



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA**



**THIAGO CAMPOS GOMES**

**COABITAÇÃO EM NINHOS DE CUPINS: MOBILIDADE  
MODULA A PERCEPÇÃO E ATAQUE SOBRE  
INDIVÍDUOS ESTRANHOS?**

São Cristóvão

2023.2



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**  
**DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA**



**THIAGO CAMPOS GOMES**

**COABITAÇÃO EM NINHOS DE CUPINS: MOBILIDADE  
MODULA A PERCEPÇÃO E ATAQUE SOBRE  
INDIVÍDUOS ESTRANHOS?**

Orientadora

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Ana Paula Albano Araújo

Monografia apresentada ao  
Departamento de Ecologia da  
Universidade Federal de Sergipe  
como parte dos requisitos para  
obtenção do título de Bacharel em  
Ecologia

São Cristóvão

2023.2

## **AGRADECIMENTOS**

À Universidade Federal de Sergipe, pela oportunidade oferecida, por toda experiência e aprendizagem que tive.

À professora Ana Paula, pela orientação, paciência, competência, atenção e ensinamentos durante todo o processo e elaboração do trabalho. Meu muito obrigado por tudo!

Aos colegas do LabIntera: Jane, Dani, Leyliane e Reinaldo, pelas risadas, aprendizagens e apoio. Em especial Leyliane e Reinaldo, que me acompanham desde o início dessa jornada. Muito obrigado a todos vocês!

Aos amigos que sempre estiveram ao meu lado: Gustavo, Pedro, Vitinho, Maurício, Bejota, Adrian, Lucas e Tululu. Muito obrigado!

À minha namorada e melhor amiga, Stefany. Obrigado pelo apoio e carinho. Suas palavras de incentivo foram fundamentais para manter minha motivação durante os momentos de dúvida e cansaço. Te amo!

Aos amigos da graduação, Wadson, Luis, Benjamim, Natalia, Sarah, Michelly, Caie, Gisele e Emanuel. Pelo apoio, risadas e momentos que passamos juntos. Nunca esquecerei da união e companheirismo que tivemos!

Aos meus familiares por todo o suporte, especialmente ao meu pai Marco, meus irmãos Junior, Thais, Thamires e Felipe, ao meu velho amigo de quatro patas Lance, e à mainha Rosinha. Obrigado pelos sacrifícios feitos e pelo apoio constante nessa fase da minha vida. Amo vocês!

Por fim, agradeço a todos que apoiaram e colaboraram para a conclusão deste trabalho e para o meu desenvolvimento pessoal e profissional.

## SUMÁRIO

<b>RESUMO.....</b>	<b>3</b>
<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>5</b>
<b>2. MATERIAL &amp; MÉTODOS .....</b>	<b>7</b>
<b>2.1 Coleta e espécies estudadas.....</b>	<b>7</b>
<b>2.2 Desenho Experimental .....</b>	<b>7</b>
<b>2.3 Análises Estatísticas.....</b>	<b>8</b>
<b>3. RESULTADOS .....</b>	<b>10</b>
<b>3.1 Comportamento de caminhamento de <i>Constrictotermes sp.</i> e <i>I. microcerus</i> .....</b>	<b>10</b>
<b>3.2 Proporção de ataques. ....</b>	<b>12</b>
<b>4. DISCUSSÃO .....</b>	<b>14</b>
<b>5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>17</b>

## RESUMO

**GOMES, Thiago Campos. Coabitação em ninhos de cupins: mobilidade modula a percepção e ataque sobre indivíduos estranhos? São Cristóvão: UFS, 2024. 17 páginas. (Monografia – Bacharelado em Ecologia)**

Os animais executam uma ampla variedade de atividades motoras, as quais influenciam na exploração dos habitats, busca por alimentos e interações. Em escalas locais restritas, a movimentação dos animais pode aumentar ainda mais as chances de encontro interespecífico, influenciando assim na coexistência das espécies. Neste estudo, analisamos se a coabitação pacífica do cupim inquilino *Inquilinitermes microcerus* em ninhos de *Constrictotermes* sp. pode ser determinada pela baixa mobilidade do inquilino. Aqui, testamos a hipótese de que a agressividade interindividual é reduzida quando uma das espécies envolvidas na interação possui baixa mobilidade. Para isso, analisamos as reações de caminhar e de agressividade de hospedeiros e inquilinos em relação a espécies-alvo submetidas a um gradiente de mobilidade: movimentação natural (livre), movimentação sem deslocamento (colado) e ausência de movimentação (congelado). Os testes foram conduzidos em laboratório por meio de pareamentos das espécies envolvidas no inquilinismo (*Constrictotermes* sp. e *I. microcerus*) com conspecíficos de mesmo e de diferentes ninhos; e com espécies não envolvidas (*Nasutitermes corniger* e *Microcerotermes* sp.) na coabitação. Nossos resultados mostraram que o inquilino possui a menor mobilidade dentre as espécies estudadas. Tanto o hospedeiro quanto o inquilino apresentaram redução do caminhar quando o indivíduo alvo estava imobilizado, independentemente de sua identidade. Por outro lado, as reações de agressividade do hospedeiro e do inquilino foram influenciadas pela identidade da espécie alvo. Hospedeiros e inquilinos provenientes de mesmos ninhos exibiram menor proporção de ataques entre si do que em relação a indivíduos não coabitantes de seus ninhos (ex. *N. corniger*, *Microcerotermes* e entre *Inquilinitermes* e *Constrictotermes* de diferentes ninhos). Nossos resultados mostram que a mobilidade foi determinante na percepção interindividual, enquanto a agressividade foi mais relacionada ao reconhecimento de odores entre as espécies. Concluindo, a relação de coabitação estudada aqui, possivelmente pode ser determinada tanto pela baixa mobilidade quanto pela aquisição de odores característicos do ninho hospedeiro por parte do inquilino.

