



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



REINALDO JAQUES LIMA FILHO

Capacidade agressiva e percepção de odores pelas espécies
envolvidas na coabitação em ninhos de cupins

São Cristóvão

2024.1



REINALDO JAQUES LIMA FILHO

**Capacidade agressiva e percepção de odores pelas espécies
envolvidas na coabitação em ninhos de cupins**

Prof.^a Dr.^a 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

2024.1



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SERGIPE
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA



ATA DA SESSÃO DE APRESENTAÇÃO DA MONOGRAFIA

A Banca Examinadora, composta por Ana Paula Albano Araújo, Paulo Fellipe Cristaldo, e Daniela Lúcio Santana, sob a presidência do primeiro, reuniu-se às 10 horas do dia 04/10/2024 nasala **Miniauditório do CCBS** da Universidade Federal de Sergipe, para avaliar a monografia intitulada **“Capacidade agressiva e percepção de odores pelas espécies envolvidas na coabitação em ninhos de cupins”**, apresentada pelo(a) discente Reinaldo Jacques Lima Filho do Curso de Ecologia - Bacharelado, matriculado(a) na UFS sob o nº 202000075391. Dando início às atividades, a Presidente da Sessão passou a palavra ao discente para proceder à apresentação da monografia. A seguir, o primeiro examinador fez comentários e arguiu o discente, que dispôs de igual período para responder ao questionamento. O mesmo procedimento foi seguido com o segundo examinador. Dando continuidade aos trabalhos, a Presidente da Banca Examinadora, agradeceu os comentários e sugestões dos demais membros. Com base nos preceitos estabelecidos pela Instrução Normativa 01/2020/DECO, que normatiza a elaboração e avaliação das monografias do Curso de Ecologia – Bacharelado, a Banca Examinadora decidiu pela **APROVAÇÃO** do discente com a média 8,8 (oito vírgula oito). Nada mais havendo a tratar, a Banca Examinadora elaborou essa Ata que será assinada pelos seus membros e, em seguida, pelo discente avaliado.

Cidade Universitária “Prof. José Aloísio de Campos, 04 de outubro de 2024.

Documento assinado digitalmente

 ANA PAULA ALBANO ARAUJO
Data: 04/10/2024 11:40:37-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof(a). Orientador(a) – Presidente

Documento assinado digitalmente

 PAULO FELLIPE CRISTALDO
Data: 08/10/2024 13:07:46-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

1º Examinador(a)

Documento assinado digitalmente

 DANIELA LUCIO SANTANA
Data: 04/10/2024 12:39:43-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

2º Examinador(a)

Documento assinado digitalmente

 REINALDO JAQUES LIMA FILHO
Data: 08/10/2024 10:19:05-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Discente

Dedico este trabalho ao meu querido e falecido avô, que mais que ninguém, sempre perguntava sobre o curso e minha formação (Te amo pra sempre, meu velho).

Sumário

LISTA DE FIGURAS	6
RESUMO	1
INTRODUÇÃO	2
MATERIAL E METODOS	4
Coleta dos ninhos.....	4
Bioensaios.....	4
<i>Comportamento intra e interespecífico entre espécies de mesmo ou diferentes ninhos.</i>	4
<i>Resposta das espécies envolvidas na coabitação aos odores intestinais.</i>	5
Análises Estatísticas.....	6
RESULTADOS	7
Comportamentos intraespecíficos entre pareamentos inter e intracoloniais.	7
Comportamentos interespecíficos entre espécies envolvidas e não-envolvidas na coabitação.....	9
Percepção de odores interespecíficos entre espécies envolvidas e não-envolvidas na coabitação.....	13
DISCUSSÃO	17
REFERÊNCIAS	20

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Média de comportamentos intraespecíficos executados por indivíduos das espécies *Constrictotermes* sp. (hospedeiro), *Inquilinitermes microcerus* (inquilino) e por *Microcerotermes* sp. e *Nasutitermes corniger* (espécies não envolvidas na coabitação), em pareamentos inter e intracoloniais. **A)** Agressividade (mordida + luta) intercolonial, **B)** Número médio de vibrações e **C)** de antenações executados. Letras distintas indicam diferenças significativas entre as espécies. * indicam diferenças inter e intracolônias dentro de cada espécie; ns = não significativo.....9

Figura 2 - Média de comportamentos agressivos (mordida + luta), de vibração e antenação executados por grupos *Constrictotermes* sp. (**A, B e C**) e por *Inquilinitermes microcerus* (**D, E e F**) entre si e entre espécies não envolvidas na coabitação: *Microcerotermes* sp. e *Nasutitermes corniger*. *I. microcerus dif* e *Constrictotermes dif* indicam pareamentos entre espécies de hospedeiro e inquilino que não coabitam o mesmo ninho. Letras distintas indicam diferenças significativas entre as espécies.....11

Figura 3 - Média de comportamentos agressivos (mordida + luta), de vibração e antenação executados por grupos *Microcerotermes* sp. (**A, B e C**) e por *Nasutitermes corniger* (**D, E e F**) em relação a grupos de indivíduos das espécies *Constrictotermes* sp. e *Inquilinitermes microcerus*. Letras distintas indicam diferenças significativas entre as espécies.....13

Figura 4 - Proporção de indivíduos de *Constrictotermes* sp. se direcionando para lados não-tratados ou tratados com odores intestinais (**A-B**) de diferentes espécies, após 30min e 6h de exposição aos odores. Cons intercol e Cons intracol= *Constrictotermes* sp. inter ou intracoloniais, Inq intercol e Inq intracol= *Inquilinitermes microcerus* sp. inter ou intracoloniais, Micro = *Microcerotermes* sp., e Nasuti = *Nasutitermes corniger*. * indicam diferenças significativas entre a proporção de indivíduos nos lados tratados ou não tratados com o odor de cada espécie.....15

Figura 5 - Proporção de indivíduos de *Inquilinitermes microcerus* se direcionando para lados não-tratados ou tratados com odores intestinais (**A-B**) de diferentes espécies, após 30min e 6h de exposição aos odores. Cons intercol e Cons intracol= *Constrictotermes* sp. inter ou intracoloniais, Micro= *Microcerotermes* sp., e Nasuti = *Nasutitermes corniger*. * indicam diferenças significativas entre a proporção de indivíduos nos lados tratados e não tratados com o odor de cada espécie.....17

RESUMO

FILHO, Reinaldo Jaques Lima. **Capacidade agressiva e percepção de odores pelas espécies envolvidas na coabitação em ninhos de cupins**. São Cristóvão: UFS, 2024. 30p. (Monografia – Bacharelado em Ecologia)

