identificar emergências, como aqueles usados por *Constrictotermes cyphergaster* (Cristaldo *et al*., 2015). Essas defesas químicas não são diretas e são de difícil identificação nas demais espécies.

E9 – Presença de outra espécie no forrageamento

É uma variável binária, descrevendo a presença ou não de outra espécie no local de forrageamento;

(1) espécie observada junto com outra espécie;

(2) forrageando solitário.

Comentários: Observações durante a coleta foram realizadas para descrever se indivíduos forrageiam próximos de outras espécies. Consideramos essa informação importante como indício de agressividade e/ou coexistência entre espécies.

3.2.2. Matriz morfológica: soldados

A matriz morfológica para soldados foi construída a partir de informações levantadas para seis colônias distintas para cada espécie. Em cada colônia, foram selecionados cinco indivíduos, totalizando 30 soldados analisados para espécies com soldados. Apenas Apicotermitinae não integra essa matriz, uma vez que as espécies não possuem soldados. As variáveis contínuas (morfométricos) foram mensuradas para cada indivíduo. Por outro lado, as variáveis morfológicas não apresentam alterações intraespecíficas e foram considerados, caracteres fixos para as espécies. Contudo, para soldados polimórficos, analisamos as características para cada uma das formas de soldado que existem na colônia.

As seguintes variáveis foram utilizadas para construir a matriz dos soldados:

3.2.2.1. Caracteres gerais para soldados

S2 – Monomórficos ou polimórficos

Esta categoria se refere a uma variável categórica nominal com 4 níveis, sendo:

(1) monomórficos;

(2) soldado menor;

(3) soldado médio;

(4) soldado maior.

Comentários: Existem muitas espécies que apresentam soldados com morfologia diferente (soldado menor, médio e/ou maior), possivelmente com papéis diferentes na defesa da colônia.

3.2.2.2. Caracteres relacionados à mandíbula

S4 – Forma da mandíbula

É uma variável categórica nominal, classificada em sete níveis (**Anexo: Figura 3**):

(1) Mandíbulas cortantes;

(2) Punctantes finas;

(3) Punctantes grossas;

(4) Esmagadoras;

(5) Estaladoras simétricas;

(6) Estaladoras assimétricas;

(7) Vestigiais.

Comentários: A forma da mandíbula é um caráter importante para a definição das estratégias de defesa das espécies. As mandíbulas que possuem uma lâmina cortante em sua margem interna foram classificadas como mandíbulas cortantes; mandíbulas punctantes são mandíbulas curvas, com pontas direcionadas uma para outra (e não orientadas para frente), com estrutura fina ou grossa. Consideramos mandíbulas com serrilhados no bordo como esmagadoras, por não possuírem uma estrutura cortante. Classificamos como mandíbulas estaladoras assimétricas as mandíbulas retorcidas; utilizamos mandíbulas vestigiais para os casos em que as mandíbulas são reduzidas e não utilizadas para defesa da colônia.

S5 – Primeiro dente marginal da mandíbula esquerda

A presença ou ausência do primeiro dente marginal na mandíbula esquerda foi usada como uma variável binária, no qual:

(0) dente ausente;

(1) dente presente.

Comentários: A presença de dentes na mandíbula pode indicar defesa mais desenvolvida, ou até mesmo modificações morfológicas que são associadas com a forma de mordida utilizada como defesa.

S6 – Segundo dente marginal da mandíbula esquerda

Quando o primeiro dente marginal está presente, a presença ou ausência do segundo dente marginal na mandíbula foi incluída como uma variável binária:

(0) dente ausente;

(1) segundo dente presente.

Comentários: A presença de dentes na mandíbula pode indicar desenvolvimento de sistemas de defesa das espécies ou modificações na forma da mordida.

S7 – Inclinação do primeiro dente da mandíbula esquerda

O grau de inclinação do primeiro dente, quando presente, em relação à cabeça foi descrito por uma variável categórica nominal com quatro níveis:

(1) perpendiculares;

(2) voltado para o ápice da mandíbula;

(3) ausente;

(4) voltado para a cabeça do indivíduo.

Comentários: A inclinação do dente na mandíbula indica a forma de inserção do dente em movimentos de ataque e defesa, e pode estar relacionada com o modo como a mandíbula é usada na defesa da colônia**.**

Para as análises, a ausência do primeiro dente foi usada como uma das categorias. Ausência não é propriamente uma categoria de inclinação do primeiro dente, mas seu uso é necessário para atribuir uma categoria dessa variável para todas as espécies.

S9 – Forma da mandíbula entre o primeiro e o segundo dente marginal

A forma da mandíbula entre o primeiro e segundo dente marginal (quando houver) foi descrita como uma variável categórica nominal, descrita por cinco níveis:

(1) uma reentrância em formato V;

(2) uma linha reta entre os dois dentes;

(3) linha côncava entre os dentes;

(4) ausência dos dentes;

(5) serrilhado entre os dentes.

Comentários: A forma da mandíbula entre o primeiro e o segundo dente pode determinar como as espécies utilizam a mandíbula para a defesa da colônia e quais são os padrões de ataque.

S11 – Tamanho relativo da mandíbula

O tamanho relativo da mandíbula é uma variável categórica ordinal, com os seguintes níveis (**Anexo: Figura 4**):

(1) mandíbula menor que a largura da cabeça;

(2) mandíbula mais ou menos da largura da cabeça;

(3) mandíbula maior que a largura da cabeça.

Comentário: Foi utilizado a relação entre comprimento da mandíbula e largura para indicar presença de musculatura e, possivelmente, a força aplicada pela mandíbula na defesa das colônias. Foi escolhida largura da cabeça porque em alguns Syntermitinae é difícil a visualização do comprimento da cabeça, devido a presença de Naso desenvolvido, o que poderia prejudicar uma análise precisa desta variável.

3.2.2.3. Caracteres relacionados à cabeça

S12 – Vestígio de omatídeos

Esta é uma variável binária, com as seguintes opções:

(1) ausente;

(2) presente.

Comentários: Embora não existam informações exatas sobre a função de omatídeos vestigiais na cabeça dos soldados, nossa hipótese é que pode ser usado para detecção de luz, o que poderia favorecer a orientação espacial dos soldados e, em última análise, contribuir na defesa da colônia.

S13 – Microesculturas na cabeça

Classificamos microesculturas como uma variável categórica nominal com cinco níveis:

(1) ausente;

(2) presente apenas na base do Naso;

(3) presente na cabeça inteira;

(4) presente na parte frontal da cabeça;

(5) presente apenas no Naso.

Comentários: Durante o estudo do material, foi observada a presença de pequenos poros na cápsula cefálica de algumas espécies. A hipótese é que estas estruturas estão relacionadas com secreções liberadas pelos soldados durante a defesa da colônia, glândulas relacionadas a defesa na cápsula cefálica já foram encontradas em outras espécies, como é o caso de *Angularitermes pinocchio* (Cancello *et al*., 1996; Šobotník *et al*., 2015) (**Anexo: Figura 5**).

3.2.2.4. Carácteres relacionados ao Naso

S14 – Tamanho proporcional do Naso em relação à largura da cabeça

Descreve a relação entre o comprimento do Naso e a largura da cabeça, sendo uma variável quantitativa contínua.

S15 – Forma do Naso

Descreve informação relacionada ao formato do Naso, como uma variável categórica nominal com os seguintes níveis:

(1) cônico;

(2) cilíndrico;

(3) inconspícuo/ausente.

Comentários: Esta variável pode sugerir como as espécies utilizam defesa química, independente da defesa mecânica.

3.2.2.5. Caracteres relacionados à morfometria geral

Todas as variáveis apresentadas a seguir encontram-se categorizadas no artigo de referência sobre morfometria de Isoptera de Roonwal (1969). Para cada descrição, apresentamos também o artigo de referência.

A defesa da colônia pelos soldados é estimada por medidas morfométricas relativas (tamanho e/ou formato das mandíbulas). Portanto, todas variáveis apresentadas a seguir estão associadas com comportamentos de defesa dos soldados.

S16 – Largura do Naso na base

Representa a distância entre dois paralelos marcados na na base do Naso, medido dorsalmente, referência 16 em Roonwal (1969) (**Anexo: Figura 6**, QQ')

Comentários: A largura do Naso pode ser que se relacione com a quantidade de secreção produzida para a defesa ou liberação de feromônios na espécie.

S18 – Comprimento do Naso

Representa a distância entre dois paralelos marcados na base do Naso até a ponta do mesmo. Para Nasutitermitinae utilizamos a referência 28 em Roonwal (1969) (**Anexo: Figura 6**, NN'), para Syntermitinae utilizamos a referência 13 em Roonwal (1969) (**Anexo: Figura 7**, BB')

Comentários: Em combinação com largura do Naso, o comprimento se relaciona com a quantidade de glândulas secretoras para a defesa e liberação de feromônios na espécie.

S19 – Largura máxima da cabeça

Representa a distância entre dois paralelos marcados nas margens laterais mais distantes da cabeça, medindo dorsalmente, utilizando a referência 17 em Roonwal (1969) (**Anexo: Figura 6**, RR')

Comentários: Essa variável pode determinar a quantidade de musculatura envolvida na defesa.

S20 – Comprimento da cabeça sem o Naso

Representa a distância entre dois paralelos traçados entre as margens distal e proximal em vista dorsal, com visualização nítida das pontas das mandíbulas e da margem inferior da cabeça ao mesmo tempo, referência 14 em Roonwal (1969) (**Anexo: Figura 6**, N'O)

Comentários: Essa variável pode determinar a quantidade de musculatura envolvida na defesa.

S21 – Altura da cabeça com pós- mento

Representa a distância entre dois paralelos traçados entre a margem dorsal e ventral da cápsula cefálica, incluindo o pós-mento, em vista lateral, referência 22 (**Anexo: Figura 7**, VV').

Comentários: Essa variável pode determinar a quantidade de musculatura envolvida na defesa.

S22 – Comprimento da tíbia

Representa a distância entre dois paralelos marcados nas margens distais e proximais da tíbia anterior (excluindo espinhos apicais). A tíbia deve ser visualizada com foco em toda sua extensão, referência 85 (**Anexo: Figura 8**, CC').

Comentários: O tamanho das pernas dos cupins pode indicar velocidade de movimento do soldado, bem como indícios da distância percorrida pela colônia durante o forrageamento.

S23 – Comprimento da mandíbula

Representa a distância reta entre o côndilo externo e a ponta distal da mandíbula, medido dorsalmente, referência 39 em Roonwal (1969) (**Anexo: Figura 8**, NN').

Comentários: O tamanho da mandíbula é fundamental para determinar síndromes de defesa da espécie, além de potência e amplitude da mordida (Prestwich 1984).

3.2.2.6. Caracteres relacionados ao formato da cabeça

S24 – Formato da cabeça

Variável categórica nominal relacionada a forma da cabeça em vista dorsal, com os seguintes níveis:

(1) retangular;

(2) quadrada;

(3) ovalada;

(4) circular;

(5) constrição mediana.

Comentários: Esta variável faz referência ao formato da cabeça, uma vez que pode indicar o formato dos túneis construídos nos ninhos e a quantidade de musculatura da cápsula cefálica. O formato circular refere-se a um círculo quase perfeito da cápsula cefálica; formatos arredondados com altura ou largura maior foram classificados como

ovalados. A categoria ‘constrição mediana’ refere-se às margens laterais curvas na altura mediana entre a base das mandíbulas e a região posterior.

S26 – Contorno superior da cabeça (com ou sem Naso/projeção frontal)

Variável categórica nominal que descreve o contorno superior da cápsula cefálica em vista lateral, com prolongamento do Naso/projeção, quando este existir, pode ser classificado como:

(1) ausência de um Naso observável;

(2) contorno contínuo a cabeça;

(3) descontínuo na base do Naso, mas paralelo à margem inferior da cabeça;

(4) contínuo e levemente curvado para cima;

(5) contínuo e levemente curvado para baixo;

(6) descontínuo na base do Naso e abruptamente curvado para cima.

Comentários: A curvatura do Naso em relação à cápsula cefálica pode estar relacionada com a forma de defesa das colônias, indicando a posição da cabeça ao expelir substâncias químicas.

S34 – Volume do Naso

Variável quantitativa para o volume do Naso estimada com medidas sobre a base (S16) e o comprimento do Naso (S18) em vista dorsal. Quando o formato do Naso era cilíndrico, volume do Naso foi estimado como:

$$V = \pi*(S16/2)^2*S18$$

Se o formato do Naso era cônico, o volume do Naso foi estimado como:

$$V = (\pi *(S16/2)^2*S18) /3$$

Comentário: Empregamos essa variável para estimar o volume do Naso, com base no comprimento e largura da base, bem como formato do Naso (cilíndrico ou cônico). A variável pode indicar a quantidade de secreção produzida no Naso do soldado.

3.2.3. Matriz morfológica de operários

A matriz morfológica de operários foi construída utilizando seis colônias distintas e selecionando aleatoriamente cinco indivíduos de cada colônia, totalizando 30 operários para cada espécie, quando possível. Os caracteres morfométricos foram obtidos para cada indivíduo. Para os demais caracteres (contagem ou categóricos), por não haver variação intraespecíficas, foram considerados fixos para cada espécie, com exceção dos operários polimórficos, os quais foram avaliados separadamente.

Os caracteres considerados nesta matriz foram:

3.2.3.1. Características da mandíbula direita

O1 – Número de cristas molares

É uma variável categórica ordinal, descrevendo na porção molar da mandíbula direita, a quantidade de cristas molares (uma série de ranhuras). Definimos os seguintes níveis:

(0) cristas molares ausentes,

(1) cristas com 1-5 ranhuras;

(2) cristas com 6-11 ranhuras;

(3) cristas com 12 -17 ranhuras;

(4) cristas com 18-22 ranhuras;

(5) cristas com mais de 24 ranhuras.

Comentários: As cristas molares podem indicar alimentação dos operários. Por exemplo, a ausência de cristas sugere espécies humívoras (Vasconcellos 2002), enquanto cristas pronunciadas indicam alimentação por madeira seca (Sands 1965, Deligne 1966).

O3 – Formato da margem posterior da mandíbula ou do primeiro e do segundo dente marginal

É uma variável categórica nominal, após o primeiro dente marginal na margem da mandíbula direita, com os seguintes níveis:

(1) margem côncava e segundo dente marginal ausente;

(2) margem ligeiramente côncava e segundo dente marginal presente;

(3) margem relativamente plana e segundo dente marginal presente.

Comentários: Essa informação pode estar relacionada com a forma de alimentação das espécies, uma vez que se trata do dente de operários.

3.2.3.2. Características da mandíbula esquerda

O4 - Apical ultrapassando o primeiro dente marginal

É uma variável categórica nominal, estabelecendo uma linha perpendicular entre a ponta do dente apical e a margem interna da base da mandíbula, e a mesma linha para a ponta do primeiro dente marginal, com os seguintes níveis:

(1) dente apical menor que o primeiro dente marginal;

(2) dente apical e o primeiro dente marginal com tamanho similar;

(3) dente apical maior que o primeiro dente marginal.

Comentários: Dente apical da mandíbula esquerda com tamanho similar ao primeiro dente marginal está presente nas espécies que se alimentam de madeira seca; dente apical mais longo está presente nas espécies que se alimentam de solo e, dente apical mais curto que o primeiro dente marginal está presente nas espécies que se alimentam de grama (Sands 1998).

O5 - Primeiro dente marginal em relação ao o segundo marginal

É uma variável categórica nominal. Considerando uma linha perpendicular entre a ponta do primeiro dente marginal e a margem interna da base da mandíbula, e a mesma linha para a ponta do segundo dente marginal, classificamos as espécies em três níveis:

(1) primeiro dente marginal ultrapassando o segundo dente marginal;

(2) tamanhos iguais;

(3) primeiro dente marginal menor que o segundo dente marginal.

Comentários: Essa informação pode estar relacionada com a forma de alimentação da espécie, uma vez que se trata do dente de operários.

3.2.3.3. Características da maxila

A maxila raramente é utilizada em análises filogenéticas para cupins, porém observamos diferenças entre espécies, o que possivelmente pode indicar preferências alimentares. Para isso, descrevemos estas variáveis como:

O7 – Formato do incisor lacínial

É uma variável categórica nominal, refere-se ao formato da borda externa do incisor lacínial (**Anexo: Figura 9**), uma característica de difícil visualização, em especial em espécimes muito pequenos, com os seguintes níveis:

(1) margem externa com curva senoidal;

(2) margem externa reta com curva abrupta no ápice;

(3) margem externa levemente curvada durante toda sua extensão.

O8 - Proporção entre a primeira ponta proximal e a segunda distal

É uma variável categórica nominal, uma vez que medimos em vista lateral, considerando a linha perpendicular entre a base da lacínia e a ponta do incisor distal e outra linha entre o a base da lacínia e o incisor proximal, onde:

(1) a proporção do incisor distal é pelo menos três vezes maior que o proximal;

(2) a proporção do incisor distal é duas vezes maior que o proximal;

(3) a proporção d o incisor distal é uma vez maior que o proximal;

(4) a proporção do incisor distal é igual ao proximal.

O9 - Quantidade de cerdas na franja da lacínia

É uma variável quantitativa discreta (contagem), descrevendo o número de cerdas na franja lacínial. É uma característica de difícil visualização, em especial em indivíduos com maior idade, pois pode haver quedas das cerdas ao longo da vida.

O10 - Tamanho da gálea

É uma variável categórica nominal, descrevendo o tamanho da gálea em comparação com o incisor distal da lacínia, sendo:

(1) gálea e o final do incisor lacínial de mesmo tamanho;

(2) tamanho da gálea estende-se além do final do incisor lacínial;

(3) tamanho da gálea menor que o tamanho do incisor lacinial.

O11 – Formato do espaço interno da lacínia

É uma variável categórica, descrevendo o formato do espaço entre o incisor proximal e a margem da franja, com os seguintes níveis:

(0) em forma de C fechado onde o centro é maior que as pontas;

(1) em forma de C aberto, onde o meio é menor ou igual as pontas que o fecham.

O12 - Espaço entre segundo incisor e a franja

É uma variável binária, descrevendo a esclerotização do espaço entre o incisor proximal e a margem da franja, com os seguintes níveis:

(1) Sem esclerotização;

(2) Esclerotizado.

O13 – Cerdas na base da lacínia

É uma variável categórica binária, descrevendo unicamente se cerdas na base da lacínia estão presentes ou ausentes. Essa característica é de difícil visualização especialmente em indivíduos com maior idade e/ou muito pequenos, com os seguintes níveis:

(0) sem cerdas;

(1) com cerdas.

O15 – Formato perfil do pós-clípeo

É uma variável categórica, descrevendo o formato do perfil do pós-clípeo, com os seguintes níveis:

(1) Convexo;

(2) Reto;

(3) Côncavo.

3.2.3.4. Características do intestino posterior e mesêntero (intestino médio)

O intestino posterior e o mesêntero estão primariamente associados com a digestão do material consumido. Por essa razão, as variáveis sobre intestino e mesêntero abaixo descritas foram usadas como indicadores de recursos alimentares utilizados pelas espécies.

O15 - Presença de lingueta mesentérica secundária

É uma variável binária, observada na região da junção do mesêntero com o P1 em que pode existir a presença de um prolongamento do mesêntero, formando uma espécie de lingueta por cima do P1 (**Anexo: Figura 10**), sendo:

(0) presença da lingueta;

(1) lingueta ausente.

Comentário: Somente um grupo restrito de nasutos com mandíbulas possui uma segunda lingueta mesentérica, mais interna ao arco mesentérico e sempre menor. Não se sabe ao certo qual a importância da lingueta mesentérica, mas possivelmente está relacionada com absorção de nutrientes.

O16 – Inserção dos túbulos de Malpighi

No lado oposto da lingueta mesentérica é possível existir um nódulo do tecido mesentérico recobrindo os túbulos de Malpighi (**Anexo: Figura 11**). É uma variável categórica nominal, com os seguintes níveis:

(1) sem prolongamento nodular;

(2) com um pequeno e único prolongamento nodular na extremidade anterior;

(3) com dois ou mais nódulos na extremidade anterior.

Comentários: É relativamente difícil distinguir se as bases dos túbulos são fusionadas em um único duto, ou se são somente muito próximas. Esta variável refere-se somente à posição de inserção dos pares de túbulos. A hipótese é que o local da inserção dos túbulos pode permitir o animal a absorver diferentes quantidades de nutrientes ao longo do intestino.

O17 - Comprimento do primeiro segmento do intestino posterior (P1)

É uma variável categórica nominal, descrevendo, a relação entre o comprimento e a largura do P1 (**Figura 1**), com três níveis:

(1) pequeno, menor que quatro vezes a largura proximal;

(2) longo, quatro vezes mais longo que a largura proximal;

(3) muito longo, oito vezes mais longo que a largura proximal.

Comentário: Esta variável pode definir o tempo que o alimento permanece na região do P1, considerando apenas seu tamanho. A hipótese é que o tempo de permanência do alimento nesta região do intestino tem relação com o nível de decomposição do alimento ingerido.

O18 - Forma do P1

É uma variável categórica descrevendo o formato da parte mediana do P1 como:

(0) Globoso;

(1) Tubular.

Comentário: O termo "tubular" (p. ex. **Anexo: Figura 12**. 35) descreve a condição de um P1 dilatado, mas ainda alongado, enquanto o termo "globoso" (p. ex. **Anexo: Figura 12**. 55) refere-se a um estado muito dilatado, normalmente ocupando boa parte da cavidade abdominal. "Tubular" descreve a condição mais comum nos Isoptera (sem dilatação) para a mesma porção do segmento. Esta variável pode determinar o volume de alimento armazenado no P1, possibilitando a espécie a se alimentar em maior quantidade por vez.

O19 – Divertículo na terceira porção do intestino posterior (P3)

É uma variável binária observada na região do P3 (Figura 1) onde pode existir o divertículo, formando uma projeção. Usamos presença ou ausência do divertículo.

(1) Ausente;

(2) Presente.

Comentário: O divertículo possui a função de manter simbiontes e ampliar a área de secreção e absorção de alimentos (Gooding et al. 1973).

O20 - Forma da terceira porção do intestino posterior (P3)

É uma variável categórica descrevendo o formato da parte mediana do P3 como:

(0) Globoso;

(1) Tubular.

Comentário: Esta variável pode determinar o volume de alimento armazenado no P3.

O21 - Forma da quarta porção do intestino posterior (P4)

É uma variável categórica, considerando o formato do P4 como:

(1) Globoso;

(2) Tubular.

Comentário: Esta variável pode determinar o volume de alimento armazenado no P4.

3.2.3.5. Características da Válvula Entérica (VE)

A obtenção de caracteres relacionados à Válvula Entérica (VE) também conhecida como P2, exigiu a preparação de lâminas. Para isso, P2 foi posicionado de forma que a saída para o P3 estivesse localizada na parte superior da lâmina, enquanto a junção com o P1 ficou na parte inferior da lâmina, de maneira que a orientação da Válvula Entérica estivesse padronizada em todas as imagens (**Figura 1**).

A função da Válvula Entérica em cupins ainda é desconhecida, porém à hipótese é que apresenta relação com a inserção da microfauna no bolo alimentar na região do intestino, para facilitar a digestão. Visivelmente existem diferenças entre a válvula entérica de diferentes táxons, mas é necessário estudos para identificar se há padrões de espinhos e formato da VE relacionados ao tipo de alimentação.

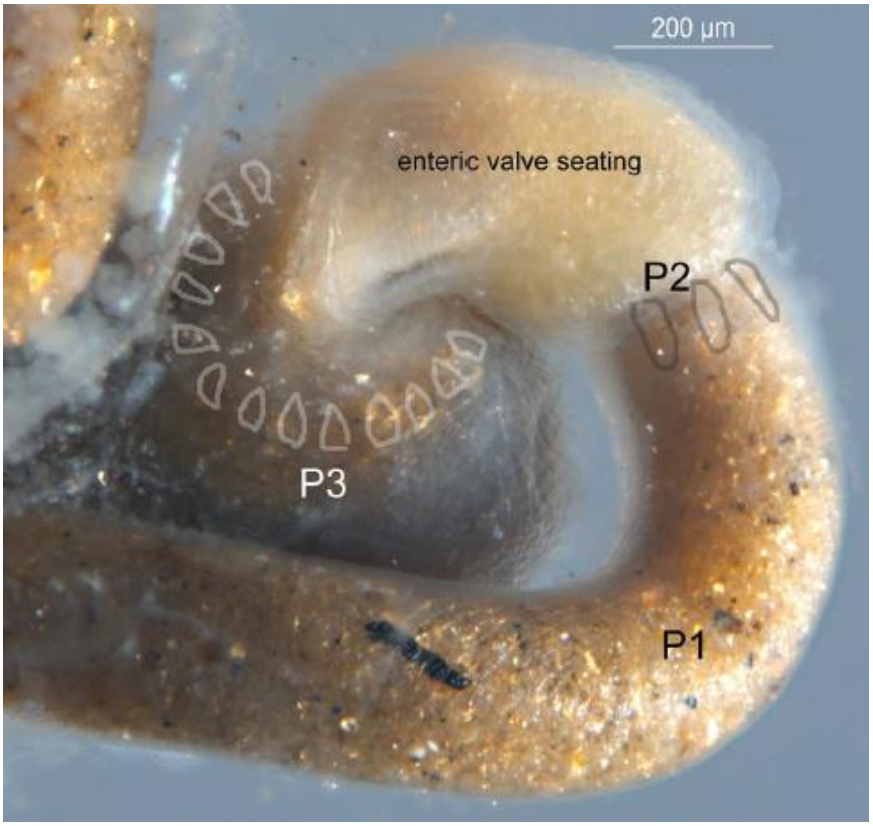


Figura 1. Localização da Válvula Entérica (Fonte: Scheffrahn, 2013). enteric valve seating = Assentamento da Válvula Entérica.

O22 - Quantidade de pregas da VE

Descreve o número de pregas aparentes na Válvula Entérica, em que observamos tanto pregas desenvolvidas, como pregas menores. É uma variável numérica discreta (contagem).

Salientamos que as espécies não possuem número maior que seis pregas, incluindo pregas desenvolvidas ou menores; algumas espécies não apresentam pregas.

O23 - Simetria da VE

É uma variável categórica descrevendo a simetria das pregas na Válvula Entérica, com os seguintes níveis:

(1) hexa-radial;

(2) tri-radial;

(3) bilateral;

(4) assimétrico;

(5) sem pregas.

O24 - Quantidade de pregas desenvolvidas

É uma variável quantitativa discreta (contagem), descrevendo a quantidade de pregas maiores (ou desenvolvidas) que são aparentes na Válvula Entérica.

O25 - Quantidade de espinhos na prega menor

É uma variável categórica, descrevendo a quantidade e localização de espinhos nas pregas menores (**Anexo: Figura 13**), com os seguintes níveis:

(1) pregas ausentes (= zero);

(2) 50% de espinhos localizados na porção superior;

(3) 50% de espinhos localizados na porção mediana;

(4) 50% de espinhos localizados na porção inferior;

(5) prega inteiramente tomada por espinhos;

(6) espinhos localizados na porção superior e inferior;

(7) espinhos localizados na porção superior e média;

(8) espinhos localizados na porção mediana e inferior.

O26 - Quantidade de espinhos ou espículas na prega desenvolvida

É uma variável categórica que descreve a quantidade proporcional de espinhos e a localização de espinhos nas pregas maiores, com os seguintes níveis:

(1) ausente (= zero);

(2) com 50% de espinhos localizados na parte superior;

(3) 50% de espinhos cobrindo a parte mediana;

(4) 50% de espinhos localizados na parte inferior;

(5) prega inteiramente tomada por espinhos;

(6) espinhos apenas na parte superior e na inferior;

(7) espinhos localizados na parte superior e média;

(8) espinhos na parte mediana e inferior.