**Palavras-chave:** *Constrictotermes* sp., *Inquilinitermes microcerus*, inquilinismo, movimentação animal

# **COABITAÇÃO EM NINHOS DE CUPINS: MOBILIDADE MODULA A PERCEPÇÃO E ATAQUE SOBRE INDIVÍDUOS ESTRANHOS?**

**Thiago Campos Gomes<sup>1</sup>, Reinaldo Jaques Lima Filho<sup>1</sup>, Leyliane Cardoso de Oliveira<sup>1</sup>, Daniela Lúcio Santana<sup>2</sup> & Ana Paula Albano Araújo<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>Laboratório de Interações Ecológicas, Departamento de Ecologia, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão-SE, Brasil

<sup>2</sup>Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão- SE, Brasil

## 1. INTRODUÇÃO

Os animais executam uma ampla variedade de atividades motoras para sua sobrevivência, crescimento e reprodução. Entre essas atividades, a movimentação desempenha um papel essencial no comportamento animal, influenciando a exploração dos habitats, a busca por alimentos e as interações intraespecíficas e interespecíficas (Nathan *et al.* 2008, Wilson *et al.* 2015). Porém, movimentar-se pode tornar os indivíduos mais visíveis aos predadores e conseqüentemente susceptíveis a conflitos, já que a detecção entre espécies depende tanto da movimentação do próprio indivíduo, como também dos outros que este possa encontrar. Portanto, em parte, a taxa de interações interespecíficas é determinada pela frequência de movimento e encontro dos indivíduos (Gordon 2021). Em escalas locais muito restritas em dimensão espacial, as chances de encontro interespecífico tendem a ser ainda maiores. Dentro de um espaço mais restrito, como um ninho de insetos eussociais (ex. cupins, formigas, vespas e abelhas), o tamanho e a forma do ambiente influenciam diretamente a trajetória e, por conseguinte, a probabilidade de encontro interindividual (Cole 1991, Richardson *et al.* 2017). Ninhos de insetos eussociais são constantemente utilizados por outras espécies que são atraídas pelos seus recursos (Menzel & Blüthgen 2010). Os ninhos de cupins não são exceção; frequentemente são ocupados por indivíduos de espécies diferentes, incluindo animais de outros grupos taxonômicos (Cunha & Brandão 2000, Costa *et al.* 2009, Roper 2013), assim como por outras espécies de cupins (inquilinos) diferentes daquelas que originalmente construíram o ninho (hospedeiros) (Cunha *et al.* 2003).

Cupins, como outros insetos eussociais, são capazes de diferenciar os indivíduos próprios ou estranhos aos seus ninhos através da percepção dos odores dos hidrocarbonetos cuticulares (Kaibet *et al.* 2004). No entanto, essa habilidade não elimina a ocorrência de coabitação dos seus ninhos por outras espécies. Um dos mais intrigantes sistemas de coabitação em ninhos de cupins pode ser observado entre espécies dos gêneros *Constrictotermes* sp. (hospedeiro) e *Inquilinitermes* sp., que consistem em inquilinos obrigatórios, uma vez que não constroem seus próprios ninhos. Cruz (2021) observou que, apesar do hospedeiro conseguir detectar o perfil químico do inquilino, há pouca demonstração de agressividade entre os coabitantes. Vários estudos têm tentado explicar essa baixa agressividade. Uma das hipóteses propostas é que por manterem contato direto com o ninho e se alimentarem das fezes dos hospedeiros, os inquilinos possivelmente adquirem um odor que se assemelha ao da colônia hospedeira, o que lhe conferiria uma certa camuflagem (Cruz 2021).

O hábito alimentar do inquilino também pode contribuir para uma coexistência pacífica dentro do ninho, uma vez que não há competição por recursos alimentares entre os coabitantes (Barbosa-Silva *et al.* 2016).

Uma outra abordagem para explicar a coabitação, no sistema *Constrictotermes* sp. x *Inquilinitermes* sp., está relacionada à baixa mobilidade e comportamento evasivo do inquilino, o que evitaria encontros e conflitos com a espécie hospedeira. Diversas características do inquilino corroboram essa ideia. Os inquilinos possuem colônias pequenas, limitadas à parte central do ninho, o que reduz os encontros com o hospedeiro (Cunha *et al.* 2003). Além disso, empregam uma tática de evasão após o encontro ou a detecção de sinais de alarme dos seus hospedeiros (Cristaldo *et al.* 2014, 2016b) e mostram-se passivos, ou seja, não iniciam comportamentos agressivos, apenas reagem ao ataque do hospedeiro (Hugo *et al.* 2020). A baixa mobilidade do inquilino em relação ao hospedeiro pode ser atribuída ao seu comportamento letárgico (Hugo *et al.* 2020); o que permitiria reduzir a percepção e agressividade por parte do hospedeiro (Santana 2023).

No presente estudo, investigamos se a coexistência em ninhos de cupins pode ser mediada pela mobilidade, testando a hipótese de que há menor agressividade quando uma das espécies envolvidas possui baixa mobilidade. Para isso, analisamos as reações do hospedeiro e do inquilino em relação a espécies alvo submetidas a um gradiente de mobilidade: movimentação natural (livre), movimentação sem deslocamento (colado) e ausência de movimentação (congelado). Os testes foram conduzidos em bioensaios manipulativos, por meio de pareamentos entre as espécies envolvidas no inquilinismo (*Constrictotermes* sp. e *I. microcerus*) com conspecíficos de mesmo e de diferentes ninhos; e com espécies não envolvidas nessa coabitação (*Nasutitermes corniger* e *Microcerotermes* sp.).

## 2. MATERIAL & MÉTODOS

### 2.1 Coleta e espécies estudadas

Foram coletados quatro ninhos ativos de cada uma das espécies utilizadas nos bioensaios. As coletas foram realizadas no município de São Cristóvão, Sergipe, Brasil. Os ninhos de *Constrictotermes* sp. em coabitação com *I. microcerus* e os quatro ninhos de *Microcerotermes* sp. foram coletados no Campus Rural da Universidade Federal de Sergipe – UFS (11° 01'S e 37° 12'O); enquanto os ninhos de *N. corniger* foram coletados no Campus São Cristóvão da UFS (10° 92'S e 37° 19'O).

Para representar as espécies não envolvidas no sistema de coabitação, foram utilizados indivíduos de *N. corniger* (Nasutitermitinae) e *Microcerotermes* sp. (Termitinae), os quais são pertencentes às mesmas subfamílias do hospedeiro e do inquilino, respectivamente. Sendo assim, tendem a apresentar características morfológicas e comportamentais mais próximas em relação às espécies estudadas. Todos os ninhos das espécies não coabitantes foram coletados em locais distantes dos ninhos de *Constrictotermes* sp.

