



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

**SISTEMA DE CASTAS DE *Serritermes serrifer* (ISOPTERA:  
SERRITERMITIDAE)**

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau de Mestre

José Renato Chagas Barbosa

Orientador: Reginaldo Constantino

Brasília  
2012

À minha família e aos meus grandes amigos.

# SUMÁRIO

<b>1. Introdução</b> .....	1
<b>2. Diferenciação de castas em Isoptera</b> .....	4
Definição da terminologia .....	4
Padrão do sistema de castas nas famílias de Isoptera .....	6
A. Archotermopsidae .....	6
B. Mastotermitidae .....	6
C. Kalotermitidae .....	7
D. Rhinotermitidae .....	8
E. Hodotermitidae .....	8
F. Termitidae .....	8
G. Serritermitidae .....	9
<b>3. Objetivos</b> .....	11
<b>4. Material e Métodos</b> .....	12
Coleta de amostras .....	12
Morfometria .....	13
Sexagem .....	14
<b>5. Resultados</b> .....	16
<b>6. Discussão</b> .....	26
<b>7. Conclusão</b> .....	29
<b>Referências</b> .....	30

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - Padrão do desenvolvimento de castas da espécie *Glossotermes oculatus*, retirado de trabalho de Bourguignon *et al.* (2009). As setas representam as mudas e as setas pontilhadas as prováveis transições de ínstares ..... 10
- Figura 2** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 151 indivíduos da primeira colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas ..... 17
- Figura 3** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 74 ninfas e *pseudergates* da primeira colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas ..... 18
- Figura 4** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 211 indivíduos da segunda colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas ..... 19
- Figura 5** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 150 ninfas e *pseudergates* da segunda colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas ..... 20
- Figura 6** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 142 indivíduos da terceira colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas ..... 21
- Figura 7** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 75 ninfas e *pseudergates* da terceira colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas ..... 22
- Figura 8** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 125 ninfas de três colônias e alados de uma colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas ..... 23
- Figura 9** – Esternitos de soldado (A) e de *pseudergate* (B) de *Serritermes serrifer*. Gônadas coradas com carmin clorídrico ..... 24
- Figura 10** – Provável esquema de diferenciação de castas de *Serritermes serrifer*. As setas representam as mudas e as setas pontilhadas as prováveis transições de ínstares ..... 25

## TABELA

- Tabela 1** - Número de indivíduos mensurados (N1) e total de indivíduos coletados (N2) em três colônias de *Serritermes serrifer*, utilizadas para estudos morfométricos ..... 16

## ABSTRACT

Termites show morphologically distinct individuals which perform specific activities within the colony. The patterns of caste differentiation vary among families, genera and even between species. This study aimed to describe the process of caste differentiation in *Serritermes serrifer* species (Isoptera: Serritermitidae). Four colonies were collected between 2010 and 2011, subjects underwent a morphometric analysis, where 11 measures were used. A principal component analysis was performed to all the parameters. For sexing, individuals were stained with carmine chloride. The colonies presented two larval instars, three instars of *pseudergates*, pre-soldiers and soldiers. Two instars of nymphs were found in the formation of the alates. No individuals molting were found and it was not possible to determine from which instar *pseudergate* soldiers and nymphs came from. The variable head length responded to most of the variations in soldier formation, while the mesonotum and metanotum widths were more important in the separation of nymphs. A higher proportion of males were observed, but sexual dimorphism was not observed in any of the instars analyzed. The standard varieties of the species *S. serrifer* corroborates the pattern of *Glossotermes oculatus*, mixing primitive and derived features, similar to that described for some species of Rhinotermitidae.

**Key words:** Differentiation, ontogeny, polymorphism, sexing, termite.

## RESUMO

Os térmitas apresentam indivíduos morfologicamente distintos, as castas, que realizam atividades específicas na colônia. Os padrões de diferenciação de castas variam entre famílias, gêneros e até entre espécies. Esse trabalho teve como objetivo determinar o padrão de diferenciação de castas da espécie *Serritermes serrifer* (Isoptera: Serritermitidae). Foram coletadas quatro colônias em 2010 e 2011, sendo os indivíduos submetidos a uma análise morfométrica, onde foram utilizadas 11 medidas. Foi realizada, posteriormente, a análise dos componentes principais, de acordo com esses parâmetros. Para a sexagem, os indivíduos foram corados com carmin clorídrico. A espécie apresentou dois ínstaes larvais, três ínstaes de *pseudergates*, pré-soldado e soldado. Na formação dos alados, foram encontrados dois ínstaes de ninfas. Não foram encontrados indivíduos em muda, não sendo possível determinar a partir de qual ínstar de *pseudergate* são formados os soldados e as ninfas. A variável comprimento da cabeça (CC) foi a que mais respondeu pelas variações na formação dos soldados, enquanto que as larguras do mesonoto (LMS) e do metanoto (LMT) foram mais importantes na separação das ninfas. Foi observada uma proporção maior de indivíduos do sexo masculino, porém não foi verificado dimorfismo sexual em nenhum dos ínstaes analisados. O padrão de castas da espécie *S. serrifer* corrobora o padrão de *Glossotermes oculatus*, mesclando características primitivas e derivadas, sendo semelhante ao descrito para algumas espécies de Rhinotermitidae.

**Palavras-chave:** Cupim, diferenciação, ontogenia, polimorfismo, sexagem.

## AGRADECIMENTOS

À minha família, por todo o amor e apoio recebido até agora;

Ao meu orientador, Dr. Reginaldo Constantino, pelos ensinamentos, pelo acompanhamento constante durante o mestrado e pelo apoio em Brasília;

À Capes, pela bolsa de mestrado e pelo apoio financeiro essencial para a conclusão desse trabalho;

A FAP-DF/CNPq/PRONEX, processo 563/2009;

Ao Decanato de Pesquisa e Pós-Graduação da Universidade de Brasília pelo apoio financeiro em eventos nacionais e internacionais;

A Luciano Chagas Barbosa, meu irmão, a quem devo todo o apoio inicial em Brasília e a força constante em busca dos meus objetivos. Sem ele, dificilmente eu teria vindo para o Distrito Federal.

À Luísa Rocha Duarte, com quem dividi um ano da minha vida durante esse mestrado, pelo companheirismo, amor, carinho e força nos momentos necessários, meu muito obrigado por tudo;

Aos meus colegas de laboratório, que se tornaram grandes amigos, Maria Cristina G. Roper, Delano Guimarães, Anna Carolina Prestes, Danilo E. Oliveira e Pollyane B. Rezende pela ajuda nas coletas e por todos os momentos compartilhados no Laboratório de Termitologia da UnB;

À Flavia Maria Moura e ao Dr. Alexandre Vasconcellos pela ajuda e pelas sugestões nos métodos do trabalho;

Aos Professores, Coordenadores e Funcionários do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade de Brasília;

Aos meus amigos da Residência Universitária Colina Bloco “K”, Danilo Vergani, Elon Ferreira, José Cardozo, Sebastião Simão e Edgard Muniz pelo aprendizado da convivência diária. Às minhas amigas do “103” Amanda Gonçalves, Fernanda C. Carvalho, Nataly Aranzamendi e Luciana Moraes por todo o carinho e pelo café de fim de tarde;

À Luciano, Marina, Clóvis, Maraísa, Marco Aurélio, Bárbara e Paulo, o clube das “almas gordas”, por tantos encontros e pelas lições de vida e de amizade;

À Sonia Solange, Alfredo Costa, Thalita Honorato e Naomi Costa pelo apoio em Brasília e pela amizade;

À Thayssa Zamarioli e a Denilda Prado pela amizade e por todos os momentos divertidos e inesquecíveis que passamos juntos;

À Nádia Melo por ter multiplicado meus últimos dez dias em Brasília.