O27 - Quantidade de espinhos ou espículas na membrana entre as pregas

É uma variável categórica nominal que descrimina a quantidade proporcional de espinhos e localização de espinhos na membrana entre as pregas, com os seguintes níveis:

(1) ausente (= zero);

(2) com 50% de espinhos localizados na parte superior;

(3) 50% de espinhos cobrindo a parte mediana;

(4) 50% de espinhos localizados na parte inferior;

(5) prega inteiramente tomada por espinhos;

(6) espinhos apenas na parte superior e na inferior;

(7) espinhos localizados na parte superior e média;

(8) espinhos na parte mediana e inferior.

O28 - Formato dos espinhos/ ou estruturas na porção superior das pregas desenvolvidas

É uma variável categórica, descrevendo o formato dos espinhos localizados na parte superior das pregas desenvolvidas (**Anexo: Figura 13**). Foram consideradas os seguintes níveis:

(1) Ausente (= sem espinhos);

(2) Espinhos com formato padrão;

(3) Filiforme;

(4) Aciculiforme;

(5) Triangular;

(6) Cônico;

(7) Ovalada;

(8) Lanceolada;

(9) Falciforme;

(10) Escamado;

(11) Espinho único.

Comentário: “Ausente” corresponde a região que não possui espinhos; “Espinho padrão” refere-se a espinho robusto com formato triangular (*Cylindrotermes flangiatus*); “Filiforme” quer dizer espinho em formato de pelos, com comprimento consideravelmente maior que a base (*Labiotermes guasu*); “Aciculiforme” são espinhos delgados e relativamente alongados (*Curvitermes odonthognathus*); “Triangulares” são espinhos na forma de triângulos isósceles (*Cornitermes bolivianus*); “Cônico” são espinhos grossos e pequenos com ponta grosseira (*Nasutitermes macrocephalus*); “Ovalada” descreve espinhos com base larga e a extensão em direção a ponta com curvatura leve (*Nasutitermes banskii*); “Lanceolada” refere-se a um espinho muito maior que os demais, com no mínimo ¼ do tamanho da prega (*Agnathotermes*); “Falciforme” são espinhos com curvatura, lembrando uma foice (*Parvitermes* sp.2); “Escamado” representa um complexo de espinhos pequenos projetados em formato de coroa no ápice de uma escama ovalada (*Anoplotermes banskii*); “Espinho único” é um espinho proeminente porém único em sua porção (*Anoplotermes janus*). Exemplos das formas dos espinhos podem ser encontrados no **Anexo: Figura 15**.

O29 – Formato dos espinhos na porção mediana das pregas desenvolvidas

É uma variável categórica, descrevendo o formato dos espinhos nas pregas desenvolvidas na porção mediana das pregas desenvolvidas (**Anexo: Figura 13**). A descrição dos diferentes tipos de espinhos segue as mesmas categorais descritas para a variável O28.

O30 - Formato dos espinhos na porção inferior das pregas desenvolvidas

É uma variável categórica, descrevendo o formato dos espinhos nas pregas desenvolvidas na porção inferior das mesmas (**Anexo: Figura 13**). A descrição dos diferentes tipos de espinho segue as mesmas categorias descritas para a variável O28.

O31 - Formato dos espinhos na porção superior das membranas entre as pregas

É uma variável categórica, descrevendo o formato dos espinhos nas membranas entre as pregas na porção superior das mesmas (**Anexo: Figura 13**). A descrição dos diferentes tipos de espinho segue as mesmas categorias descritas para a variável O28.

O32 - Formato dos espinhos na porção mediana das membranas entre as pregas

É uma variável categórica, descrevendo o formato dos espinhos nas membranas entre as pregas na porção mediana das mesmas (**Anexo: Figura 13**). A descrição dos diferentes tipos de espinho segue as mesmas categorias descritas para a variável O28.

O33 - Formato dos espinhos na porção inferior das membranas entre as pregas

É uma variável categórica, descrevendo formato dos espinhos nas membranas entre as pregas na porção mediana das mesmas (**Anexo: Figura 13**). A descrição dos diferentes tipos de espinho segue as mesmas categorias descritas para a variável O28.

O34 - Formato da prega desenvolvida

É uma variável categórica, descrevendo o formato da (s) prega (s) desenvolvida (s) (**Anexo: Figura 16**), com os seguintes níveis:

(1) Colunar;
(2) Clavada;
(3) Circular;
(4) Duplo-anel;
(5) Digitiforme;
(6) Auricular;
(7) Triangular;
(8) Colunar curta;
(9) Ovalada;
(10) Ornamentada;
(11) Ausência de pregas;
(12) Duplo-anel com fileira de espinhos;
(13) Fortemente armada.

Comentário: “Colunar” são estruturas digitiformes de largura variada, mas de forma geral aproximadamente cilíndrica (*M. peruanus*); “Clavada” descreve as estruturas laminares em que o ápice é um pouco projetado, formando um lobo pouco conspícuo (*S. holmgreni*); “Circular” refere-se a pregas com o ápice aparente e bastante esclerotizado e em formato ovalado (*C. flangiatus*); ”Duplo-Anel” não se trata da prega e sim de uma formatação de espinhos que parece se tratar de uma prega subdividida em duas regiões

ornamentadas com espinhos (*N. octopilis*) (Noirot, 2001); “Digitiforme” indica as válvulas que projetam suas cristas para dentro do P3 sem um formato definido (*O. insignis*); “Auricular” são pregas em formato de orelha (*C. cumulans*); “Triangular” assinalam pregas em que a base é duas vezes mais larga que o ápice (*S. longiceps*); “Colunar curta” refere-se a estrutura esclerotizada apenas no ápice da prega formando um formato cilíndrico (*C. tuberosus*); “Ovalada” são pregas pequenas com o formato oval (gen.3 sp.1); “Ornamentada” refere-se ao ápice da prega com ornamentação de espinhos projetados para o P3 em forma semicircular; “ausência de pregas” significa ausência de pregas aparentes (*S. molestus*); “Duplo-anel com fileira de espinhos” representa prega subdividida em duas regiões, sendo que a região apical possui uma fileira de espinhos longitudinais (*Parvitermes* sp.2); “Fortemente armada” possui uma projeção curta porém muito esclerotizada marcada por uma série de espinhos no ápice da válvula (*A. parvus*).

Exemplos dos espinhos citados podem ser encontrados no **Anexo: Figura 16**.

3.2.3.6. Caracteres morfométricos

O35 – Comprimento da tíbia

Medida como a distância entre dois paralelos marcados nas margens mais distais e proximais da tíbia anterior (excluindo espinhos apicais) de operários. Para tomada dessa medida, a tíbia deve ser visualizada com foco em toda sua extensão, referência 85 (**Anexo: Figura 8**, CC’). Variável quantitativa contínua.

O36 – Largura da cabeça

Medida como a distância entre dois paralelos marcados nas margens laterais mais distantes da cabeça, tomada em vista dorsal. Variável quantitativa contínua.

Comentários: Esta medida refere-se ao tamanho da cabeça e pode indicar o tamanho dos túneis construídos dentro dos ninhos.

O37 – Comprimento da cabeça

Medida como a distância de dois paralelos traçados nas margens distal e proximal, tomada em vista dorsal. A visualização fica mais nítida quando o foco está na ponta das mandíbulas e na margem inferior da cabeça.

Comentários: Esta medida representa o tamanho da cabeça e pode indicar o tamanho dos túneis construídos dentro dos ninhos.

3.2.3.7. Caracteres gerais de operários

O38 - Polimorfia

Esta variável é categórica nominal uma vez que existem muitas espécies que apresentam operários distintos em termos de tamanho e morfologia. As seguintes categorias foram definidas:

(1) monomórfico;

(2) dois tipos de operários;

(3) três tipos de operários.

Comentário: Este estudo utiliza polimorfia como uma variável para classificação. Cada tipo de operário é tratado como um indivíduo diferente e todas as características citadas anteriormente são avaliadas.

3.3. Análises estatísticas

Todas as análises foram realizadas por meio do programa colaborativo de acesso gratuito chamado R versão 3.6.0 (R Core Team 2019). Os seguintes pacotes e foram utilizados: "ggplot2" (Wickham 2016), "vegan" (Oksanen *et al*. 2019), "ade4" (Dray & Dufford 2007), "FactoMineR" (Le *et al*. 2008), "factoextra" (Kassambra & Mundt 2017), "dendextend" (Galili 2015), "stringr" (Wickham 2018), "dplyr" (Wickham *et al*. 2018) e "RColorBrewer" (Neuwirth 2014).

3.3.1. Análise das variáveis usadas para descrever características das espécies

Variáveis nominais com caracteres multiestados foram codificadas como variável binária para fins de análise (0=ausência, 1= presença). Esse é o caso das variáveis E2, E3 e E4. Nesses casos, as variáveis foram codificadas em bloco, mantendo a origem dos dados (cada uma das nove variáveis definidas para a matriz ecológica).

Em seguida, excluímos das análises variáveis que não apresentavam variação para classificação de espécies (por exemplo, variáveis com uma única categoria registrada) ou variáveis com muitos valores ausentes na matriz de dados (devido à dificuldade de observação ao longo do estudo). Esse é o caso das variáveis O12, O14, O19 e O20.

No caso dos soldados, algumas variáveis não foram utilizadas devido à ausência de informação na matriz de dados, especialmente porque determinadas estruturas morfológicas impediram visualização. Isso aconteceu para indivíduos de subfamílias diferentes, como foi o caso das variáveis S27, S28, S29, S30, S31 e S32.

Para muitas espécies não foi possível obter informações completas levantadas para a matriz de dados, em especial dados sobre biologia. Esses casos representam 'dados ausentes' (*missing data*) na matriz de dados. A presença de um único dado ausente pode impedir que indivíduos ou espécies possam ser usados em análises (Cooke *et al.* 2019). Portanto, espécies com dados ausentes foram excluídas durante análises. Assim, nosso estudo que inicialmente tinha 152 espécies, passou a ter 99 espécies.

As informações categóricas ou dados de contagem que não apresentam variação intraespecífica foram considerados dados fixos para espécies (soldados e operários). Para variáveis contínuas, os valores para cada espécie representam a média das medidas obtidas de 30 indivíduos, perfazendo 108 espécies de soldados e 152 espécies de operários (N=2160 para soldados; N = 3575 para operários).

Uma matriz única foi construída concatenando todas as informações de todas as matrizes (soldados, operários, ecológicas, morfométricas de soldados e morfométricas de operários). Essa matriz única foi usada como a base de dados para todas as análises aqui propostas.

3.3.2. Classificação das espécies em grupos ecológicos

O uso de métodos de determinação objetiva de guildas envolve em alguma etapa da análise, técnicas multivariadas para classificação de espécies em grupos ecológicos (isso é, as guildas). O protocolo de análises envolveu o uso das seguintes técnicas de análise multivariadas: (1) Análise Fatorial para Dados Mistos (FAMD - *Factor Analysis*

of Mixed Data), (2) Análise Fatorial Múltipla (MFA - *Multiple Factor Analysis*), (3) Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (HCPC - *Hierarchical Agrupamentoing on Principal Components*).

Análise Fatorial para Dados Mistos é um método de Componentes Principais aplicado para a análise de dados contendo variáveis quantitativas e qualitativas (Husson *et al.*, 2017). Este método permite analisar a similaridade entre indivíduos considerando variáveis mistas. Adicionalmente, permite explorar a associação (correlação) entre todas as variáveis, ambas, qualitativas e quantitativas. Em termos gerais, FAMD pode ser vista como uma combinação de uma Análise de Componentes Principais (PCA) e uma Análise de Correspondência Múltipla (MCA). FAMD utiliza PCA nas variáveis quantitativas e MCA nas variáveis qualitativas. Variáveis quantitativas e qualitativas são normalizadas durante a análise para evitar a influência de variáveis nos resultados.

Análise Fatorial Múltipla (Husson *et al.*, 2017) é um método de análise multivariada para resumir e visualizar tabelas complexas de dados nas quais os indivíduos são descritos por diversos tipos de variáveis (quantitativa e qualitativa) estruturadas em grupos. A análise leva em consideração a contribuição de todos os grupos de variáveis para definir a distância entre os indivíduos. O número de variáveis em cada grupo de variável pode diferir e o tipo de variável pode alterar de um grupo para outro, mas as variáveis devem ser da mesma classe em um determinado grupo (Abdi & Williams 2010). A MFA utiliza Análise de Componentes Principais quando as variáveis são quantitativas e Análise de Correspondência Múltipla quando as variáveis são qualitativas. Conjuntos de variáveis (grupos de variáveis) são consideradas simultaneamente, o que exige calcular a influência de cada conjunto de variáveis. Para isso, as variáveis são ponderadas durante a análise. Variáveis no mesmo grupo são normalizadas usando o mesmo ‘peso’, o que pode mudar de um grupo de variáveis para outro. Tecnicamente, MFA atribui para cada variável do grupo *j*, um peso igual ao inverso do primeiro autovalor da análise (PCA ou MCA, dependendo do tipo de variável).

Como técnica de análise de agrupamento foi utilizado o Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (Husson *et al.*, 2010). Foi selecionado HCPC como método de classificação de guildas porque é uma abordagem que permite combinar três métodos muito usados em análise de dados multivariados para

classificação de objetos: (*i*) Análise de Componentes Principais (como FAMD ou MFA), (*ii*) Agrupamento Hierárquico e (*iii*) Partição de Agrupamento pelo método de K-médias. De forma resumida, o algoritmo da HCPC pode ser descrito como os seguintes passos:

(a) um método de Análise de Componentes Principais é aplicado nos dados, dependendo do tipo de variáveis presentes e da estrutura do conjunto de dados. O número de dimensões retidas para os passos seguintes pode ser escolhido neste passo;

(b) um agrupamento hierárquico é calculado usando o critério de Ward como método de ligação (usando como valores as dimensões extraídas pelo método de Componentes Principais selecionadas no passo anterior); em geral o critério de Ward é usado porque tem como base a variância multidimensional, o que é o caso da Análise de Componentes Principais;

(c) o número de agrupamentos na árvore (dendograma) é determinado, o que resulta em um ponto de corte da árvore de similaridade;

(d) calcula K-médias para melhorar a partição inicial determinada no passo acima. A solução final é obtida após consolidação com K-médias e pode ser ligeiramente diferente da árvore obtida com agrupamento hierárquico.

Considerando que as matrizes de soldados e operários têm variáveis diferentes e exclusivas para cada uma das castas, as análises descritas abaixo foram realizadas separadamente para soldados e operários.

Inicialmente, foi utilizado FAMD para analisar os dados quantitativos (via PCA) e qualitativos (via MCA). O objetivo foi analisar a correlação entre as variáveis (qualitativas e quantitativas) e as dimensões da ordenação, bem como a contribuição das variáveis em cada eixo da ordenação. Dessa forma, foi possível identificar quais variáveis foram importantes para descrever os eixos da ordenação e, em seguida, elaborar o melhor modelo para as análises propostas na tese. Foi utilizado FAMD como método exploratório de análise e para compreender a estrutura dos dados no espaço multivariado.

Para a análise final usando a base de dados do projeto, foram utilizadas as variáveis em blocos em uma Análise Fatorial Múltipla (MFA), definindo oito blocos

para as variáveis ecológicas, sete para operários e quatro para soldados, conforme descrito no **Anexo: Tabela 4**. O bloco de variáveis ecológicas foi usado na análise de operários e de soldados.

A identificação das guildas foi realizada usando uma análise de Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (HCPC), utilizando os cinco primeiros eixos derivados da análise anterior, isso é, na Análise Fatorial Múltipla (MFA). O agrupamento obtido pode ser descrito (1) pelas variáveis (e/ou categorias), (2) os eixos da ordenação; (3) e os indivíduos (espécies). A descrição dos grupos, tanto de operários como de soldados, será apresentada separadamente, acompanhada de uma diagnose para cada grupo de espécies. Em seguida, foi proposto uma classificação única em guildas de cupins, a partir de uma análise comparada das duas classificações (isso é, operários e soldados).

4. Resultados

4.1. Matriz ecológica

O número total de espécies analisadas nesse trabalho na matriz ecológica foi igual a 152 espécies. Entretanto, nem todas as informações observadas em campo ou extraídas da literatura foram obtidas para todas as espécies da matriz ecológica, principalmente pela ausência de conhecimento sobre a biologia de muitos cupins. Por exemplo, na matriz ecológica, não conseguimos informações sobre a biologia para aproximadamente 15% das variáveis. Para a compilação de dados de biologia de cupins, foram consultadas 24 referências bibliográficas, incluindo estudos de ecologia, revisões taxonômicas de gênero e outros, além de observações obtidas em campo e/ou contribuições de especialistas sobre a biologia das espécies (**Anexo: Tabela 1 e 5**).

O maior número de espécies por subfamília de Termitidae foi: Apicotermitinae (48 espécies), seguida da subfamília Nasutitermitinae (44 espécies (**Figura 2**).

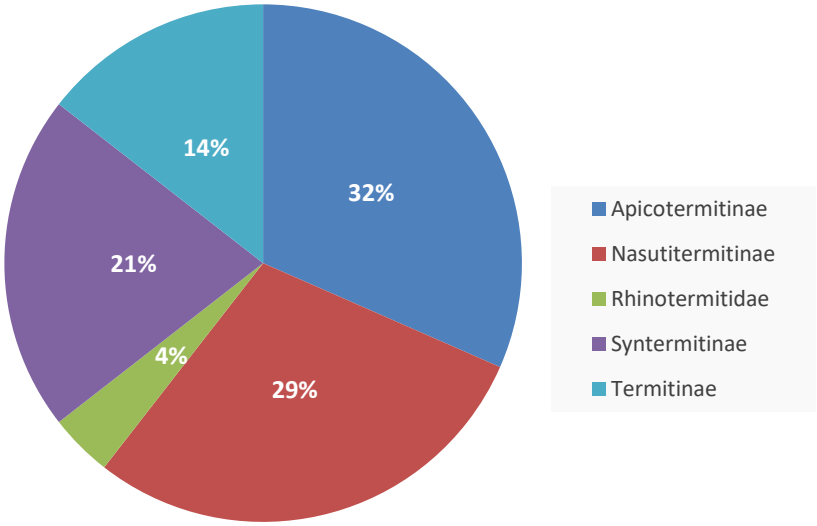


Figura 2. Gráfico da proporção de espécies encontradas por subfamília no presente estudo.

Dessa maneira, apresentamos nos próximos subtópicos as diferentes características ecológicas e biológicas da fauna estudada, a partir de dados obtidos na literatura e em observações de campo sobre biologia, obtidas durante as coletas ou informações vindas de especialistas (**Anexo: Tabela 5**).

4.1.1. Forma de forrageamento

Quase todas as espécies registradas neste estudo forrageavam fora dos ninhos. Somente seis espécies não forrageiam fora do ninho, sendo cinco espécies da família Kalotermitidae (nidificação e alimentação acontecem dentro de madeira seca) e *Inquilinitermes inquilinus*, uma espécie inquilina que se alimenta das fezes do construtor do ninho (**Figura 3**).

Entre as espécies que forrageiam fora do ninho, diversas apresentam mais de um tipo de forrageamento, mas levando em consideração a forma de forrageamento, verificamos que a maioria das espécies forrageia no subsolo (129 espécies).

O segundo local de forrageamento mais frequentemente utilizado foi em madeiras podres no solo (97 espécies). Além disto, 38 espécies forrageiam em matéria orgânica decomposta no solo, 19 acima da superfície e fora de qualquer tipo de cobertura, ou seja, forrageamento a céu aberto; 36 espécies foram encontradas forrageando na interface entre tronco e solo (**Figura 3**).

Um dado interessante é que nenhuma das espécies forrageia exclusivamente em túneis construídos, mas 27 espécies conseguem utilizar esta estratégia combinada com outras estratégias de forrageamento.

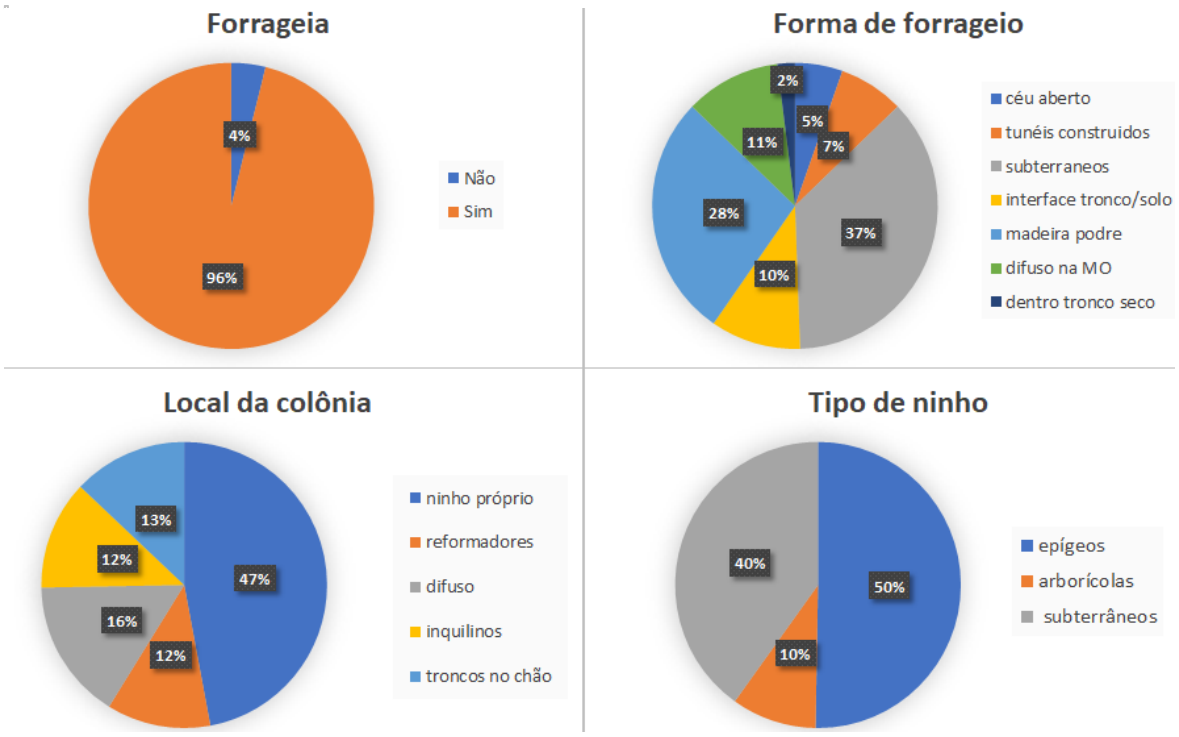


Figura 3. Porcentagem das observações coletadas no presente estudo com relação ao forrageamento, colônia e ninho de espécies de cupins.

4.1.2. Local da colônia

O local de ocupação das colônias tem relação com o modo como as espécies estabelecem seu local de fixação e moradia. Algumas espécies exploram diferentes locais, como exemplo, espécies que fazem o próprio ninho, mas quando possível reformam ninhos previamente construídos por outras espécies. Portanto, cada espécie pode ter mais de um tipo de local de estabelecimento da colônia.

A maioria das espécies estudadas constroem ninhos próprios, representando 80 espécies (47% do total). Alguns ninhos ficam difusos no solo, sem um núcleo central ou estrutura construída (27 espécies), outras 22 espécies utilizam troncos caídos no solo para estabelecer a colônia, existem também colônias que podem utilizar ninhos previamente construídos junto com a espécie construtora, as chamdas inquilinas (21 espécies) e 20 espécies utilizam o ninho previamente feito por outra espécie, mas reformam este ninho (**Figura 3**).

4.1.3. Tipos de ninhos

Com relação ao espaço físico que as espécies ocupam no ambiente, a grande maioria das espécies utiliza ninhos epígeos (94 espécies). Um segmento importante da comunidade utiliza o ambiente subterrâneo (75 espécies) e algumas espécies utilizam árvores (18 espécies) (**Figura 3**).

4.1.4. Tipo de alimentação

No presente estudo, considerando a forma de alimentação (variável E6), foram encontradas 71 espécies humívoras, 45 espécies xilófagas, 15 ceifadores (cortam folhas), 17 utilizam madeira e/ou solo e apenas uma (*I. inquilinus*) possivelmente se alimenta das fezes do construtor do ninho (*Constrictotermes*) (**Figura 4**).

4.1.5. Tipo de defesa dos soldados

Em relação à defesa dos soldados, a maioria das espécies utiliza somente defesa química, secretando substâncias por glândulas geralmente localizadas na cápsula cefálica, representada por 48 espécies. Defesas mecânicas, como mordidas, estaladas e outras formas foram registradas em 38 espécies. Algumas espécies utilizam ambos tipos de defesa, química e mecânica (29 espécies). Registramos quatro espécies de Rhinotermitidae com soldados maiores especializados em defesas mecânicas e soldados menores especializados em defesas químicas. Os Apicotermitinae não foram considerados nesta análise descritiva sobre distribuição em porcentagem de tipos de defesa dos soldados.

4.1.6. Tipo de defesa dos operários

Os operários também participam de alguma forma na defesa da colônia, porém não são tão especializados quanto os soldados, que possuem somente esta função.

As defesas de operários variam entre a forma mecânica (através de mordidas) e a forma química, muitas vezes com glândulas de ruptura no abdômen e/ou tórax com substâncias pegajosas para impedir os agressores. Quando empregam defesa química, simultaneamente utilizam a mecânica como defesa.

Registramos 120 espécies utilizando defesa mecânica, enquanto defesa química combinada com defesa mecânica está presente em 36 espécies (**Figura 4**).

4.1.7. Forrageamento com outras espécies

Uma das novidades desse trabalho foi a obtenção de informação relacionada à presença das espécies forrageando próximas a outras espécies. Neste sentido contabilizamos que 143 espécies podem forragear com outras espécies, enquanto 12 espécies não foram observadas forrageando perto de outras espécies. Para uma espécie (*Divinotermes tuberculatus*) não existe informação suficiente para descrever qual é o comportamento de forragemento em relação à presença de outras espécies (**Figura 4**).

A maior parte das espécies que não forrageiam com outras espécies pertencem à subfamília Apicotermitinae, mais algumas espécies dos gêneros *Labiotermes* e *Neocapritermes* (**Anexo: Tabela 5**).

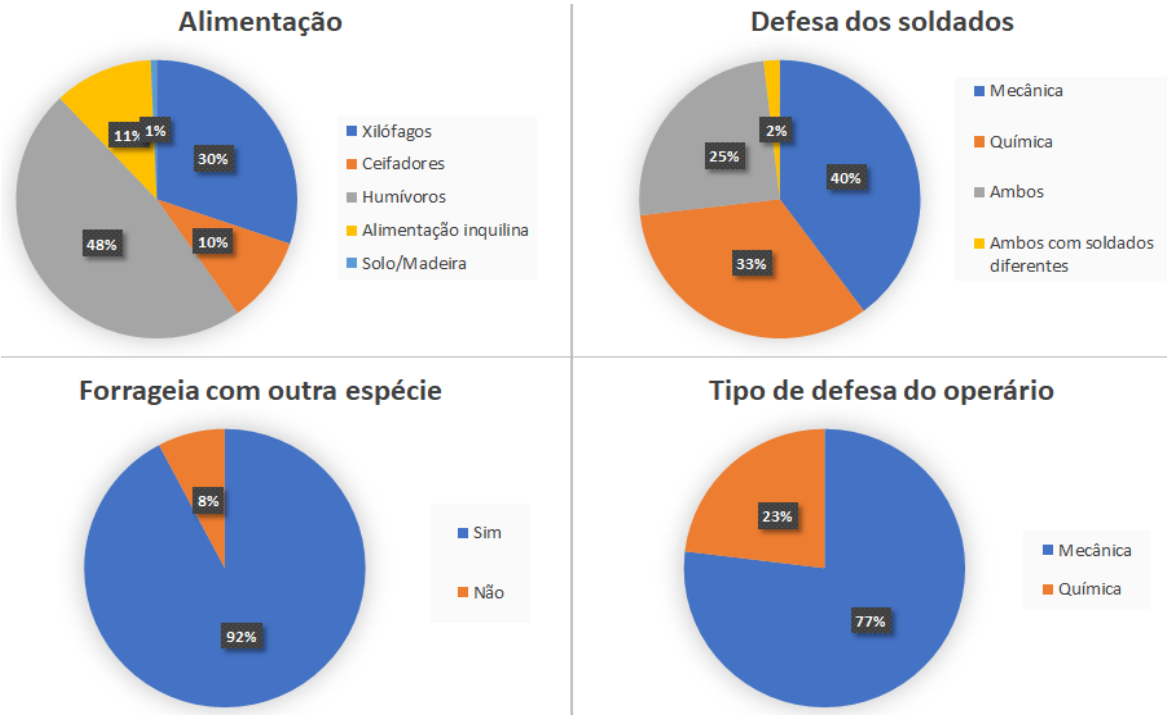


Figura 4. Porcentagem das observações coletadas no presente estudo com relação a alimentação, tipos de defesa de soldados/operários, forrageamento com outras espécies e tipo de defesa de operários.