Todos os ninhos foram removidos do campo com o uso de ferramentas e acondicionados em sacos de estopa com papel umedecido em água, sendo mantidos sob temperatura ambiente, por no máximo três dias, até a realização dos testes. Os bioensaios foram realizados no Laboratório de Interações Ecológicas da UFS.

### 2.2 Desenho Experimental

Bioensaio comportamental foi desenvolvido a fim de avaliar as reações de agressividade das espécies envolvidas no sistema de coabitação (*Constrictotermes* sp. e *I. microcerus*) quando em contato com indivíduos conspecíficos (de mesmo ou diferentes ninhos) ou heteroespecíficos sob diferentes níveis de mobilidade (Fig. 1).

Os bioensaios foram realizados em arenas que consistiram em placas de Petri de vidro (Global Trade Technology, Monte Alto, SP, Brasil) (5,5cm diâmetro x 1,5cm altura). Cada unidade experimental constituiu em uma arena com fundo recoberto com papel filtro e laterais pintadas com uma mistura de tinta guache branca e cola (Marins *et al.* 2017) a fim de evitar a reflexão da luz. Em cada arena foram inseridos três operários de *Constrictotermes* sp. ou de *I. microcerus*, para os quais foram registrados os comportamentos de ataque (mordida ou luta) contra um indivíduo alvo

que poderia ser: um operário conspecífico (*Constrictotermes* sp. ou de *I. microcerus*) de mesma ou diferente colônia, um operário de *Microcerotermes* sp. ou de *N. corniger*. Testes prévios mostraram não haver diferenças no nível de agressividade entre as castas de operário e soldado (D.L. Santana, *dados não publicados*). O tratamento controle constituiu em seis indivíduos da mesma colônia/arena.

Para verificar o efeito da mobilidade sobre a agressividade, os indivíduos alvo foram mantidos sob os tratamentos: (i) livre - movimentação natural; (ii) colado - com movimentação de partes do corpo, porém sem deslocamento; e (iii) congelado - ausência de movimentação. No tratamento colado, os operários tiveram sua região ventral afixada em um pedaço de fita adesiva dupla face (0,1 x 0,1 cm), no centro da placa de Petri. Para o tratamento congelado, pré-testes foram feitos para determinar o tempo mínimo necessário de congelamento em freezer que não resultasse em mortalidade, a fim de manter os indivíduos imóveis nas arenas durante 2 min. Desta forma, operários de *I. microcerus* e de *Microcerotermes* sp. foram mantidos em freezer por 4 min, e os operários de *Constrictotermes* sp. e *N. corniger* por 5 min. Logo após o congelamento, cada indivíduo foi imediatamente colocado na arena. As combinações de tratamento foram feitas considerando-se: as espécies atacantes ( $N = 2$ : *Constrictotermes* sp. ou *I. microcerus*) x espécie alvo ( $N = 6$ : *N. corniger*, *Microcerotermes* sp., e *Constrictotermes* e *I. microcerus* provenientes de ninho igual ou diferente) x mobilidade ( $N=3$ ), com 3 repetições x 4 colônias, totalizando 432 arenas analisadas.

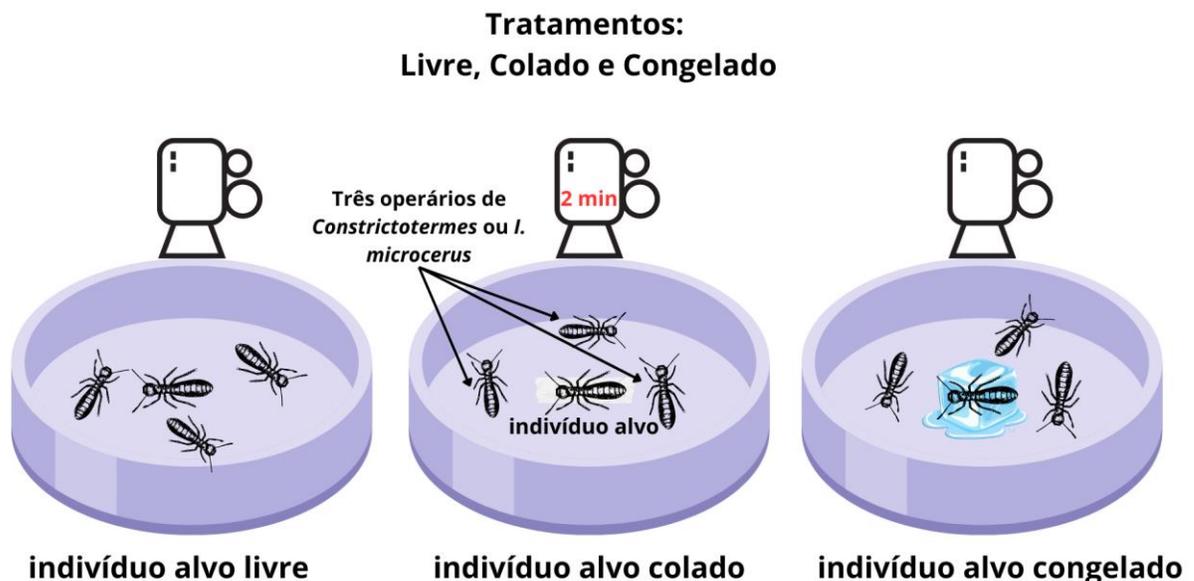
Cada arena foi filmada durante 2 min (câmera Samsung, resolução de 8000 x 6000 pixels). Para cada arena, foi quantificado o tempo gasto para o primeiro ataque por parte do hospedeiro e do inquilino em relação ao indivíduo alvo. Foram considerados ataques os casos em que houveram mordidas ou luta. A mensuração da distância percorrida (cm) e da velocidade de caminhada (cm/s) por parte do hospedeiro e inquilino, em relação aos diferentes tratamentos dos indivíduos alvo, foram realizadas no software Ethoflow (2021).

### **2.3 Análises Estatísticas**

Os dados foram analisados no software R (R Development Core Team, 2015). Quando necessário, os modelos foram simplificados extraíndo-se primeiro as variáveis explicativas não-significativas.

Foi analisado se as diferentes espécies estudadas apresentam variações no padrão natural de distância e velocidade percorrida. Também foi analisado se a distância percorrida e a velocidade do hospedeiro e inquilino (*variáveis y*) variam com o tratamento de mobilidade do indivíduo alvo e sua identidade (*variáveis x*). Em ambos os casos, foram realizados Modelos Lineares Generalizados (GLM), os quais foram seguidos por análises de resíduos para avaliar a adequabilidade da distribuição de erros utilizada.