# 1 - INTRODUÇÃO

Os térmitas, insetos sociais incluídos em Isoptera, apresentam vários tipos de indivíduos morfológicamente distintos, ou castas. As castas dos cupins exibem divisão de tarefas, formando unidades integradas altamente organizadas: as sociedades ou colônias (Krishna 1969). Os padrões de desenvolvimento de castas dos cupins são diversos, variando entre famílias, gêneros e espécies (Miller 1969; Noirot 1969; Noirot & Pasteels 1987; Roisin 2000). Um dos principais motivos para essa variação é o desenvolvimento hemimetábolo, que permite muito mais plasticidade quando comparados com os Hymenoptera, que são holometábolos (Noirot & Pasteels 1987). Segundo Oster & Wilson (1978) a diferenciação de castas é um fator-chave para o sucesso da organização colonial dos insetos eussociais.

Os fatores determinantes da diferenciação de castas ainda são mal conhecidos. Em nível da colônia, a proporção de castas é mantida por meio de mecanismos de *feedback*, supostamente pela ação de feromônios inibidores (Roisin 2000). Em nível do indivíduo, a diferenciação depende principalmente do nível de hormônios, especialmente do hormônio juvenil (Lelis & Everaerts 1993). Alta concentração de hormônio juvenil em operários resulta na produção de soldados (Scharf *et al.* 2003), enquanto que uma concentração moderada mantém os operários indiferenciados (Mao *et al.* 2005, Zhou *et al.* 2006). Em *Coptotermes formosanus*, a proporção de soldados cresceu 25% com o uso de hormônio juvenil, em laboratório (Park & Raina 2004). Foi observado que, em *Reticulitermes speratus*, o hormônio juvenil também pode inibir a diferenciação do pré-soldado em soldado (Watanabe & Maekawa 2011). O papel de fatores nutricionais é pouco conhecido, porém é provável que alterações na condição nutricional sejam responsáveis por desvios no padrão do desenvolvimento normal da colônia (Roisin 2000).

Os padrões de formação de castas em térmitas podem ser divididos em dois tipos principais: linear e bifurcado (Noirot 1969; Watson & Sewell 1981). O tipo linear é mais primitivo e está presente nas espécies que não possuem operários verdadeiros, como espécies das famílias Kalotermitidae, Archotermopsidae e em alguns Rhinotermitidae. Nesse caso existe apenas uma linha de desenvolvimento com muita flexibilidade, a partir da qual surgem todos os tipos de indivíduos. No tipo bifurcado ocorre uma diferenciação clara entre a linha imaginal, que dá origem aos reprodutores, e a linha estéril, que dá origem aos operários e soldados. As famílias mais bem estudadas com relação à formação de castas são Kalotermitidae (tipo linear) e Termitidae (tipo bifurcado) (Roisin 2000). O padrão para a família Serritermitidae permanecia desconhecido até recentemente.

A família Serritermitidae é endêmica da América do Sul e possui apenas três espécies conhecidas, incluídas em dois gêneros. *Serritermes serrifer* (Hagen & Bates, 1858) foi descoberta pelo naturalista britânico Henry W. Bates no cerrado próximo de Santarém, Pará. Bates batizou a espécie como *Termes serrifer* (manuscrito) e enviou espécimes e anotações para o entomólogo alemão H. Hagen, que preferiu incluir essa espécie no gênero *Calotermes* e publicou a descrição original juntamente com as notas de Bates (Hagen 1858). Essa espécie foi posteriormente transferida para o subgênero *Calotermes (Serritermes)* Wasmann, que mais tarde foi elevado ao status de gênero. Holmgren (1910) transferiu *S. serrifer* para a família Rhinotermitidae criando a subfamília monotípica Serritermitinae. Snyder (1949) transferiu Serritermitinae para a família Termitidae. Finalmente, Emerson & Krishna (1975) revisaram toda a informação disponível e concluíram que *S. serrifer* deveria ficar em uma família separada. Sua morfologia apresenta uma combinação única de caracteres, o que sugere que pertence a uma linhagem distinta das outras famílias. As mandíbulas dos operários, por exemplo, são muito diferentes de qualquer outro grupo conhecido de cupins. No entanto, dados

moleculares indicam que *Serritermes* pertence a Rhinotermitidae (Inward *et al.* 2007) e sua classificação poderá mudar novamente. Características do intestino e dos túbulos de malpighi são mais aproximadas ao relatado para Rhinotermitidae (Mathews 1977).

O gênero *Glossotermes*, previamente incluído em Rhinotermitidae, foi transferido para Serritermitidae por Canello & DeSouza (2004). A primeira espécie desse gênero foi descoberta em 1950 a partir de um único soldado coletado no sul da Guiana (Emerson 1950). Uma segunda espécie foi descoberta na região de Manaus (Canello & DeSouza 2004). O recente estudo do padrão de formação de castas de *Glossotermes oculatus* indica que não existem operários verdadeiros nessa espécie (Bourguignon *et al.* 2009). O padrão é do tipo linear, mas com uma assimetria na razão sexual que é típica de espécies com padrão bifurcado, muito semelhante ao encontrado para os gêneros *Prorhinotermes* e *Termitogeton*.

*Serritermes serrifer* é endêmico do Cerrado (Constantino 2005), ocorrendo como inquilino em ninhos de *Cornitermes cumulans*, *C. bequaerti* e *C. silvestrii*, com ou sem a presença do construtor (Araujo 1977). Essa espécie constrói suas galerias no ninho do construtor, não tendo ninho próprio (Silvestri 1903). Ainda não se tem uma definição do hábito alimentar de *S. serrifer*. Silvestri (1903) já cogitava a possibilidade dessa espécie se alimentar de resíduos vegetais. Kitayama (1975), a partir de experimentos feitos em laboratório, verificou que essa espécie pode se alimentar de resíduos vegetais e/ou matéria orgânica em decomposição do próprio ninho do construtor. Porém, resultados de análise microscópica mais recentes sugerem que essa espécie se alimenta de material vegetal (Donovan *et al.* 2001). São poucos os estudos que tratam sobre sua biologia.