4.2. Matriz de soldados

A matriz morfológica de soldados é o resultado da análise de 2.175 indivíduos representando 116 espécies, excluindo Apicotermitinae (17 espécies) que não tem soldados.

Uma característica observada no estudo foi a presença de microesculturas na cabeça de soldados de algumas espécies (possivelmente glândulas), que poderão ser estudadas no futuro (**Anexo: Figura 5**).

As espécies que possuem taisindícios de glândulas na base do Naso são *Embiratermes latidens*, *Silvestritermes minutus*, *Silvestritermes euamignathus*, *Paracurvitermes manni*. Algumas espécies apresentam essas estruturas na base do Naso e na na fronte, como *Labiotermes guasu* e *Cornicapritermes mucronatus.*

As seguintes espécies apresentam essas estruturas ocupando toda cápsula cefálica: *Neocapritermes pumilis, Neocapritermes talpoides, Neocapritermes talpa, Neocapritermes taracua, Cornitermes pugnax, Cornitermes bolivianus, Labiotermes labralis, Labiotermes orthocephalus, Curvitermes minor, Cyrilliotermes strictinasus, Cyrilliotermes angulariceps, Spinitermes longiceps, Cavitermes tuberosus, Rhinotermes hispidus, Rhinotermes marginalis, Nasutitermes corniger, Nasutitermes ephratae, Nasutitermes acangussu, Nasutitermes banksi, Nasutitermes bivalens, Nasutitermes guayanae, Nasutitermes gaigei, Nasutitermes octopilis, Nasutitermes wheeleri, Labiotermes leptothrix.*

Levando em consideração a largura da cabeça dos soldados, *Atlantitermes snyderi* possui a menor cápsula cefálica (0,4 mm), seguido de *Coatitermes kartaboensis* (0,42 mm). Em contrapartida, *Syntermes aculeosus* tem a maior cápsula cefálica (7.2 mm), seguido pelas demais espécies de *Syntermes*.

4.3. Operários

A matriz de operários é o resultado do estudo de 3.575 indivíduos. Essa matriz tem dimensão maior do que a matriz para soldados, uma vez que os Apicotermitinae estão incluídos nela.

O estudo da maxila dos operários revelou diferenças principalmente em relação ao formato do incisor lacínial, o qual se apresenta sob três formas principais, como (*i*)

formato senoidal na margem externa (25 espécies), (*ii*) margem relativamente reta com apenas uma curvatura no final do incisor (25 espécies) ou (*iii*) leve curvatura da margem externa ao longo de toda sua extensão (104 espécies).

Ainda na maxila, foram identificadas modificações na quantidade de cerdas na borda interna da lacínia, mas, é importante ressaltar que se trata de característica de difícil mensuração, pois a perda das cerdas com a idade dos cupins é frequente. Ainda assim, três grupos de espécies foram aqui delimitados: (*i*) com poucas cerdas (até 6 cerdas), (*ii*) com quantidade média de cerdas (de 7 a 9) e (*iii*) com muitas cerdas (mais de 9; máximo = 12).

Outra característica interessante observada na maxila é o tamanho da gálea em relação ao incisor lacinial, uma vez que essa estrutura recobre o incisor lacinial, sendo observado as seguintes condições: (*i*) a gálea cobre o final do incisor, sem ultrapassá-lo (146 espécies), (*ii*) a gálea termina antes do incisor acabar (3 espécies) ou (*iii*) a gálea cobre e ultrapassa o incisor (5 espécies).

A classificação de diferenças morfológicas da válvula entérica foi elaborada por áreas pré-determinadas como descrito em materiais e métodos (**Anexo: Figura 12**), compreendendo 13 caracteres da matriz de operários. No estudo em tela, encontramos um total de 10 espinhos diferentes (**Anexo: Figura 14**). O espinho com maior incidência nas diferentes válvulas entéricas foi o espinho padrão, com 85 ocorrências, seguido do espinho do tipo cônico, com 68 ocorrências.

Levando em consideração a largura da cabeça, o operário com menor tamanho é a espécie *Longustitermes manni* (0,45 mm), seguido por operários não identificados de Apicotermitinae que apresentam largura muito próxima a de *L. manni*. Em contrapartida, a espécie com maior largura da cabeça foi *Syntermes aculeosus* (3,84 mm), seguido por *Syntermes spinosus* e *Syntermes peruanus* (3,54 mm). Este resultado era esperado, uma vez que o tamanho diminuto dos Apicotermitinae contrasta com grande tamanho de corpo de *Syntermes*. Resultados similares são obtidos quando o comprimento da cabeça é usado como variável para descrever tamanho da cápsula cefálica.

4.4. Análise de guildas

A ausência de dados para qualquer dimensão da matriz concatenada levou a eliminar tais espécies das análises. Dessa forma, das 152 espécies registradas na área de estudo, 53 espécies foram eliminadas por este motivo. Portanto, informações completas foram obtidas para 99 espécies (**Anexo: Tabela 5**).

Durante análises sobre colinearidade entre as variáveis, algumas apresentaram um índice de correlação alto e foram excluídas da matriz de dados com o objetivo de melhorar o modelo de análise (simplificando o número de variáveis para análise). Dessa maneira foram excluídas as variáveis correlatas e o teste foi refeito para verificar o grau de explicação dos eixos, este procedimento foi realizado em todas as combinações para verificar a melhor composição de variáveis. Assim, as variáveis excluídas foram: comprimento da mandíbula de soldados (S23), inserção do túbulo de Malpighi (O16) e forma P4 no intestino posterior (O21), altamente relacionadas com tamanho da mandíbula de soldado (S11), presença da lingueta mesentérica secundária (O15), forma do P3 (O21), sequencialmente.

Portanto, o presente trabalho lidou com uma matriz com dimensões consideráveis, sendo analisadas 99 espécies e um total de 65 variáveis (09 ecológica, 13 morfológicas de soldados, 32 morfológicas de operários, 08 morfométricas de soldados e 03 morfométricas de operários).

Para a matriz de operários, os dois primeiros eixos da Análise Fatorial de Dados Mistos explicaram 18% da variação dos dados, sendo que o primeiro eixo representou 10% e o segundo eixo 8% (**Figura 5**). Dados sobre morfometria dos operários foram as variáveis com maior contribuição para a análise, seguido das variáveis envolvendo características da Válvula Entérica. As variáveis com menor contribuição foram as variáveis da matriz ecológica, tanto para o primeiro eixo análise quanto para o segundo eixo da análise.

Para os soldados, o primeiro eixo da análise representou 13 % da variação dos dados, enquanto o segundo eixo representou 8%, totalizando 21% da variância nos dois primeiros eixos (**Figura 5**). Dados sobre a forma e tamanho da mandíbula foram as variáveis com maior importância no primeiro eixo da ordenação, enquanto no segundo eixo forrageamento e local da colônia foram as variáveis mais importantes. As variáveis

com menor contribuição estavam nas variáveis da matriz ecológica, tanto para o primeiro eixo, quanto para o segundo eixo da análise.

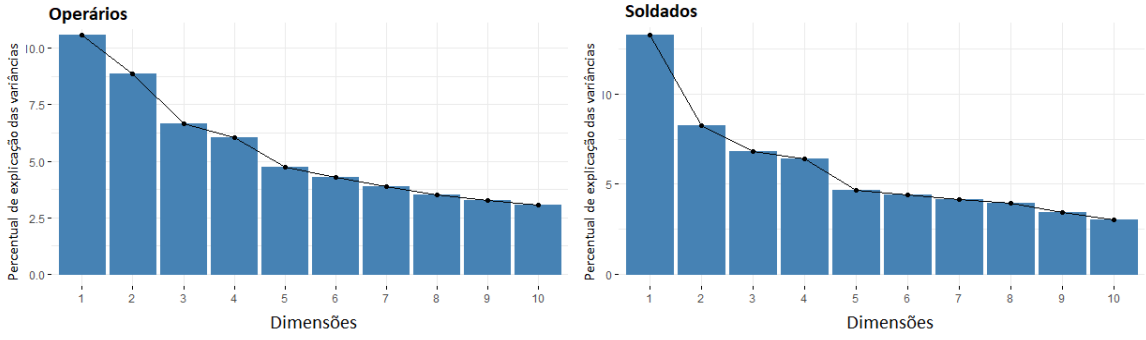


Figura 5. Representação gráfica da explicação dos eixos (dimensões) das matrizes de operários e soldados, através da Análise de Componentes Principais (PCA).

4.4.1. Agrupamentos para soldados

Os grupos elaborados pela matriz de dados ecológicos e morfológicos de soldados refletem em grande parte agrupamentos taxonômicos (**Figura 6**). A análise sugere a existência de seis grupos (**Anexo: Tabela 6**), que estão relacionados principalmente com a forma da mandíbula.

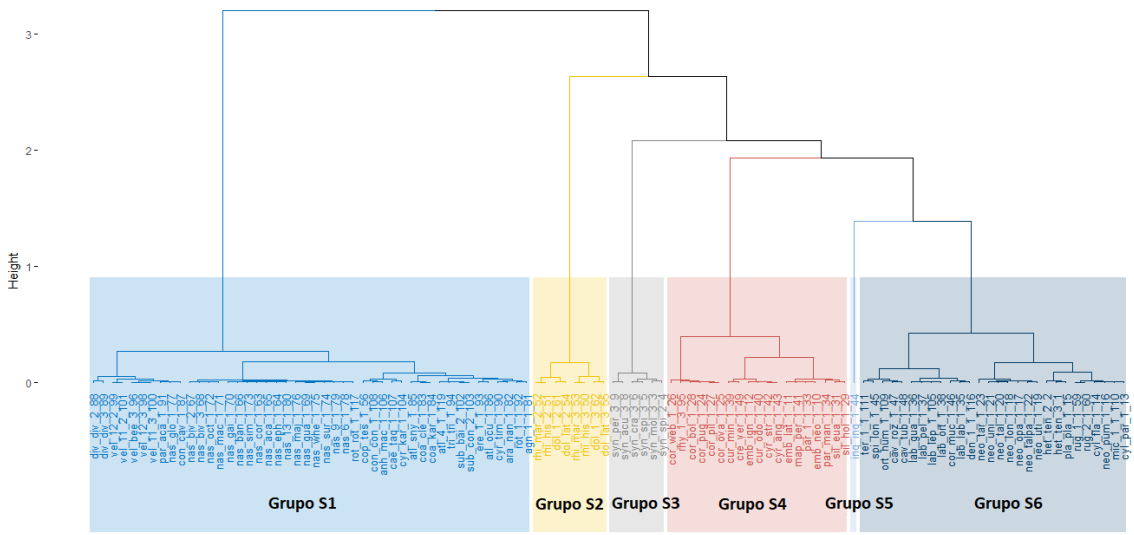


Figura 6. Árvore de similaridade entre soldados. Os grupos foram identificados através de um Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (HCPC). Imagem ampliada no **Anexo: Figura 19**, siglas apresentadas em **Anexo: Tabela 6**.

Grupo S1: Grupo com mandíbula vestigial e com cápsula cefálica com Naso proeminente. As espécies desse grupo são da subfamília Nasutitermitinae.

Grupo S2: Grupo com alimentação xilófaga, forrageamento subterrâneo. Sua morfologia composta por mandíbulas esmagadoras com o primeiro e segundo dente, mandíbula menor do que a largura da cabeça, Naso ausente, formados por representantes da família Rhinotermitidae (exceto *Heterotermes tenuis*).

Grupo S3: Grupo ceifador, com forrageamento predominantemente a céu aberto, com ninho próprio. Sua morfologia composta por mandíbula do tipo cortante ou esmagadora larga. Formado por espécies do gênero *Syntermes*.

Grupo S4: Grupo com alimentação do tipo humívora, de interface entre solo/tronco podre e ceifadores. Sua morfologia composta por mandíbulas no formato punctantes largas, punctantes finas ou esmagadoras, Naso curto. Composto por espécies da subfamília Syntermitinae (exceto *Syntermes* e *Labiotermes*).

Grupo S5: Grupo composto por uma única espécie, *Inquilinitermes inquilinus*, pois não forrageia, não constrói ninho próprio, é inquilina e provavelmente se alimenta do material orgânico deixado pelo construtor do ninho.

Grupo S6: Grupo com alimentação do tipo xilófago ou humívoro. Sua morfologia é composta por mandíbulas cortantes, estaladoras simétricas ou estaladoras assimétricas. Composto por espécies da subfamília Termitinae + *Labiotermes* (Termitidae, Syntermitinae) + *Heterotermes tenuis* (Rhinotermitidae).

4.4.2. Agrupamentos para operários

Utilizando o Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais para os dados ecológicos e morfológicos de operários, sete grupos de espécies foram revelados (**Figura 7**) (**Anexo: Tabela 6 e Figura 19**). Estes grupos são caracterizados principalmente pela morfologia da mandíbula e pela morfologia da Válvula Entérica, em especial a quantidade e tipos de espinhos.

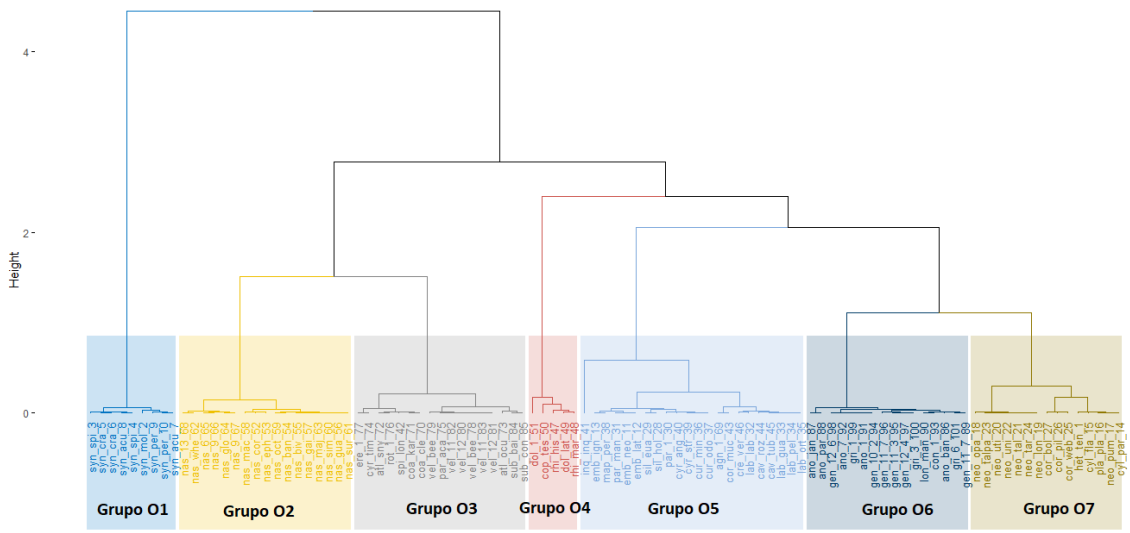


Figura 7. Árvore de similaridade entre operários. Os grupos foram identificados através de um Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (HCPC). Ver imagem ampliada no **Anexo: Figura 18**, siglas apresentadas em **Anexo: Tabela 6**.

Grupo O1: Grupo formado por espécies ceifadoras, forrageando a céu aberto (combinado com outras formas de forrageamento) e construtoras do próprio ninho. Sua morfologia composta por Válvula Entérica é desarmada, mandíbula com dente apical menor que o primeiro dente, poucas cristas molares (1 a 5). É formado exclusivamente pelo gênero *Syntermes*.

Grupo O2: Grupo formado por espécies xilófagas, constroem túneis para forragear (combinado com outras formas de forrageamento); edificam o próprio ninho, variando entre epígeo e arborícola. Sua morfologia composta por mandíbula tem dentes mais ou menos do mesmo tamanho, a Válvula Entérica tem formato de duplo-anel com muitos espinhos do tipo Ovalada. Grupo formado exclusivamente por espécies do gênero *Nasutitermes*.

Grupo O3: Grupo formado por espécies xílogafas, humívoras, ou se alimentam de interface de solo/madeira podre, de forrageamento subterrâneo ou em madeira podre (combinado com outros) e os ninhos são epígeos ou subterrâneos. Sua morfologia composta por Válvula Entérica possui muitos espinhos triangulares e/ou cônicos. Todas as espécies pertencem à subfamília Nasutitermitinae.

Grupo O4: Grupo formado por espécies xilófagas, forrageiam de forma subterrânea (combinado com outras formas) e a colônia se estabelece em ninhos difusos no solo ou

em troncos podres. Sua morfologia composta por Válvula Entérica com muitos espinhos, principalmente do tipo “espinho padrão” e aciculiforme. Formado por espécies da família Rhinotermitidae.

Grupo O5: Grupo formado por espécies humívoras ou que se alimentam na interface madeira/solo. A maioria das espécies é subterrânea (combinado com outras formas de forrageamento), que constroem o próprio ninho, são inquilinas ou reformadoras, com exceção de *Inquilinitermes*, que provavelmente se alimenta de fezes provenientes do construtor do ninho. Sua morfologia composta por Válvula Entérica com muitos espinhos na prega maior e nas membranas entre as pregas (100% da prega), na maioria do tipo “espinho padrão”, aciculiforme ou triangular. As espécies desse grupo são da subfamília Syntermitinae + os seguintes gêneros da subfamília Termitinae: *Cavitermes*, *Cornicapritermes*, *Creptitermes* e *Inquilinitermes*.

Grupo O6: Grupo com espécies humívoras, forrageamento de forma subterrânea (junto com outras formas de forrageamento), constroem o próprio ninho ou possuem ninhos difusos na matéria orgânica. Sua morfologia composta por Válvula Entérica na maioria dos casos tem conformação de espinho do tipo escamado. Todas as espécies são da subfamília Apicotermitinae.

Grupo O7: Grupo com espécies xilófagas ou ceifadoras, forrageando dentro de madeira podre ou de forma subterrânea (junto com outras formas de forrageamento), os ninhos podem ser subterrâneos ou epígeos. Sua morfologia apresenta cristas molares com 1-11 ranhuras, incisor lacínial com leve curvatura, mandíbula com dente apical geralmente menor que o primeiro dente. A Válvula Entérica em geral tem espinhos nas pregas limitados à parte superior, geralmente do tipo “espinho padrão” ou cônicos. Pertencem a este grupo espécies da subfamília Termitinae (*Cylindrotermes*, *Neocapritermes*, *Planicapritermes* e *Spinitermes*) + espécies de *Cornitermes*.

4.4.3. Descrição das guildas ecológicas

Após a classificação em grupos de soldados e operários, uma classificação única em guildas para cupins foi definida, utilizando uma análise descritiva comparada entre o dendrograma de soldados e operários (**Figura 8**) (**Anexo: Tabela 6 e Figura 18)**.

No total, foi sugerido a organização da fauna em 10 guildas, com a seguinte distribuição de grupos: guilda 1 (S1 com O2), guilda 2 (S1 com O3), guilda 3 (S2 com O4), guilda 4 (S3 com O1), Guilda 5 (S4 com O5), guilda 6 (S4 com O7), guilda 7 (S5 com O5), guilda 8 (S6 com O5), guilda 9 (S6 com O7) e guilda 10 (apenas grupo O6, sem soldados). Cada um desses grupos é caracterizado por uma combinação de informações ecológicas e morfológicas (soldados e operários). A descrição das guildas é apresentada abaixo.

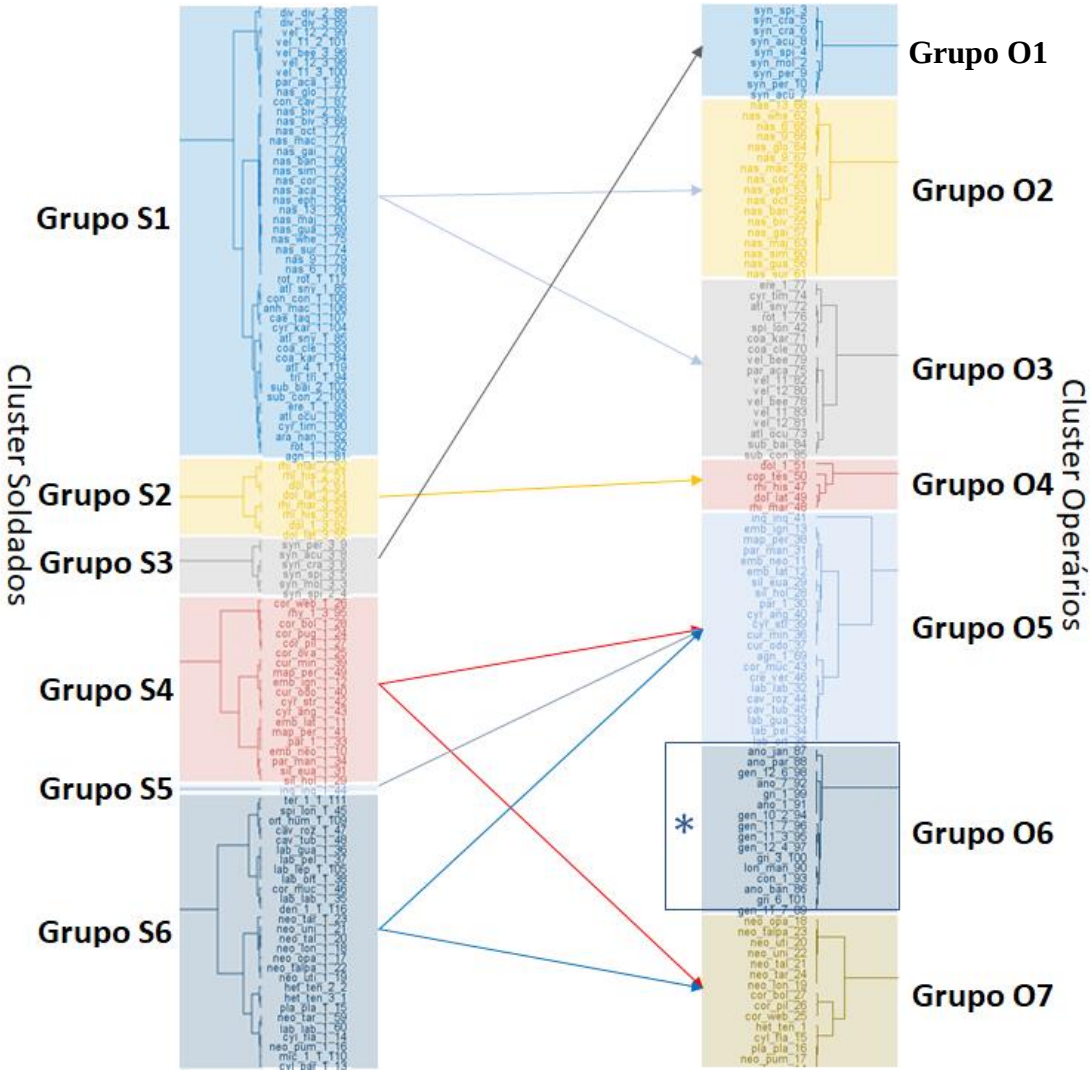


Figura 8. Relação entre os agrupamentos de Soldados e Operários elaborada com HCPC usando eixos derivados de uma Análise Fatorial Múltipla. (*) Grupo dos Apicotermitinae, que não possuem soldados. Siglas apresentadas em **Anexo: Tabela 6**.

Guilda 1: Formado por espécies pertencentes aos grupos S1 e O2. Todas forrageiam por meio de túneis construídos, além de outras formas de forrageamento, constroem o

próprio ninho (epígeo ou arborícola), são xilófagos, mandíbula dos operários com os dentes mais ou menos do mesmo tamanho. A morfologia é composta por Válvula Entérica com formato de duplo-anel e presença de muitos espinhos do tipo Ovalada, os soldados possuem mandíbula vestigial e com uma cápsula cefálica com Naso cônico proeminente. Todas as espécies do estudo pertencentes ao gênero *Nasutitermes* estão inseridas neste grupo.

Guilda 2: Formado por espécies pertencentes aos grupos S1 e O3. Inclui espécies de tamanho reduzido que fazem forrageamento subterrâneo ou em madeira podre, além de outras formas, possuem ninhos epígeos ou subterrâneos, alimentação variando entre xilófagos, humívoros ou interface entre solo/madeira podre. Com relação à morfologia há Válvula Entérica com presença de muitos espinhos triangulares e/ou cônicos. Os soldados possuem mandíbula vestigial e sua principal defesa se dá por intermédio de um Naso proeminente, variando entre cônico e cilíndrico. Todas as espécies são pertencentes a subfamília Nasutitermitinae (*Agnathotermes*, *Atlantitermes*, *Coatitermes*, *Cyranotermes*, *Ereymatermes*, *Paraconxitermes*, *Rotunditermes*, *Subulitermes* e *Velocitermes*).

Guilda 3: Formado por espécies dos grupos S2 e O4. São espécies que forrageiam no subterrâneo, além de outras formas de forrageamento, a colônia fica em ninhos difusos no solo ou em troncos podres, são xilófagos. Com relação a morfologia, Válvula Entérica com muitos espinhos, principalmente do tipo espinho padrão e aciculiforme. As mandíbulas dos soldados são esmagadoras com o primeiro e segundo dente, mandíbula menor do que a largura da cabeça, Naso ausente. Guilda formada por representantes da família Rhinotermitidae.

Guilda 4: Formado por espécies classificadas nos grupos S3 e O1. Com tamanho de corpo grande, forrageando principalmente a céu aberto, constroem o próprio ninho epígeo ou subterrâneo, são ceifadores. Com relação à morfologia, possuem Válvula Entérica desarmada, mandíbula dos operários com apical menor que o primeiro dente, poucas cristas molares (1 a 5), mandíbula dos soldados do tipo cortante ou esmagadora larga. São todas as espécies encontradas no estudo do gênero *Syntermes*.

Guilda 5: Formado por espécies pertencentes aos grupos S4 e O5. A maioria das espécies forrageia de forma subterrânea, além de outras formas de forrageamento, podem construir o próprio ninho ou podem ser inquilinas ou reformadoras, são

humívoras ou se alimentam da interface de madeira/solo. Com relação à morfologia, a Válvula Entérica apresenta muitos espinhos na prega maior e nas membranas entre as pregas (100% da prega), na maioria do tipo espinho padrão ou aciculiforme. A mandíbula do soldado com formato cortante, punctantes largas ou punctantes finas. As espécies deste grupo pertencem a subfamília Syntermitinae (*Curvitermes*, *Cyrilliotermes*, *Embiratermes*, *Mapinguaritermes*, *Paracurvitermes* e *Silvestritermes*).

Guilda 6: Formado por espécies pertencentes aos grupos S4 e O7. Forrageiam de forma subterrânea, na interface tronco/solo e em madeira podre, em poucos casos a céu aberto. Podem construir o próprio ninho, epígeo ou podem utilizar troncos no solo como ninho, são ceifadores. Sua morfologia é composta por mandíbula de soldado é cortante, com o primeiro e segundo dente presente, Válvula Entérica apresenta muitos espinhos (nas pregas e membrana entre as pregas) e geralmente do tipo espinho padrão. Todas as espécies do gênero *Cornitermes* pertencem a essa guilda.

Guilda 7: Formado por espécies pertencentes aos grupos S5 e O5. São espécies exclusivamente inquilinas, que se alimentam de material orgânico proveniente do construtor do ninho e não forrageiam fora do ninho. A única espécie encontrada nesse estudo com essa biologia é *Inquilinitermes inquilinus*.