A fim de avaliar a proporção de ataques realizados pelo hospedeiro e pelo inquilino ao longo do tempo (*variável y*) em relação ao tratamento de mobilidade e identidade dos indivíduos alvo (*variáveis x*) foi realizada Análise de Sobrevivência (pacote *survival*), com distribuição Weibull. Nestas análises cada indivíduo entrou no modelo uma única vez, atribuindo-se *sensor = 1* no caso de ataque e *sensor = 0* quando não houve ataque até o tempo final do tempo de observações das filmagens.



(*N. corniger* ou *Microcerotermes* ou *Constrictotermes* ou *I. microcerus* de mesmo ou diferentes ninhos)

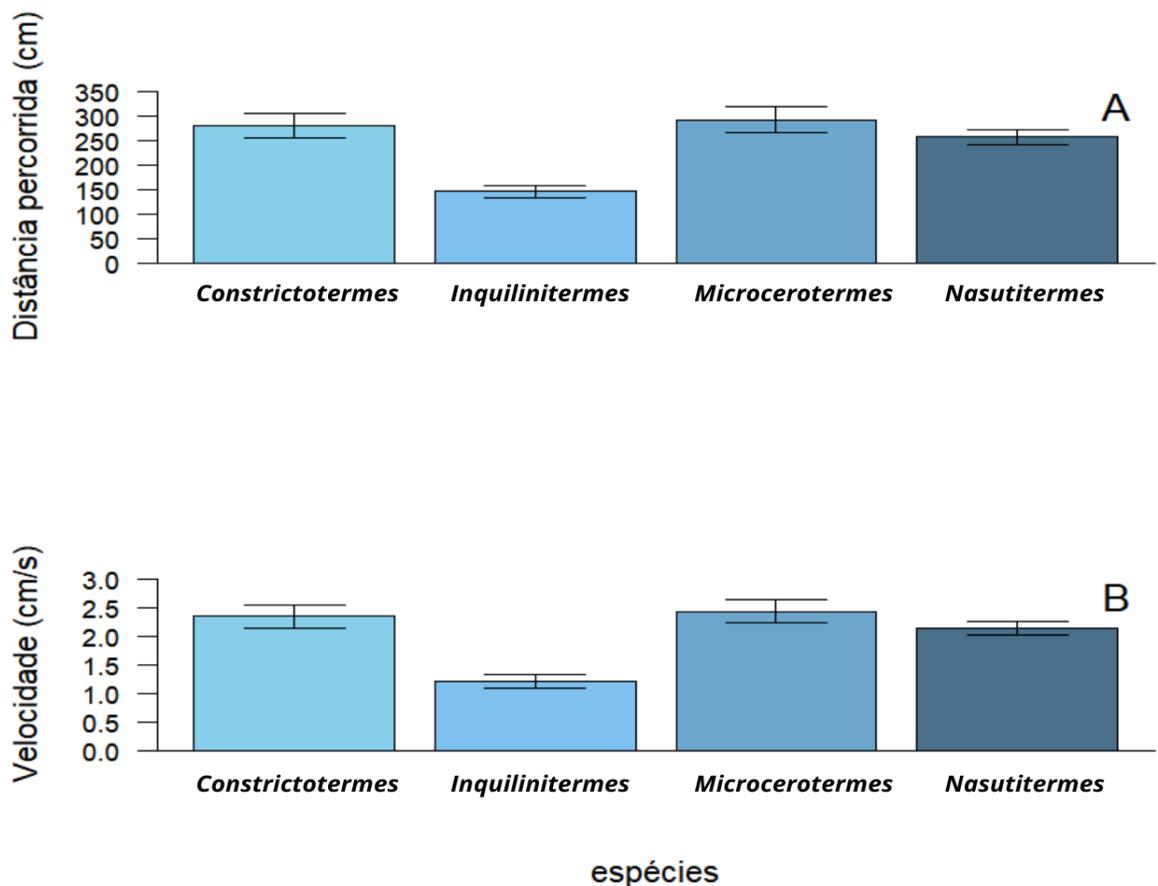
**Fig.1.** Esquema do bioensaio comportamental. Três operários de *Constrictotermes* sp. ou *Inquilinitermes microcerus* foram inseridos em cada arena contendo diferentes espécies alvo (*N. corniger*, *Microcerotermes* sp.; e *I. microcerus* ou *Constrictotermes* sp. de mesmo ou diferentes ninhos), submetidos a diferentes tratamentos: livre, colado ou congelado (= imóvel).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Comportamento de caminhamento de *Constrictotermes* sp. e *I. microcerus*

##### *Caminhamento natural.*

A distância e velocidade natural percorrida pelos indivíduos quando em contato com grupos de conspecíficos de mesmo ninho variou entre as espécies estudadas (Fig. 2A-B). Não houve diferenças na distância (deviância = 4411,2; g.l = 3; 284 e  $p < 0,001$ ) e velocidade (deviância = 37,05; g.l = 3; 284 e  $p < 0,001$ ) entre os indivíduos das espécies *Constrictotermes* sp., *N. corniger* e *Microcerotermes* sp., os quais apresentaram maior mobilidade do que os indivíduos de *I. microcerus*.