Apesar do elaborado sistema de defesa dos cupins, seus ninhos são frequentemente coabitados por outras espécies que utilizam essas estruturas como local de abrigo ou nidificação. Cupins do gênero *Inquilinitermes* são inquilinos obrigatórios que vivem em ninhos de espécies do gênero *Constrictotermes* sp. (hospedeiros) e se alimentam de suas fezes. Dentre as explicações para essa coabitação, inclui-se a passividade e possível insignificância química do inquilino, além da segregação espacial das espécies dentro do ninho. A fim de testar estas suposições, aqui analisamos: *i*) se o inquilino é quimicamente insignificante; *ii*) se inquilinos adquirem sinais específicos do ninho hospedeiro; *iii*) se hospedeiro e inquilino são capazes de desencadear respostas agressivas; e se *iv*) pistas intestinais (com resíduos fecais) são específicas para modulação da coexistência devido à atração/repelência de odores. Para isso, avaliamos as respostas comportamentais e a atratividade por pistas intestinais entre espécies envolvidas (*Constrictotermes* sp. e *Inquilinitermes microcerus*) ou não (*Microcerotermes* sp. e *Nasutitermes corniger*) na coabitação. Os indivíduos das diferentes espécies/ colônias foram pareados em placas de Petri para análises dos comportamentos positivos e negativos. As espécies envolvidas na coabitação foram expostas aos odores intestinais dos coabitantes e de espécies não-envolvidas na coabitação a fim de avaliar possíveis respostas de atratividade/repelência. Nossos resultados mostraram que todas as espécies demonstraram agressividade e vibração intercolonial entre indivíduos conspecíficos, com exceção de *I. microcerus*. Nos pareamentos interespecíficos, *Constrictotermes* sp. e *I. microcerus* nunca demonstraram agressividade entre si, mesmo nos pareamentos intercoloniais. Todas as espécies testadas foram capazes de perceber *I. microcerus* e, tanto hospedeiros quanto inquilinos demonstraram agressividade contra outras espécies. Houve elevada agressividade e vibração entre *I. microcerus* e *Microcerotermes* sp. e vice-versa, evidenciando assim tanto a existência de pistas químicas do inquilino quanto seu potencial reativo e defensivo. Grupos de espécies que exibiram mais conflitos, também apresentaram repelência entre si em relação aos odores intestinais. *Constrictotermes* sp. se direcionou mais para pistas interespecíficas, evitando as pistas de *N. corniger*. Por outro lado, *I. microcerus* seguiu todas as pistas, inclusive de *N. corniger*, porém não preferiu as pistas de *Microcerotermes* sp. Aqui hipotetizamos que a convivência pacífica parece estar mais relacionada às relações alimentares entre as espécies, havendo maior chance de coexistência na ausência de sinais químicos que indicam ameaça competitiva. Nossos resultados podem ajudar na compreensão dos mecanismos envolvidos na coabitação em ninhos de cupins.

Palavras-chave: Coexistência; agressividade; inquilinismo; Termitidae.

INTRODUÇÃO

A coexistência das espécies - definida pela sobreposição da distribuição espaço-temporal de indivíduos de duas ou mais espécies (Giacomini 2007) - depende das diferenças dos nichos ecológicos assim como da similaridade no *fitness* dos organismos envolvidos (Zilber-Rosenberg & Rosenberg, 2008; Chesson, 2000). Ninhos de insetos eussociais (ex. cupins, formigas, abelhas e vespas) podem ser atrativos como sítios de abrigo e/ou nidificação para uma gama de espécies (Emerson, 1938), uma vez que permitem a manutenção da homeostase (Jones e Oldroyd, 2006), consistindo em pequenos ecossistemas (Menzel e Blüthgen, 2010) onde diferentes espécies podem coabitar. No entanto, a coexistência de espécies nesta escala espacial restrita (ex. interior dos ninhos) tem chamado atenção dos pesquisadores uma vez que este espaço é constantemente defendido pela colônia hospedeira.

Muitas espécies de cupins (Blattodea: Isoptera) constroem seus ninhos (Traniello e Leuthold, 2000) para a manutenção da própria colônia. No entanto, tais ninhos podem ser utilizados concomitantemente por outras espécies (Kistner, 1992). A termitofilia - processo relacionado à utilização de cupinzeiros por outras espécies - ocorre de maneira muito recorrente, incluindo desde artrópodes como formigas (Prestes e Cunha, 2012) até cordados, como morcegos (Dechmann, 2004). Além disso, os ninhos podem ser ocupados também por outras espécies de cupins, relação denominada como inquilinismo. Algumas espécies de cupins são inquilinos facultativos, enquanto outros são inquilinos obrigatórios. No entanto, ainda não se tem um conhecimento completo sobre a forma como estas espécies conseguem se estabelecer e se manter nos ninhos hospedeiros, os quais possuem um elaborado sistema defensivo.

A manutenção da integridade da estrutura social dos ninhos de insetos eussociais, envolve um elaborado sistema de comunicação (Gadagkar, 1985). A capacidade defensiva dos ninhos depende fundamentalmente do reconhecimento da composição de hidrocarbonetos cuticulares (HCs) entre os companheiros das colônias. Esses odores cuticulares permitem que indivíduos não pertencentes ao ninho sejam reconhecidos como intrusos e conseqüentemente, expulsos do ninho. Embora os HCs sejam definidos geneticamente, estudos sugerem que a alimentação também exerça alguma influência em sua composição (Costa-Leonardo *et al.* 2009; Dronnet *et al.*, 2006; Florane *et al.*, 2004; Lorenzi *et al.*, 1999). Adicionalmente, insetos eussociais são eficientes em evitar intrusos devido ao sofisticado sistema de comunicação. Em cupins, por exemplo, os feromônios de alarme induzem respostas que os direcionam para luta ou evasão (Sillam-

Dussès, 2010); enquanto a vibração tem diferentes funções (Evans *et al.*, 2005), incluindo a sinalização de alerta (Cristaldo *et al.*, 2015). Tais sinalização ativam as respostas das colônias por meio da interação entre os milhares de indivíduos (ex. operários e soldados), que apresentam diferenças morfológicas e cooperam nas divisões de tarefas (Prestwich 1984; Abe *et al.*, 2000).

A relação de coabitação de ninhos de cupins mais intrigante consiste no inquilinismo obrigatório entre espécies dos gêneros *Constrictotermes* e *Inquilinitermes*. O gênero *Constrictotermes* inclui seis espécies de cupins amplamente distribuídas na América do Sul (Constantino, 1999). *Constrictotermes cavifrons* e *C. cyphergaster* frequentemente têm seus ninhos coabitados por inquilinos obrigatórios do gênero *Inquilinitermes* (Mathews, 1977). Segundo Cristaldo *et al.* (2012), os ninhos de *C. cyphergaster* de maior tamanho (> 13L) possuem maior probabilidade de abrigar inquilinos de *I. microcerus*, seja devido à sua maior aparência no espaço-tempo; ou ainda pelo fato de ninhos maiores possuírem partes desabitadas pelos hospedeiros, o que facilitaria a entrada e permanência dos inquilinos. Tais inquilinos nunca foram observados fora do ninho de seus hospedeiros, supondo-se assim, que não saiam do ninho hospedeiro para forragear.

De fato, estudos sugerem que *I. microcerus* obtém seu recurso dos excrementos do hospedeiro impregnados na parte central e interna do ninho (Barbosa-Silva *et al.* 2016). Alguns autores mostram que hospedeiro e inquilino ocupam porções distintas dentro dos ninhos (Hugo, 2020) e que *I. microcerus* é capaz de reconhecer os sinais de trilha e alarme de *C. cyphergaster* evitando áreas ocupadas pelos hospedeiros (Cristaldo *et al.* 2014, 2016; Rodrigues *et al.*, 2016). O efeito de repelência das fezes do hospedeiro (Hugo *et al.* 2020), assim como de substâncias presentes na cabeça do soldado do hospedeiro (Jirosova *et al.* 2016) também já foram reportadas como fatores promotores da segregação espacial entre as espécies coabitantes. Desta forma, a possível segregação espacial entre hospedeiro-inquilino poderia ser promovida pela atração do inquilino pelas fezes do hospedeiro; assim como pela repelência das fezes do hospedeiro por parte do inquilino. Adicionalmente, outros estudos mostram que cupins *Inquilinitermes* não são agressivos e que possuem baixa mobilidade, o que reduz sua percepção no espaço, promovendo assim a evitação de conflitos com o hospedeiro (Cristaldo *et al.* 2012, 2014, 2016, Florencio *et al.* 2013, Cruz *et al.* 2018).

Embora todos esses fatores em conjunto possam contribuir para a coexistência hospedeiro-inquilino, questões básicas ainda não foram efetivamente testadas. Assim,

nesse estudo analisamos: *i*) se o inquilino é quimicamente insignificante; *ii*) se inquilinos adquirem sinais específicos do ninho hospedeiro; *iii*) se hospedeiro e inquilino são capazes de desencadear respostas agressivas; e se *iv*) pistas intestinais (com resíduos fecais) são específicas para modulação da coexistência devido à atração/repelência de odores. Para isso, avaliamos as respostas comportamentais e de percepção de hospedeiros e inquilinos à presença física e aos odores de espécies envolvidas ou não envolvidas no sistema de coabitação.