## 2 - DIFERENCIAÇÃO DE CASTAS EM ISOPTERA

Trabalhos com diferenciação de castas são realizados desde o século XIX. Um dos primeiros trabalhos com castas de cupim, utilizando as espécies *Kaloterms flavicollis* e *Reticulitermes lucifugus*, apresentou bastante confusão com relação a definição de ínstaes e castas nas espécies estudadas (Grassi & Sandias 1893). Desde então, inúmeros trabalhos foram realizados nas diversas famílias de Isoptera e, posteriormente, foram feitas revisões para organizar os dados de literatura. Os trabalhos realizados por Noirot (1955; 1969) e Roisin (2000) foram importantes revisões para a família Termitidae. As demais famílias foram revisadas por Miller (1969) e Roisin (2000). Nessa parte do trabalho, os dados de diferenciação de castas foram atualizados a partir da última revisão realizada por Roisin (2000).

### Definição da Terminologia

Diversos trabalhos relatam problemas na separação e muitas vezes até no reconhecimento das castas. Muitos desses problemas se iniciam numa definição ou associação errada do termo adotado. Neste trabalho, adotaremos a seguinte nomenclatura (Thorne 1996):

- **Larva**: imaturo sem esclerotização (nem no corpo, nem na mandíbula) que é nutricionalmente dependente. Pode continuar áptero ou desenvolver broto alar;
- **Pseudergate** (falso operário): diverge da linhagem imaginal através de uma muda regressiva ou estacionária. Semelhante as ninfas, porém com ausência ou regressão do broto alar. Pode se diferenciar em outras castas, de acordo com a necessidade da colônia.

- **Operário:** exerce várias funções na colônia: construção de túneis e galerias, cuidado com imaturos, coleta de alimentos, alimentação de outras castas e, às vezes, defesa. Normalmente, é a casta mais numerosa. Olhos compostos e ocelos são ausentes ou altamente reduzidos e as gônadas são vestigiais. Faz parte da linhagem áptera, tendo divergido irreversivelmente da linhagem imaginal.

- **Pré-Soldado:** indivíduo não esclerotizado com morfologia semelhante a do soldado, muitas vezes chamado de “soldado branco”, “larva de soldado”, “pseudossoldado” e “*callow soldier*” (inexperiente);

- **Soldado:** Possui cabeça com morfologia bastante distinta e geralmente muito esclerotizada. Essa diferenciação o torna bastante importante taxonomicamente. Tem função de defesa da colônia, podendo ser mecânica ou química (ou ambas). Está presente na maioria das espécies, com exceção de Apicotermatinae do grupo *Anoplotermes*, que perderam secundariamente essa casta. Fazem parte da linhagem áptera, possuindo gônadas vestigiais. Podem ser monomórficos, dimórficos ou trimórficos. Dependendo da espécie, podem se diferenciar a partir de larvas, operários, *pseudergates* ou ninfas, passando sempre pelo estágio de pré-soldado. A diferenciação em soldado esclerotizado é terminal, não sendo possível a realização de mudas posteriores;

- **Ninfa:** indivíduo imaturo da linhagem imaginal com “broto alar”, que dá origem ao alado. Em grupos sem operários verdadeiros, ninfas podem realizar tarefas na colônia (Noirot & Pasteels 1987). Em *Reticulitermes* (Rhinotermitidae), as ninfas podem se tornar *pseudergates*;

- **Alado:** Bastante pigmentados, com asas e olhos compostos. Indivíduo com o desenvolvimento finalizado, incapaz de sofrer muda. Revoam, perdem as asas e iniciam o processo de formação de novas colônias;

- **Reprodutor:**

- Primários: Rei e Rainha;
- Secundários:
  - Adultóide: imago que se torna reprodutor na sua própria colônia;
  - Neotênico:
    - Ninfóide: ninfas que interrompem o desenvolvimento e se tornam reprodutores;
    - Ergatóide: Forma-se a partir de larvas, se assemelhando a operários.

## **Padrão do Sistema de Castas nas Famílias de Isoptera**

### *A. Archotermopsidae*

Os estudos com a família Archotermopsidae utilizaram as espécies *Zootermopsis angusticollis* e *Z. nevadensis* para os primeiros trabalhos (Heath 1903), com a descrição de hábitos e com a observação de diferenças visíveis (Miller 1969). Trabalhos posteriores encontraram um padrão semelhante entre *Archotermopsis* e *Hodotermopsis*. A grande peculiaridade desse grupo já havia sido observada anteriormente em *Zootermopsis*: a presença de reprodutores neotênicos com características de soldados (Myles 1986).

Trabalho realizado com *Hodotermopsis japonica* relatou a presença de pelo menos seis ínstaes larvais antecedendo o *pseudergate*, que dá origem as demais castas e ínstaes (Miura *et al.* 2000). Esse padrão linear é bastante similar ao encontrado anteriormente para *Zootermopsis* e para outros térmitas dessa família.

### *B. Mastotermitidae*

A análise de castas da única espécie da família, a *Mastotermes darwiniensis*, apresentou inicialmente a presença de *pseudergate*, após cinco ínstaes larvais, tendo um

padrão linear. Porém, uma reanálise verificou que, na verdade, o padrão é bifurcado, pois a linhagem áptera diverge irreversivelmente da ninfal na primeira muda (Watson *et al.* 1977). Dessa forma, a linhagem áptera apresentou de dois a seis ínstaes larvais, seguidos de muitos ínstaes de operários, os pré-soldados e os neotênicos derivam sempre de operários. A linhagem ninfal apresentou 11 ínstaes, sem possibilidade de neotênicos ou de mudas regressivas (Roisin 2000).

### C. *Kalotermitidae*

Estudos com a espécie *Kaloterme flavicollis* formaram a base para o conhecimento do polimorfismo em pequenas colônias (Roisin 2000). Várias colônias foram observadas e acompanhadas, ainda no século XIX, em ambiente natural e em laboratório, proporcionando dados iniciais sobre o sistema de castas desse grupo (Grassi & Sandias 1893).

De forma geral, esse grupo apresenta um padrão linear, com pelo menos cinco ínstaes larvais precedendo o *pseudergate*. Uma característica importante desse grupo é a presença de ninfas reversíveis, que podem voltar a ser *pseudergate* diante da necessidade da colônia (Watson & Sewell 1981).

Uma análise da formação de alados e do desenvolvimento do olho composto da espécie *Neotermes koshunensis*, analisando também o padrão de desenvolvimento de castas, verificou um padrão semelhante dessa espécie com as demais encontradas nessa família (Kato *et al.* 2007). Se o padrão de desenvolvimento linear for considerado primitivo em relação ao bifurcado, a suspensão do desenvolvimento de alados pelas ninfas pode ser um fator chave para a formação de castas neutras nesse grupo.