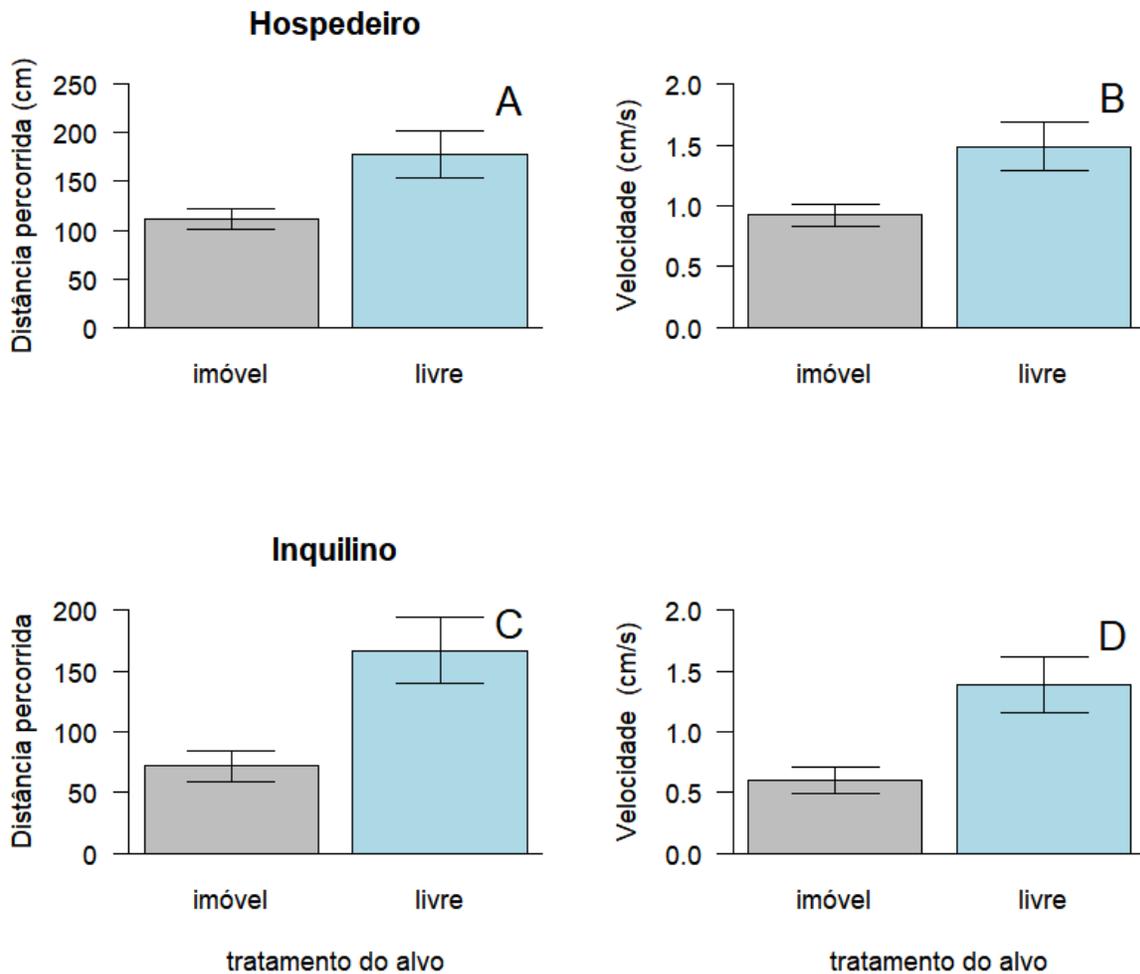
**Fig. 2.** Distância e velocidade percorrida em grupos conspecíficos das espécies *Constrictotermes* sp., *Inquilinitermes microcerus*, *Microcerotermes* sp. e *N. corniger*, mantidos em placas de Petri, sob condições de laboratório.

### *Caminhamento na presença de espécie alvo.*

A distância percorrida pelo hospedeiro não dependeu da espécie alvo (g.l.= 5; 64, deviãoica = 217,36 e  $p= 0,57$ ), porém foi determinada pelo tratamento ao qual estas espécies estavam submetidas (g.l.= 2; 69, deviãoica = 621,59 e  $p=0,004$ ) (Fig. 3A). Distâncias maiores foram percorridas pelo hospedeiro quando o alvo estava livre, não havendo diferenças na distância percorrida pelo hospedeiro quando o alvo estava colado ou congelado ( $p=0,17$ ).

A velocidade de caminhamento do hospedeiro seguiu a mesma tendência, não variando com a espécie alvo (g.l.= 5; 64, deviãoica = 1,80 e  $p=0,58$ ), porém com o tratamento (g.l.= 2; 69, deviãoica = 5,19 e  $p=0,006$ ) (Fig. 3B). Não houve diferença na velocidade do hospedeiro entre os tratamentos nos quais o alvo estava parado (colado e congelado) ( $p= 0,18$ ).

Tanto a distância percorrida quanto a velocidade de caminhamento do inquilino seguiram o mesmo padrão observado para o hospedeiro (Fig. 3C e D). A distância percorrida (g.l.= 5; 66, deviãoica = 505,85 e  $p=0,24$ ) e a velocidade (g.l.= 5; 66, deviãoica = 4,21 e  $p=0,26$ ) não variaram com a espécie alvo, apenas com o tratamento ao qual o alvo estava submetido (*distância*: g.l.= 2; 64, deviãoica = 1624,67 e  $p < 0,001$ ; e *velocidade*: g.l.= 2; 64, deviãoica = 13,51 e  $p < 0,001$ ). Em ambos os casos, não houve diferença entre os tratamentos colado e congelado (*distância*:  $p=0,064$  e *velocidade*  $p=0,065$ ) (Fig. 3C e D).



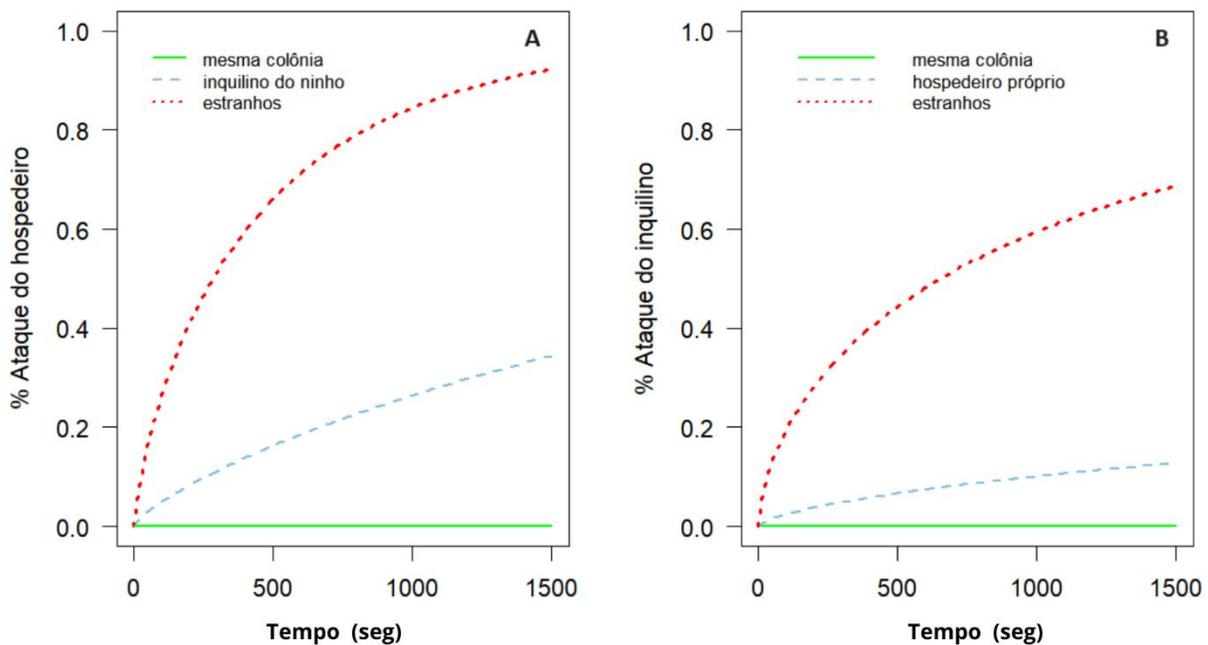
**Fig. 3.** Distância e velocidade percorrida por indivíduos da espécie hospedeira *Constrictotermes* sp. (A e B) e por indivíduos das espécies inquilina *Inquilinitermes microcerus* (C e D), em placas de Petri contendo indivíduos de diferentes espécies mantidos sob os tratamentos: livre (movimentação natural) ou imóvel (indivíduos alvo sem deslocamento: colados na placa ou congelados).