MATERIAL E METODOS

Coleta dos ninhos

Foram coletados ninhos ativos de *Constrictotermes* sp. em coabitação com *I. microcerus* ($N=12$), assim como ninhos de espécies não envolvidas na coabitação: *Nasutitermes corniger* ($N=6$) e *Microcerotermes* sp. ($N=$). As coletas foram realizadas no município de São Cristóvão ($11^{\circ}01'S$ e $37^{\circ}12'O$), Sergipe, Brasil. Os locais de coleta apresentam altitude média de 200m acima do nível do mar, precipitação média anual de 1.200mm e temperatura média de $25^{\circ}C$. Segundo a classificação Köppen, o clima é do tipo *As* (tropical, com inverno chuvoso e verão seco) (Pidwirny, 2011).

Foi mantida uma distância de pelo menos 15m entre os ninhos amostrados em cada local. Os ninhos foram totalmente removidos do campo e mantidos em sacos de estopa com algodão umedecido em água em condições ambientais por 24h antes da realização dos bioensaios. Os bioensaios foram realizados no Laboratório de Interações Ecológicas da Universidade Federal de Sergipe, São Cristóvão, Brasil.

Bioensaios

Todos os testes foram realizados em laboratório, utilizando-se placas de Petri (6 cm diameter and 1.5 cm height) com as bases cobertas por papel filtro.

Comportamento intra e interespecífico entre espécies de mesmo ou diferentes ninhos.

Indivíduos das espécies em coabitação (*Constrictotermes* sp. e *I. microcerus*) e das espécies não envolvidas em coabitação (*N. corniger* e *Microcerotermes* sp.), provenientes de mesmo ou diferentes ninhos, foram pareadas para avaliar o nível de interação entre os indivíduos.

Pareamento intraespecíficos (Cx C, Ix I, Mx M e Nx N) foram realizados dentro e entre diferentes colônias, com seis repetições cada, totalizando 48 avaliações.

Pareamentos interespecíficos entre espécies provenientes de diferentes ninhos foram realizados a fim de avaliar como *Constrictotermes* sp. e *I. microcerus* interagem com indivíduos não-coabitantes de seus ninhos. Para isso foram avaliados os comportamentos tanto do hospedeiro (CxI; CxM e CxN) quanto do inquilino (IxC; IxM e IxN) em relação aos indivíduos não coabitantes, e vice-versa (MxC, NxC e MxI, NxI), totalizando 10 combinações com 18 repetições cada (= 180 observações). Foram avaliados os comportamentos de *Constrictotermes* sp. em relação à *I. microcerus* e vice-versa (CxI e IxC, respectivamente), com 12 repetições cada, totalizando 24 observações.

Em todos os casos, um total de seis operários foram introduzidos em cada placa de Petri, sendo três indivíduos de cada colônia testada. Os indivíduos foram previamente marcados na região do pronoto com uma mistura de cola e tinta guache (Marins et al., 2017) a fim de discriminar o comportamentos de cada colônia.

Os indivíduos foram mantidos por 1min para aclimatação e então as placas forma filmadas por 2min para posterior análises dos comportamentos. Após as filmagens as placas foram mantidas em condição ambiente. Os vídeos obtidos foram analisados para quantificar os comportamentos de agressividade (mordidas e lutas), comportamentos positivos (trofalaxia, antenação e allogrooming) e vibração (alarme).

Resposta das espécies envolvidas na coabitação aos odores intestinais.

Obtenção dos extratos intestinais. Os extratos de odores foram feitos a partir da dissecação de 45 operários de cada espécie, onde foi realizada a separação completa do intestino e do restante do corpo, seguida pela submersão das partes em 450µl de hexano ao longo de 48 horas. Após esse período, as partes dissecadas foram retiradas dos frascos, e os extratos foram quantificados, acrescentando hexano até atingir o volume final de 450 µl.

Avaliação de preferência de odores. Bioensaios de percepção de odores foi conduzido a fim de avaliar o direcionamento de grupos de indivíduos de cada uma das espécies em coabitação (*Constrictotermes* sp. e *I. microcerus*) em relação aos odores de espécies envolvidas ou não no sistema de coabitação hospedeiro-inquilino.

Os testes de escolha foram conduzidos em arenas que consistiram em placas de Petri de 5.5cm de diâmetro e 1.5cm de altura. Metade do papel filtro tratada com 100 µl de hexano (controle) e a outra metade tratada com 100 µl do extrato de odor do intestino. Três operários de *Constrictotermes* sp. ou de *I. microcerus* foram introduzidos

no interior de cada placa afim de testar a repelência e/ou atração entre as pistas intestinais e corporais das espécies presentes.

O bioensaio consistiu em avaliar a proporção de indivíduos de *I. microcerus* ou de *Constrictotermes* sp. se direcionando para os lados tratados ou não-tratados das placas de Petri, após 30min e 6h de exposição aos odores.

As avaliações consistiram em observar o direcionamento de grupos de *Constrictotermes* sp e *I. microcerus* entre as arenas não-tratadas ou contendo os tratamentos: odores intraespecíficos (CxC e IxI) provenientes de mesmo ou diferentes ninhos; ii) odores interespecíficos das espécies coabitantes (C e I) provenientes de mesmo ou diferentes ninhos; ou iii) odores das espécies não envolvidas na coabitação (CxM, CxN e IxM e IxN). Foram feitas quatro repetições para cada combinação ($N = 6$) de cada espécie coabitante ($N = 2$), totalizando 48 avaliações.

Análises Estatísticas

Os dados foram analisados no software R (R Development Core Team, 2015) usando Modelos Lineares Generalizados (GLM), seguidos por análises de resíduos para verificar a adequabilidade dos modelos e a distribuição utilizada. Quando necessário, os modelos foram simplificados extraindo-se primeiro as variáveis não-significativas.

Inicialmente foi testado se a média de comportamentos agressivos (mordida + luta), de vibração e antenação executados pelos cupins varia em função da origem do grupo (intra ou intercolonial) e da espécie testada (*Constrictotermes* sp., *I. microcerus*, *Microcerotermes* sp. e *N. corniger*), usando distribuição de erros quasipoisson.

Modelos separados foram construídos a fim de testar a variação dos comportamentos interespecíficos executados pelas espécies que ocorrem em coabitação (*Constrictotermes* sp. e *I. microcerus*) em relação às espécies não envolvidas na coabitação (*Microcerotermes* sp. e *N. corniger*) e vice-versa, usando distribuição de erros quasipoisson.

Modelos independentes foram construídos a fim de testar se as espécies *Constrictotermes* sp. e *I. microcerus* têm atratividade ou repelência por odores intestinais entre si e entre as espécies não envolvidas na coabitação (*Microcerotermes* sp. e *N. corniger*), usando distribuição de erros quasipoisson.

RESULTADOS

Em nenhum caso foram registrados comportamentos de trofalaxia e allogrooming entre os indivíduos envolvidos nos pareamentos analisados.

Comportamentos intraespecíficos entre pareamentos inter e intracoloniais.

O número médio de agressões (mordidas + lutas) entre indivíduos variou entre a origem dos indivíduos (intra ou intercolonial) ($F_{1,46} = 87.12$; $p < 0.001$) e entre as espécies ($F_{3,43} = 22.93$; $p < 0.001$). Grupos de indivíduos de todas as espécies testadas não executaram nenhum comportamento agressivo contra indivíduos da mesma colônia. No entanto, houve variação nas respostas agressivas contra indivíduos conspecíficos de diferentes colônias, sendo maior em *N. corniger*, seguido por *Constrictotermes* sp. e *Microcerotermes* sp., os quais não diferiram entre si. Por sua vez, grupos de *I. microcerus* não executaram nenhuma agressividade intercolonial (Fig. 1A).

O número médio de vibrações variou entre as espécies ($F_{3,43} = 5.89$; $p < 0.001$) e com a interação entre espécies e origem dos indivíduos (pareamento intra ou intercolonial) ($F_{3,40} = 4.86$; $p < 0.005$). *Constrictotermes* sp. e *N. corniger* não diferiram em relação ao número de vibrações executadas entre indivíduos nos pareamentos intra e intercoloniais. Por sua vez, *Microcerotermes* sp. executou vibrações apenas nos pareamentos intercoloniais, enquanto *I. microcerus* não executou nenhuma vibração nos pareamentos inter ou intracoloniais (Fig. 1B).