#### *D. Rhinotermitidae*

Os primeiros trabalhos com diferenciação de castas em Isoptera envolveram a espécie *Reticulitermes lucifugus*, bastante comum em algumas regiões da Europa. O sistema de castas nessa família é notadamente diverso (Roisin & Lenz 1999). Em algumas espécies, o esquema encontrado se assemelha ao observado em Kalotermitidae (Roisin 1988a; 2000), sem a presença de operário verdadeiro, sendo esse um padrão conhecidamente primitivo (Roisin & Lenz 1999). Já as outras espécies de Rhinotermitidae estudadas apresentam uma divergência entre as linhagens ápteras e ninfal, o que caracteriza o padrão bifurcado. Essa grande variação pode ocorrer por esse grupo ser parafilético (Inward *et al.* 2007).

Esse grupo normalmente possui dois (*Reticulitermes lucifugus*, *R. santonensis* e *Coptotermes lacteus*) ou três (*Schedorhinotermes* spp. e *Parrhinotermes browni*) ínstares larvais, presença de operários ou *pseudergate* e seis ínstares ninfais (Roisin & Lenz 1999; Roisin 2000).

#### *E. Hodotermitidae*

Apresenta um desenvolvimento bifurcado onde a linhagem áptera diverge da ninfal na segunda muda. O padrão encontrado nesse grupo é muito semelhante aquele observado em Termitidae (Roisin 2000). Apresenta de três a seis ínstares larvais e pelo menos seis ninfais (Watson 1973). O dimorfismo sexual surge a partir da terceira muda larval na linhagem áptera, onde as larvas maiores são machos e as menores são fêmeas.

#### *F. Termitidae*

De forma geral, possui um ponto irreversível separando a linhagem áptera da ninfal na primeira muda das larvas, que apresentam dois ou três ínstares precedendo o operário.



Na linhagem ninfal estão presentes cinco ínstaes precedendo o alado e pode ocorrer polimorfismo sexual nos operários.

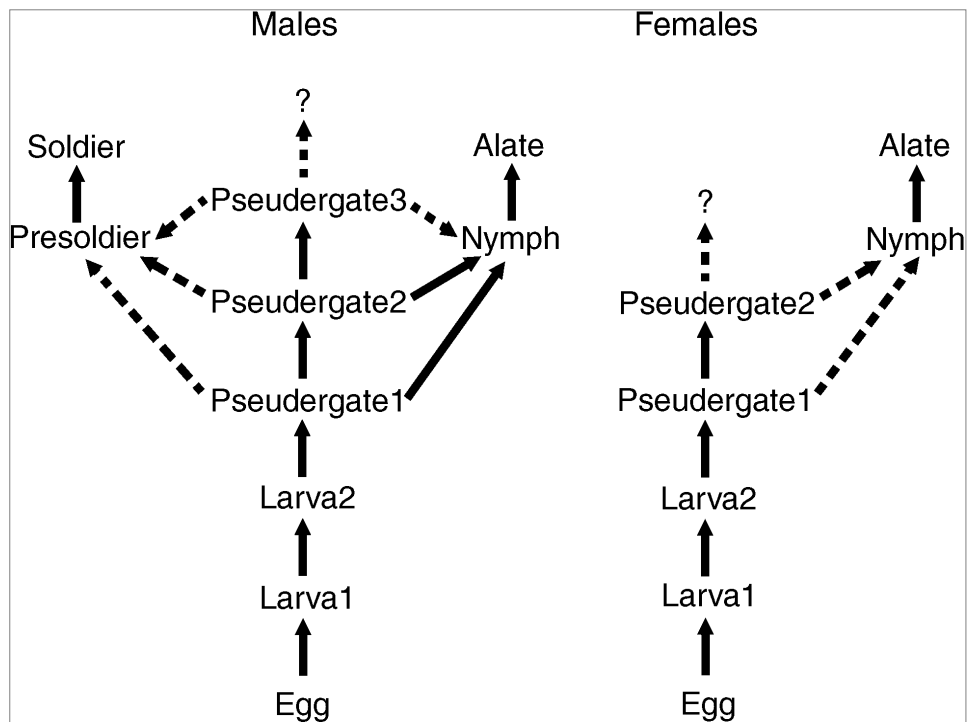
Essa família apresenta a casta de operário distinta e indivíduos totalmente diferenciados. A existência de período restrito de reprodução em algumas espécies possibilita determinar com segurança as linhagens (Light & Weesner 1947).

A análise das castas das espécies *Macrotermes gilvus* e *Macrotermes carbonarius* foi realizada (Neoh & Lee 2009) e mostrou um padrão semelhante as espécies já estudadas *Odontotermes* spp., *Protermes* spp. e *Microtermes sambaricus*, que possuem todos os soldados do sexo feminino. Já as espécies *Ancistrotermes crucifer* e *Pseudacanthotermes spiniger* possuem o mesmo padrão de Macrotermitinae descrito por Roisin (2000), porém seus soldados são do sexo masculino.

Não houve novos trabalhos para as demais subfamílias de Termitidae e o padrão de todas elas já foi descrito por Roisin (2000).

#### G. *Serritermitidae*

Até a última revisão, não havia nenhum trabalho que apresentasse o padrão de castas para essa família (Roisin 2000). O trabalho de Bourguignon *et al.* (2009) descreveu o sistema de castas da espécie *Glossotermes oculatus*, encontrando um padrão semelhante ao observado para *Prorhinotermes* nos trabalhos de Miller (1942) e Roisin (1988b) e *Termitogeton*, observado por Parmentier & Roisin (2003). Além disso, foram observados dois ínstaes larvais precedendo o *pseudergate*, três ínstaes de *pseudergates* nos machos e dois nas fêmeas. Os soldados são todos machos e as ninfas surgem das duas linhagens de *pseudergates* (Figura 1). Os indivíduos desprovidos de rudimentos de asa são abundantes na colônia e foram chamados de “imatuos ápteros” (Bourguignon *et al.* 2009).



**Figura 1** - Padrão do desenvolvimento de castas da espécie *Glossotermes oculatus*, retirado do trabalho de Bourguignon *et al.* (2009). As setas representam as mudas e as setas pontilhadas as prováveis transições de ínstares.

### 3 - OBJETIVOS

Geral

Determinar o padrão de diferenciação de castas da espécie *Serritermes serrifer*.

Específicos

1. Diferenciar morfologicamente as castas e os ínstares da espécie;
2. Determinar o sexo das castas ápteras (operários e soldados) e sexuais (ninfas e alados), buscando detectar ou não a existência de polimorfismo sexual;
3. Determinar se existem operários verdadeiros ou apenas falsos operários;
4. Comparar o padrão de desenvolvimento da família Serritermitidae e das demais famílias de Isoptera.

## 4 - MATERIAL E MÉTODOS

### Coleta de amostras

As coletas foram realizadas em Brasília, Distrito Federal que está situada no centro da América do Sul, região dominada pelo bioma Cerrado. As colônias foram encontradas na chamada Gleba A do campus Darcy Ribeiro da Universidade de Brasília (15° 46' S; 47° 51' W). Os cupins foram encontrados em uma área bastante alterada, que já foi cerrado antes da construção do campus.