### 3.2 Proporção de ataques.

O ataque do hospedeiro *Constrictotermes* sp. variou significativamente com as espécies alvo (g.l.= 5; 209, deviância = 32,14,  $p < 0,001$ ), porém não dependeu dos tratamentos de mobilidade ao qual estas estavam submetidas (g.l.= 2; 207, deviância = 5,22,  $p=0,07$ ) (Fig. 4A). Houve maior proporção de ataque do hospedeiro sobre as espécies não coabitantes de seus ninhos

(ex. *N. corniger*, *Microcerotermes* sp. e entre *I. microcerus* e *Constrictotermes* sp. de diferentes ninhos), os quais não diferiram entre si ( $p=0,47$ ). Em seguida, houve maior ataque em inquilinos pertencentes ao mesmo ninho, não havendo agressividade entre conspecíficos de mesmo ninho (Fig. 4A).

Padrão de ataque semelhante foi observado para o inquilino *I. microcerus*, que mostrou variação no ataque dependendo das espécies alvo (g.l.= 5; 209, deviãoca =23,07,  $p< 0,001$ ), porém não dependente dos tratamentos de mobilidade ao qual estas estavam submetidas (g.l.= 2; 207, deviãoca = 3,92,  $p=0,14$ ) (Fig. 4B). Houve maior proporção de ataque do inquilino sobre as espécies com as quais não coabita o mesmo ninho (ex. *N. corniger*, *Microcerotermes* sp. e entre *Constrictotermes* sp. e *I. microcerus* de diferentes ninhos), as quais não diferiram entre si ( $p=0,40$ ). Em seguida, houve maior ataque em *Inquilinitermes* pertencentes ao mesmo ninho, não havendo agressividade entre conspecíficos de mesmo ninho.



**Fig.4.** Proporção de ataque do hospedeiro *Constrictotermes* sp. (A) e do inquilino *Inquilinitermes microcerus* (B) sob espécies alvo (*N. corniger*, *Microcerotermes*, *Inquilinitermes* e *Constrictotermes* de mesmo ou diferentes ninhos) em diferentes tratamentos: livre, colada (movimentando membros) ou congelada (imóvel).

#### 4. DISCUSSÃO

Insetos eussociais possuem a habilidade de identificar e distinguir entre membros próprios ou estranhos, o que contribui para a sobrevivência e preservação de suas colônias (Costa-Leonardo 2002). No entanto, espécies de *Constrictotermes* sp. e *Inquilinitermes* sp. representam um sistema de coabitação pacífica. No presente estudo, verificamos que tanto o hospedeiro quanto o inquilino aumentaram suas mobilidades quando em contato com indivíduos que também estavam ativos, independentemente da identidade destes. Por outro lado, a agressividade do hospedeiro e do inquilino não foi influenciada pela mobilidade dos indivíduos-alvo, mas tendeu a aumentar em direção aos indivíduos com os quais não coabitam nos mesmos ninhos, sejam estes de diferentes espécies ou conspecíficos. Nossos resultados sugerem que a mobilidade pode ser capaz de aumentar a percepção interindividual; no entanto, a agressividade depende mais da identidade ou habituação prévia de odores entre os indivíduos.

Dentre as diversas tentativas de explicar a coabitação pacífica entre espécies de *Constrictotermes* sp. e *Inquilinitermes* sp., a baixa mobilidade e passividade do inquilino têm sido destacada como fator preponderante em vários estudos. Hugo *et al.* (2020) sugeriram que a baixa agressividade do hospedeiro em relação ao inquilino deve-se à letargia e à evasão dos inquilinos. Esses autores também observam que os inquilinos nunca iniciaram conflitos, apenas revidaram os ataques do hospedeiro, o que reduz as chances de agressividade interespecífica (Hugo *et al.* 2020). Por sua vez, Cristaldo *et al.* (2014, 2016b) mostraram que os inquilinos fazem manobras de retorno ao perceberem as pistas de alarme dos hospedeiros, provavelmente na tentativa de evitar conflito. Aliado a esse comportamento, o fato de os inquilinos terem colônias menores do que as do hospedeiro e restritas à parte centro do ninho, reduz ainda mais as chances de encontro interespecífico (Cunha *et al.* 2003).

Embora a letargia dos inquilinos tenha ganhado destaque como provável mecanismo modulador da coexistência hospedeiro-inquilino, até o momento nenhum estudo tinha efetivamente quantificado as taxas de movimentação desses coabitantes. Aqui, observamos que o inquilino apresenta menor mobilidade do que o hospedeiro *Constrictotermes* sp. e do que as outras espécies não envolvidas na coabitação, como *N. corniger* e *Microcerotermes* sp., espécies pertencentes às mesmas subfamílias do hospedeiro e inquilino, respectivamente (Fig. 2). Além de confirmar a baixa mobilidade do inquilino, aqui também demonstramos empiricamente que, de fato, a redução da

mobilidade é um fator que pode interferir na percepção de possíveis intrusos (Fig. 3). Tanto o hospedeiro quanto o inquilino mostraram menor reação de movimentação quando o indivíduo alvo estava imobilizado (colado ou congelado) em relação às condições de livre movimentação nas placas, independentemente da identidade desses indivíduos (Fig. 3). Esse resultado claramente sugere que indivíduos estranhos ao ninho que apresentam letargia, como é o caso de *I. microcerus*, podem ter menores chances de serem detectados pelo hospedeiro.