Guilda 8: Formado por espécies pertencentes aos grupos S6 e O5. Forrageiam de forma subterrânea ou na interface tronco/solo, conseguem criar um ninho próprio, mas possuem a capacidade de reformar outros ninhos ou serem inquilinos, são humívoros. Com relação à morfologia tem a mandíbula de soldado como cortante, esmagadora fina ou estaladora assimétrica. A mandíbula do operário não possui cristas molares, e a Válvula Entérica é dotada de espinhos na maioria do tipo espinho padrão ou aciculiforme, podendo existir também espinhos filiformes. Guilda formada por espécies da subfamília Syntermitinae (*Labiotermes*) e Termitinae (*Cavitermes* e *Cornicapritermes*)

Guilda 9: Formado por espécies pertencentes aos grupos S6 e O7. Forrageiam principalmente de forma subterrânea ou na interface solo/tronco, podem fazer o próprio ninho, mas também se estabecem de forma difusa no solo ou podem ser inquilinos. São xilófagos. Com relação à morfologia, possuem mandíbulas de soldados do tipo cortante, punctante fina, esmagadora fina e estaladora assimétrica. As cristas molares com 1 a 11 ranhuras, incisor lacínial com leve curvatura, mandíbula com dente apical geralmente

menor que o primeiro dente. Válvula Entérica com espinhos nas pregas localizados somente na porção superior, geralmente do tipo espinho padrão ou cônicos. As espécies representates desta guilda pertecem a subfamília Termitinae (*Creptitermes*, *Cylindrotermes*, *Neocapritermes*, *Planicapritermes* e *Spinitermes*)

Guilda 10: Guilda formada por espécies de cupins que não possuem soldados, a defesa da espécie acontece apenas pelos operários, são da subfamília Apicotermitinae. Possuem forma de forrageamento subterrânea, além de outras formas de forrageamento, constroem o próprio ninho que é subterrâneo ou epígeo, ou possuem ninhos difusos na matéria orgânica, são humívoros, na maioria dos casos a Válvula Entérica possui conformação de espinho do tipo escamado.

Para analisar de forma comparada a descrição das guildas, elaboramos uma tabela com algumas das informações relevantes para cada uma das guildas descritas acima (**Tabela 3**).

Tabela 2. Tabela resumida das características das dez guildas ecológicas de cupins propostas neste estudo. PFF – Principal forma de forrageamento, MS – Mandíbula soldado, PTE – Principal tipo de espinho da Válvula Entérica.

	Alimentação	Ninho	Local da colônia	PFF	MS	PTE
Guilda 1	Xilófagos	Próprio	Epigeos ou arborícolas	Túneis construídos	Vestigial	Ovalada
Guilda 2	Xilófagos, humivoros e interface solo/madeira podre	Próprio	Epigeos ou subterrâneos	Subterrâneo ou madeira podre	Vestigial	Triangulares e cônicos
Guilda 3	Xilófagos	Próprio	Difuso ou Madeira podre	Subterrâneos	Esmagadora	Padrão ou aciculiforme
Guilda 4	Ceifadores	Próprio	Epigeo ou subterrâneo	Céu aberto	Cortante ou esmagadora	desarmada
Guilda 5	Humívoros e interface solo/madeira podre	Próprio, inquilinas ou reformadoras	Epígeo, subterrâneo e arborícola	Subterrâneo	Cortante, punctantes largas ou punctantes finas	Padrão ou aciculiforme
Guilda 6	Ceifadores	Próprio e troncos no solo	Epígeo	Subterrâneos, interface madeira/solo e madeira podre	Cortante	Padrão
Guilda 7	Alimentação inquilina	Inquilino				
Guilda 8	Humívoros	Próprio, inquilinas ou reformadoras	Epígeo, subterrâneo e arborícola	Subterrâneo ou interface madeira/solo	Cortante, esmagadora ou estaladora assimétrica	Padrão, aciculiforme e filiformes

Guilda 9	Xilófagos	Próprio, difusa ou inquilinos	Epígeo, subterrâneo e arborícola	Subterrâneo ou interface madeira/solo	Cortante, Puctante fina, esmagadora ou assimétrica	Padrão ou cônico
Guilda 10	Humívoros	Próprio ou difuso	Subterrâneos ou epígeos	Subterrâneo	Sem soldados	Escamado

5. Discussão

Descrição da fauna

O trabalho em tela utilizou dados de uma amostragem extensiva, representando quatro anos de coletas em uma mesma região, perfazendo uma amostragem relativamente completa das espécies encontradas no ambiente. Portanto, esperamos que a lista de espécies deste estudo represente o conjunto local esperado de espécies de cupins em comunidades de florestas tropicais. A partir dessa base de dados, desenvolvemos uma classificação em guildas de cupins. Foram identificadas 152 espécies, com representantes de duas famílias (Rhinotermitidae e Termitidae), sendo que em Termitidae temos representantes das quatro subfamílias que ocorrem na Região Neotropical (Apicotermitinae, Syntermitinae, Nasutitermitinae e Termitinae). A subfamília que apresentou maior diversidade no estudo foi Apicotermitinae (31,5% das espécies), esse resultado é semelhante ao encontrado por outros inventários de fauna ao longo da Floresta Amazônica, como Davies *et al*. (2003) com 34% na Guiana Francesa, Ackerman *et al*. (2009) com 30% na Amazônia Brasileira, Bourguignon *et al*. (2011) com 35% na Guiana Francesa e Palin *et al*. (2011) com 50% no Peru.

Neste sentido, enfrentamos dificuldades em relação à obtenção de informações sobre a biologia de algumas espécies, em especial de Apicotermitinae, uma vez que aproximadamente 50% das informações sobre a biologia, observadas nesse estudo, não estão disponíveis na literatura. A ausência de informações sobre biologia impôs uma restrição na análise de dados, porque as análises multivariadas excluem espécies que não possuem o conjunto completo de informações. Nesse caso, das 57 espécies de Apicotermitinae, 20 espécies foram usadas na análise de agrupamento.

Com relação ao local de forrageamento das espécies, a maioria observada adota o tipo subterrâneo, seguido por madeira podre e interface entre tronco/solo, indicando que as espécies preferem forragear em ambientes com algum tipo de defesa natural,

utilizando soldados apenas como último recurso de defesa. Já as espécies que forrageiam a céu aberto, representam apenas 5% das espécies, geralmente de gêneros com tamanho corpóreo grande, como *Syntermes* e *Cornitermes*.

As espécies encontradas nessa pesquisa representam quase todos os tipos de uso de recursos alimentares encontradas em outras regiões brasileiras, sendo os humívoros a maior porção de espécies, seguido de xilófagos. Em ambientes tropicais é possível encontrar resultados semelhantes em diferentes fitofisionomias, tais como Silva *et al*. (2018) em brejos de altitude, Constantino (2005) no Cerrado, Vasconcellos *et al*. (2010) no semiárido da Caatinga, Palin *et al.* (2011) em florestas do Peru, Pratiknyo et al. (2018) na Indonésia.

Porém, existem alguns casos de alimentações específicas não incluídas nesse estudo e, portanto, não fazem parte da nossa classificação de grupos, tais como *Serritermes serrifer* que possivelmente se alimenta de material orgânico vegetal dentro da parede de ninhos de outras espécies, uma vez que os túneis de forrageamento de *S. serrifer* acompanham concentrações altas desse material (Barbosa & Constantino 2017). Outro caso é *Inquilitermes fur* que, devido aos microorganismos presentes em seu intestino, possivelmente se alimenta das fezes de *Constrictotermes cyphergaster*, que por sua vez se alimenta de fungos (Barbosa-Silva *et al.* 2016). Entretanto, ressaltamos que os dois exemplos citados são espécies inquilinas de outras espécies, e que ainda há poucos trabalhos sobre sua alimentação, o que torna necessário um maior aprofundamento dessa questão, tendo em vista que ambos os trabalhos não são conclusivos a respeito da alimentação.

Há poucas informações sobre a alimentação para muitas das espécies encontradas aqui, como é o caso dos Apicotermitinae, geralmente classificados como humívoros. Este tipo de alimentação pode ser afetado pelo grau de decomposição da matéria orgânica, e as observações da literatura e em campo não conseguem identificar este tipo de detalhamento. Neste sentido, relacionar a microbiota das espécies de cupins pode ser uma solução para este nível de detalhe, o qual é necessário para entender nicho dos Apicotermitinae. Em cupins, a microbiota pode atuar de cinco formas na decomposição de matéria vegetal: (1) metabolismo dissimilativos de polímeros de açúcar (celulose, hemiceluloses) e sua clivagem em cadeias curtas a serem usadas por cupins ou outros simbiontes, (2) eliminação de oxigênio, a fim de manter um ambiente anóxico que permite a fermentação no intestino, (3) metabolismo de nitrogênio fixando nitrogênio atmosférico ou reciclando resíduos de nitrogênio, (4) eliminação de

hidrogênio pela redução da acetogênese, (5) degradação de compostos aromáticos originados de unidades de lignina (desmetilação, desacetilação, descarboxilação e, até certo ponto, degradação de núcleos aromáticos) e (6) humificação de matérias orgânicas complexas e mineralização de carbono a partir de proteínas componentes do húmus no solo-alimentadores (Šobotník & Dahlsjo 2017).

Outra característica analisada foram as estruturas presentes na cápsula cefálica (possivelmente glândulas). De modo geral, os cupins possuem um conjunto de glândulas exócrinas rico em comparação aos demais insetos, compreendendo 20 tipos de glândulas, incluindo as glândulas do Naso. Um caso interessante é o conjunto de glândulas na base do naso *Angularitermes*, que apresenta três diferentes tipos de células especializadas em secreções de defesa (Cancello *et al*. 1996; Šobotník *et al*. 2015). Nesse estudo, foram encontradas possíveis aberturas de glândulas (chamadas de microesculturas) na cápsula cefálica de diversas espécies. Tais estruturas poderiam fornecer indícios de glândulas secretoras para defesa da colônia. Entretanto, não foi possível analisar detalhadamente essas estruturas, mas levantamos informações de que pelo menos 33 espécies apresentam tais características, com representantes das duas famílias encontradas. Ressaltamos que sem um estudo mais aprofundado sobre a histologia e ultraestrutra de tais estrutras, não se sabe nem mesmo se são de fato glândulas.

Importância das variáveis usadas para classificação em guildas de cupins

A forma de forrageamento de uma espécie está intimamente ligada à sua alimentação, uma vez que é previsível que espécies que são humívoras tendem a forragear de forma subterrânea, em matéria orgânica degradada, enquanto espécies ceifadoras tendem a forragear a céu aberto. Este trabalho identificou que espécies que forrageiam a céu aberto são geralmente maiores que as demais, possivelmente porque soldados maiores geram melhor defesa contra predadores durante o forrageamento. O intestino dos cupins, formato do P1 e P3 e a Válvula Entérica, estão relacionados com a alimentação das espécies e com o local de forrageamento. Donovan e colaboradores (2001) destacaram que espécies que vivem em ambientes com solos mais ricos em minerais, tendem a possuir válvulas entéricas mais esclerotizadas. Šobotník & Dahsjo (2017) propõem que cupins que se alimentam de húmus possuem estruturas mais esclerotizadas, enquanto as espécies com mais espinhos conspícuos se alimentam de solo.

Observamos que espécies com menor quantidade de espinhos na Válvula Entérica possuem hábitos de forrageamento subterrâneos ou a céu aberto, enquanto espécies com maior quantidade de espinhos na Válvula Entérica tendem a forragear em ambientes de madeira podre e subterrâneos. Ainda de forma detalhada, não foi possível festabelecer um relação clara entre as válvulas entéricas com as pregas maiores do tipo "Ornamentada" (O34-10) e "Fortemente armada" (O34-13), e a alimentação ou forrageamento das espécies, porém, espinhos do tipo "cônico" (O28-6) sempre aparece em espécies que apresentam forrageamento do tipo "difuso em matéria orgânica".

Uma das novidades neste trabalho foi a utilização de características da maxila, geralmente não utilizadas em estudos de taxonomia, mas importante durante o processo de forrageamento e alimentação das espécies. Em especial, uma clara diferenciação foi encontrada em relação ao tamanho do incisor lacínial quando comparado com a gálea, o formato do incisor lacínial e a quantidade de cerdas da lacínia. Entretanto, não foi possível determinar qual a relação dessas características com a biologia das espécies, mas as características da maxila descritas aqui parecem ser diferentes entre os diversos grupos taxonômicos.

A relação entre forma da mandíbula de operários e a alimentação, e o comportamento de forrageamento e escavação subterrânea é conhecida (Eggleton 2011). Por exemplo, o tamanho do dente apical está relacionado com o grau de humidificação do conteúdo do intestino (Primanda *et al*. 2005), porém nosso trabalho fornece evidências que a mandíbula e os caracteres de Válvula Entérica estão também relacionados com o local de forrageamento das espécies, enquanto as características das mandíbulas de operários estão relacionadas unicamente com alimentação xilófaga ou humívora.

Quando falamos de estratos mais finos de alimentação, como diferentes tipos de humívoros, os padrões da Válvula Entérica parecem ser importantes, porque algumas espécies de *Cubitermes* possuem padrões de alimentação diferentes dependendo da forma de sua Válvula Entérica (Bouillon e Vincke 1971, Josens e Wango 2019). Em nosso trabalho, as características mais importantes da Válvula Entérica para descrever as guildas foram a quantidade de espinhos e o tipo de espinhos nas pregas maiores.

Algumas espécies de cupins que possuem Naso desenvolvido, tais como os Nasutitermitinae, substituíram a mandíbula do soldado por estruturas de defesa química, como a glândula frontal do Naso (Prestwich 1984). Devemos ressaltar que espécies de Syntermitinae, que possuem mandíbula funcional, também dispõem de glândulas

secretoras, mas estas são quimicamente diferentes e menos efetivas na defesa em comparação a dos Nasutitermitinae (Howse 1984). Neste sentido os soldados com mandíbulas vestigiais (Nasutitermitinae) geralmente forrageiam na serrapilheira dentro de troncos podres ou sob túneis construídos (muitas vezes sobre troncos caídos ou em algum estágio de decomposição), enquanto várias espécies de Syntermitinae forrageiam a céu aberto ou interface de madeira/solo. Já os Termitinae, que possuem mandíbulas e algumas vezes também glândulas frontais com abertura na cápsula cefálica, mas não Naso, tendem a forragear no subsolo, em interface de madeira/solo e em madeira podre.

A forma da mandíbula de soldados não está relacionada exclusivamente com a forma de forrageamento, e sim com a forma do ninho, uma vez que espécies com mandíbulas vestigiais (Nasutitermitinae) vivem em ninhos arborícolas ou subterrâneos, enquanto espécies com mandíbula do tipo cortante têm ninhos epígeos.

Classificação em guildas de cupins

Muitos trabalhos de térmitas avaliam a relação entre grupos de espécies com uso e ocupação de solo ou utilizam grupos de espécies como forma de descrever a estrutura da fauna (Eggleton 1997, Silva *et al.* 2018). A elaboração de grupos que seguem não só um caráter taxonômico, mas sim de importância ecológica se faz presente para comparações mais precisas. Neste sentido, os termitólogos têm desenvolvido diversas formas de agrupamento, como grupos tróficos baseados em isótopos (Tayasu *et al*. 1997), tipos de defesa dos soldados (Prestwich 1984), grupos baseados em variáveis especificas como ninhos (Noirot e Darlington 2000), utilizando morfologia e marcadores moleculares (Schyra *et al*. 2019), forrageamento (Santos *et al*. 2010, Kasseney *et al*. 2011), alimentação (Poovoli e Raimohana, 2016).

O trabalho que melhor se aproxima de informações sobre guildas ecológicas pertence a Donovan *et al*. (2001), que classificou as espécies em quatro grupos alimentares, a partir de informações sobre os operários e principalmente sobre forma de alimentação. Entretanto, testes utilizando isótopos estáveis demonstraram que no grupo proposto de humívoros por Donovan *et al.* (2001), não existe correspondência entre as espécies (Bourguignon *et al*. 2011), por esse motivo, é possível existir subdivisões mais finas dentro da forma de alimentação do tipo humívoro.

Todas as propostas sobre grupos ecológicos de cupins têm a seguinte limitação: classificações usando somente operários ou somente soldados. Esse estudo desenvolve uma proposta que inclui informação sobre as duas castas (e suas variações), com o

objetivo de construir um agrupamento que represente uma significativa porção da variação observada em cupins. Combinado a isso, utilizamos uma extensa pesquisa bibliográfica e informações sobre as espécies coletadas em campo. A partir disso determinamos comportamentos biológicos, elaboramos uma matriz ecológica representativa das síndromes encontradas em cupins, incluindo informações não descritas na literatura (**Anexo: Tabela 5**). Por conta disso, reunimos um compilado massivo de informações sobre o forrageamento, ninho, colônia, alimentação, processamento do alimento (por meio de estruturas do intestino e mandíbula), defesa da colônia (morfologia de soldados) e morfometria para ambas as castas, descrevendo de forma detalhada guildas de cupins em uma região de Floresta Amazônica.

Como resultado dessa ampla pesquisa e das análises aqui propostas, a composição das características representa uma separação mais detalhada do que trabalhos anteriores realizados sobre grupos ecológicos de cupins. De forma geral, podemos descrever as guildas aqui identificadas com base na alimentação das espécies e em características associadas à defesa e ao forrageamento.

Neste sentido temos que as guildas 1, 3 e 9 (**Tabela 3**) são exclusivamente xilófagas, apresentando diferenças relacionadas ao tipo de mandíbula do soldado. Ainda, as três guildas possuem espécies com ninhos próprios e o forrageamento é semelhante entre si.

As guildas 4 e 6 apresentam espécies do tipo ceifador, com a principal diferença na forma de forrageamento, uma vez que a guilda 4 (composta por espécies de *Syntermes*) por ter o tamanho corporal maior, tende a forragear a céu aberto, enquanto a guilda 6 (composta por *Cornitermes*) tende a forragear subterraneamente, em madeira podre e interface solo/madeira podre. Outra característica que as separa é a Válvula Entérica, uma vez que os *Cornitermes* possuem mais espinhos em relação aos *Syntermes*, os quais têm válvulas entéricas desarmadas.

As guildas exclusivamente humívoras formam dois grupos (Guilda 8 e 10), porém a divisão está principalmente relacionada à presença de soldados, pois a guilda 10 é composta de espécies de Apicotermitinae, cujas espécies da Região neotropical não apresentam soldado. Por outro lado, a guilda 8 é composta por espécies das subfamílias Termitinae e Syntermitinae (apenas *Labiotermes*), com a presença de soldados.

A guilda 7 é a única guilda com representantes de alimentação inquilina, descrita por uma única espécie, *Inquilinitermes inquilinus*, representante deste tipo de alimentação no presente estudo. Além disso, não forrageia fora do ninho e é inquilino

obrigatório. Essas características são exclusivas, o que separa esta espécie das demais guildas.

Por fim as guildas 2 e 5 são guildas com alimentação variada, compreendendo interface madeira/solo, humívoros e xilófagos. A grande diferença entre estas duas guildas é o tipo de mandíbula de soldados, uma vez que os representantes da guilda 2 possuem mandíbulas do tipo vestigial (Nasutitermitinae), enquanto a guilda 5 tem representantes com mandíbulas cortantes e punctantes (Syntermitinae).

Considerando o banco de dados utilizado, algumas biologias não estão representadas e provavelmente pertencem a guildas distintas porque são categorias tróficas muito distintas, como: (*i*) os Kalotermitidae, representando espécies que não forrageiam nem constroem ninhos, mas vivem em madeira seca, da qual se alimentam, (*ii*) os criadores de fungos Africanos (Macrotermitinae) (Rouland-Levefre 2000), que possuem a característica única de criação de fungos para alimentação da colônia e (*iii*) espécies que se alimentam exclusivamente de liquens/algas como *Hospitalitermes* e algumas espécies de *Constrictotermes* (Martius *et al*. 2000).

Ainda considerando as espécies ausentes nos agrupamentos propostos, temos uma grande lacuna de informação relacionado à subfamília Apicotermitinae. As espécies amostradas e utilizadas nas análises são humívoras e muitas vezes com ninhos próprios, do tipo difuso e forrageiam geralmente no subsolo. Contudo, sabemos que algumas espécies dessa subfamília podem ter ninhos cartonados arbóreos, como é o caso de *Ruptitermes arboreus* (Acioli 2007), ou ser inquilina não obrigatória como é o caso de *Tonsuritermes* (Constantini *et al*. 2018), demonstrando que a guilda 10 proposta, pode ou não ser subdividida em mais guildas.

Outro ponto crucial para a separação de grupos foi a relação das espécies com os ninhos, em que observamos que todas as guildas incluem espécies que constroem seus ninhos, mas apenas a guilda 9 e 10 incluem espécies que têm ninhos difusos, enquanto a guilda 6 inclui espécies com ninhos em troncos no solo. As espécies que reformam e são inquilinas em ninhos de outras espécies, aparecem nas guildas 5, 8 e 9. Analisando as guildas 4 (*Syntermes*) e 6 (*Cornitermes*), vemos que ambas fazem o próprio ninho muitas vezes epígeos, com o principal componente sendo argila. Nesses grupos, a presença de soldados na colônia, a proporção soldado/operário em relação às demais espécies é menor, como resultado da defesa física que o ninho proporciona (Haverty 1977).

Em compensação, as guildas 1 e 2 (Nasutitermitinae) também apresentam ninhos próprios, muitas vezes arborícolas, mas o investimento energético na produção é menor, já que são ninhos cartonados com principal material obtido de matéria orgânica, proporcionando menor resistência física, e observamos que a proporção de soldados em relação aos operários é consideravelmente maior.

As colônias de cupins não são estáticas, uma vez que com o aumento populacional, as colônias empregram três estratégias: (*i*) criação de novas partes do ninho (como *Microcerotermes* ou *Cubitermes*), (*ii*) construção de pequenos ninhos interligados com o ninho original (*Amitermes*), (*iii*) migração ou construção de ninhos maiores (*Nasutitermes*) (Noirot & Darligton 2000).

A escolha da Floresta Amazônica como objeto desse trabalho se deu principalmente pelo alto grau de diversidade desta fauna em relação aos demais biomas brasileiros. Em nosso estudo trabalhamos com 152 espécies haviam sido amostradas anteriormente, porém foram utilizadas 99 espécies para classificação de guildas. Mesmo com o uso de um subconjunto de espécies na classificação em guildas, o número de espécies pode ser considerado comparativamente alto. Por exemplo, estudos de inventário de fauna (empregando diferentes metodologias) amostraram nos demais biomas brasileiros, a saber: Pantanal - 37 espécies (Plaza e Galbiati, 2017), Cerrado - 42 espécies (Oliveira *et al*. 2013), Caatinga - 17 espécies (Mello e Bandeira 2004), Mata Atlântica - 87 espécies (Cancello *et al*. 2014), Campos - 27 espécies (Cesar *et al*. 1986). Considerando a diversidade de biologias, morfologia ou características empregadas no estudo para classificação de espécies, acreditamos que a proposta de grupos ecológicos possa ser aplicada em todas as áreas da região Neotropical.

Todas as classificações atualmente propostas para cupins, em especial relacionadas com formas de alimentação, mostram um sinal filogenético forte (Primanda *et al*. 2005, Bourguignon *et al*. 2011, Poovoli e Raimohana 2016). Aqui também encontramos um sinal filogenético forte, pois das dez guildas propostas, oito refletem relações filogenéticas. Este resultado pode estar relacionado com as características morfológicas utilizadas no estudo e na relação evolutiva do grupo, uma vez que guildas ancestrais foram se diversificando e mudando o cenário ecológico da comunidade conforme a adaptação das espécies a outros nichos. A evolução das guildas pode ser uma repetição do processo de especiação por cladogênese e, ao longo do tempo, grupos funcionais são extintos e outros criados (Silva *et al*. 2015).

Em outros grupos de artrópodes, a classificação de guildas ecológicas parece seguir o mesmo padrão das observadas em tela, remontando às relações filogenéticas com pequenas modificações, como é o caso de aranhas (Gonzaga *et al*. 2007), formigas (Silva *et al*. 2015) e outros insetos (Sinu e Sharma 2013).

A utilização de modelos de guildas nas análises de diferentes comunidades promove um avanço na interpretação funcional dos ecossistemas, uma vez que tais comparações têm sido feitas, até agora, baseando-se em lista de espécies ou de grupos tróficos. Para guildas estabelecidas, podemos realizar comparações entre os modelos estruturais de cada ambiente, revelando, desta forma, diferenças em ecologia de comunidades. Com isso é possível averiguar as alterações da comunidade em função da modificação da composição das guildas presentes, indicando os alicerces nos quais estão sendo equilibradas as relações interespecíficas (Silva *et al*. 2015).

Além disso, quando o impacto em qualquer espécie em uma guilda é determinado, o impacto sobre todas as outras espécies na guilda podem ser especuladas (Severinghaus 1981). Assim, o conceito de guilda se liga com a ideia de espécies indicadoras (Landres *et al*. 1988), exceto que os indicadores foram transformados em "guildas-indicadoras" (Verner 1984).

Próximos passos

O delineamento de informações sobre as características que compõem as guildas desse estudo é abrangente em comparação a outros, cujos objetivos se restrijam a identificar e propor agrupamentos ecológicos. Neste sentido, é preciso a elaboração de uma chave dicotômica tendo em vista a utilização do agrupamento das guildas aqui propostas.

Outro ponto a ser abordado é a lacuna de conhecimento sobre biologia/ecologia de diversas espécies de cupins, o que reduziu o número de espécies utilizadas nas análises de classificação. E nessa perspectiva, podemos desenvolver métodos de predição de variáveis ecológicas através do banco de dados morfológicos e morfométricos coletados neste estudo, e então, com análise da biologia de cada espécie, determinar a relevância da predição dessas informações.

Para finalizar, é necessário realizar comparações entre o ambiente Amazônico e biomas neotropicais por meio da aplicação das guildas ecológicas em outros ambientes neotropicais.

6. Conclusão

A partir dos dados levantados no presente estudo, o projeto objetivou a elaboração de guildas ecológicas de cupins baseando-se na ecologia, morfologia e morfometria da fauna de uma área de Floresta Amazônia.

Como resultado final, das 152 espécies coletadas na UHE Jirau, informações completas foram levantadas para 99 espécies de cupins das duas famílias (Rhinotermitidae e Termitidae), representando um conjunto de dados massivo e inédito na literatura. Com estas informações, classificamos em grupos as diferentes castas (soldados e operários). A sobreposição das informações desses dois grupos, associado a dados de ecologia, revelou a existência de dez guildas ecológicas.

Neste sentido alguns carácteres morfológicos têm destaque na elaboração de informações sobre as guildas, como é o caso da morfologia da mandíbula dos soldados para defesa da colônia, da mandíbula dos operários e da Válvula Entérica e seus espinhos para a alimentação e forrageamento.

A classificação em guildas ecológicas para cupins segue o padrão observado em diferentes grupos de artrópodes, sendo fortemente influenciada pela filogenia do grupo em foco. Isto pode estar relacionado com as características morfológicas utilizadas no estudo e na relação evolutiva do grupo e sua adaptação a nichos ecológicos ao longo do tempo.

A elaboração de guildas ecológicas aqui obtidas, é um primeiro passo para a uma compreensão dos cupins no habitat que vivem e na relação ecológica entre os diferentes ambientes neotropicais. Nessa tese desenvolvemos uma análise considerando características amplas da fauna de cupins, que pode auxiliar no desenvolvimento de novas abordagens para analisar comunidades biológicas de invertebrados.

7. Referências bibliográficas

Abdi, H. & Williams, L.J. 2010. Principal component analysis. John Wiley and Sons, Inc. **WIREs Comp. Stat**. 2: 433-459

Ackerly, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism and adaptive evolution in changing environments. **International Journal of Plant Sciences,** 164: S165 - S184.

Acioli, A.N.S. 2007. Revisão Taxonômica e Relações Filogenéticas do Gênero Neotropical *Ruptitermes* Mathews, 1977 (Isoptera: Termitidae: Apicotermitinae). Tese de Doutorado, **Manaus: INPA/UFAM**. 136 pp.