Foram coletadas um total de quatro colônias de *S. serrifer*, em abril e agosto de 2010 e em janeiro e setembro de 2011, todas elas no interior de ninhos ativos de *C. cumulans*. As colônias de *Serritermes* estavam espalhadas dentro do ninho, construindo pequenas galerias que não entravam em contato com as galerias do hospedeiro. Todos os ninhos em que foram encontrados *Serritermes* eram grandes e aparentavam estar estabelecidos no local há bastante tempo.

Após encontrada a colônia, o ninho era quebrado por completo com auxílio de ferramentas apropriadas (picareta, picola) e levado para o laboratório em sacolas plásticas grandes. A triagem foi feita de forma cuidadosa, já que os túneis construídos pela espécie inquilina são estreitos, sendo necessário abrir manualmente cada local onde sua presença fosse possível. A coleta dos indivíduos da última colônia foi realizada em campo e os indivíduos estavam concentrados numa mesma região do ninho, possivelmente por causa da presença dos alados. Depois de coletados, os cupins foram fixados em FAA (formol, álcool e ácido acético) por 24 h e posteriormente transferidos para álcool 80% (Koshikawa *et al.* 2002; Katoh *et al.* 2007).

Em laboratório, foi realizada uma separação inicial em castas e ínstaes através da observação sob estereomicroscópio. Subamostras de cada categoria foram aleatoriamente selecionadas para a realização dos estudos morfológicos, anatômicos e morfométricos. Todas as amostras estão depositadas na coleção do Laboratório de Termitologia da Universidade de Brasília.

## **Morfometria**

Foram mensurados 20 indivíduos de cada casta/ínstar separado inicialmente. Devido a variação sazonal de alguns ínstaes, como as ninfas, ou mesmo a presença de ínstaes raros na colônia, como pré-soldados, o total de indivíduos mensurados em alguns ínstaes ficou condicionado a disponibilidade desses indivíduos na colônia. Inicialmente, foram separados alguns morfotipos que, em uma análise posterior, foram incluídos em um mesmo ínstar, o que justifica um número maior que 20 indivíduos mensurados em alguns grupos. Foram utilizadas 11 medidas, que podem ser empregadas da mesma maneira em todas as castas e ínstaes e já foram utilizadas em estudos semelhantes (Roisin & Pasteels 1986; Koshikawa *et al.* 2002; Koshikawa *et al.* 2004; Moura *et al.* 2010). O número encontrado ao lado das medidas refere-se a padronização realizada pelo trabalho de Roonwal (1970):

- a) comprimento da cabeça (CC) – número 4;
- b) largura máxima da cabeça (LC1) – número 17;
- c) largura da cabeça à base das mandíbulas (LC2) – número 19;
- d) largura do labro (LL) – número 33;
- e) comprimento do pronoto (CP) – número 65;
- f) largura do pronoto (LP) – número 68;

- g) largura do mesonoto (LMS) – número 70;
- h) largura do metanoto (LMT) – número 72;
- i) comprimento da tíbia (CT) – número 85;
- j) comprimento do fêmur (CF) – número 83;
- k) largura do fêmur (LF) – número 84.

As medidas foram tomadas com retículo micrométrico acoplado à ocular de um estereomicroscópio.

As mudanças na morfologia durante o desenvolvimento foram avaliadas através de uma análise de componentes principais (PCA) dos dados morfométricos (Roisin & Pasteels 1986; Lelis & Everaerts 1993; Koshikawa *et al.* 2002; Koshikawa *et al.* 2004; Moura *et al.* 2010). A análise foi realizada com o programa estatístico R (R Development Core Team 2011), função *prcomp()*.

## **Sexagem**

A sexagem dos operários e dos soldados foi realizada pela técnica semelhante à descrita por Noirot (1955) e Miura *et al.* (1998). Os abdômens foram cortados lateralmente, seguindo o plano de sua simetria, dividindo-os em suas metades, dorsal e ventral. A metade dorsal foi eliminada e o tubo digestivo, os túbulos de malpighi e o excesso de tecido adiposo foram removidos da porção ventral, respeitando cuidadosamente as camadas de corpo gorduroso parietal, onde estão inclusas as gônadas.

Os espécimes foram corados com carmin clorídrico. Após dissecados, os cortes de abdome foram desidratados em álcool PA 95% durante cerca de 5 min, desengordurados em xilol por 5 min e colocados novamente em álcool (95%) por mais 5 min, como já utilizado por Moura *et al.* (2010). Finalmente os cortes foram corados em carmin clorídrico

por 60 min, e posteriormente mantidos em álcool clorídrico (0,5% HCl em 80% de etanol) durante cerca de 1 min para diferenciação do aparato genital. No caso da presença de operários verdadeiros, a diferenciação de macho e fêmea se daria através da observação dos rudimentos sexuais. Nas fêmeas, seria observado o rudimento dos ovidutos no esternito 7, da espermateca no esternito 8 e das glândulas coleteriais no esternito 9. Já nos machos, seriam observados rudimentos da vesícula seminal no esternito 9. Porém, os indivíduos de *S. serrifer* apresentaram gônadas em diferentes estágios de desenvolvimento. A separação em macho e fêmea se deu pelas comparações com trabalhos que tiveram resultados semelhantes, como Parmentier & Roisin (2003) e também através da comparação com as gônadas dos alados coletados na colônia 4.

A verificação do sexo das ninfas e dos alados foi realizada através da observação do sétimo esternito abdominal, que é expandido apenas na fêmea (Weesner 1969).

## 5 - RESULTADOS

Nas três colônias de *S. serrifer* utilizadas para estudos morfométricos, foram coletados um total de 7133 indivíduos, que foram separados em nove morfotipos, sendo dois larvais, três ínstares interpretados como *pseudergates*, pré-soldado, soldado e dois ínstares ninfais (Tabela 1). O ínstar mais abundante foi *pseudergate* 3, representando 57% do total de indivíduos da colônia 1, 59% da colônia 2 e 47% na colônia 3. Não foram encontrados alados nessas três primeiras colônias, apenas na colônia 4. Foram mensurados 40 alados, sendo 20 machos e 20 fêmeas.