O número de antenações intraespecíficas variou com a com a origem dos indivíduos (pareamentos intra ou intercoloniais) ($F_{3,43} = 9.57$; $p < 0.001$) e entre as espécies ($F_{1,46} = 31.70$; $p < 0.001$). *Constrictotermes* sp. e *N. corniger* apresentaram maior número de antenações entre indivíduos da mesma colônia do que entre indivíduos conspecíficos de colônias diferentes. Por outro lado, *Microcerotermes* sp. e *I. microcerus* realizaram número similar de antenações nos pareamentos intra e intercoloniais (Fig. 1C).

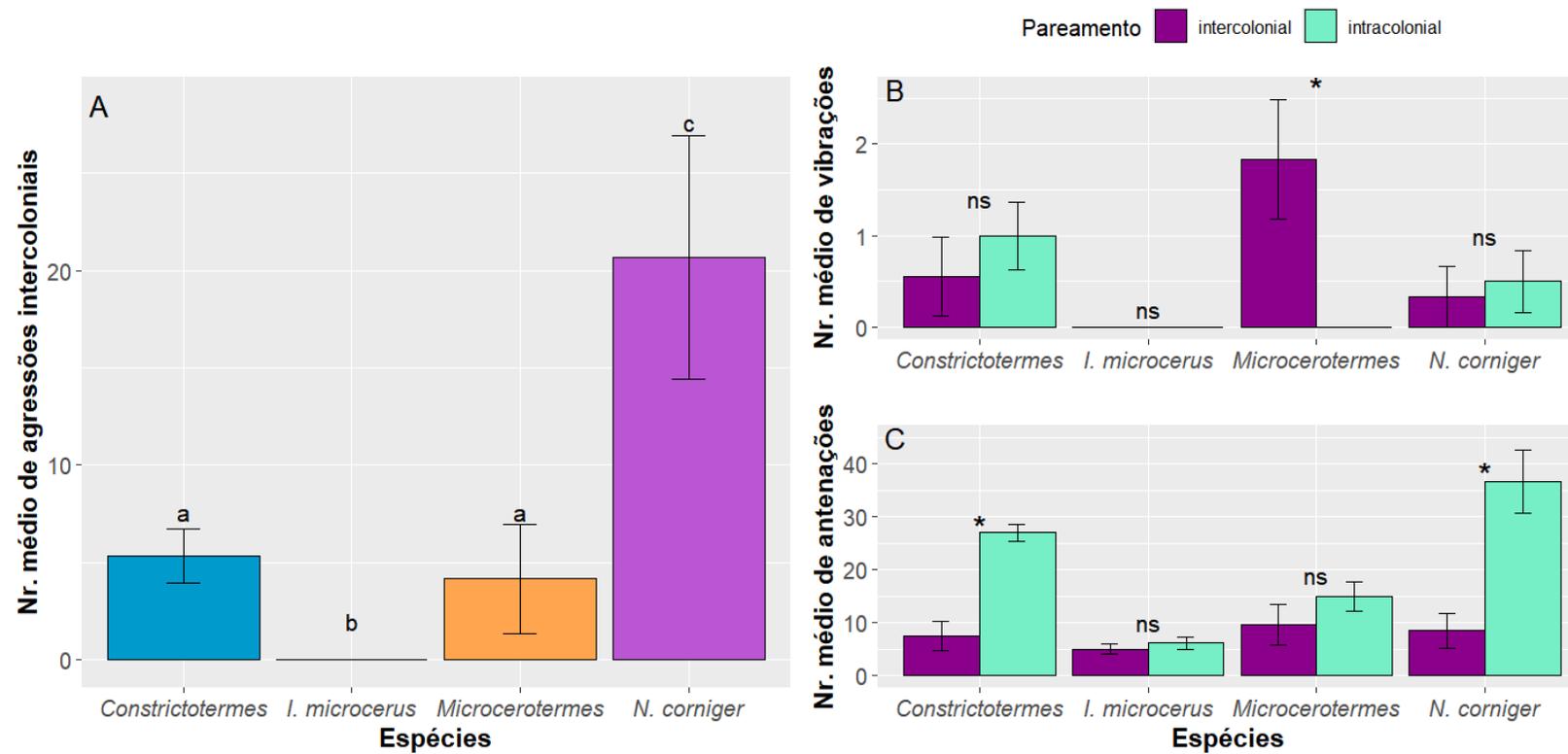


Fig. 1. Média de comportamentos intraespecíficos executados por indivíduos das espécies envolvidas na coabitação: *Constrictotermes* sp. (hospedeiro), *Inquilinitermes microcerus* (inquilino), e pelas espécies não envolvidas na coabitação: *Microcerotermes* sp. e *Nasutitermes corniger*, em pareamentos inter e intracoloniais. **A)** Agressividade (mordida + luta) intercolonial, **B)** Número médio de vibrações e **C)** de antenações executados entre indivíduos de mesma ou diferentes colônias. Letras distintas indicam diferenças significativas entre as espécies. * indicam diferenças inter e intracolônias dentro de cada espécie; ns = não significativo.

Comportamentos interespecíficos entre espécies envolvidas e não-envolvidas na coabitação.

Comportamentos executados por *Constrictotermes* sp. e *I. microcerus*. O número médio de comportamentos agressivos executados por *Constrictotermes* sp. ($F_{2,73} = 27.84$; $p < 0.001$) e *I. microcerus* ($F_{2,73} = 17.24$; $p < 0.001$) variou significativamente em relação às espécies com as quais foram pareadas (Fig. 2A e D). Ambas as espécies coabitantes não mostraram nenhuma reação de agressividade entre si, mesmo quando os indivíduos pareados eram provenientes de diferentes ninhos. Por outro lado, *Constrictotermes* sp. e *I. microcerus* foram mais agressivas contra grupos de *Microcerotermes* sp. e *N. corniger*. O número de comportamentos agressivos realizados por *Constrictotermes* sp. não diferiu em relação às espécies *Microcerotermes* sp. e *N. corniger* (Fig. 2A). Já *I. microcerus* mostrou mais agressividade com *Microcerotermes* sp. do que com *N. corniger* (Fig. 2D).

O número de vibrações executados tanto por *Constrictotermes* sp. ($F_{2,73} = 1.29$; $p = 0.31$) quanto por *I. microcerus* ($F_{2,73} = 1.94$; $p = 0.11$) não diferiu em relação às espécies aos quais foram pareadas (Fig. 2B e E). Grupos de *I. microcerus* não executaram nenhuma vibração seja com grupos de *Constrictotermes* sp. provenientes de mesmo ou de diferente ninho (Fig. 2E).

O número de antenações realizados por *Constrictotermes* sp. foi maior quando em contato com *I. microcerus* (de mesmo ou diferente ninho) e não diferiu em relação às espécies *Microcerotermes* sp. e *N. corniger* ($F_{2,73} = 19.13$; $p < 0.001$) (Fig. 2C). Já o número de antenações realizadas por *I. microcerus* foi maior com *Constrictotermes* sp. (de mesmo ou diferente ninho) e com *N. corniger*, havendo menor número de antenações com *Microcerotermes* sp. ($F_{2,73} = 27.35$; $p < 0.002$) (Fig. 2F).