Ahmed, S. & Riaz, M.A. 2004. Some studies on population dynamics and chemical control of subterranean termites in sugarcane. **Pakistan Entomologist,** 26: 11-16.

Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. **Ecography,** 26: 87 - 97.

Anderson, S. C., Mills F. J., Watson, R., Lotze, H. K. 2011. Rapid Global Expansion of Invertebrate Fisheries: Trends, Drivers, and Ecosystem Effects. **PLoS ONE**, 6: e14735.

Arab, A. & Costa-Leonardo, A.M. **2005**. Effect of biotic and abiotic factors on the tunneling behavior of *Coptotermes gestroi* and *Heterotermes tenuis* (Isoptera: Rhinotermitidae). **Behavioural Processes,** 70: 32-40.

Austin, M. 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. **Ecological Modelling,** 157: 101–118.

Barbault, R. 1995. Biodiversity dynamics: from population and community ecology approaches to a landscape ecology point of view. Landscape and Urban Planning, 1: 89-98.

Barbosa, J.R.C. & Constantino, R. 2017. Polymorphism in the neotropical termite Serritermes serrifer. **Entomologia Experimentalis et Applicata,** 163:43-50.

Barbosa-Silva, A.M.; Faria, M.A.A.; Mello, A.P.; Souza, A.E.F.; Garcia, H.H.M. & Bezerra-Gusmão, M.A. 2016. Lignocellulosic fungi in nests and food content of *Constrictotermes cyphergaster* and *Inquilinitermes fur* (Isoptera, Termitidae) from the semiarid region of Brazil. **Fungal Ecology,** 20: 75-78.

Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, 19: 134– 143.

Benito, N.P.; Brossard, M.; Pasini, A.; Guimarães, M.F. & Bobillier, B. 2004. Transformations of soil macroinvertebrate populations after native vegetation conversion to pasture cultivation (Brazilian Cerrado). **European Journal of Soil Biology**, 40:147-154.

Bignell, D.E. 1994. Soil-feeding and gut morphology in higher termites. In **Nourishment and Evolution in Insect Societies** (lH. Hunt and C.A. Nalepa, Eds.), pp. 131-157, Westview Press, Boulder.

Bignell, D.E. 2006. Termites as soil engineers and soil processors. *In*: König, H.& Varma, A. (Eds.). **Intestinal microorganisms of termites and other Invertebrates** Berlin, Springer. p. 183–220.

Bignell, D.E. & Eggleton, P. 2000. Termites in ecosystems. *In*: Abe, T.; Bignell, D.E. & Higashi, M. (Eds.). **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Dordrech, Kluwer Academic Publishers. p. 363-387.

Black, H.I.J. & Okwakol, M.J.N. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of termites. **Applied Soil Ecology**, 6: 37-53.

Blaum, N.; Mosler, E.; Schwager, M. & Jeltsch, F. 2011. “How functional is functional?” Ecological groupings in terrestrial animal ecology: Towards an animal functional type approach. **Biodiversity and Conservation**, 20:2333–2345.

Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter? **Oikos,** 100: 223-231.

Brown, J.R. & Hutchings, K.S. 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamics of diversity in Amazonian forest butterflies. *In*: Laurence, W.F.; Bierregaard Jr., R.O. (Eds). **Tropical forest remnants: ecology, mangement and conservation of fragmented communities**. Chicago, University of Chicago Press. p. 91-110.

Brown. J. H. & Heske, E. J. 1990. Temporal changes in a Chihuahuan Desert rodent community. **Oikos,** 59:290-302.

Brown, J.H.; Whitham, T.G.; Ernest, S.K.M. & Gehring, C.A. 2001.Complex species interactions and the dynamics of ecological systems: long-term experiments. **Science,** 293:650.

Bouillon, A. & Vincke, P.P. 1971. Valvule entérique et révision du genre *Cubitermes* Wasmann: *Cubitermes bugeserae* sp. nov. (Isoptera, Termitidae). **Revue de Zoologie et de Botanique Africaines**, 84:269-280.

Bourguignon, T.; Šobotník, J.; Lepoint, G.; Martin, J.; Hardy, O.J.; Dejean, A. & Roisin, Y. 2011. Feeding ecology and phylogenetic structure of a complex neotropical termite assemblage, revealed by nitrogen stable isotope ratios. **Ecological Entomology**, 36:261-269.

Cadotte, M.W. & Tucker, C.M. 2017. **Should environmental filtering be abandoned? Trends in Ecology and Evolution,** 32(6): 429-437.

Calderon, R. A. & Constantino, R. 2007. A survey of the termite fauna (Isoptera) of an Eucalypt plantation in central Brazil. **Neotropical Entomology,** 36: 391-395.

Campbell, N. E. 1996. **Biology**. Menlo Park, Cal., The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc, 432 pp.

Cancello, E.M.; Silva, R.R.; Vasconcellos, A.; Reis, Y.T. & Oliveira, L.M. 2014. Latitudinal variation in termite species richness and abundance along the Brasilian Atlantic forest hotspot. **Biotropica,** 46:441-450.

Cardinale, F.; Jonak, C.; Ligterink, W.; Niehaus, K.; Boller, T. & Hirt, H. 2000. Differential activation of four specific MAPK pathways by distinct elicitors. **Journal of Biological Chemistry,** 275: 36734-36740.

Carrijo, T.F. 2013. **Estudo da termitofauna (Insecta, Isoptera) da região do alto do Rio Madeira, Rondônia**. Tese de doutorado, USP, Programa de Pós-Graduação em Entomologia. 143p.

Cattin, M.F.; Bersier, L.F.; Banasek-Richter, C.; Baltensperger, R. & Gabriel, J.P. 2004. Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. **Nature,** 427:835-839.

Chalcraft, D. R. & Resetarits, W. J. 2003. Mapping functional similarity of predators on the basis of trait similarities. **American Naturalist,** 162: 390–402.

Chase J.M. & Leibold, M.A. 2003. **Ecological niches: linking classical and contemporary approaches**. Chicago, The University of Chicago Press.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. **Annual Review of Ecology and Systematics,** 31:343-366.

Cesar, H.L.; Bandeira, A.G. & Oliveira, J.G.B. 1986. Estudo da relação de cupins e seus ninhos com a vegetação de campos no Estado do Pará, Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goedi,** 2(2): 119-139.

Cianciaruso, M.V., Silva, I.A., Batalha, M.A.. 2009. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica,** 9: 1-11.

Clarke, K.R.; Somerfield, P.J. & Gorley R.N. 2008. Testing of null hypothesis in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,** 366: 56-69.

Clements, F. E. 1905. **Research methods in ecology**. Nebraska, Univ. Publishing.

Constantini, J.P., Carrijo, T.F., Palma-Onetto, V., Scheffrahn, R., Carnohan, L.P., Šobotník, J., Cancello, E.M. 2018. *Tonsuritermes*, a new soldierless termite genus and two new species from South America (Blattaria: Isoptera: Termitidae: Apicotermitinae). **Zootaxa** 4531: 383–394

Colwell, R.K. 1992. Human aspects of biodiversity: an evolutionary perspective. International Union of Biological Sciences, Monograph No. 8. *In*: Solbrig, O. T.; van

Emden H. M. & van Oordt P.G.W.J. (Eds). **Biological diversity and global change: habitat fragmentation and extintion.** Bromall, PA., Northern Forest Experiment Station. p. 209-222.

Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. **Oikos,** 35:131-138.

Constantino, R. 2002. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. **Journal of Applied Entomology**, 126: 355-365.

Constantino, R. 2005. Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado. *In*: Scariot, A.O. et al. (Eds.). **Biodiversidade, ecologia, e conservação do cerrado**. Brasília, Ministério do Meio Ambiente. p. 319-333.

Cohen, J.E. 1978. **Food webs and niche space**. Princeton University Press.

Cooke, R. S. C., Eingenbrod, F. & Bates, A. E. 2019. Projected losses of global mammal and bird ecological strategies. **Nature Communications** 10: 2279.

Costa, D.A.; Santos Filho, K. E. & Brandão, D. 2009. Padrão de distribuição de cupins na região urbana de Goiânia. **Iheringia, Série Zoologia**, 99:364-367

Cunha, H.F. & Orlando, T.Y.S. 2011. Composição funcional de cupins em áreas de pastagem abandonada e em sucessão secundária do Parque Estadual Altamiro de Moura Pacheco, Goiás, Brasil. **Journal of Bioscience,** 27:986-992.

Cummins, K. W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. **Annual Review Entomology,** 18:183-206.

Dasmann, R. F. 1968. **A Different Kind of Country**. New York, MacMillan Company.

Davies, R. G.; Eggleton, P.; Dibog, L; Lawton, L. H.; Bignell, D. E.; Brauman, C. H.; Nunes, L.; Holt, J. & Rouland, C. 1999. Successional response of a tropical forest termite assemblage to experimental habitat perturbation. **Journal of Applied Ecology** 36: 946-962.

Davies, R.G.; Hernandez, L.M.; Eggleton, P.; Didham, R.K.; Fagan, L.L. & Winchester, N.N. 2003. Environmental and spatial influences upon species composition of a termite

assemblage across Neotropical forest islands. **Journal of Tropical Ecology,** 19:509-524.

Dayan, T. & Simberloff, D. 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation. **Ecology Letters,** 8: 875-894.

De Kroon, H. & Olff, H. 1995. On the use of the guild concept in plant ecology. **Folia Geobotanica et Phytotaxonomica,** 30: 519–528

Deligne, J.. 1966. Caráter adaptifs au regime alimentaire dans la mandibule des termites (Insectes, IsopteÁres). **Compte Rendu d'Acadamie des Sciences**, Paris, 263: 1323-1325.

Dray, S. & Dufour, A. 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. **Journal of Statistical Software**, 22(4):1-20. doi: 10.18637/jss.v022.i04 (URL: http://doi.org/10.18637/jss.v022.i04).

Díaz, S. & Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. **Trends in Ecology and Evolution**, 16(3):646-655.

Donovan S. E., Eggleton P. & B ignell D. E. 2001. Gut content analysis and a new feedinggroup classification of termites (Isoptera). **Ecological Entomology**, 26: 356–366

Domingos, D. J.; Cavenagui, T. M. C.; Gontijo, M. A.; Drumond, M. A. & Carvalho, K. C. F. 1986. Composição em espécies, densidade e aspectos biológicos da fauna de térmitas de cerrado em Sete Lagoas, MG. **Ciência e Cultura,** São Paulo, 38(1): 199-207.

Dray, S. & Dufour, A.B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. **Journal of Statistical Software,** 22(4): 1-20.

Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. **Ecological Monographs,** 67:345-366.

Dunne, J.A. 2005. The network structure of food Webs. *In*: Pascual, M. & Dunne, J.A. (Eds). **Ecological networks linking structure to dynamics in food Webs**. Oxford University Press. p. 27-86.

Eggleton, P. 2011. An introduction to termites: biology, taxonomy and functional morphology. *In*: Bignell, D. E.; Roisin, Y. & Lo, N. (Eds). **Biology of Termites: A modern synthesis.** Netherlands, Springer. p. 1–26.

Eggleton, P. & Bignell, D.E. 1995. Monitoring the response of tropical insects to changes in the environment: troubles with termites. *In*: Harrington, R. & Stork, N. E. (Eds.). **Insects in a Changing Environment**. London, Academic Press. p. 473-497.

Eggleton, P.; Homathevi, R.; Jeeva, D.; Jones, D.T.; Davies, R.G. & Maryati, M. 1997. The species richness and composition of termites (Isoptera) in primary and regenerating lowland dipterocarp forest in Sabah, East Malaysia. **Ecotropica,** 3:119-128.

Eggleton, P; Davies, R.G.; Connetable, S.; Bignell, D.E.; Rouland, C. 2002. The termites of the Mayombe Forest Reserve, Congo (Brazzaville): transect sampling reveals an extremely high diversity of ground-nesting soil feeders. **Journal of Natural History,** 36: 1239–1246

Elser, J.J. & Hamilton, A. 2007. Stoichiometry and the new biology: the future is now**.** **PLOS Biology**, 5:181-183.

Elton, C.S. 1927. **Animal Ecology**. Chicago, University of Chicago Press.

Elser, J.J.; Sterner, R.W.; Gorokhova, E.; Fagan, W.F.; Markow, T.A.; Cotner, J.B.; Harrison, J.F.; Hobbi, S.E.; Odell, G.M. & Weider, L.W. 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. **Ecology Letters**, 3: 540-550.

Farias, A. A. & Jaksic, F. M. 2006. Assessing the relative contribution of functional divergence and guild aggregation to overall functional structure of species assemblages. **Ecological Informatics** 1:367–375.

Fauth, J.E.; Bernardo, J.; Camara, M.; Resetarits, W.J. Jr.; Van Buskirk, K. & McCollum, S.A. 1996. Simplyfying the jargon of community ecology: a conceptual approach. - **American Naturalist,** 147: 282-286.

Fenster, C.B.; Armbruster, W.S.; Wilson, P.; Dudash, M.R.; Thomson, J.D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics,** 35: 375-403.

Fitzgerlad, D.B.; Winemiller, K.O.; Pérez, M.H.S. & Sousa, L.M. 2017. Using trophic structure to reveal patterns of trait-based community assembly across niche dimensions. **Functional Ecology**, 31: 1135-1144.

Florencio, D. F.; Marins, A.; Rosa, C. S.; Cristaldo, P. F.; Araujo, A. P. A.; Silva, I. R. & DeSouza, O. 2013. Diet segregation between cohabiting builder and inquiline termite species. **PloS Biology**, 8(6), 1-9.

Fontes, L. R. & Milano, S. 2002. Termites as an Urban Problem in South America. **Sociobiology,** 40(1):103-151.

Galili, T. 2015. dendextend: an R package for visualizing, adjusting, and comparing trees of hierarchical agrupamentoing. **Bioinformatics,** 31(22):3718-3720. DOI: 10.1093/bioinformatics/btv428

Gerisch, M.; Dziock, F.; Schanowski, A.; Ilg, C. & Henle, K. 2012. Community resilience following extreme disturbances: the response of ground beetles to a severe summer flood in a Central European lowland stream. **River Research and Applications**, 92: 81–92.

Gerking, S.D. 1994. Larval feeding. *In*: Gerking, S.D. **Feeding ecology of fish.** San Diego, Academic Press. p. 139-170.

Giacomini, H.C. 2007. Os mecanismos de coexistência como vistos pela teoria ecológica. **Oecologia Brasiliensis,** 11: 521-543

Gibb, H.; Stolklosa, J.; Warton, D.I.; Brown, A.M.; Andrew, N.R. & Cunningham, S.A. 2014. Does morphology predict trophic position and habitat use of ant species and assemblages? **Oecologia,** 14:1-13.

Gilbert, L. E. 1980. Food web organization and the conservation of neotropical diversity. *In*: Soule, M. E. & Wilcox, B. A. (Eds.). **Conservation Biology**. Sunderland, MA., Sinauer Associates. p.11-33.

Gitay, H. & Noble, I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them? *In*: Smith, T.M.; Shugart, H.H. & Woodward, F.I. (Eds). **Plant functional types. their**

relavance to ecosystem properties and global change. Cambridge, Cambridge University Press. p 3–19.

Gontijo, T.A. & Domingos, D.J. 1991. Guild distribution of some termites from cerrado vegetation in southeast Brazil. **Journal of Tropical Ecology,** 7:523-529.

Gonzaga, M.O.; Santos, A.J. & Japyassú, H.F. 2007. **Ecologia e comportamento de aranhas**. Rio de Janeiro, Interciência. 412p.

Gooding, R.H.; Cheung, A.C. & Rolseth, B.M. 1973. The digestive processes of haematophagous insects. III. Inhibition of trypsin by honey and the possible functions of the oesophageal diverticula of mosquitoes (Diptera). **Canadian Entomologist,** 105: 433-436.

Gotelli, N. J.; Graves, G. R. 1996. Null models in ecology. Washington, Smithsonian Instution. 368p.

Green, J.M.; Scharf, M.E. & Bennett, G.W. 2005. Impacts of soil moisture level on consumption and movement of three sympatric subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in a laboratory assay. **Journal of Economic Entomology,** 98: 933-937.

Grinnell, J. 1924. Geography and Evolution. **Ecology**, 5: 225-229.

Hardy, C.R. 2006. Reconstructing ancestral ecologies: challenges and possible solutions. **Diversity and Distributions,** 12: 7-19.

Haverty, M.I.. 1977. The proportion of Soldiers in Termites Colonies: A List and a Bibliography. Sociobiology, 2(3): 199-216.

Hawkins, C.P. & MacMahon, J.A. 1989. Guilds: the multiple meanings of a concept**.** **Annual Review Entomology,** 34: 423 -451.

Hisagui, M; Abe, N.Y.T.. 2000. Theories on the sociality of termites. *In*: Abe, N.Y.T.; Bignell, D.E. & Higashi, M. 2000. **Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology**. Dordrecht, Springer Science Business Media. 469p.

Hobbs, R. J.; Richardson, D. M. & Davis, G. W. 1995. Mediterranean-type ecosystems: opportunities and constraints for studying the function of biodiversity. *In*: Davis, G. W. & Richardson, D. M. (Eds). **Mediterranean-type ecosystem – the function of biodiversity**. Berlin, Springer-Verlag. p. 1–32.

Houseman, R.M. & Gold, R.E. 2003. Factors that influence tunneling in the eastern subterranean termite, *Reticulitermes flavipes* (Kollar) (Isoptera: Rhinotermitidae). **Journal of Agricultural and Urban Entomology,** 20: 69-81.

Howse, P.E. 1984. Sociochemicals of termites. *In*: Bell, W.J. & Cardé, R.T. **Chemical Ecology of Insects.** Sinauer Associates. p. 475-519.

Hubbell, S. P. 2001. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton, N. J., Princeton University Press.

Husson, F., Le, S., and Pagès, J. 2017. **Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R**. Chapman and Hall/CRC, Boca Raton, Florida, 2nd Edition.

Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why there are so many kinds of animals?. **American Naturalist,** 93: 145-159.

Hutchinson, G. E. & MacArthur, R. H. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. **American Naturalist,** 93: 117–136.

Jaksić, F.M. 1981. Abuse and misuse of the term “guild” in ecological studies. **Oikos**, 37: 397-400.

James, F.C.; Johnston, R.F.; Warner, N.O.; Niemi, G. & Boecklen, W. 1984. The Grinnellian niche of the Wood Thrush. **American Naturalist**, 124: 17–47.

Jackson, S.T. & Overpeck, J.T. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. **Paleobiology**, 26: 194–220.

Jones, R. J. 2003. Effect of stocking rates on animal gain, pasture yield and composition, and soil properties from setaria-nitrogen and setaria-legume pastures in coastal south-east Queensland. **Tropical Grassland**, 37 (2): 65-83.

Josens, G. & Wango, S.P.M. 2019. Niche Differentiation between two sympatric cubitermes species (Isoptera, Termitidae, Cubitermitinae) revealed by Stable C and N Isotopes. **Insects**, 10(2):38. doi:10.3390/insects10020038

Jouquet, P.; Bottinelli, N.; Shanbhag, R.R.; Bourguignon, T.; Traoré, S. & Abbasi, S.A. 2016. Termites: the neglected soil engineers of tropical soils. **Soil Science**, 181(3/4): 157-165.

Junqueira L. K.; Diehl, E. & Berti Filho, E. 2008. Termites in eucalyptus forest plantations and forest remnants: an ecological approach. **Bioikos**, 22(1): 3- 14.

Kassambara, A. & Mundt, F. 2017. **factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses**. R package version 1.0.5. https://CRAN.R-project.org/package=factoextra

Kasseney, B.; Li J.; Wei, J. & Mo, J. 2011. Effects of climate change on seasonal foraging activity of termites (Isoptera), **Sociobiology**, 58(1), 217-227.

Korner, C. 1993. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups. *In*: Schulze, E. D. & Mooney, H. A. (Eds). **Biodiversity and ecosystem function**. Berlin, Springer-Verlag. p. 117–140.

Landres, P. B., Verner, J., Thomas, J. W. 1988. Ecological uses of vertebrate indicator species: a critique. **Conserv. Bioi**. 2 (3): 16-28

Le, S.; Josse, J. & Husson, F. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. **Journal of Statistical Software**, 25(1):1-18.

Leibold, M. 1998. Similarity and local coexistence of species in regional biotas. **Evolutionary Ecology** 12: 95-100.

Leponce, M.; Roisin, Y. & Pasteels, J.M. 1997. Structure and dynamics of the arboreal termite community in New Guinean coconut plantations. **Biotropica,** 29: 193-203.

Lévêque, C. 1999. **A biodiversidade**. São Paulo, Editora da Universidade do Sagrado Coração.

Lewis, M. 2007. Wilderness and Conservation Science. *In*: Lewis, M. (Ed.). **American wilderness: a new history**. New York, Oxford University Press. p. 205-261.

Lima, L.T. & Costa-Leonardo, A.M. 2014. Foraging in subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae): how do *Heterotermes tenuis* and *Coptotermes gestroi* behave when they locate equivalent food resources? **Bulletin of Entomological Research**, 1-9.

Liu, S.; Lin, X.; Behm, J.E.; Yuan, H.; Stiblik, P.; Šobotník, J.; Gan, J.; Xia, S. & Yang, X. 2019. Comparative responses of termite functional and taxonomic diversity to land-use change. **Ecological Entomology**, p 1-9. doi: 10.1111/een.12755

Loladze, I. & Kuang, Y. 2000. Stoichiometry in Producer–Grazer Systems: Linking Energy Flow with Element Cycling. **Bulletin of Mathematical Biology**, 62: 1137–1162.

Loreau, M.; Naeem, S.; Inchausti, P. *et al*. 2001. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges**. Science,** 294: 804–808.

Lotka, A.J. 1925. **Elements of physical biology**. Baltimore, Williams & Ilhins Company.

MacArthur, R. H. & Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **American Naturalist,** 101: 377–385.

MacMahon, J.A.; Schimpf, D.J.; Andersen, D.C.; Smith, K.G. & Bayn, R.L. 1981. An organism-centered approach to some community and ecosystem concepts. **Journal of Theoretical Biology**, 88: 287-307

Martius, C.; Amelung, W. & Garcia, M.V.B.. 2000. The Amazonian forest termite (Isoptera: Termitidae) (*Constrictotermes cavifrons*) feeds on microepiphytes. **Sociobiology**, 35: 379–383.

Mayr, E. 1998. **O Desenvolvimento do pensamento biológico**. Diversidade, Evolução e Herança. Brasília, UnB.

McGill, BJ, Maurer, B.A. & Weiser, M.D. 2006. Empirical evaluation of neutral theory. **Ecology,** 87:1411–1423.

Mello, A.C. & Bandeira, A.G. 2004. A qualitative and quantitative survey of Termites (Isoptera) in an open shrubby Caatinga in Northeast Brazil. **Sociobiology**, 44(3):707-716.

Milano, S. & Fontes, L. R. 2002. Controle de cupins: Inteligência humana x Sabedoria natural, pp. 21-32. *In*: Milano, S. & Fontes, L. R. (Eds). **Cupim e cidade: implicações ecológicas e controle**, São Paulo, Conquista Artes Graficas. 141p.

Montoya, J.M.; Pimm, S.L. & Solé, R.V. 2006. Ecological networks and their fragility. **Nature,** 442: 259-264

Naeem, S., Wright, J.P. 2003. Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. **Ecology Letters,** 6:567–579.

Neuwirth, E. 2014. **RColorBrewer: ColorBrewer Palettes**. R package version 1.1-2. https://CRAN.R-project.org/package=RColorBrewer.

Noss, R.F. & Beier, P.; Covington, W.W.; Grumbine, R.E.; Lindenmayer, D.B.; Prather, J.W.; Schmiegelow, F.; Sisk, T.D. & Vosick, D.J. 2006. Integrating restoration ecology and conservation biology: a case study from ponderosa pine forests of the southwestern USA. **Restoration Ecology**, 14:4-10.

Noirot, C. & Darlington, J.P.E.C. 2000. Termite nests: architecture, regulation and defence. *In*: Abe, T.; Bignell, D.A. & Higashi M. (Eds). **Termites: evolution, sociality, symbioses**, **ecology**. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers.

Novaretti, W.R.T. & Fonte, L.R. 1998. Cupins: Uma grave ameaça à cana-de-açúcar no Nordesse do Brasil. *In:* Fontes, L.R. & Berti-Filho, E. (Eds.). **Cupins: O desafio do conhecimento**. Piracicaba, FEALQ. p. 163-172.

Odum, E. P. 1988. **Ecologia**. Rio de Janeiro, Guanabara. 434p.

Odum, E. P..1959. **Fundamentals of ecology**. 2.ed. Philadelephia, Saunders. 546p.

Odum, E. P. 2004. **Fundamentos de ecologia**. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian.

Oksanen, J.; Blanchet, F. G.; Friendly, M.; Kindt, R.; Legendre, P.; McGlinn, D.; Minchin, P. R.; O'Hara, R. B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H.H.; Szoecs, E. & Wagner, H. 2019. **Vegan: community ecology package**. R package version 2.5-4.

Ozinga, W.A.; Bekker, R.M.; Schaminée, J.H.J. & Groenendael, J.M. 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. **Journal of Ecology,** 92: 767-777.

Palin, O.F., Eggleton, P., Malhi, Y., Garadin, C.A.J., Rozas-Dávila, A., Parr, C.L.. 2011. Termite Diversity along an Amazon–Andes Elevation Gradient, Peru. **BIOTROPICA,** 43(1): 100–107.

Pratiknyo, H., Ahmad, I., Budianto, B.H.. 2018. Diversity and abundance of termites along altitudinal gradient and slopes in Mount Slamet, Central Java, Indonesia. **BIODIVERSITAS**, 19(5): 1649-1658

Pavoine S.; Vallet, J.; Dufour, A.-B.; Gachet, S. & Daniel, H. 2009. On the challenge of treating various types of variables: Application for improving the measurement of functional diversity. **Oikos**, 118: 391–402.

Plaza, T.G.D. & Galbiati, C. 2017. Influence of flood pulse on termite diversity in the Pantanal. **Sociobiology,** 64(3): 310-316.

Peres-Neto, P.R. & Jackson, D.A. 2001. How well do multivariate data sets match? The advantages of a Procrustean superimposition approach over the Mantel test. **Oecologia,** 129: 169-178.

Petchey, O. L. and K. J. Gaston. 2007. Dendrograms and measuring functional diversity**. Oikos** 116:1422-1426.

Petchey, O.L., Hector, A. & GASTON, K.J. 2004. How do different measures of functional diversity perform? **Ecology**, 85(3):847-857.

Peterson, A. 2003. Predicting the geography of species' invasions via ecological niche modeling. **The Quarterly Review of Biology**, 78: 419–433.

Pianka, E. R. 1980. Guild structure in desert lizards. **Oikos** 35: 194–201.

Pimm, S.L. 1982. **Food webs**. Chicago, The University of Chicago Press.

Primanda, A.; Eggleton, P. & MacLeod, N. 2005. **Worker mandible shape and feeding groups in termites**. Seminar Nasional MIPA. S3B - 33.

Poovoli, A. & Rajmohana, K. 2016. Feeding group diversity of Termites (Isoptera: Insecta). **Kerala**, 4(4): 114-116.

Pulliam, H.. 2000. On the relationship between niche and distribution. **Ecology letters**, 3: 349- 361.

Purvis, A. & Hector, A. 2000. Getting the measure of biodiversity. **Nature**, 405: 212-219.

Putman, R.J. 1994. **Community ecology**. London, Chapman & Hall., 178p.

Ravan, S.; Khan, I. A.; Manzoor, F. & Khan, Z. 2015. Feeding habitats and wood preferences of termites in Iran. **Journal of Entomology and Zoology Studies**, 3(5): 20-23.

Raunkiaer, C. 1934. **The life forms of plants and statistical plant geography**. Oxford, Clarendon Press.

Redfield, A.C. 1934. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. **James Johnstone Memorial Volume**, **1974,** p. 176-192.

Ricklefs, R.E. 2003. **A economia da natureza**. 5.ed. Rio de Janeiro, Editora Guanabara Koogan. 470 p.