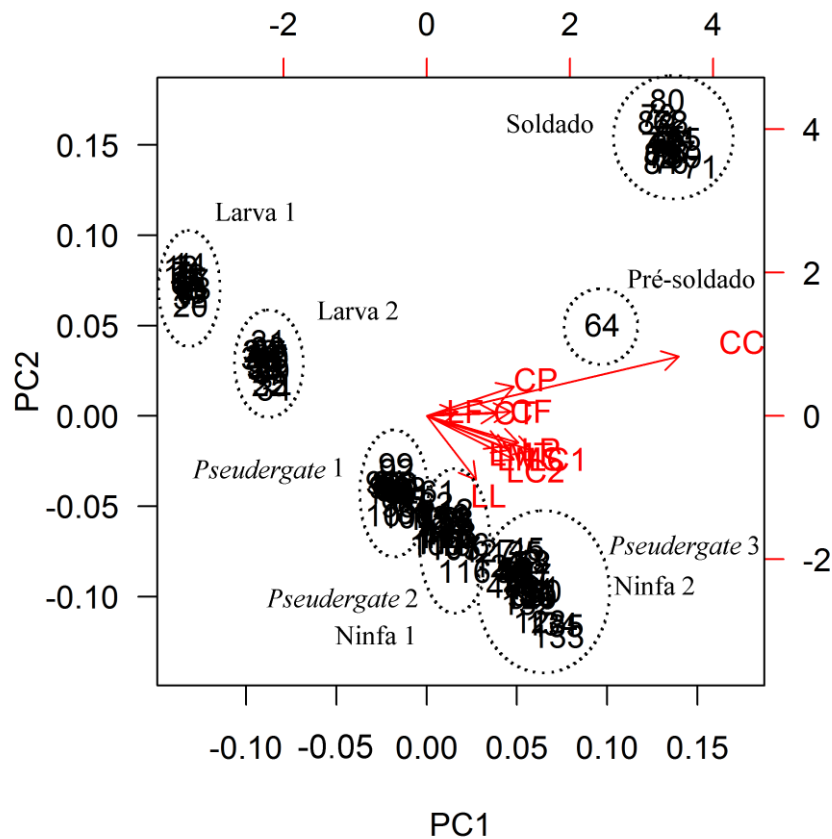
**Tabela 1** - Número de indivíduos mensurados (N1) e total de indivíduos coletados (N2) em três colônias de *Serritermes serrifer*, utilizadas para estudos morfométricos

Ínstar	Colônia 1		Colônia 2		Colônia 3	
	N1	N2	N1	N2	N1	N2
Larva 1	20	90	20	63	20	504
Larva 2	20	127	8	8	20	233
<i>Pseudergate</i> 1	20	20	23	23	1	1
<i>Pseudergate</i> 2	24	75	40	83	40	276
<i>Pseudergate</i> 3	20	1655	40	669	20	1483
Pré-soldado	1	1	2	2	7	7
Soldado	20	85	18	18	20	114
Ninfa 1	23	821	40	201	8	504
Ninfa 2	3	3	20	57	6	10
Alado	0	0	0	0	0	0
TOTAL	151	2877	211	1124	142	3132

Foram mensurados um total de 544 indivíduos nas quatro colônias coletadas. Em alguns ínstares, foram coletados poucos indivíduos e, dessa forma, todos eles foram mensurados. Por apresentar poucos indivíduos em suas colônias, o número de indivíduos mensurados, com relação ao total coletado, chegou a 5,24% na colônia 1, 18,77% na colônia 2 e 4,53 % na colônia 3.



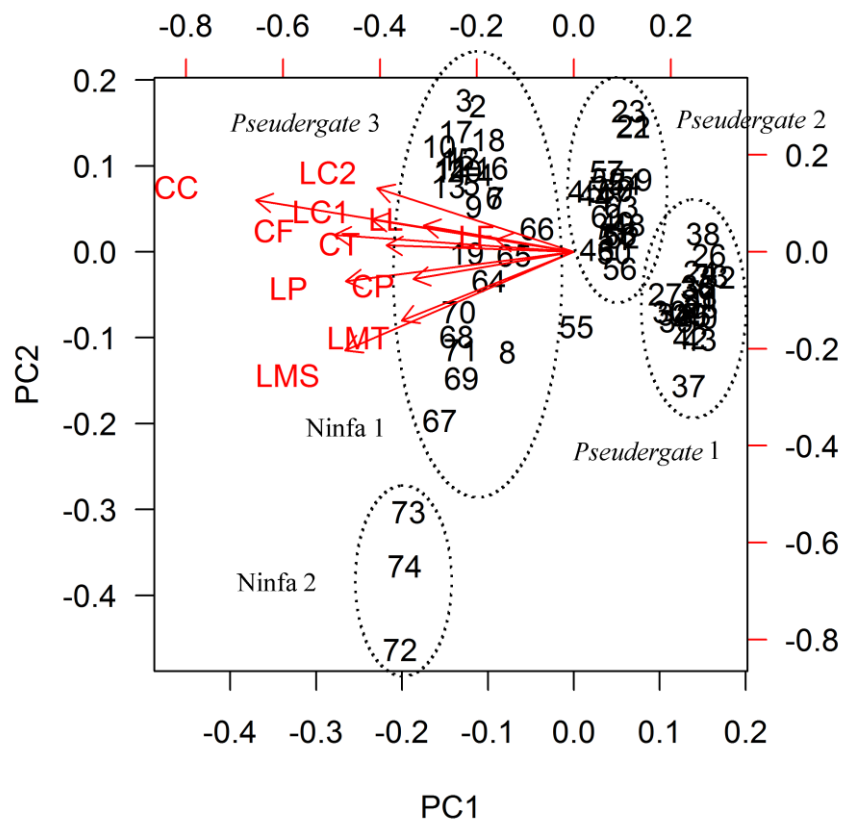
A análise dos componentes principais da primeira colônia coletado apresentou 88,56% de variância para o primeiro componente principal e 10,05% de variância para o segundo, totalizando 98,61% de explicação, só para os dois primeiros componentes. Com relação as variáveis, o comprimento da cabeça (CC) influenciou fortemente a separação dos pré-soldados e soldados, enquanto que a largura do labro (LL) foi importante para a separação dos *pseudergates* e das ninfas (Figura 2). A partir disso, verificou-se a separação clara de alguns grupos de indivíduos nessa colônia. Os ínstares larva 1, larva 2, pré-soldado e soldado estão separados em nuvens na PCA.



**Figura 2** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 151 indivíduos da primeira colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfológicas.