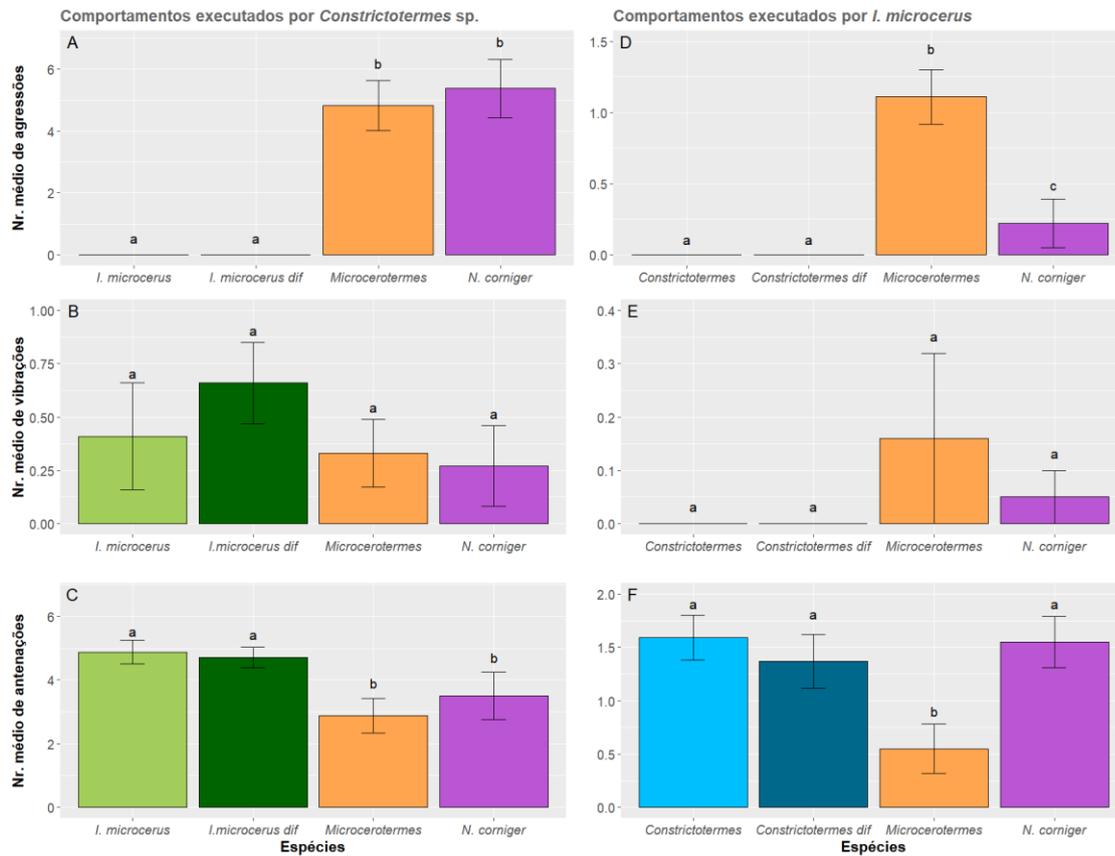


Fig. 2. Média de comportamentos agressivos (mordida + luta), de vibração e antenação executados por grupos *Constrictotermes* sp. (**A**, **B** e **C**) e por *Inquilinitermes microcerus* (**D**, **E** e **F**) entre si e entre espécies não envolvidas na coabitação (*Microcerotermes* sp. e *Nasutitermes corniger*). *I. microcerus dif* e *Constrictotermes dif*: indicam pareamentos entre espécies de hospedeiro e inquilino proveniente de diferentes ninhos. Letras distintas indicam diferenças significativas entre as espécies.

Comportamentos executados por *Microcerotermes* sp. e *N. corniger*. Não houve diferenças no número médio de comportamentos executados por *Microcerotermes* sp. em relação à *Constrictotermes* sp. e *I. microcerus* (Agressão: $F_{1,34} = 0.56$; $p = 0.46$; $p = 0.45$, Vibração: $F_{1,34} = 2.77$; $p = 0.10$ e Antenação: $F_{1,34} = 0.58$) (Fig 3.A-C).

Por sua vez, *N. corniger* demonstrou mais agressividade contra *Constrictotermes* sp. do que em relação à *I. microcerus* ($F_{1,34} = 7.10$; $p = 0.01$) (Fig. 3D). Por outro lado, o número de antenações ($F_{1,34} = 0.69$; $p = 0.41$) e vibrações ($F_{1,34} = 1.99$; $p = 0.16$) realizados por *N. corniger*, não diferiu em relação às espécies *Constrictotermes* e *I. microcerus* (Fig 3.E-F).

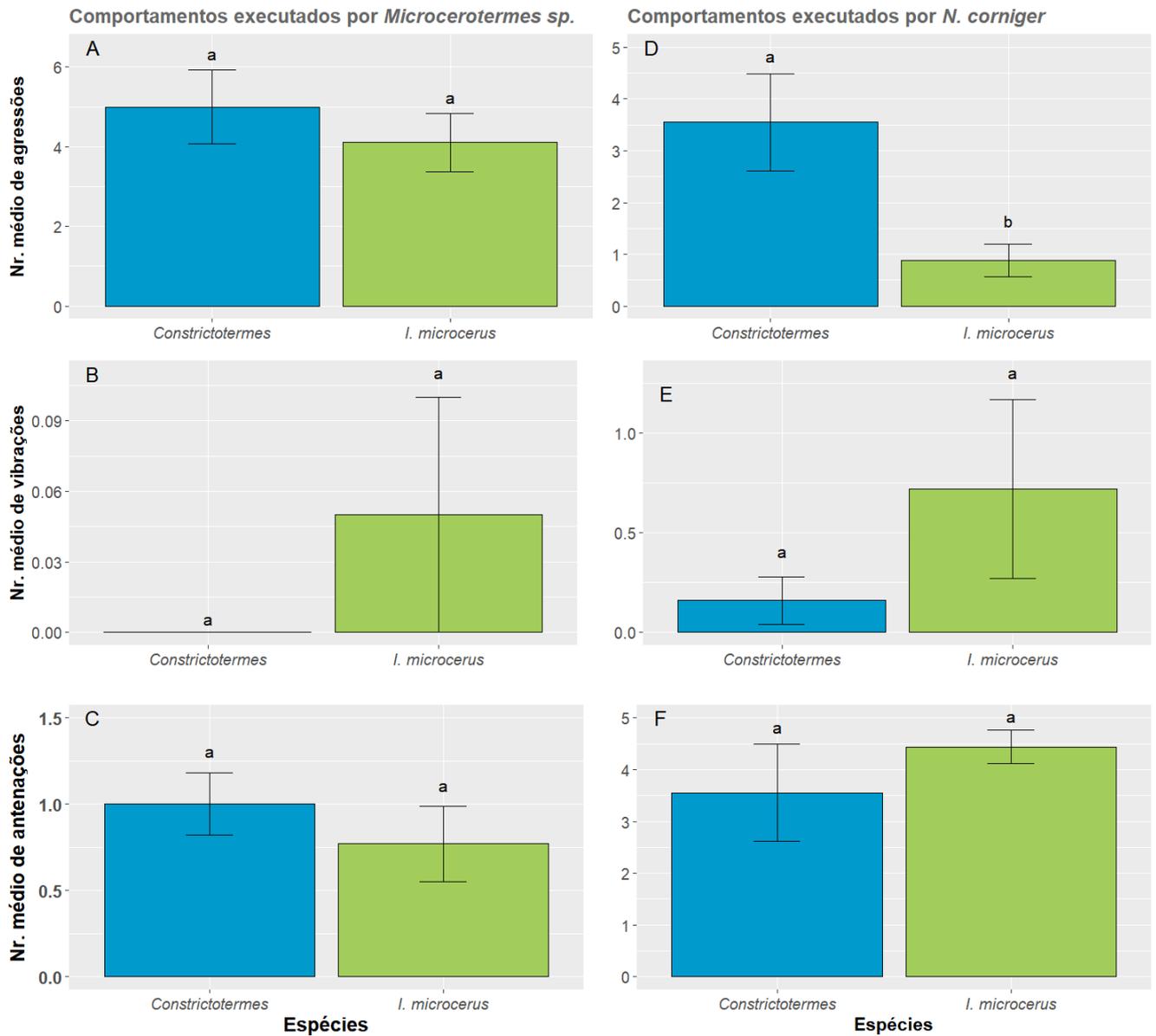


Fig. 3. Média de comportamentos agressivos (mordida + luta), de vibração e antenação executados por grupos *Microcerotermes* sp. (A, B e C) e por *Nasutitermes corniger* (D, E e F) em relação a grupos de indivíduos das espécies *Constrictotermes* sp. e *Inquilinitermes microcerus*. Letras distintas indicam diferenças significativas entre as espécies.