Roonwal, M.L. 1970. Measurement of termites (Isoptera) for taxonomic purposes. **Journal of Zoological Society of India,** 21: 9–66.

Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. **Ecological Monograph,** 37: 317–350.

Rouland-Lefèvre, C. 2000**. Symbiosis with fungi**. *In*: Abe, T.; Bignell, D.A. & Higashi M. (Eds). **Termites: evolution, sociality, symbioses**, **ecology**. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. p. 289–306.

Sands, W.A. 1965. A revision of the termite subfamily Nasutitermitinae (Isoptera, Termitidae) from the Ethiopian region. **Bulletin of the British Museum (Natural History)**, **Entomology Supplement,** 4: 1–172.

Sands, W.A. 1998. **The identification of worker castes of termite genera from soils of Africa and the Middle East.** Wallingford, U.K. CAB International.

Santos, M. N.; Teixeira, M. L. F.; Pereira, M. B.; Menezes, E. B. 2010. Environmental Factors Influencing the Foraging and Feeding Behavior of Two Termite Species (Isoptera: Rhinotermitidae) in Natural Habitats. **Sociobiology,** 55(3):763 - 777.

Sarkar, S. 2002. Defining "Biodiversity", Assessing Biodiversity. **The Monist**, 85(1): 131-155.

Scheffrahn, R.H. 2013. *Compositermes vindai* (Isoptera: Termitidae: Apicotermitinae), a new genus and species of soldierless termite from the Neotropics. **Zootaxa**, 3652(3): 381–391.

Schimper, A.F.W. 1903. **Plant-geography upon a physiological basis**. Oxford, Oxford University Press.

Schoener, T. W. 1982. Controversy over interspecific competition. **American Scientist,** 70: 586–595.

Schyra, J.; Gbenyedji, J.N.B.K.; Korb, J. 2019. A comparison of termite assemblages from West African savannah and forest ecosystems using morphological and molecular markers. **PLoS ONE,** 14(6): e0216986. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216986

Semenova, G. V. & van der Maarel, E. 2000: Plant functional types-A strategic perspective. **Journal of Vegetation Science**, 11: 917–922.

Sinu, P.A. & Sharma, M.V. 2013. Insect functional guilds in the flowering canopy of Myristica fatua in a lowland swamp, central Western Ghats, India. **Tropical Conservation Science,** 6 (5 Special Issue): 653-662.

Simberloff, D. and Dayan, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. **Annual Review Ecology and Systematic,** 22: 115–143.

Shellman-Reeve, J. 1997. The spectrum of eusociality in tennites. *In*: Choe, J. C. & Crespi, B.J. (Eds). **The evolution of social behavior in insects and arachnids.** Cambridge, Cambridge University Press. p. 52-93.

Severinghaus, W. D. 1981. Guild theory development as a mechanism for assessing environmental impact. **Environ. Manage**. 5:1 87-90

Silva, I.S.; Vasconcellos, A. & Moura, F.M.S. 2018. Termite assemblages (Blattaria, Isoptera) in two montane forest (Brejo de Altitude) areas in northeastern Brazil. **Biota Neotropica,** 19(1): e20180519.

Soulé, M. E. and Wilcox, B. A. 1980. **Conservation biology: An evolutionary ecological perspective**. Massachusetts, Sinauer.

Souza, O.F.F. & Brown, V.K. 1994. Effects of habitat fragmentation on Amazonian termite communities. **Journal of Tropical Ecology**, 10:197-206.

Šobotník, J., Bourguignon, T., Carrijo, T.F., Bordereau, C., Robert, A., Krízková, B., Constantini, J.P., Cancello, E.M.. 2015. The nasus gland: A new gland in soldiers of *Angularitermes* (Termitidae, Nasutitermitinae). Arthropod Structure & Development 44: 401 – 406.

Šobotník, J., Dahsjo, C. A.L.. 2017. Isoptera. In: **Module in Life Sciences**, Elsevier, ISBN: 978-0-12-809633-8, http://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.02256-1

Sterner, R.W. & Elser, J.J. 2002. **Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere**. Princeton, Princeton University Press. 439p.

Stork, N. E., & M. J. Samways. 1995. Inventorying and monitoring. *In*: Heywood, V. H. & Watson, R. T. (Eds). **Global biodiversity assessment**. Cambridge, Cambridge University Press. p. 453–543.

Suzuki, R. S. & Shimodaira, H. 2015. **pvclust: Hierarchical Agrupamentoing with P-Values via Multiscale Bootstrap Resampling**. R package version 2.0-0. https://CRAN.R-project.org/package=pvclust

Su, N.Y. & H. Puche. 2003. Tunneling activity of subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae) in sand with moisture gradients. **Journal of Economic Entomology** 96: 88-93.

Tayasu, I.; Abe, T.; Eggleton, P. & Bignell, D.E. 1997. Nitrogen and carbon isotope ratios in termites: an indicator of trophic habit along the gradient from wood-feeding to soil-feeding. **Ecological Entomology,** 22: 343–351.

Terborgh, J. & Robinson, S. 1986. Guilds and their utility in ecology. *In*: Kikkawa, J. & Anderson, J. (Eds.) **Community ecology: pattern and process**. Oxford, Blackwell Scientific Publications. p. 65-90.

Thomanzini, M.J. & Thomanzini, A.P.B.W. 2002. **Levantamento de insetos e análise entomofaunística em floresta, capoeira e pastagem no Sudesse Acreano**. Rio Branco, EMBRAPA Acre. 41p. (Circular Técnica, 35)

Tokeshi, M. 1999. **Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives**. Oxford, Blackwell Science Ltd. 454p.

Tofts, R. & Silvertown, J. 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. **Proceedings of the Royal Society of London, B,** 267: 363-369.

Tilman, D.,. 2001. Functional Diversity. **Encyclopedia of Biodiversity**, 3:109-120.

Vasconcellos, A. 2002. A new species of *Ibiratermes* (ISOPTERA, TERMITIDAE) from the Atlantic Forest, Northeastern Brazil**. Iheringia, Série Zoologia**, 92(2):53-56.

Vasconcellos, A.; Bandeira, A.G.; Almeida, W.O. & Moura, F.M.S. 2008. Térmitas construtores de ninhos conspícuos em duas áreas de mata atlântica com diferentes níveis de perturbação antrópica. **Neotropical Entomology,** 37(1):15-19.

Vasconcellos, A.; Bandeira, A.G.; Moura, F.M.S.; Araújo, V.F.; Gusmão, M.A. & Constantino, R. 2010. Termites assemblages in three habitats under different disturbance regimes in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. **Journal of Arid Environment,** 74(1): 298-302.

Vermaat, J.E. & Dunne, J.A. 2009. Major dimensions in food-web structure properties. **Ecology,** 90: 278-282.

Verner, J. 1984. The guild concept applied to management of bird populations. **Environ. Manage**. 8 : 1-14

Webb, C.O.; Ackerly, D.D.; McPeek, M.A. & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and community ecology. **Annual Review of Ecology and Systematics,** 33: 475-505.

Weiher, E. & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. **Oikos,** 74: 159 - 164.

Wickham, H. 2016. **ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis**. New York, Springer-Verlag.

Wickham, H. 2018. **stringr: Simple, Consistent Wrappers for Common String Operations**. R package version 1.3.1. https://CRAN.R-project.org/package=stringr.

Wickham, H.; François, R.; Henry, L. & Müller, K. 2018. **dplyr: A Grammar of Data Manipulation**. R package version 0.7.8. https://CRAN.R-project.org/package=dplyr

Wilson E.O. 1992. **The diversity of life**. Cambridge, MA, Belknap Press of Harvard University Press. 424p.

Wilson, E. O. 1997. (Org.). **Biodiversidade**. Rio de Janeiro, Nova Fronteira.

Wilson, E. O. 1999. **The Diversity of life**. New York, W. W. Norton & Company.

Wilson, J. B. 1999. Guilds, functional types and ecological groups. **Oikos,** 86: 507–522.

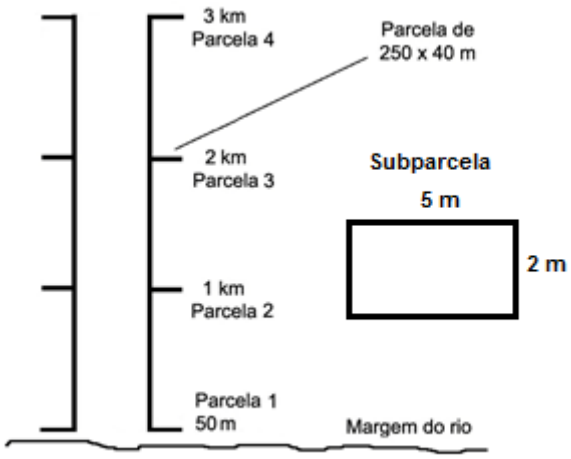
Williams, R.J. & Martinez, N.D. 2008. Success and its limits among structural models of complex food webs. **Journal of Animal Ecology,** 77: 512 – 519.

Whittaker, R. 1970. **Communities and Ecosystems**. New York, Macmillan.

Woodward, G. & Hildrew, A.G. 2002. Body size determinants of niche overlap and intraguild predation within a complex food web. **Journal of Animal Ecology,** 71: 1063-1074.

Zanetti, R.; Carvalho, G.A.; Souza-Silva, A.; Santos, A.& M.S. Godoy. 2002. **Manejo integrado de cupins**. Lavras, UFLA. 16 p.

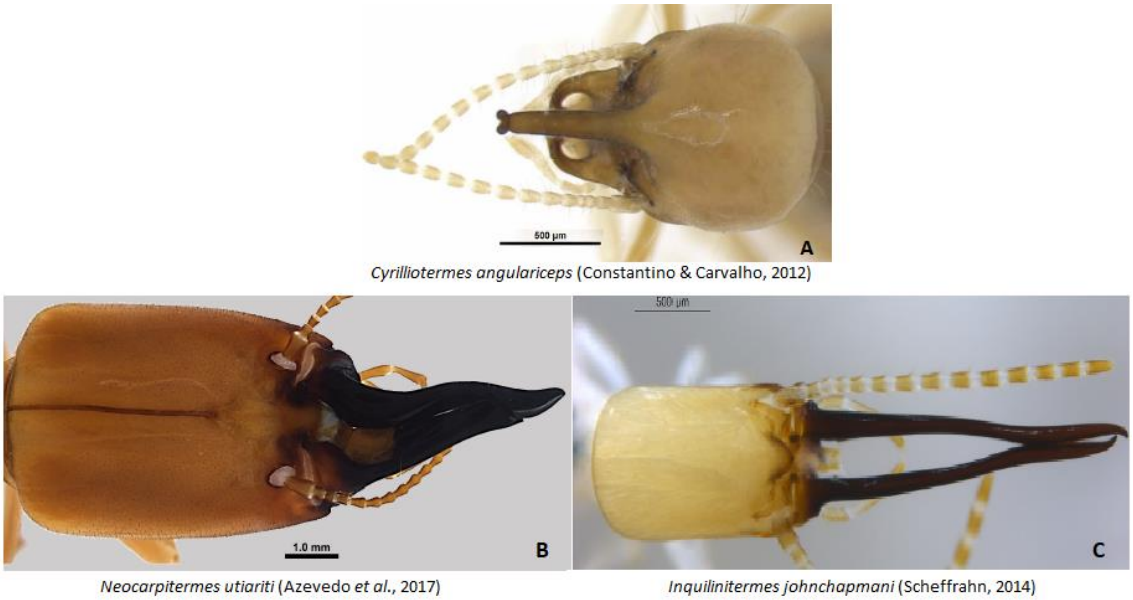
Anexos



Anexo: Figura 1. Desenho amostral de cupins utilizado no programa de monitoramento de fauna da UHE Jirau.

Anexo: Figura 2. Módulos de coleta nas áreas de influência da UHE Jirau, Rio Madeira, Ae – Abunã margem esquerda; Ad – Abunã margem direita; Me – Mutum margem esquerda; Md – Mutum margem direita; Ce – Caiçara margem esquerda; Cd – Caiçara margem direita; JI – UHE Jirau.

Anexo: Figura 3. Formas de mandíbulas encontradas no projeto. A – Mandíbulas cortantes (*Syntermes nanus*), B – Punctantes finas (*Embiratermes neotenicus*), C – Punctantes grossas (*Cylindrotermes* sp.), D – Esmagadoras (*Embiratermes festivellus*), E – Estaladoras simétricas (*Inquilinitermes* sp.), F – Estaladoras assimétricas (*Neocaprimtermes* sp.), G – Vestigiais (*Nasutitermes* sp.).

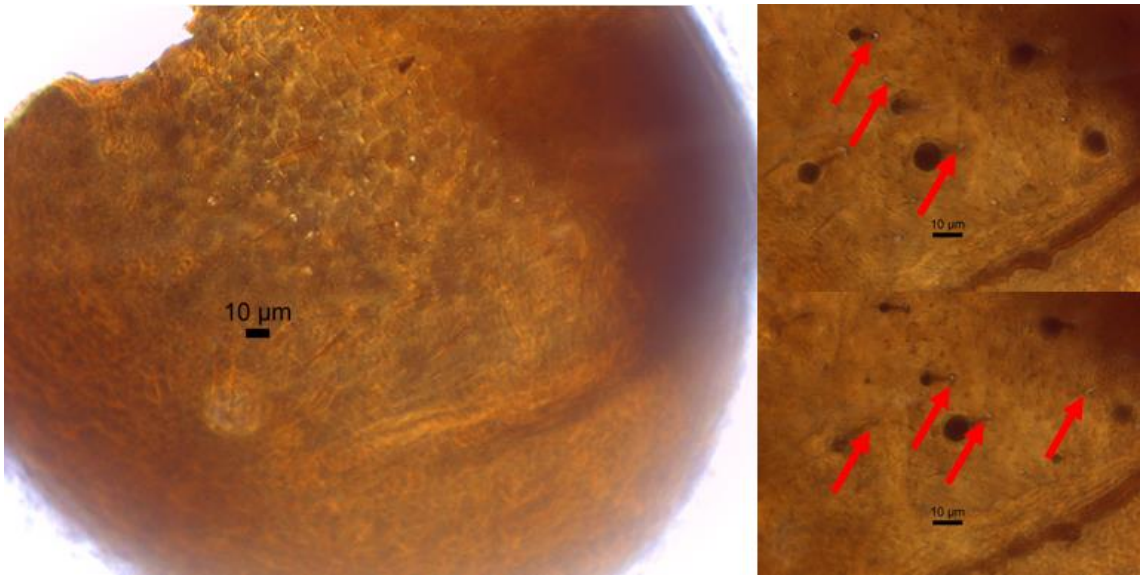


Cyrilliotermes angulariceps (Constantino & Carvalho, 2012)

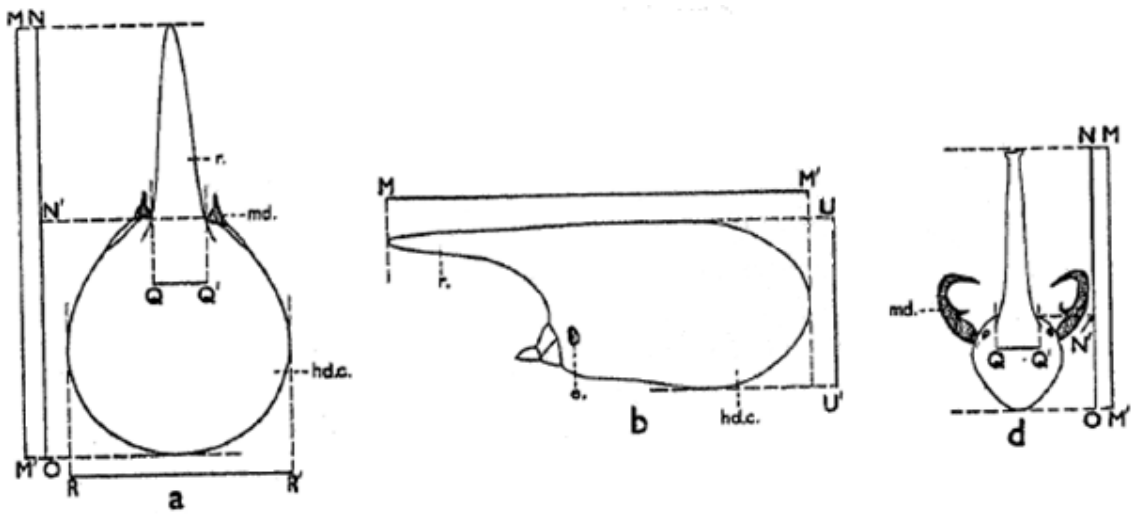
Neocarpitermes utiariti (Azevedo *et al.*, 2017)

Inquilinitermes johnchapmani (Scheffrahn, 2014)

Anexo: Figura 4. Tamanho relativo da Mandíbula. A -Mandíbula menor que a largura da cabeça; B - mandíbula mais ou menos da largura da cabeça; C - Mandíbula maior que a largura da cabeça.



Anexo: Figura 5. Microesculturas na cápsula cefálica de um *Nasutitermes wheeleri*, detalhe (maior aumento) nas figuras a esquerda.



Anexo: Figura 6. Esquema de Roonwall (1969, modificado) adotado para a tomada de medidas dos soldados. a – Vista dorsal de um *Nasutitermes*, b – Vista lateral de um *Nasutitermes*, d – Vista dorsal de um *Rhynchotermes* (ver Material e Métodos).

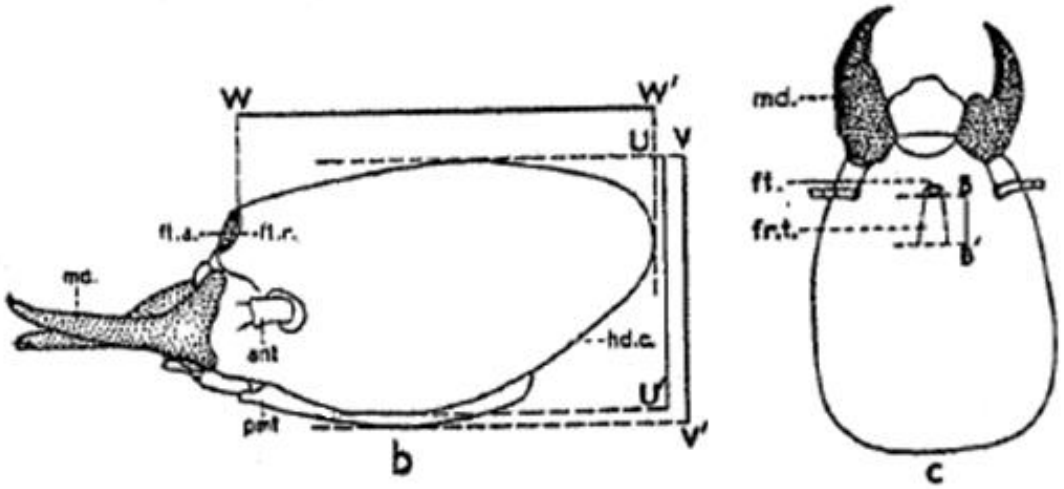
S16: Largura do Naso na base - medido dorsalmente (figura a, QQ')

S19: Largura máxima da cabeça - medindo dorsalmente, figura a (figura a, RR')

S28: Comprimento da cabeça sem o Naso - com visualização nítida das pontas das mandíbulas e da margem inferior da cabeça ao mesmo tempo (figura d, N'O)

S29: Comprimento da cabeça com o Naso - em vista lateral (figura d, MM').

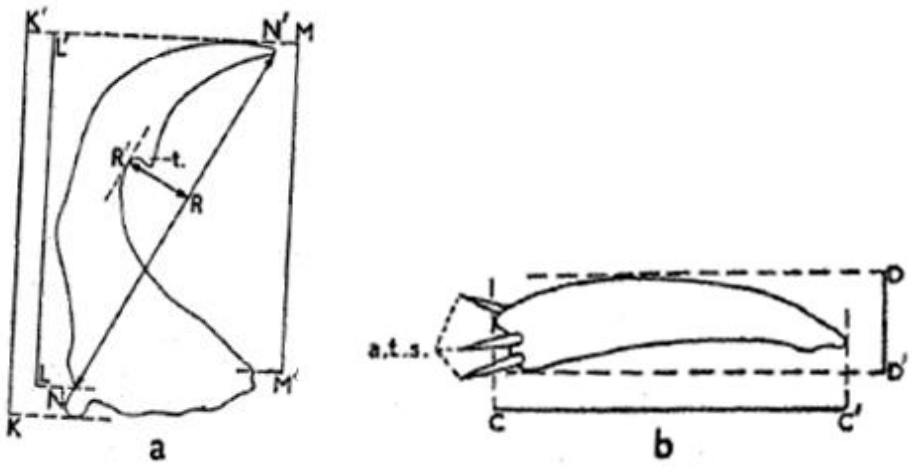
S30: Altura da cabeça sem posmento – vista lateral (figura b, UU')



Anexo: Figura 7. Esquematização realizada por Roonwall (1969) determinando como realizar as medidas morfométricas para soldados. b – Vista lateral de um *Coptotermes formosanus*, c – Vista dorsal de um *Cornitermes* sp. (ver Material e Métodos).

S21: Altura da cabeça com Pósmento - em vista lateral (figura b, VV').

S18: Comprimento do Naso – em vista dorsal (figura c, BB')

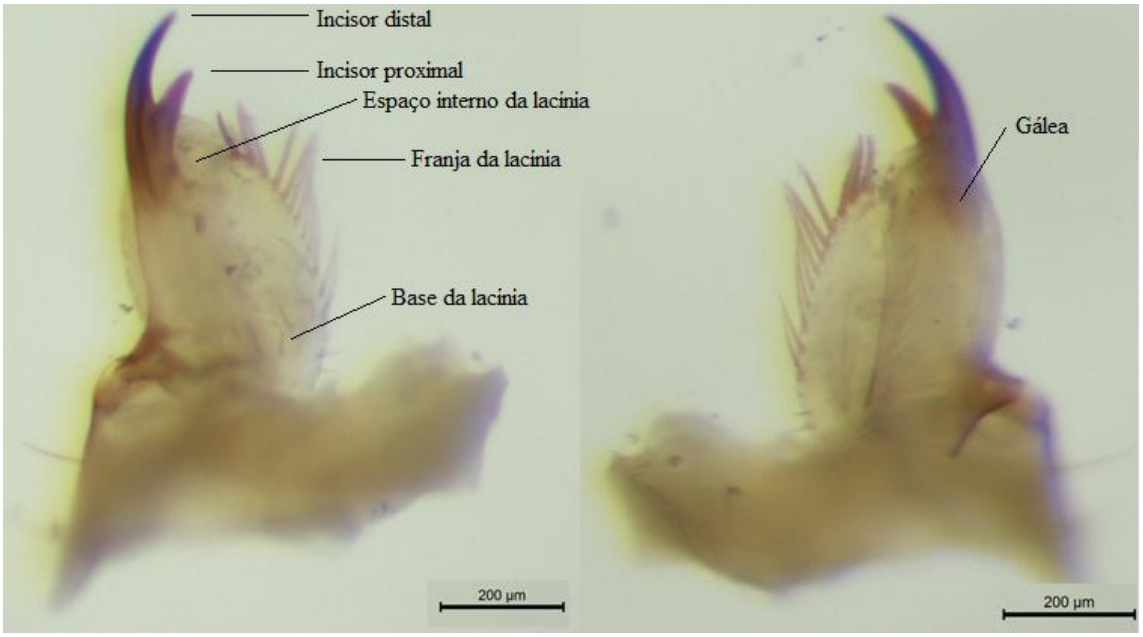


Anexo: Figura 8. Esquematização realizada por Roonwall (1969) determinando como realizar as medidas morfométricas. a – Mandíbula em vista dorsal de um *Amitermes* sp., b – Tíbia de um *Posteleotrotermes militaris* (ver Material e Métodos).

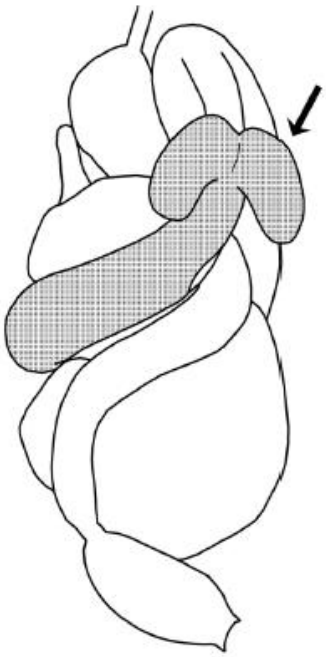
S22: Comprimento da Tíbia de soldado - para essa medição a tíbia deve ser visualizada com foco em toda sua extensão (figura b, CC')

S23: Comprimento da Mandíbula - medido dorsalmente (figura a, NN').

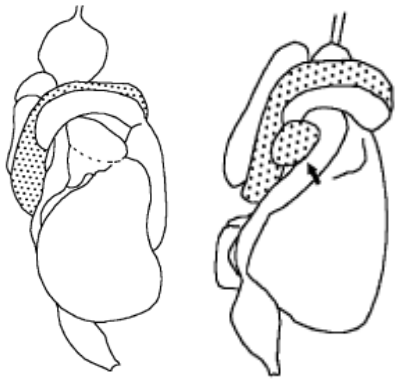
O35: Comprimento da Tíbia de operário - a tíbia deve ser visualizada com foco em toda sua extensão (figura b, CC')



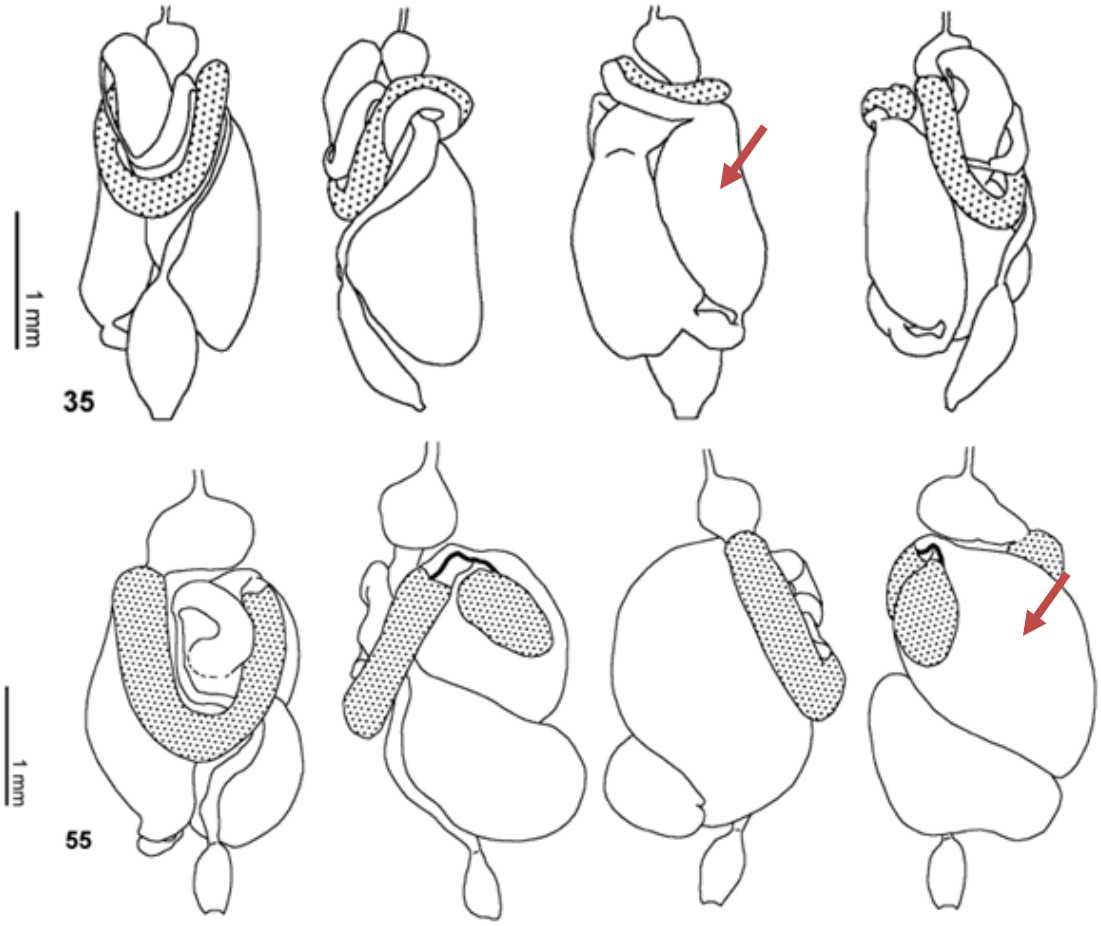
Anexo: Figura 9. Caracteres da maxila de um *Cornitermes ovatus* em vista ventral e dorsal com as indicações das regiões analisadas neste estudo.