Por outro lado, nossos resultados mostram que a percepção de um indivíduo estranho por si só, não foi suficiente para desencadear agressividade. Normalmente comportamentos de agressividade em cupins são precedidos por emissão de alarme e vibração (Šobotník *et al.* 2010). Sabe-se que indivíduos de *C. cyphergaster* são capazes de diferenciar fatores de risco, desencadeando diferentes níveis de alarme (Cristaldo *et al.* 2015), dependendo do contexto. Cristaldo *et al.* (2015) demonstraram que o comportamento de vibração dos cupins foi mais influenciado por níveis baixos de alarme (doses mais baixas de feromônio), enquanto os níveis elevados de alarme (doses mais altas de feromônio) induziram uma maior velocidade de caminamento. No presente estudo, a detecção do intruso *per se* não foi suficiente para desencadear uma resposta de ataque, possivelmente por não representarem algum risco iminente para o grupo. Isso indica que a agressividade em cupins depende do contexto em que eles se encontram. Sabe-se por exemplo, que cupins podem exibir agressividade dependendo do status nutricional (Cristaldo *et al.* 2016a), distância entre colônias (Ferreira *et al.* 2018a) ou mesmo presença de castas específicas (Ishikawa 2012).

Apesar do evidente efeito da mobilidade na percepção de estranhos, nossos resultados mostram que a agressividade parece ser mais influenciada pelo conhecimento prévio por parte do hospedeiro ou do inquilino em relação ao odor do indivíduo alvo. Indivíduos conspecíficos de mesmo ninho ou hospedeiro e inquilino do mesmo ninho foram menos atacados do que indivíduos de espécies que não são coabitantes. Sendo assim, a composição de odores cuticulares, determinados pela genética e alimentação dos cupins (Florane *et al.* 2004), parece ser o principal fator responsável pela coexistência das espécies nos ninhos.

Interessantemente, as reações de agressividade entre hospedeiros e inquilinos de mesmo ninho não foi similar à reação entre conspecíficos de mesmo ninho, onde observa-se ausência de agressividade (Fig 4A-B). Tanto o hospedeiro quanto o inquilino demonstraram agressividade intermediária entre si quando proveniente de um mesmo ninho, aumentando a agressividade

quando provenientes de ninhos diferentes. Inclusive, apesar do inquilino ser considerado mais passivo, mostramos que ele também é capaz de apresentar comportamentos agressivos contra indivíduos aos quais não está habituado, como por exemplo, hospedeiros de ninhos diferentes (Fig. 4). Isso sugere que hospedeiros e inquilinos não são imperceptíveis quimicamente entre si e que possivelmente ocorra uma camuflagem de odores entre as partes. Cruz (2021) evidenciou que os inquilinos são atraídos pelos odores intestinais e corporais do hospedeiro. Essa proximidade com os resíduos fecais do hospedeiro parece conferir ao inquilino um odor característico do ninho hospedeiro, o que resultaria em uma camuflagem que permitiria minimizar os conflitos entre as espécies (Barbosa-Silva *et al.* 2016, Cruz 2021). Adicionalmente, Santana (2023) demonstrou que a aquisição de odores característicos do ninho hospedeiro, reduz a agressividade de *Constrictotermes* sp. contra espécies não coabitantes do ninho. Adicionalmente, o fato de o hospedeiro reagir agressivamente aos inquilinos não coabitantes de seus próprios ninhos da mesma forma na qual reage contra espécies não envolvidas na coabitação (Fig. 4), aumenta a suposição de que o inquilino deve adquirir uma certa camuflagem do odor do ninho hospedeiro. Adicionalmente, pode ser que ocorra uma habituação de odores entre hospedeiros e inquilinos coabitantes de mesmo ninho. A habituação de pistas entre colônias de cupins já foi observada por Ferreira *et al.* (2018b), onde colônias mantidas próximas foram mais atraídas por seus odores do que colônias mantidas isoladas.

Concluindo, nossos resultados mostram que a mobilidade é determinante na percepção, enquanto a agressividade está mais relacionada ao reconhecimento de odores entre as espécies. Além disso, observamos que o hospedeiro pode ser agressivo com inquilinos de ninhos diferentes, e que estes têm menor mobilidade do que as outras espécies estudadas. Nossos resultados sugerem que, em conjunto, a baixa mobilidade e a possível similaridade de odores do inquilino em relação ao hospedeiro podem contribuir para a coabitação pacífica.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, A.P.A.; Cristaldo, P.F.; Florencio, D.F.; Araújo, F.S.; De Souza, O. 2017. Resource suitability modulating spatial co-occurrence of soil-forager termites (Blattodea: Termitoidea). *Aust. Entomol.* 56:235-243. <https://doi.org/10.1111/aen.12226>
- Barbosa-Silva, A.M., Farias, M.A.A., Mello, A.P. de, de 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. *Fu. Ecol.* 20: 75–78. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.11.002>
- Bernardes, R.C.; Lima, M.A.P.; Guedes, R.N.C.; Da Silva, C.B.; & Martins, G.F. 2021. Ethoflow: computer vision and artificial intelligence-based software for automatic behavior analysis. *Sensors.* 21:32-37. <https://doi.org/10.3390/s21093237>
- Costa, D.A.; de Carvalho, R.A.; De Lima Filho, G.F.; & Brandao, D. 2009. Inquilines and invertebrate fauna associated with termite nests of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) in the Emas National Park, Mineiros, Goiás, Brazil. *Sociobiology.* 53:443-453.
- Costa-Leonardo, A.M. 2002. Cupins-praga: morfologia, biologia e controle. 1. ed. A.M.CL. Rio Claro.
- Cole, B.J. 1991. Short-term activity cycles in ants: generation of periodicity by worker interaction. *Th. Am. Nat.* 137:244-259. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/285156>
- Cristaldo, P.F.; Araújo, A.P.A.; Almeida, C.S.; Cruz, N.G.; Ribeiro, E.J.M.; Rocha, M.L.C.; Santana, A.S.; Santos, A.A.; Passos, A.; De Souza, O.; Florencio, D.F. 2016a. Resource availability influences aggression *Nasutiterme saff. coxipoensis* and response to chemical cues in the Neotropical termite (Termitidae: Nasutitermitinae). *Behavioral. Ecol. Sociobiology.* 70:1257–1265. <https://doi.org/10.1007/s00265-016-2134-y>
- Cristaldo, P.F.; DeSouza, O.; Krasulová, J.; Jirošová, A.; Kutalová, K.; Lima, E.R.; Šobotník, J.; Sillam-Dussès, D. 2014. Mutual use of trail-following chemical cues by a termite host and its inquiline. *PLoS. One.* 9:1–9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085315>
- Cristaldo, P.F.; Jandark, V.; Kutalova, K.; Rodrigues, V.B.; Brothanek, M.; Jiricek, O.; De Souza, O.; Sobotnik, J. 2015. The nature of alarm communication in *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae): the integration of chemical and vibroacoustic signals. *Bio. Open.* 4:1649–1659. <https://doi.org/10.1242/bio.014084>