Percepção de odores interespecíficos entre espécies envolvidas e não-envolvidas na coabitação

Resposta de *Constrictotermes* sp. aos odores. A proporção de indivíduos de *Constrictotermes* sp. se direcionando para o lado tratado ou não tratado com pistas intestinais, variou em relação às espécies testadas. Houve diferença significativa na proporção de indivíduos entre os lados tratados ou não tratados (30min: $F_{1,41} = 15.82$ e $p < 0.001$; 6h: $F_{1,41} = 5.27$ e $p < 0.001$) e na interação entre os tratamentos e as espécies (30min: $F_{5,36} = 8.24$ e $p < 0.001$; 6h: $F_{5,36} = 2.18$ e $p < 0.001$).

Após 30min foi observado efeito de atratividade aos odores intestinais de conspecíficos inter ou intracoloniais e para odores intercoloniais de *I. microcerus*. No entanto, houve efeito de repelência causado pelos odores de *N. corniger*. Após 6h de exposição aos odores, *Constrictotermes* sp. foram atraídos apenas para os odores intestinais de conspecíficos inter ou intracoloniais.

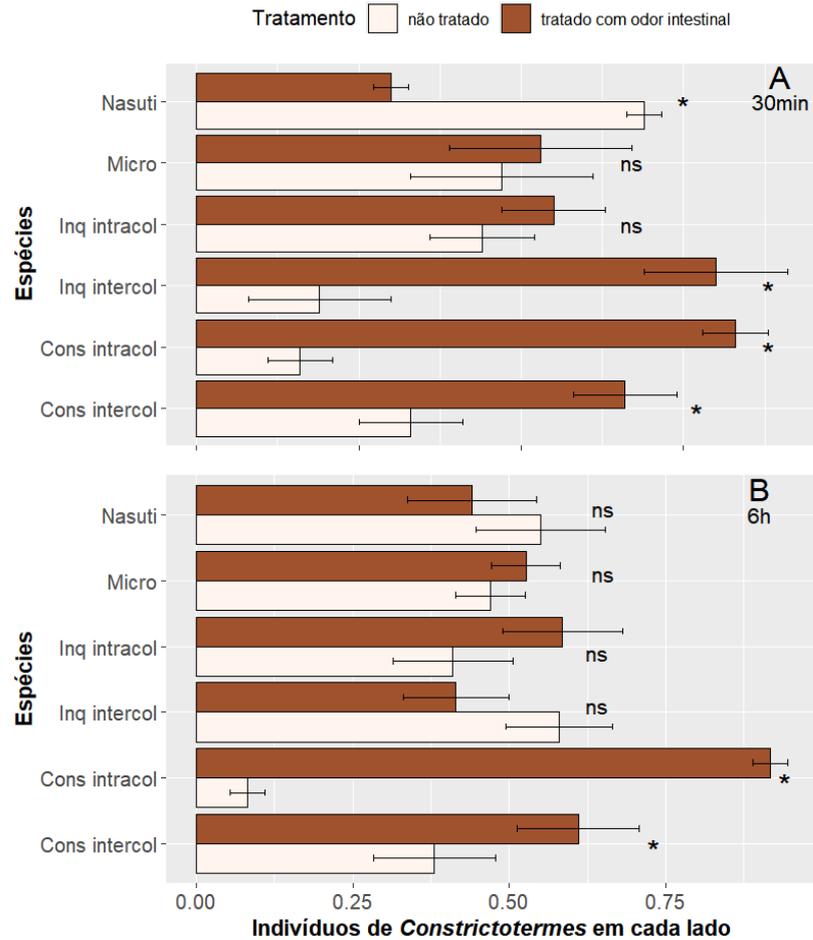


Fig. 4. Proporção de indivíduos de *Constrictotermes* sp. se direcionando para lados não-tratados ou tratados com odores intestinais (**A-B**) de diferentes espécies, após 30min e 6h de exposição aos odores. Cons intercol e Cons intracol= *Constrictotermes* sp. inter ou intracolonyal, Inq intercol e Inq intracol= *Inquilinitermes microcerus* sp. inter ou intracolonyal, Micro = *Microcerotermes* sp., e Nasuti = *Nasutitermes corniger*. * indicam diferenças significativas entre a proporção de indivíduos nos lados tratados ou não tratados com o odor de cada espécie.

Resposta de *I. microcerus* aos odores. A proporção de indivíduos de *I. microcerus* se direcionando para o lado tratado ou não tratado com pistas intestinais, variou em relação às espécies testadas. Houve diferença significativa na proporção de indivíduos entre os lados tratados ou não tratados (30min: $F_{1,41} = 5.31$ e $p < 0.001$; 6h: $F_{1,41} = 6.05$ e $p < 0.004$) e na interação entre os tratamentos e as espécies (6h: $F_{5,36} = 4.75$ e $p < 0.04$).

Após 30min, grupos de *I. microcerus* mostraram atratividade aos odores intestinais de todas as espécies testadas, com exceção do odor de *Microcerotermes* sp. para o qual não houve diferença na proporção de indivíduos entre o lado tratado e não tratado da arena. Padrão semelhante se manteve após 6h, porém houve evitação do lado tratado com o odor intestinal dos indivíduos provenientes da mesma colônia.

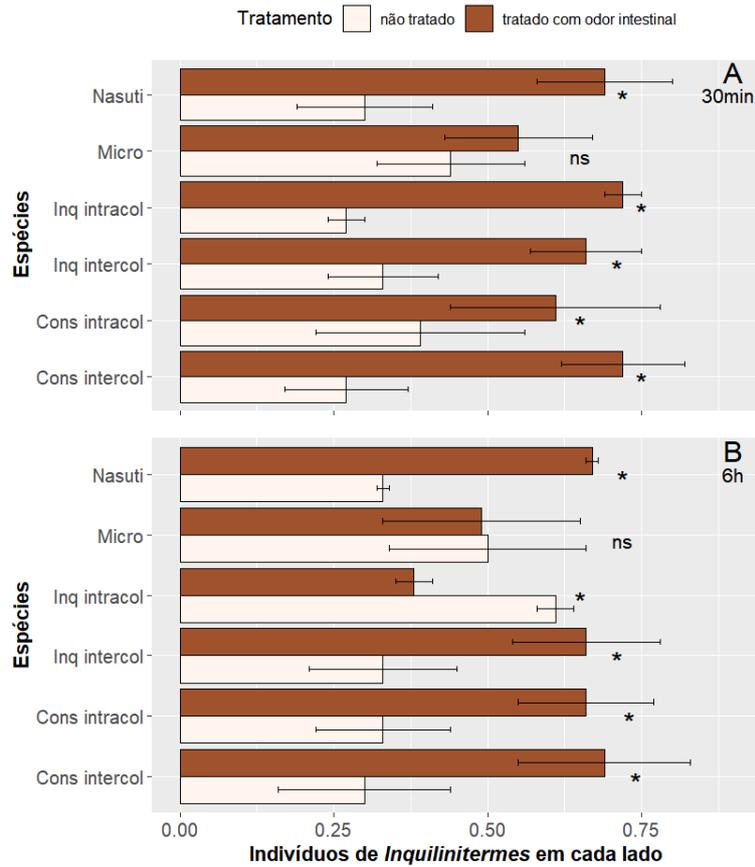


Fig. 5. Proporção de indivíduos de *Inquilinitermes microcerus* se direcionando para lados não-tratados ou tratados com odores intestinais (A-B) de diferentes espécies, após 30min e 6h de exposição aos odores. Cons intercol e Cons intracol= *Constrictotermes* sp. inter ou intracoloniais, Inq intercol e Inq intracol= *Inquilinitermes microcerus* sp. inter ou intracoloniais, Micro = *Microcerotermes* sp., e Nasuti = *Nasutitermes corniger*. * indicam diferenças significativas entre a proporção de indivíduos nos lados tratados ou não tratados com o odor de cada espécie.