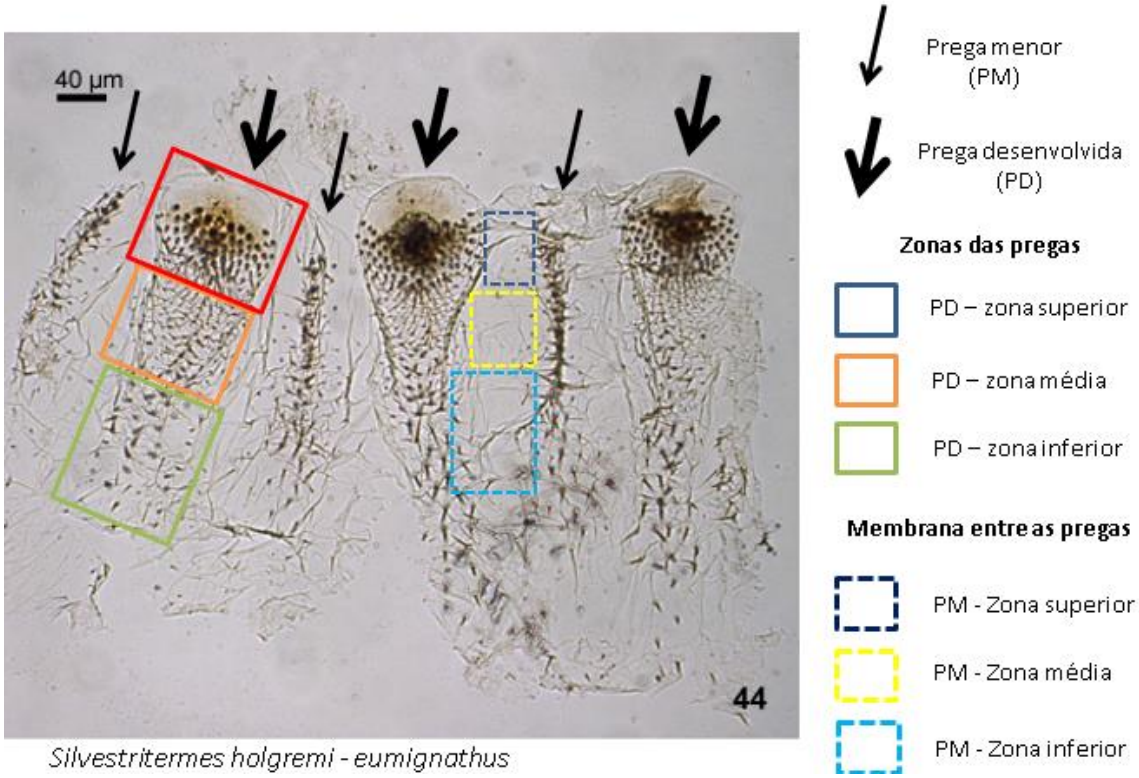
Anexo: Figura 10. Detalhe de tubo digestivo com a presença da lingueta mesentérica na espécie *Neocapritermes opacus*, vista lateral direita. Rocha et al. 2019.



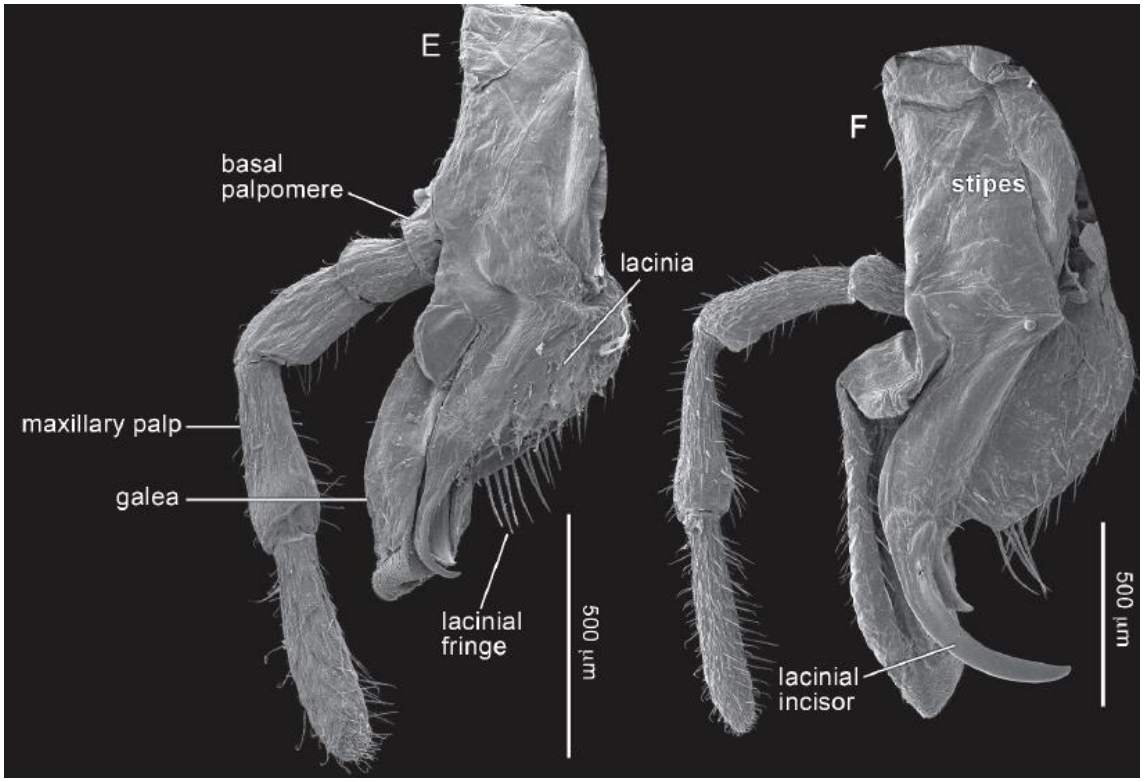
Anexo: Figura 11. Detalhe de tubo digestivo com a presença do prolongamento nodular, vista dorsal, sendo à direita a espécies *Silvestritermes holmgreni*, sem o nódulo, a esquerda a espécie *Silvestritermes* sp.4 com a presença do nódulo. Rocha, 2010.



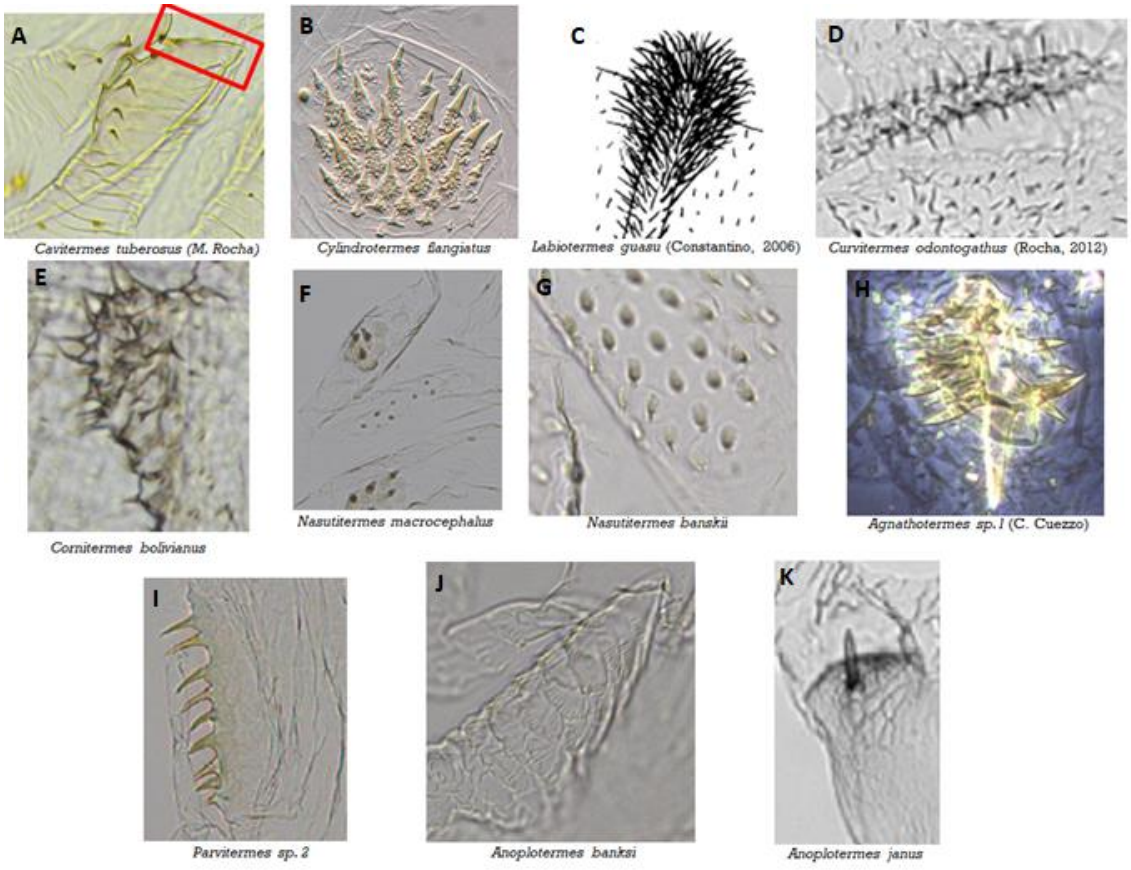
Anexo: Figura 12. Demonstração das diferentes formas de P1 encontradas no estudo da esquerda para direita: vista dorsal, lateral direita, ventral e lateral esquerda., sendo 35 – forma do P1 Cônico, 55 – forma do P1 Globoso. Fonte: Rocha, 2010.



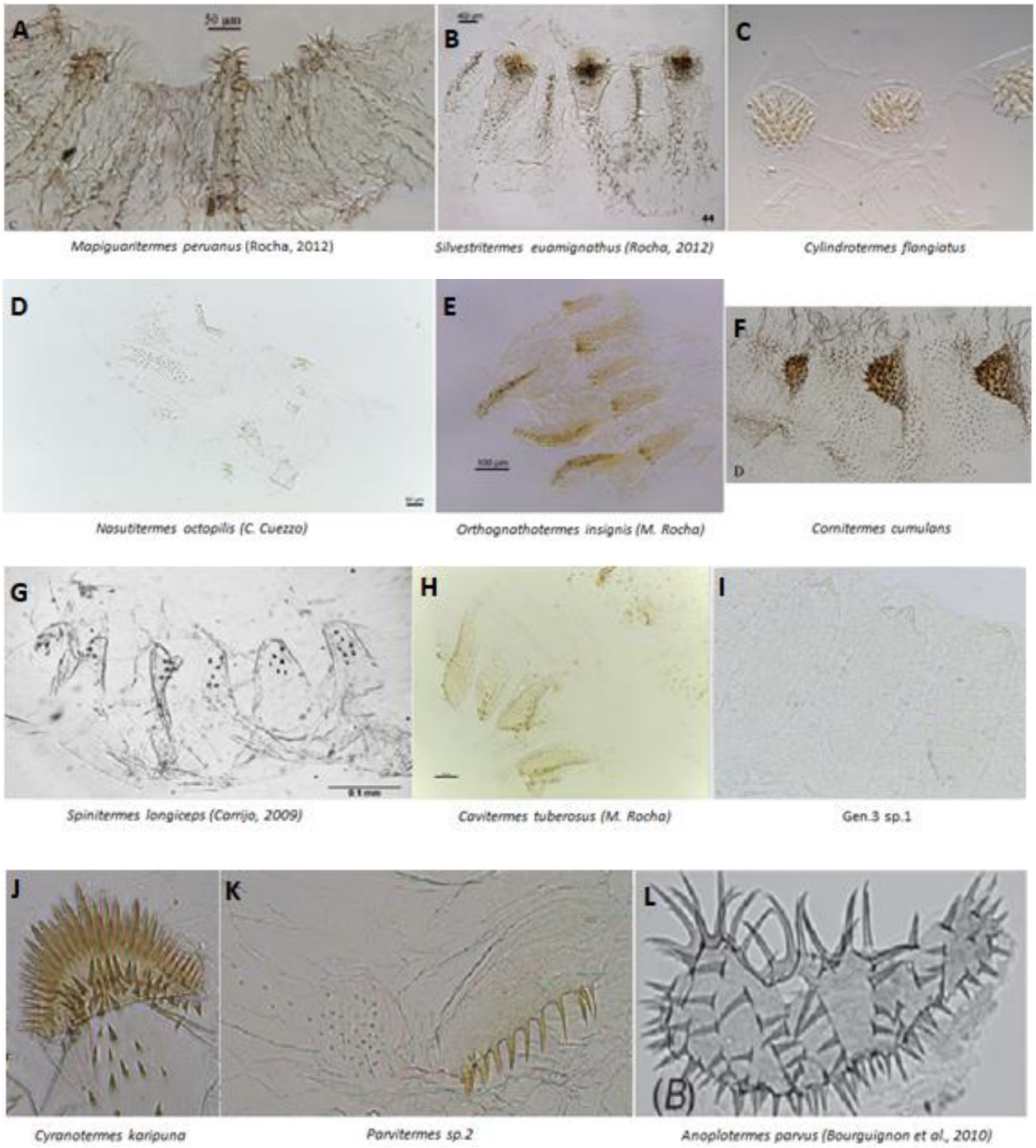
Anexo: Figura 13. Descrição das zonas da Válvula Entérica determinadas neste estudo.



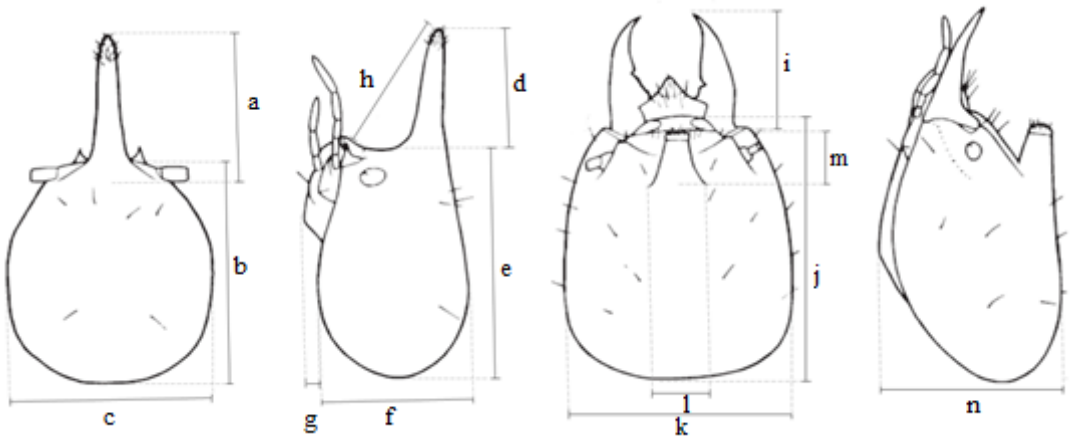
Anexo: Figura 14. Imagem de microscopia eletrônica de maxila de um Isoptera. E - *Hodotermes mossambicus* com a margem reta com curvatura na ponta do incisor lacinial; F - *Zootermopsis angusticollis* com uma curvatura do incisor lacinial por toda a extensão (Imagem: Krishna et al. 2013).



Anexo: Figura 15. Diferentes tipos de espinhos encontrados no projeto. A - Ausente, B - Espinho padrão, C - Filiforme, D - Aciculiforme, E - Triangular, F - Cônicos, G - Ovalada, H - Lanceolada, I - Falciforme, J - Escamado, K - Espinho único.



Anexo: Figura 16. Diferentes tipos de pregas encontrados na fauna de Isoptera estudada: A - Colunar; B - Clavada; C - Circular; D - Duplo-anel; E - Digitiforme; F - Auricular; G - Triangular; H - Colunar curta; I - Ovalada; J - Ornamentada; K - Duplo-anel com fileira de espinhos; I – Fortemente armada.

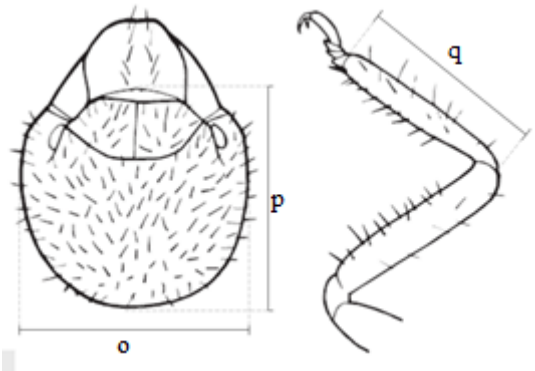


Anexo: Figura 17. Medidas adotadas no estudo morfométrico dos soldados e operários.

Caracteres morfométricos utilizados no presente estudo, a direita na vista dorsal e lateral espécies de Nasutitermitinae e a direita na vista dorsal e lateral espécies Syntermitinae e Termitinae (Figura adaptada de Constantino, 2002);

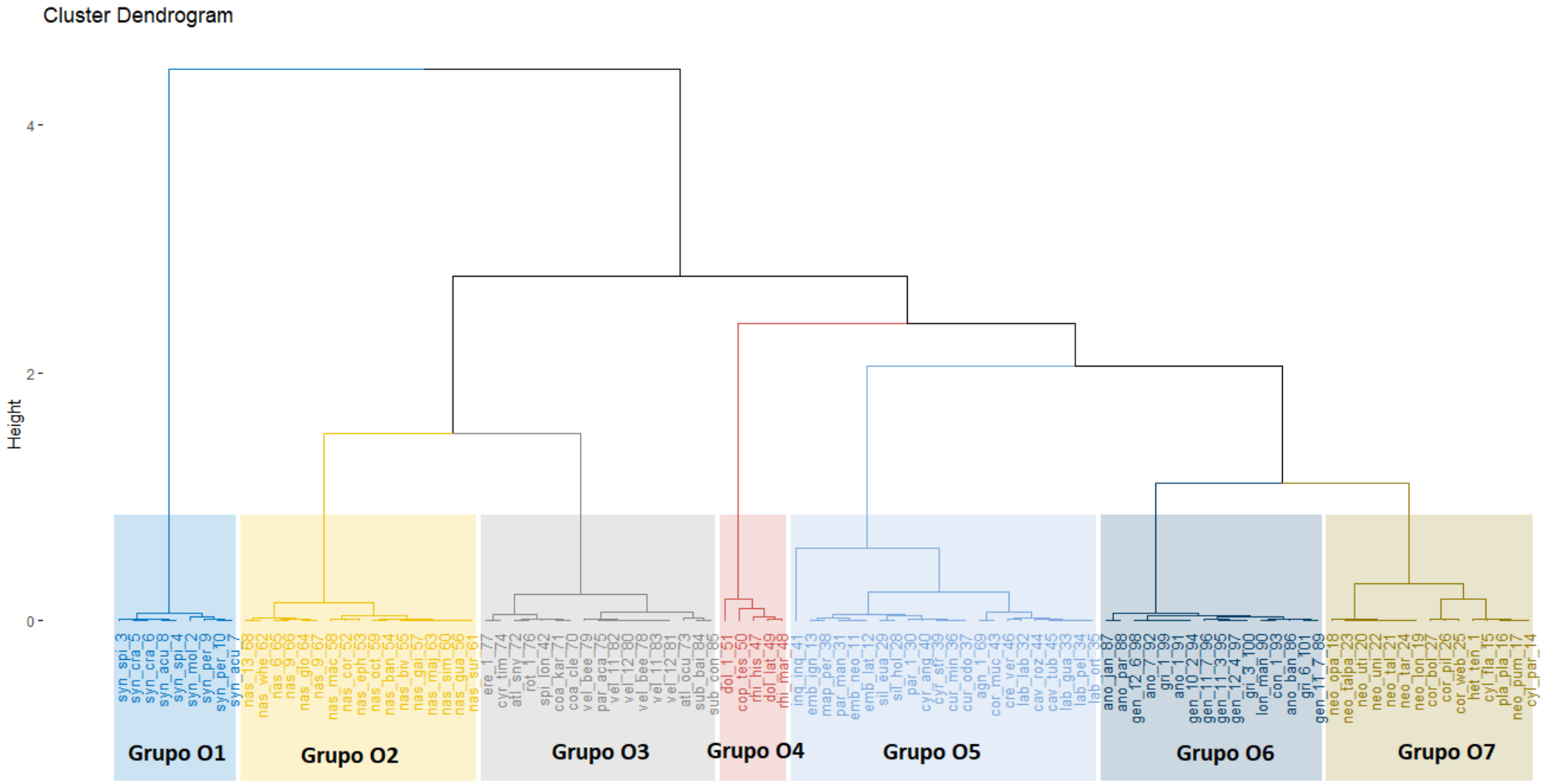
Para os Nasutitermitinae utilizamos as seguintes medidas: a- Comprimento do Naso vista dorsal, b – Comprimento da cabeça com o rostrum, c – Largura da cabeça, d – Comprimento do Naso vista lateral, e – Comprimento da cabeça vista lateral, f – Altura da cabeça excluindo o posmento, g – Altura do posmento, h – Comprimento do Naso angulado;

Para os Syntermitinae e Termitinae foram adotadas as seguintes medidas: i – Comprimento da Mandíbula Direita, j – Comprimento da cabeça vista dorsal, k – largura da cabeça vista dorsal, l – Largura do Naso vista dorsal, m – Comprimento do Naso vista dorsal, n – Altura da cabeça com posmento.

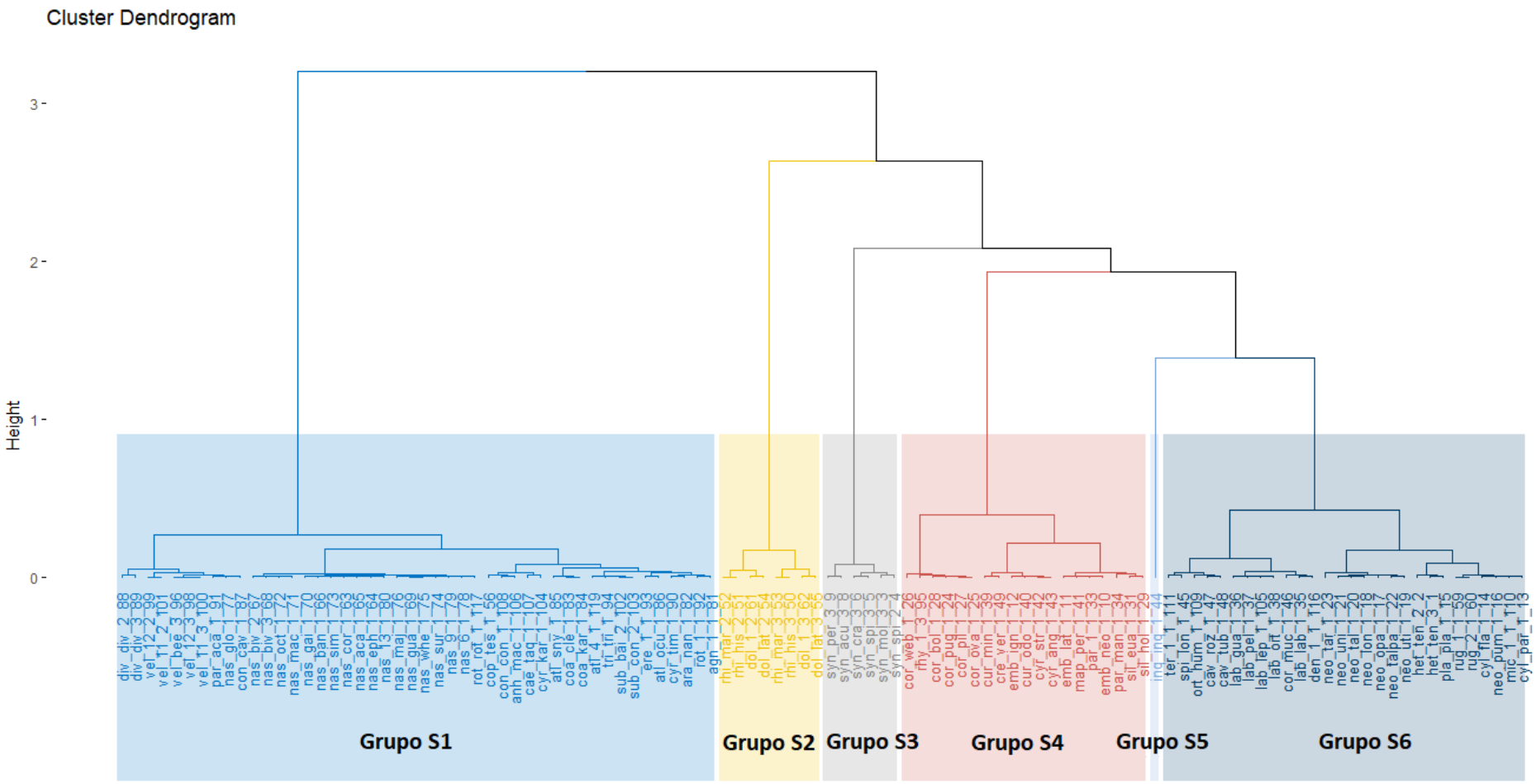


Caracteres morfométricos de operários + tíbias (Figura adaptada de Constantino, 2002).

o – Largura da cabeça, p – Altura da cabeça com rostrum, q – Comprimento da Tibia posterior.



Anexo: Figura 18. Ampliação da composição de grupos para operários realizada através de um Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (HCPC).



Anexo: Figura 19. Ampliação da composição de grupos para soldados realizada através de um Agrupamento Hierárquico de Componentes Principais (HCPC).

Anexo: Tabela 1. Caracteres observados na matriz ecológica.

Código	Variável	Tipo_variável
e1	Presença de forrageamento	binária
e2	Forma de forrageamento	categórica (nominal)
e3	Local da colônia	categórica (nominal)
e4	Tipos de ninhos	categórica (nominal)
e5	Material dos ninhos	categórica (nominal)
e6	Tipo de alimento	categórica (nominal)
e7	Tipo de defesa soldados	categórica (nominal)
e8	Forrageia com outra espécie	binária
e9	Tipo de defesa operário	categórica (nominal)

Anexo: Tabela 2. Caracteres observados na matriz de soldados.

Código	Localização	Variável	Vista	Tipo variável
s2	tipo	Tipo de soldado		categórica (nominal)
s4	mandíbula	Forma da mandíbula	Dorsal	categórica (nominal)
s5	mandíbula	Primeiro dente marginal mandíbula esquerda	Ventral	binária
s6	mandíbula	Segundo dente marginal mandíbula esquerda	Ventral	binária
s7	mandíbula	Inclinação do primeiro dente mandíbula esquerda	Ventral	categórica (nominal)
s9	mandíbula	Forma entre o primeiro e segundo dente marginal	Ventral	categórica (nominal)
s11	mandíbula	Tamanho da mandíbula	Ventral	ordinal (qualitativo)
s12	Cabeça	Vestígio de omatídeos	Dorsal	binária
s13	Cabeça	MicroEsculturas na cabeça	Dorsal	categórica (nominal)
s14	Cabeça	Tamanho comparado do Naso com cabeça	Dorsal	numérica
s15	Cabeça	Forma/posição do nariz	Dorsal	categórica (nominal)
s16	Cabeça	Largura do Naso (Largura da cabeça-rostrum na base)	Dorsal	numérica
s18	Cabeça	Comprimento do Naso	Dorsal	numérica
s19	Cabeça	Largura máxima da cabeça	Dorsal	numérica
s20	Cabeça	Comprimento da cabeça sem o Naso	Dorsal	numérica
s21	Cabeça	Altura da cabeça incluindo o posmento	Lateral	numérica
s22	Perna	Comprimento da tíbia	Ventral	numérica
s23	mandíbula D	Tamanho cruzado da mandíbula	Ventral	numérica
s24	cabeça	Formato da cabeça	Dorsal	categórica (nominal)
s26		Contorno externo da cabeça (Naso)	Lateral	categórica (nominal)
s34	Cabeça	Volume Naso	Dorsal	numérica

Anexo: Tabela 3. Caracteres observados na matriz de operários.