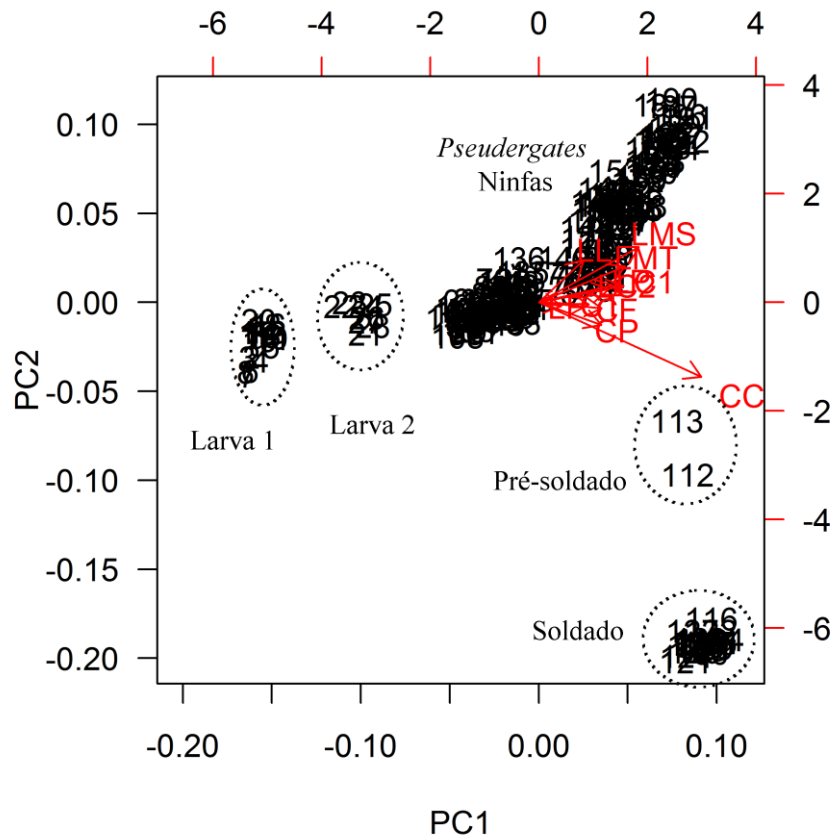
Um outro PCA foi realizado para que fosse possível uma melhor observação dos grupos onde não ocorreu separação clara. Foi observada 94,89% de variância nessa análise, sendo 90,02% do componente 1 e 4,87% do componente 2. Dessa vez, foi possível observar a separação dos *pseudergates* em três instares e das ninfas em dois (Figura 3). Além desses indivíduos analisados morfometricamente, foi encontrada a rainha, o rei e um reprodutor secundário neotênico ergatóide do sexo feminino. Por causa da época de coleta, não foram observados alados nessa colônia.

A segunda colônia coletada apresentou menos indivíduos que a primeira (Tabela 1), porém nessa colônia foi encontrada um maior número ninfas do segundo ínstar (N2), o que indica que a formação dos alados já estava bem próxima.



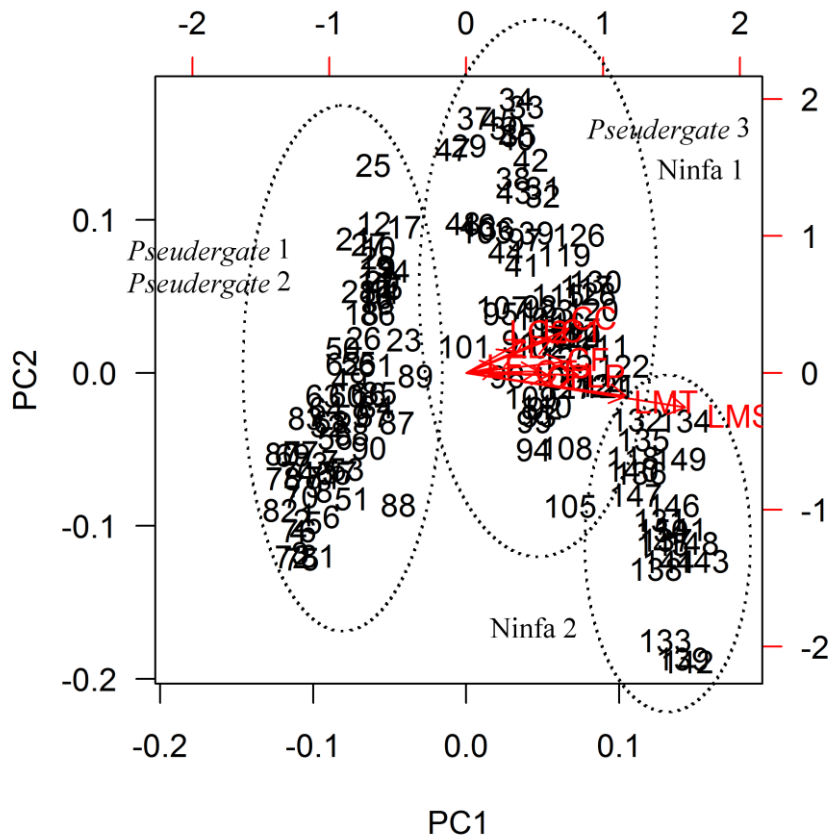
**Figura 3** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 74 ninfas e *pseudergates* da primeira colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas.

A análise dos componentes principais dos indivíduos da colônia 2 apresentou uma grande explicação das variações, assim como aconteceu com a colônia 1, com 95,44% nos dois primeiros componentes CP1 (81,30%) e CP2 (14,14%). O padrão da diferenciação de castas desses indivíduos foi semelhante ao observado na colônia 1, com a separação de dois instares larvais, pré-soldado e soldado (Figura 4). Os três instares de *pseudergates* e os dois instares ninfaís ficaram concentrados no PCA, formando uma grande nuvem, que foi analisada separadamente.



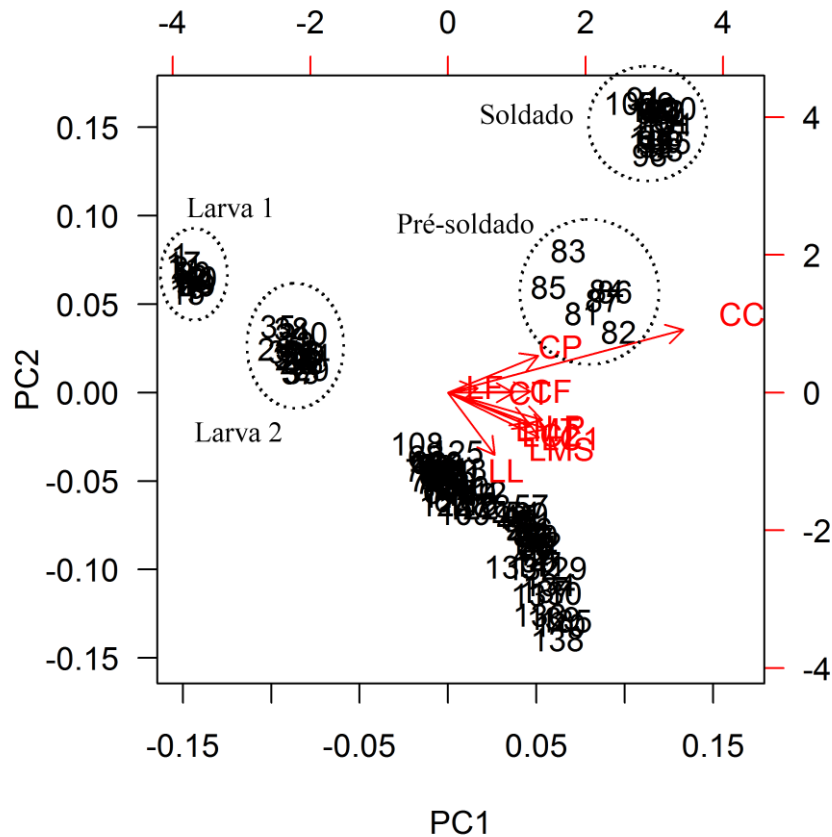
**Figura 4** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 211 indivíduos da segunda colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfológicas.