- Cristaldo, P.F.; Rodrigues, V.B.; Elliot, S.L.; Araújo, A.P.A.; De Souza, O. 2016b. Heterospecific detection of host alarm cues by an inquiline termite species (Blattodea: Isoptera: Termitidae) *Anim. Behav.* 120:43-49. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.07.025>
- Cruz, J.S. 2021. Mecanismos envolvidos na manutenção de Inquilino Obrigatório em ninhos de cupins. 2021. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação), Universidade Federal de Sergipe, Sergipe.
- Cunha, H.F., & Brandão, D. 2000. Invertebrates associated with the neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera: Termitidae, Nasutitermitinae). *Sociobiology*. 37:593-600.
- Cunha, H.F.D.; Andrade Costa, D.; Espírito Santo Filho, K.D.; Silva, L.O. & Brandão, D. 2003. Relationship between *Constrictotermes cyphergaster* and inquiline termites in the Cerrado (Isoptera: Termitidae). *Sociobiology*, 42-761-770.
- Ferreira, D.V.; Cristaldo, P.F.; Rocha, M.L.C.; Santana, D.L.; Santos, L.; Lima, P.S.S.; Araújo, A.P.A. 2018b. Attraction and vibration: Effects of previous exposure and type of food resource in the perception of allocolonial odors in termites. *Ethology*. 124: 743–750. <https://doi.org/10.1111/eth.12806>
- Ferreira, D.V.; Sacramento, J.J. M.; Rocha, M.L.C.; Cruz, J.S.; Santana, D.L.; Cristaldo, P.F. & Araújo, A.P.A. 2018a. Does distance among colonies and resource availability explain the intercolonial aggressiveness in *Nasutitermes* aff. *coxipoensis*? *Neotrop. entomol.* 47:808-814. <https://doi.org/10.1007/s13744-018-0625-4>
- Florane, C.; Bland, J.; Husseneder, C.; Raina, A. 2004. Diet-mediated inter-colonial aggression in the Formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus*. *J. Chem. Ecol.* 30: 2559–2574. <http://dx.doi.org/10.1007/s10886-004-7950-2>.
- Gordon, D.M.; 2021. Movement, encounter rate, and collective behavior in ant colonies. *Annals of the Entomological Society of America*, 114:541-546. <https://doi.org/10.1093/aesa/saaa036>
- Hugo, H.; Cristaldo, P.F.; & De Souza, O. 2020. Nonaggressive behavior: A strategy employed by an obligate nest invader to avoid conflict with its host species. *Ecol. Evol.* 10: 8741–8754. <https://doi.org/10.1002/ece3.6572>
- Ishikawa, Y.; & Miura, T. 2012. Hidden aggression in termite workers: plastic defensive behaviour dependent upon social context. *Animal Behaviour*. 83:737-745. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.12.022>

- Kaib, M.; Jmhasly, P.; Wilfert, L.; Durka, W.; Franke, S.; Francke, W.; Leuthold, R.H.; & Brandl, R. 2004. Cuticular hydrocarbons and aggression in the termite *Macrotermes subhyalinus*. J. Chem. Ecol. 30: 365-385. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000017983.89279.c5>
- Marins, A.; Cristaldo, P.F.; Paiva, L.R. 2017. A new approach to mark termites *Cornitermes cumulans* (Kollar) (Blattodea: Isoptera) for laboratory bioassays. Braz. J. Biology. 83 e03316. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.03316>
- Matsuura, K. 2001. Nestmate recognition mediated by intestinal bacteria in a termite, *Reticulitermes speratus*. Oikos. 92:20–26. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920103.x>
- Menzel, F.; & Blüthgen, N. 2010. Parabiogenic associations between tropical ants: equal partnership or parasitic exploitation? J. Anim. Ecol. 79:71-81. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01628.x>
- Nathan, R.; Getz, W.M.; Revilla, E.; Holyoak, M.; Kadmon, R.; Saltz, D.; & Smouse, P. E. 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. Proc. Nat Acad. Sci. 105:19052-19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>
- Richardson, T.O.; Liechti, J.I.; Stroeymeyt, N.; Bonhoeffer, S.; & Keller, L. 2017. Short-term activity cycles impede information transmission in ant colonies. PLoS. Comp. Biol. 13: e1005527. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005527>
- Ropero, M.C.G. 2013. Coabitação e interação entre formigas e cupins em ninhos de *Cornitermes cumulans* em áreas de Cerrado e pastagem no Brasil Central. 2013. Tese (Doutorado em Biologia Animal), Universidade de Brasília, Brasília.
- Santana, D.L. 2023. Fatores envolvidos na coabitação em ninhos de cupim: mobilidade e odor resultam em interações pacíficas? Dissertação (Mestrado em Ecologia e Conservação), Universidade Federal de Sergipe, Sergipe.
- Šobotník J.; Jirosavá, A.; Hanus, R. 2010. Chemical warfare in termite. J. Insect. Physio. 56:1012-1021. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2010.02.012>
- Wilson, R.S.; Husak, J.F.; Halsey, L.G.; & Clemente, C. J. 2015. Predicting the movement speeds of animals in natural environments. Integra. Comp. Biol. 55:1125-1141. <https://doi.org/10.1093/icb/icv106>