Código	Localização	Variável	Vista	Tipo_variável
o1	mandíbula direita	Número de cristas molares		categórica (nominal)
o3	mandíbula direita	Margem posterior ou primeiro e segundo dente marginal (formato)	Ventral	categórica (nominal)
o4	mandíbula esquerda	Apical ultrapassando o primeiro dente marginal	Ventral	categórica (nominal)
o5	mandíbula esquerda	Primeiro dente marginal em relação com o segundo marginal	Ventral	categórica (nominal)
o7	Maxila	Formato do incisor lacínial	Ventral	categórica (nominal)
o8	Maxila	Proporção entre primeira ponta proximal e segunda distal vista lateral	Ventral	categórica (nominal)
o9	Maxila	Quantidade de cerdas da lacínia	Ventral	numérica
o10	Maxila	Tamanho da gálea	Ventral	categórica (nominal)
o11	Maxila	Espaço entre segundo incisor e cerdas (formato)	Ventral	categórica (nominal)
o13	Maxila	Base da lacínia	Ventral	categórica (binária)
o15	Segmento misto	Presença de língua mesentérica secundária	Ventral	categórica (binária)
o16	mesêntero	Junção com o P1	Ventral	categórica (nominal)
o17	Intestino posterior	Comprimento do p1	Ventral	categórica (nominal)
o18	Intestino posterior	Forma do p1	Ventral	categórica (binária)
o21	Intestino posterior	Forma do p4	Ventral	categórica (binária)
o22	VE	Quantidade de pregas	Ventral	numérica
o23	VE	Simetria da VE	Ventral	categórica (nominal)
o24	VE	Quantidade de pregas desenvolvidas	Ventral	numérica
o25	VE	Quantidade de espinhos ou espiculas na prega menor	Ventral	categórica (nominal)
o26	VE	Quantidade de espinhos ou espiculas na prega desenvolvida	Ventral	categórica (nominal)
o27	VE	Quantidade de espinhos ou espiculas na membrana entre as pregas	Ventral	categórica (nominal)
o28	VE	Formato dos espinhos nas pregas desenvolvidas superior	Ventral	categórica (nominal)
o29	VE	Formato dos espinhos nas pregas desenvolvidas meio	Ventral	categórica (nominal)

o30	VE	Formato dos espinhos nas pregas desenvolvidas inferior	Ventral	categórica (nominal)
o31	VE	Formato dos espinhos nas membranas entre as pregas superior	Ventral	categórica (nominal)
o32	VE	Formato dos espinhos nas membranas entre as pregas meio	Ventral	categórica (nominal)
o33	VE	Formato dos espinhos nas membranas entre as pregas inferior	Ventral	categórica (nominal)
o34	VE	Formato da prega desenvolvida	Ventral	categórica (nominal)
o35	Perna	Tíbia	Lateral	numérica
o36	Cabeça	cabeça largura	Dorsal	numérica
o37	Cabeça	cabeça comprimento	Dorsal	numérica
o38	Polimorfia operário			categórica (nominal)

Anexo: Tabela 4. Blocos de variáveis definidos durante análise de dados para determinação das guildas.

Nome do bloco	Variáveis inseridas	Descrição	Hipóteses
Ecológicos			
Forrageamento	e1, e2_1 a e2_7	Variáveis relacionadas ao forrageamento	Relacionado aos locais de forrageamento
Local_col	e3_1 a e3_5	Variáveis relacionada ao local da colônia	Relacionado a formatação dos ninhos da colônia
Tipo_ninho	e4_1 a e4_3	Variáveis relacionadas ao tipo de ninho da espécie	Relacionado a defesa da colônia através do ninho
Ninho	e5	Variável relacionada ao material do ninho	Relacionado a defesa da colônia através do ninho
alimento	e6	Variável relacionada a alimentação da espécie	Relacionado ao material utilizado para alimentação da colônia
Defesa_sold	e7	Variável relacionada ao tipo de defesa dos soldados	Relacionado a forma de defesa dos soldados
Inquilino	e8	Variável relacionada a presença de mais espécies durante o forrageamento	Relacionado a agressividade da espécie em relação a outras durante o forrageamento
Defesa_oper	e9	Variável relacionada ao tipo de defesa dos operários	Relacionado a forma de defesa dos operários
Operários			
mandíbula	o1, o3, o4, o5	Variáveis que formam a mandíbula	Relacionado com a alimentação
maxila	o7, o8, o9, o10, o11, o13	Variáveis que formam a maxila	Relacionado com a alimentação
intestino	o15, 17, o18	Informações segmento misto e P1	Relacionado com a alimentação e digestão do alimento
VE	o23, o25, o26, o27, o28, o29, o30, o31, o32, o33, o34	Formatação da VE e espinhos envolvidos	Relacionado com a alimentação e digestão do alimento
VE_2	o22, o24	Variáveis da VE quantitativos	Relacionado com a alimentação e digestão do alimento

medidas	o35, o36, o37, o40	Dados morfométricos de cabeça e perna	Relacionado com o forrageamento, alimentação e defesa da colônia
Polim	o38 + casta	Variáveis de polimorfia e casta de operários	Relacionado a plasticidade da colônia
Soldados			
Tipo de soldado	s2	Variável de polimorfia de soldados	Relacionado a plasticidade de soldados na colônia
mandíbula	s4, s5, s6, s7, s9, s11	Variáveis de formatação da mandíbula dos soldados	Relacionado a forma de defesa dos soldados
Cabeça medidas	s16, s18, s19, s20, s21, s22	Variáveis morfometricas da cabeça do soldado	Relacionado a defesa da colônia
Cabeça qual	s12, s13, s14, s15, s24, s25	Variáveis relacionadas a estruturas na cabeça do soldado	Relacionado a defesa da colônia

Anexo: Tabela 5. Informações ecológicas das espécies encontradas no estudo, obtidas através de consultas à literatura. Adicionalmente, para todas as espécies foram incluídas observações realizadas em campo por especialistas (em alguns casos, a única informação disponível). Categorias de uma variável estão separadas por ponto e vírgula.

Subfamilia	Espécie	e1	e2	e3	e4	e5	e6	e7	e8	e9	referência*
Apicotermitinae											
	Anoplotermes banksi	1	3;5;6	1	1;3	3	3	0	1	1	Bourguignon et al., 2010
	Anoplotermes janus	1	3;4;5;6	3;5	1;3	2	3	0	1	1	Bourguignon et al., 2010
	Anoplotermes parvus	1	3;5;6;7	0	1;3	2	3	0	1	1	Bourguignon et al., 2010
	Anoplotermes sp.1	1	3;4;5;6	3	1;3	3	3	0	1	2	
	Anoplotermes sp.2	1	3;4;5;6	NA	1;3	3	3	0	1	2	
	Anoplotermes sp.7	1	3;5;6	3	1;3	3	3	0	1	2	
	Anoplotermes sp.8	1	3;5	NA	NA	NA	3	0	1	2	
	Anoplotermes sp.9	1	3;4;5;6	NA	1;3	2	3	0	1	2	
	Aparatermes sp.1	1	3	NA	1;3	2	4	0	1	1	
	Aparatermes sp.2	1	2;4;5	NA	1;3	2	4	0	1	1	
	Compositermes sp.1	1	3	3	1;3	2	3	0	1	2	
	Gen.nov.1 sp.1	1	3;4;5;6	NA	1;3	3	3	0	1	2	
	Gen.nov.1 sp.3	1	3	NA	1;3	3	3	0	1	1	
	Gen.nov.10 sp.1	1	3;5;6	NA	1;3	3	3	0	1	2	
	Gen.nov.10 sp.2	1	3;5	3	1;3	3	3	0	1	2	
	Gen.nov.10 sp.3	1	3;4;5;6	NA	1;3	2	3	0	1	1	
	Gen.nov.11 sp.1	1	3;5;6;7	NA	1;3	3	3	0	1	1	
	Gen.nov.11 sp.2	1	3;5	NA	1;3	3	3	0	1	2	
	Gen.nov.11 sp.3	1	3;4;5;6	NA	1;3	3	3	0	1	1	
	Gen.nov.11 sp.5	1	3	NA	1;3	3	3	0	1	1	
	Gen.nov.11 sp.6	1	3	NA	NA	NA	3	0	1	2	
	Gen.nov.11 sp.7	1	3	0	1;3	3	3	0	1	1	

	Gen.nov.12 sp.1	1	3	NA	1;3	3	3	0	1	2	
	Gen.nov.12 sp.2	1	3;4;5;6	NA	1;3	3	3	0	1	1	
	Gen.nov.12 sp.4	1	3	1;3	1;3	3	3	0	1	1	
	Gen.nov.12 sp.6	1	3;4;5;6	3;5	1;3	3	3	0	1	1	
	Gen.nov.2 sp.1	1	3	NA	1;3	3	2	0	1	2	
	Gen.nov.3 sp.1	1	NA	NA	1;3	3	2	0	1	1	
	Gen.nov.4 sp.1	1	3	NA	1;3	3	3	0	1	1	
	Gen.nov.4 sp.2	1	3	NA	1;3	3	3	0	1	2	
	Gen.nov.4 sp.3	1	3;4;5;6	NA	1;3	2	3	0	1	1	
	Gen.nov.5 sp.1	1	3	NA	1;3	2	3	0	1	1	
	Gen.nov.5 sp.4	1	NA	NA	1;3	2	3	0	1	2	
	Gen.nov.5 sp.5	1	3	NA	1;3	NA	3	0	1	2	
	Gen.nov.7 sp.1	1	3	NA	1;3	2	3	0	1	1	
	Gen.nov.7 sp.2	1	3;4;5;6	NA	1;3	2	3	0	1	2	
	Gen.nov.7 sp.4	1	3;4;5;6	NA	1;3	2	3	0	1	2	
	Gen.nov.8 sp.1	1	2;3;4;5;6	4	1;3	3	3	0	1	1	
	Gen.nov.8 sp.2	1	3	NA	1;3	3	3	0	1	2	
	Gen.nov.9 sp.1	1	3;5;6	NA	1;3	3	3	0	1	2	
	Grigiotermes hageni	1	6	NA	1;2;3	3	3	0	1	1	
	Grigiotermes sp.1	1	3;5;6	3	1;3	3	3	0	1	1	
	Grigiotermes sp.2	1	NA	3	1;3	NA	3	0	1	1	
	Grigiotermes sp.3	1	3	3	1;3	3	3	0	1	2	
	Grigiotermes sp.6	1	3	3	1;3	3	3	0	1	2	
	Longustitermes manni	1	3;4;5	1	3	2	3	0	1	1	Bourguignon et al., 2010
	Rubeotermes jheringi	1	3;5	0	1;3	3	3	0	1	1	Bourguignon et al., 2016
	Ruptitermes arboreus	1	2;4;5	1;2	1;3	3	2	0	1	2	Bourguignon et al., 2015; Acioli & Constantino, 2015
Nasutitermitinae											
	Agnathotermes sp.1	1	3;4	1;4	1	3	3	1	2	1	

Angularitermes coninasus	1	3;5	1	1	1	NA	1	1	1	
Anhangatermes macarturi	1	3	3;4	3	2	4	1	1	1	
Araujotermes nanus	1	1;3	1;3;4	1	3	3	1	1	1	DeSouza & Brown, 1994
Atlantitermes oculatissimus	1	1;3;5;6	1	1	3	4	1	1	1	DeSouza & Brown, 1994
Atlantitermes snyderi	1	3;5;6	1;3;4	1	3	4	1	1	1	DeSouza & Brown, 1994
Atlantitermes sp.4	1	3;5;6	1;5	1	3	4	1	1	1	
Caetermes taquarussu	1	5	5	3	2	3	1	1	1	
Coatitermes clevelandi	1	3;5	1;2	1	3	4	1	1	1	DeSouza & Brown, 1994
Coatitermes kartaboensis	1	3;5	1;2	1	3	4	1	1	1	DeSouza & Brown, 1994
Coendutermes tucum	1	3;5;6	NA	NA	NA	NA	1	1	1	
Constrictotermes cavifrons	1	1;2;3;5	1	2	3	1	1	1	1	Mathews, 1977; Moura et al., 2006
Convexitermes convexifrons	1	5	5	3	2	4	1	1	1	
Cyranotermes karipuna	1	3;4;5	1	3	3	3	2	1	1	Rocha, 2012
Cyranotermes timuassu	1	1;3	1	1	2	3	1	1	1	Rocha, 2012
Diversitermes diversimiles	1	1;3;4;5	1;5	3	2	1	1	1	1	Faffont et al., 2004
Ereymatermes sp.1	1	1;3;4;5	1;4	1;2	3	4	1	1	1	
Nasutitermes acangussu	1	2;5	1	2	3	1	1	1	1	Constantino, 1991
Nasutitermes banksi	1	2;3;5	1	2	3	1	1	1	1	Davies, 2003
Nasutitermes bolivari	1	2;3;5;6	1	1	3	1	1	1	1	
Nasutitermes bivalens	1	2;3;5	1	2	3	1	1	1	1	Milano e Fontes, 2002
Nasutitermes corniger	1	2;5	1	2	3	1	1	1	1	Vasconcellos e Bandeira, 2006
Nasutitermes ephratae	1	2;3;5	1	2	3	1	1	1	1	Thorne and Haverty, 2000
Nasutitermes gaigei	1	2;3;5	1;2	2	3	1	1	1	1	
Nasutitermes globiceps	1	1;2;3;5;6	1	1	3	1	1	1	1	
Nasutitermes guayanae	1	2;3;5	1	1	3	1	1	1	1	Roisin et al., 2006
Nasutitermes macrocephalus	1	2;3;5	1	2	3	1	1	2	1	
Nasutitermes major	1	2;3;5	1	2	3	1	1	1	1	
Nasutitermes octopilis	1	2;3;5	1;5	2	3	1	1	1	1	

	Nasutitermes similis	1	2;3;5	1	2	3	1	1	1	1	
	Nasutitermes surinamensis	1	2;3;5	1	1	3	1	1	1	1	
	Nasutitermes wheeleri	1	2;3;5	1	1	3	1	1	1	1	
	Nasutitermes sp.13	1	3;5	1	2	3	1	1	1	1	
	Nasutitermes sp.9	1	2;3;5	1	1	3	1	1	1	1	
	Paraconvexitermes acangapua	1	1;2;3;4;5;6	1;5	1	3	3	1	1	1	Mathews, 1977
	Parvitermes sp.2	1	1;3;5	4	1;2	3	NA	1	1	1	
	Rotunditermes rotundiceps	1	3;5	1	1	3	1	1	1	1	
	Rotunditermes sp.1	1	3;5	1	1	3	3	1	1	1	
	Subulitermes baileyi	1	3;5;6	1	1	3	3	1	1	1	
	Subulitermes constriceps	1	3;5;6	1	1	3	3	1	1	1	
	Triangularitermes triangulariceps	1	3;4;5;6	5	1	2	3	1	1	1	
	Velocitermes beebei	1	3;5;6	1	1	3	1	1	1	1	Davies et al., 2003
	Velocitermes sp.11	1	3;5;6	1	1	3	1	1	1	1	
	Velocitermes sp.12	1	3;5;6	1	1	3	1	1	1	1	
Rhinotermitidae											
	Coptotermes testaceus	1	3;4;5	1;5	1	3	1	3	1	1	Mathews, 1977
	Dolichorhinotermes latilabrum	2	3;5;7	3;5	3	2	1	4	1	1	
	Dolichorhinotermes sp.1	1	3;4;5;7	3;5	3	2	1	4	1	1	
	Heterotermes tenuis	1	1;2;3;4;7	3;4	3	2	1	2	1	1	
	Rhinotermes hispidus	2	3;7	3;5	3	2	1	3	2	1	
	Rhinotermes marginalis	2	3;7	3;5	3	2	1	3	2	1	
Syntermitinae											
	Cornitermes bolivianus	1	4	1	1	3	2	3	1	1	Emerson, 1952
	Cornitermes ovatus	1	3;5	1;5	1	3	2	3	1	1	Emerson, 1952
	Cornitermes pilosus	1	3;5	1	1	3	2	3	1	1	Emerson, 1952
	Cornitermes pugnax	1	3;4	1	1	3	2	3	1	1	Emerson, 1952
	Cornitermes weberi	1	1;3	1;5	1	3	2	3	1	1	Emerson, 1952

	Curvitermes minor	1	3	2;4	3	2	3	3	1	1	Carvalho e Constantino, 2011
	Curvitermes odontognathus	1	3	2;4	3	2	3	3	1	1	Carvalho e Constantino, 2011
	Cyrilliotermes angulariceps	1	3	2;4	3	3	3	3	1	1	Constantino & Carvalho, 2013
	Cyrilliotermes strictinasus	1	3	2;4	3	3	3	3	1	1	Constantino & Carvalho, 2012
	Embiratermes ignotus	1	3;5	2	3	2	3	3	1	1	Constantino, 1992
	Embiratermes latidens	1	3;5	1	1	2	4	3	1	1	Constantino, 1992
	Embiratermes neotenicus	1	3;5	1	1	2	4	3	1	1	Mathews, 1977
	Embiratermes sp.1	1	3;5	1	1	2	NA	3	1	1	
	Labiotermes guasu	1	3	1;2	3	3	3	2	1	2	Constantino, 2006; Šobotník et al. 2012
	Labiotermes labralis	1	3	1;4	2	3	3	2	1	2	Constantino, 2006; Šobotník et al. 2012
	Labiotermes leptothrix	1	3	1;2	3	3	3	2	1	2	Constantino, 2006; Šobotník et al. 2012
	Labiotermes orthocephalus	1	3	1;2	3	3	3	2	1	2	Constantino, 2006; Šobotník et al. 2012
	Labiotermes pelliceus	1	3	1;2	3	3	3	2	1	2	Constantino, 2006; Šobotník et al. 2012
	Mapinguaritermes peruanus	1	3;5	3	3	3	4	3	1	1	Rocha et al., 2012
	Paracurvitermes manni	1	6	2;4	1	3	4	3	1	1	Mathews, 1977
	Paracurvitermes sp.1	1	2;3	1;2;5	3	3	4	3	1	1	
	Rhynchotermes amazonensis	1	3;4	1	3	3	2	3	2	1	Constantini & Cancello, 2016
	Silvestritermes euamignathus	1	3;5	1;2	2	3	4	3	1	1	Rocha, 2010
	Silvestritermes holmgreni	1	3;5	1;2	2	3	4	3	1	1	Rocha, 2010
	Silvestritermes minutus	1	3;5	1	1;2;3	3	NA	3	1	1	Rocha, 2010
	Syntermes aculeosus	1	1;3	1	1	3	2	2	1	1	Constantino, 1995
	Syntermes crassilabrum	1	1	1	1	1	2	2	2	1	Constantino, 1995
	Syntermes molestus	1	1;2;3;4	1	3	1	2	2	1	1	Constantino, 1995
	Syntermes peruanus	1	1;3	1	1	3	2	2	1	1	Constantino, 1995
	Syntermes spinosus	1	1;2;3	1	3	1	2	2	2	1	Constantino, 1995
	Syntermes tanygnathus	1	1;3	1	NA	NA	2	2	2	1	Constantino, 1995
	Uncitermes teevani	1	3;5	3;5	3	2	NA	3	1	1	Rocha, 2010
Termitinae											

Cavitermes rozeni	1	3	1;2;4	1	3	3	2	1	1	Mathews, 1977
Cavitermes tuberosus	1	4	1;4	1;2;3	3	3	2	1	1	Mathews, 1977; Davies et al, 2002
Cornicapritermes mucronatus	1	3;4	1	1	3	3	2	2	1	Prestwich, 1984
Crepititermes verruculosus	1	3	2;3;4	3	3	3	3	1	1	Mathews, 1977; Rocha & Cuezzo, 2015
Cylindrotermes flangiatus	1	4;5	5	3	2	1	2	1	1	Rocha & Cancello, 2007
Cylindrotermes parvignathus	1	3;4;5	5	3	2	1	2	1	1	Rocha & Cancello, 2007
Dentispicotermes sp.1	1	3	1	3	3	3	2	2	1	
Divinotermes tuberculatus	NA	NA	NA	NA	NA	NA	2	NA	1	
Inquilinitermes inquilinus	2	0	4	0	0	5	2	1	1	Davies et al., 2003; Florencio et al., 2013
Microcerotermes sp.1	1	3;4;5	5	1	2	1	2	1	1	
Neocapritermes longinotus	1	5	3	3	1	1	2	1	2	Šobotník et al., 2012
Neocapritermes opacus	1	3;5	1	3	1	1	2	1	2	Laffont et al., 2004; Šobotník et al., 2012
Neocapritermes pumilis	1	3	1;5	3	2	1	2	1	2	Krishna & Araujo, 1968; Šobotník et al., 2012
Neocapritermes talpa	1	3;5	3	3	1	1	2	2	2	Šobotník et al., 2012
Neocapritermes talpoides	1	5	3	3	1	1	2	1	2	Šobotník et al., 2012
Neocapritermes taracua	1	3;5	1;3	3	1	1	3	1	2	Šobotník et al., 2012; Šobotník et al., 2014
Neocapritermes unicornis	1	5	3	3	1	1	2	2	2	Šobotník et al., 2012
Neocapritermes utiariti	1	5	3	3	1	1	2	1	2	Šobotník et al., 2012
Orthognathotermes humilis	1	3;5;6	1;4	1	1	3	3	1	1	Rocha & Cancello, 2009
Planicapritermes planiceps	1	1;4	1;5	3	2	1	2	1	1	Constantino, 1998; Davies, 2002
Spinitermes longiceps	1	1;2;3	1;4	1	3	3	2	1	1	Carrijo, 2009
Termes sp.1	1	3;4;5;6	1	1	1	3	2	1	1	

Anexo: Tabela 6. Lista de espécies pertencentes a cada guilda ecológica desenvolvido no projeto atual.

Espécie	spp_cod	Grupo Soldados	Grupo operários	Guilda
Apicotermitinae				
Anoplotermes banksi	ano_ban		6	10
Anoplotermes janus	ano_jan		6	10
Anoplotermes parvus	ano_par		6	10
Anoplotermes sp.1	ano_1		6	10
Anoplotermes sp.7	ano_7		6	10
Compositermes	con_1		6	10
Gen.nov.10 sp.2	gen_10_2		6	10
Gen.nov.11 sp.3	gen_11_3		6	10
Gen.nov.11 sp.7	gen_11_7		6	10
Gen.nov.11 sp.7	gen_11_7		6	10
Gen.nov.12 sp.4	gen_12_4		6	10
Gen.nov.12 sp.6	gen_12_6		6	10
Grigiotermes sp.1	gri_1		6	10
Grigiotermes sp.3	gri_3		6	10
Grigiotermes sp.6	gri_6		6	10
Longustitermes manni	lon_man		6	10
Rubeotermes jheringi	rub_jhe		6	10
Nasutitermitinae				
Agnathotermes sp.1	agn_1	1	3	2
Atlantitermes oculatissimus	atl_ocu	1	3	2
Atlantitermes snyderi	atl_sny	1	3	2
Atlantitermes sp.4	atl_4	1	3	2

Coatitermes clevelandi	coa_cle	1	3	2
Coatitermes kartaboensis	coa_kar	1	3	2
Cyranotermes timuassu	cyr_tim	1	3	2
Ereymatermes sp.1	ere_1	1	3	2
Nasutitermes banksi	nas_ban	1	2	1
Nasutitermes bivalens	nas_biv	1	2	1
Nasutitermes corniger	nas_cor	1	2	1
Nasutitermes ephratae	nas_eph	1	2	1
Nasutitermes gaigei	nas_gai	1	2	1
Nasutitermes globiceps	nas_glo	1	2	1
Nasutitermes guayanae	nas_gua	1	2	1
Nasutitermes macrocephalus	nas_mac	1	2	1
Nasutitermes major	nas_maj	1	2	1
Nasutitermes octopilis	nas_oct	1	2	1
Nasutitermes similis	nas_sim	1	2	1
Nasutitermes sp.13	nas_13	1	2	1
Nasutitermes bolivari	nas_6	1	2	1
Nasutitermes sp.9	nas_9	1	2	1
Nasutitermes surinamensis	nas_sur	1	2	1
Nasutitermes wheeleri	nas_whe	1	2	1
Paraconvexitermes acangapua	par_aca	1	3	2
Rotunditermes sp.1	rot_1	1	3	2
Subulitermes baileyi	sub_bai	1	3	2
Subulitermes constriceps	sub_con	1	3	2
Velocitermes beebei	vel_bee	1	3	2
Velocitermes sp.11	vel_11	1	3	2

Velocitermes sp.12	vel_12	1	3	2
Rhinotermitidae				
Coptotermes testaceus	cop_tes		4	3
Dolichorhinotermes latilabrum	dol_lat	2	4	3
Dolichorhinotermes sp.1	dol_1	2	4	3
Heterotermes tenuis	het_ten	6	7	9
Rhinotermes hispidus	rhi_his	2	4	3
Rhinotermes marginalis	rhi_mar	2	4	3
Syntermitinae				
Cornitermes bolivianus	cor_bol	4	7	6
Cornitermes ovatus	cor_ova	4	7	6
Cornitermes pilosus	cor_pil	4	7	6
Cornitermes pugnax	cor_pug	4	7	6
Cornitermes weberi	cor_web	4	7	6
Curvitermes minor	cur_min	4	5	5
Curvitermes odontognathus	cur_odo	4	5	5
Cyrilliotermes angulariceps	cyr_ang	4	5	5
Cyrilliotermes strictinasus	cyr_str	4	5	5
Embiratermes ignotus	emb_ign	4	5	5
Embiratermes latidens	emb_lat	4	5	5
Embiratermes neotenicus	emb_neo	4	5	5
Labiotermes guasu	lab_gua	6	5	8
Labiotermes labralis	lab_lab	6	5	8
Labiotermes leptothrix	lab_lep	6	5	8
Labiotermes orthocephalus	lab_ort	6	5	8
Labiotermes pelliceus	lab_pel	6	5	8

Mapinguaritermes peruanus	map_per	4	5	5
Paracurvitermes manni	par_man	4	5	5
Paracurvitermes sp.1	par_1	4	5	5
Silvestritermes euamignathus	sil_eua	4	5	5
Silvestritermes holmgreni	sil_hol	4	5	5
Syntermes aculeosus	syn_acu	3	1	4
Syntermes crassilabrum	syn_cra	3	1	4
Syntermes molestus	syn_mol	3	1	4
Syntermes peruanus	syn_per	3	1	4
Syntermes spinosus	syn_spi	3	1	4
Syntermes tanygnathus	syn_tan	3	1	4
Termitinae				
Cavitermes rozeni	cav_roz	6	5	8
Cavitermes tuberosus	cav_tub	6	5	8
Cornicapritermes mucronatus	cor_muc	6	5	8
Crepititermes verruculosus	cre_ver		5	9
Cylindrotermes flangiatus	cyl_fla	6	7	9
Cylindrotermes parvignathus	cyl_par	6	7	9
Inquilinitermes inquilinus	inq_inq	5	5	7
Neocapritermes longinotus	neo_lon	6	7	9
Neocapritermes opacus	neo_opa	6	7	9
Neocapritermes pumilis	neo_pum	6	7	9
Neocapritermes talpa	neo_talpa	6	7	9
Neocapritermes talpoides	neo_tal	6	7	9
Neocapritermes taracua	neo_tar	6	7	9
Neocapritermes unicornis	neo_uni	6	7	9

Neocapritermes utiariti	neo_uti	6	7	9
Planicapritermes planiceps	pla_pla	6	7	9
Spinitermes longiceps	spi_lon	6	7	9