DISCUSSÃO

A coabitação *Constrictotermes* x *I. microcerus* tem sido explicada, muitas vezes, pela passividade e baixa emissão de pistas químicas por parte do inquilino. No entanto, aqui demonstramos que o inquilino é percebido quimicamente pelo hospedeiro e por outras espécies, além de ser capaz de exibir comportamentos agressivos. Nossos resultados sugerem que, juntos, distanciamento filogenético e uso da dieta podem mediar a coabitação de espécies em ninhos de cupins.

Nossos resultados mostraram que houve ausência de agressividade e alerta (Fig. 1AB) por parte do inquilino, quando pareado com indivíduos conspecíficos intercoloniais, diferentemente do observado para as demais espécies testadas (Fig. 1A-C). De forma geral, outros estudos também evidenciaram a passividade e baixa emissão de alertas por parte do inquilino (Cruz *et al.*, 2108; Hugo *et al.* 2020). Interessantemente, tanto *Constrictotermes* sp. quanto *I. microcerus* não foram agressivos entre si, mesmo quando esse pareamento foi feito entre grupos de indivíduos provenientes de diferentes ninhos (Fig. 2AB). Este resultado sugere que a coabitação não depende da aquisição por parte do inquilino de odores específicos do ninho hospedeiro. Sendo assim, espera-se maior probabilidade de sucesso do estabelecimento de novas colônias de inquilinos em outros ninhos hospedeiros, o que facilitaria a manutenção desta relação de inquilinismo obrigatório.

A passividade do inquilino em relação ao hospedeiro parece não ser uma estratégia para evitação de conflitos, como já relatado anteriormente (Hugo *et al.* 2020). Isto deve-se ao fato de que o inquilino também foi mais passivo em relação à espécie *N. corniger*, espécie não envolvida na coabitação. Adicionalmente, apesar do inquilino demonstrar ausência de conflito com *Constrictotermes* sp. e baixa tendência para conflito com *N. corniger*, o comportamento do inquilino não pode ser entendido como uma passividade inata e permanente, uma vez que os inquilinos demonstraram elevada agressividade e vibração contra indivíduos de *Microcerotermes* sp., evidenciando assim seu potencial reativo e defensivo. Alternativamente, o relativo baixo conflito de *Constrictotermes* sp. e *N. corniger* em relação ao inquilino, também não pode ser explicado devido a uma possível baixa percepção química destes indivíduos. Isto é evidente pelo fato de *Microcerotermes* sp. agredir *I. microcerus* na mesma proporção que agride *Constrictotermes* sp.

Nossos resultados indicam uma maior tendência de agressividade entre espécies mais próximas filogeneticamente (*I. microcerus* x *Microcerotermes* sp. e

Constrictotermes sp. x *N. corniger*), as quais provavelmente compartilham de maior número de características similares. Assim, à princípio, poderíamos hipotetizar que pelo fato de *Constrictotermes* e *N. corniger* pertencerem a uma subfamília diferente daquela de *I. microcerus* (Termitinae), estes devem apresentar características que não desencadeiam respostas de alerta entre si.

No entanto, se a proximidade filogenética fosse o único fator envolvido na coexistência pacífica, seria esperado baixa agressividade de *Constrictotermes* sp. em relação à *Microcerotermes* sp., ao contrário do que foi observado aqui. Desta forma, aliado à proximidade filogenética, provavelmente a dieta também exerça papel preponderante na tolerância entre as espécies. De fato, Florencio et al. (2013) demonstraram, por meio de análises de isótopos estáveis, que as espécies de cupins coabitantes tendem a apresentar não-sobreposição de dieta com o hospedeiro. As espécies confrontadas aqui: *Constrictotermes* sp., *N. corniger* e *Microcerotermes* sp. pertencem à mesma guilda alimentar (Donovan, 2001; Moura et al., 2006), o que ajuda a entender o padrão de maior agressividade observado de *Constrictotermes* sp. em relação à *Microcerotermes* sp. e *N. corniger*.

Desta forma, a coexistência hospedeiro-inquilino poderia ser facilitada tanto pelo maior distanciamento filogenético como também pela não-sobreposição de dietas. Ao consumir um subproduto da dieta do hospedeiro (ex. fezes), o inquilino não se torna um competidor direto, e, ainda tem a vantagem de possivelmente adquirir odores similares ao do hospedeiro. Florane et al. (2004) já demonstraram que o uso de dieta similar pode levar a um aumento da similaridade na composição de hidrocarbonetos cuticulares entre espécies de cupins. Em uma outra perspectiva, Ferreira et al. (2018) também demonstraram que colônias distintas de cupins que consomem o mesmo recurso tendem a apresentar aumento de emissões de sinais de alarme (ex. vibração), o que poderia promover a evasão local (Ferreira et al., 2018). Tal comportamento poderia resultar em maior segregação espacial entre hospedeiro-inquilino dentro dos ninhos, o que facilitaria a coexistência.

Interessantemente, o padrão de conflitos observados nos comportamentos interespecíficos foi diretamente relacionado às respostas de atratividade/repelência aos odores intestinais, que por sua vez são um reflexo da dieta utilizada pelos cupins. Espécies que apresentaram maiores níveis de comportamentos conflituosos demonstraram maior repelência em relação aos seus odores intestinais. *Constrictotermes* sp. preferiu se direcionar para odores de fezes de conspécíficos ou dos

inquilinos; evitando o odor das fezes de *N. corniger*. Por sua vez, o inquilino se guia por todos os odores de fezes (incluindo *N. corniger*) com exceção de *Microcerotermes* sp. com o qual apresentou mais conflitos.

Concluindo, nosso estudo mostra que tanto o hospedeiro quanto o inquilino são capazes de demonstrar agressividade com outras espécies, mas provavelmente não são agressivos entre si devido ao fato de seus sinais químicos não indicarem a presença de possíveis ameaças competitivas. Embora se guiem por pistas químicas uns dos outros, estas não são exclusivas do sistema de coabitação hospedeiro-inquilino. Por outro lado, entre espécies pertencentes a uma mesma guilda, existe maior agressividade e evitação de pistas de odores intestinais, os quais podem indicar o uso de dieta semelhante. Nosso estudo sugere que o distanciamento filogenético e a não-sobreposição de dieta podem facilitar a coexistência de espécies em escalas restritas (ex. ninhos de cupins).

REFERÊNCIAS

ABE, T., 1987. Evolution of life types in termites. Evolution and coadaptation in biotic communities.

ABE, T., BIGNELL, D. E., HIGASHI, M., 2000. Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. Capítulo 1: Taxonomy and Ohylogeny of Termittes 1-23. Kluwer Adademic Publishers. 2000.

ABE, T., BIGNELL, D. E., HIGASHI, M., 2000. Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology. Capítulo 11: Sol-Feeding Termites: Biology, Microvial Associations and Digestive Mechanics 233-259. Kluwer Adademic Publishers. 2000.

BARBOSA-SILVA, A.M., FARIAS, M.A.A., MELLO, A.P. DE, 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 Ecol. 20, 75–78. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.11.00>

BELL, W.J. (1990) Searching behavior patterns. Annual Review of Entomology, 35, 447–467.

BUCZKOWSKI, G. & BENNETT, G. (2008) Behavioral interactions between *Aphaenogaster rudis* (Hymenoptera: Formicidae) and *Reticulitermes flavipes* (Isoptera: Rhinotermitidae): the importance of physical barriers. Journal of Insect Behavior, 21, 296–305

CHESSON, P. MECHANISMS OF MAINTENANCE OF SPECIES DIVERSITY. [s.l: s.n.]. Disponível em: <www.annualreviews.org>.

COSTA-LEONARDO, A. M. 2002. Cupins-praga: Morfologia, Biologia e Controle. Rio Claro

COSTA-LEONARDO, A. M., F. E. CASARIN, and J. T. LIMA. 2009. Chemical communication in Isoptera. Neotrop. Entomol. 38: 747–752

CRISTALDO, P. F.; DESOUZA, O.; KRASULOVA, J.; JIROSOVA, A.; KUTALOVA, K.; LIMA, E. R.; SOBOTNIK, J.; SILLAM-DUSSÈS, D. Mutual use of trail-following chemical cues by a termite host and its inquiline. PLoS ONE, v. 9, n. 1, 21 jan. 2014.

Cristaldo, P. F., Rodrigues, V. B., Elliot, S. L., Araújo, A. P. A., & DeSouza, O. (2016). Heterospecific detection of host alarm cues by an inquiline termite species (Blattodea: Isoptera: Termitidae). Animal Behaviour, 120, 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.07.025>

CRISTALDO, P. F., V. JANDAK, K. KUTALOVA, V. B. RODRIGUES, M. BROTHANEK, O. JIRICEK, O. DESOUZA, and J. SOBOTNIK. 2015. The nature of alarm communication in *Constrictotermes cyphergaster* (Blattodea: Termitoidea: Termitidae): the integration of chemical and vibroacoustic signals. *Biol. Open* 4: 1649–1659

CRUZ, J. S., P. F. CRISTALDO, J. J. M. SACRAMENTO, M. L. R. CRUZ, D. V. FERREIRA, and A. P. A. ARAÚJO. 2018. Survivorship and walking behavior of *Inquilinitermes microcerus* (Termitidae: Termitinae) in contact with host workers and walls from host nest. *Sociobiology* 65: 31–37.

DECHMANN, D. K. N.; KALKO, E. K. V; KERTH, G. 2004. Ecology of an exceptional roost: energetic benefits could explain why the bat *Lophostoma silvicolium* roosts in active termite nests. *Evolutionary Ecology Research* 6: 1037-1050.

DONOVAN, S. E., EGGLETON, P., BIGNELL, D. E., 2001. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecological Entomology*, 26(4), 356-366. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00342.x>

DRONNET, S., C. LOHOU, J-P. CHRISTIDES, and A-G. BAGNÈRES. 2006. Cuticular hydrocarbon composition reflects genetic relationship among colonies of the introduced termite *Reticulitermes santonensis* Feytaud . *J. Chem. Ecology* 32 1027–1042

EMERSON, A. E. (1938). Termite nests—a study of the phylogeny of behavior. *Ecological Monographs*, 8(2):247–284

ENGEL, M. S., GRIMALDI, D. A., KRISHNA, K. 2009. Termites (Isoptera): Their phylogeny, classification, and rise to ecological dominance, *American Museum Novitates*, (3650): 1-27. <https://doi.org/10.1206/651.1>

EVANS, T. A., J. C. S. LAI, E. TOLEDANO, L. MCDOWALL, S. RAKOTONARIVO, and M. LENZ. 2005. Termites assess wood size by using vibration signals. *PNAS* 102: 3732–3737

FERREIRA, D. V., P. F. CRISTALDO, M. L. C. ROCHA, D. L. SANTANA, L. SANTOS, P. S. S. LIMA, and A. P. A. ARAÚJO. 2018. Attraction and vibration: Effects of previous exposure and type of food resource in the perception of allocolonial odors in termites. *Ethology* 124: 743–750.

FLORANE, C. B., J. M. BLAND, C. HUSSENER, and A. K. RAINA. 2004. Diet mediated intercolonial aggression in the formosan subterranean termite *Coptotermes formosanus*. *J. Chem. Ecol.* 30: 2559–2574

FLORENCIO, D. F., MARINS, A., ROSA, C. S., CRISTALDO, P. F., ARAÚJO, A. P. A., SILVA, I. R., & DESOUZA, O. (2013). Diet segregation between cohabiting builder and inquiline termite species. *PLoS One*, 8, e66535. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066535>

GADAGKAR, R. Kin recognition in social insects and other animals-A review of recent findings and a consideration of their relevance for the theory of kin selection (*Anim. Sci.*). [s.l: s.n.].

GIACOMINI, H. C. 521 Os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica os mecanismos de coexistência de espécies como vistos pela teoria ecológica *oecol. Bras.* [s.l: s.n.].

GRACE, J.K. & CAMPORA, C.E. (2005) Food location and discrimination by subterranean termites (Isoptera: Rhinotermitidae). *Proceedings of the Fifth International Conference on Urban Pests* (ed. by C. Y. Lee and W. H. Robinson), pp. 437–441. Executive Committee of the International Conference on Urban Pests, Singapore

HUGO, H., CRISTALDO, P. F., & DESOUZA, O. (2020). Nonaggressive behavior: A strategy employed by an obligate nest invader to avoid conflict with its host species. *Ecology and Evolution*, 10(16), 8741–8754. <https://doi.org/10.1002/ece3.6572>

HOWARD, R. W.; BLOMQUIST, G. J. Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology*, 2005.

JONES, J.C., OLDROYD, B.P., 2006. Nest thermoregulation in social insects. *Adv. In Insect Phys.* 33, 153–191. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(06\)33003-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(06)33003-2)

KISTNER, D. H. (1982). The social insects' bestiary. In Hermann, H. R., editor, *Social insects*, volume 3, pages 1–244. Academic Press New York.

LEGENDRE, F., WHITING, M. F., BORDEREAU, C., CANCELLO, E. M., EVANS, T. A., GRANDCOLAS, P., 2008. The phylogeny of termites (Dictyoptera: Isoptera) based on mitochondrial and nuclear markers: implications for the evolution of the worker and pseudergate castes, and foraging behaviors. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 48(2), 615-627. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.04.017>

MATHEWS, A. G. A. (1977). *Studies on termites from the Mato Grosso State, Brazil* (p 267). Rio de Janeiro, Brazil: Academia Brasileira de Ciências.

MENZEL, F., and N. BLÜTHGEN. 2010. Parabiatic associations between tropical ants: Equal partnership or parasitic exploitation? *J. Anim. Ecol.* 79: 71–81

SILLAM-DUSSÈS, DAVID., 2010. Insects and Other Terrestrial Arthropods: Biology, Chemistry and Behavior. Chapter 2: Trail Pheromones and Sex Pheromones in Termites. Nova Science Publishers, Inc.

MOURA, FLÁVIA & VASCONCELLOS, ALEXANDRE & ARAÚJO, VIRGÍNIA & BANDEIRA, ADELMAR. (2006). Feeding Habit of *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae) in an Area of Caatinga, Northeast Brazil. *Sociobiology*. 48. 21-26.

THORNE, B.L. & HAVERTY, M.I. (2000) Nest growth and survivorship in three species of Neotropical *Nasutitermes* (Isoptera: Termitidae). *Environmental Entomology*, 29, 256–264

TRANIELLO, J. F. A., and R. H. LEUTHOLD. 2000. Behavior and ecology of foraging in termites. In *Termites: Evolution, Sociality, Symbioses, Ecology*. pp. 141–168.

PIDWIRNY, M. 2011. Köppen Climate Classification System

PRESTES, A. C.; FERREIRA DA CUNHA, H. *Revista de Biotecnologia & Ciência Interações entre cupins (isoptera) e formigas (hymenoptera) co-habitantes em cupinzeiros epígeos interações entre cupins (isoptera) e formigas*

(hymenoptera) co-habitantes em cupinzeiros epígeos resumo. [s.l: s.n.].

ROISIN, Y. Life history, life types and caste evolution in termites. [s.l: s.n.]. Disponível em: <<https://www.researchgate.net/publication/279961513>>.

SCHOLTZ, O. I.; MACLEOD, N.; EGGLETON, P. Termite soldier defence strategies: a reassessment of Prestwich's classification and an examination of the evolution of defence morphology using extended eigenshape analyses of head morphology. [s.l: s.n.]. Disponível em: <<https://academic.oup.com/zoolinnean/article/153/4/631/2606401>>.

ZILBER-ROSENBERG, I.; ROSENBERG, E. Role of microorganisms in the evolution of animals and plants: The hologenome theory of Evolution *FEMS Microbiology Reviews*, ago. 2008.