Para que fosse feita uma melhor avaliação da variância dos indivíduos da colônia 2, um número maior de indivíduos que não se separaram no PCA inicial foi mensurado. Foi realizado, assim, um PCA com os indivíduos que não se separaram inicialmente. Esse novo PCA apresentou 96,78% de explicação, sendo 92,23% no primeiro componente e 4,55% no segundo. Foi observado um adensamento de indivíduos, que puderam ser divididos em três grandes grupos: no primeiro, dois ínstars de *pseudergates*; no segundo, o terceiro ínstar de *pseudergate* e o início da formação das ninfas e no terceiro grupo, as ninfas de segundo ínstar (Figura 5). As castas rei, rainha e alado não foram encontradas nessa colônia.



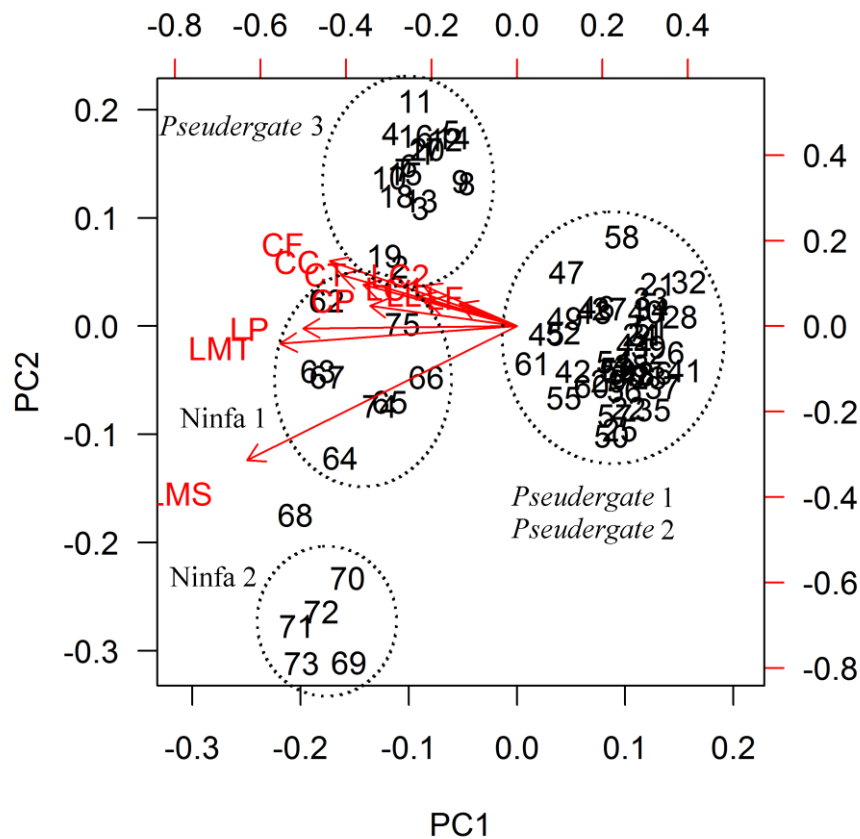
**Figura 5** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 150 ninfas e *pseudergates* da segunda colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas.

Na terceira colônia analisada, foi observado um menor número de ninfas (Tabela 1), o que é comum para a época em que esses indivíduos foram coletados. A grande quantidade de larvas encontradas pode indicar que essa colônia é mais nova do que as anteriores. As mudanças no desenvolvimento dos indivíduos foram avaliadas pelo PCA, que apresentou uma variação de 86,36% no primeiro componente e de 11,23% no segundo, explicando um total de 97,59% das variações (Figura 6). Assim como nas outras colônias analisadas, as larvas, pré-soldados e soldados foram rapidamente separados nessa análise inicial.



**Figura 6** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 142 indivíduos da terceira colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas.

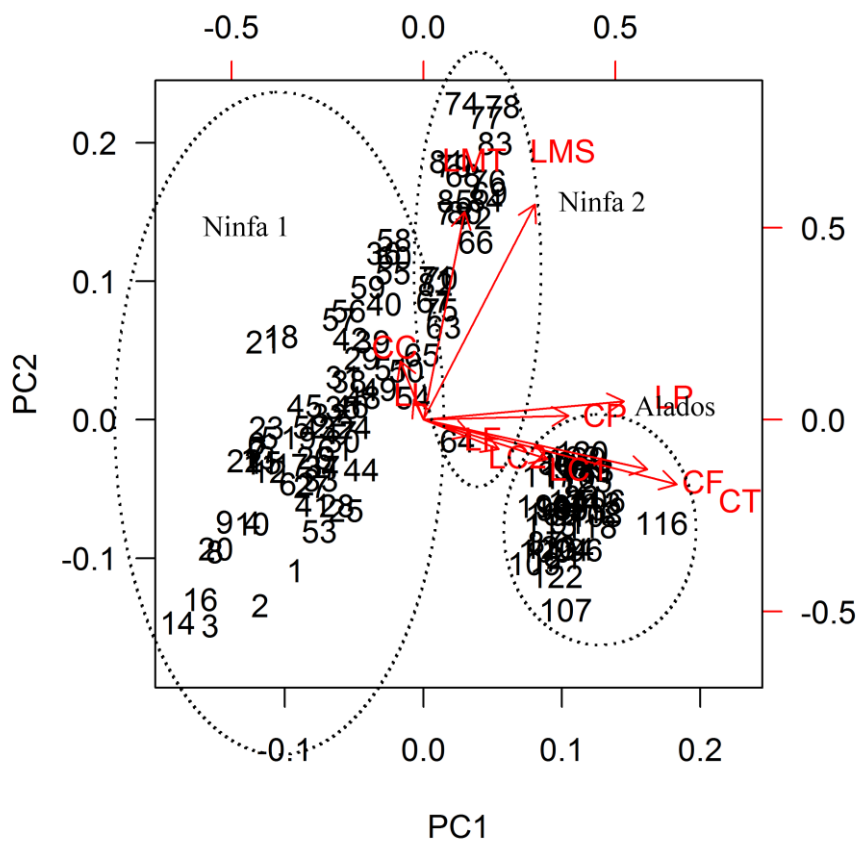
Posteriormente, foi realizado um PCA para a região em que não foi observada uma separação inicial clara. Pode-se observar, assim, a presença de um grupo incluindo os dois primeiros ínstares de *pseudergates* e a separação dos demais ínstares em nuvens: *pseudergate* 3, ninfa 1 e ninfa 2 (Figura 7). Essa análise respondeu por 94,47% da variância desses indivíduos, sendo 86,04% correspondente ao primeiro componente principal e 8,43% correspondente ao segundo. O rei e rainha foram encontrados nessa colônia.



**Figura 7** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 75 ninfas e *pseudergates* da terceira colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas.

Foi realizado um PCA apenas com as ninfas e com os alados de *S. serrifer*. Essa análise apresentou um total de 86,32% de explicação, sendo 58,25% no primeiro

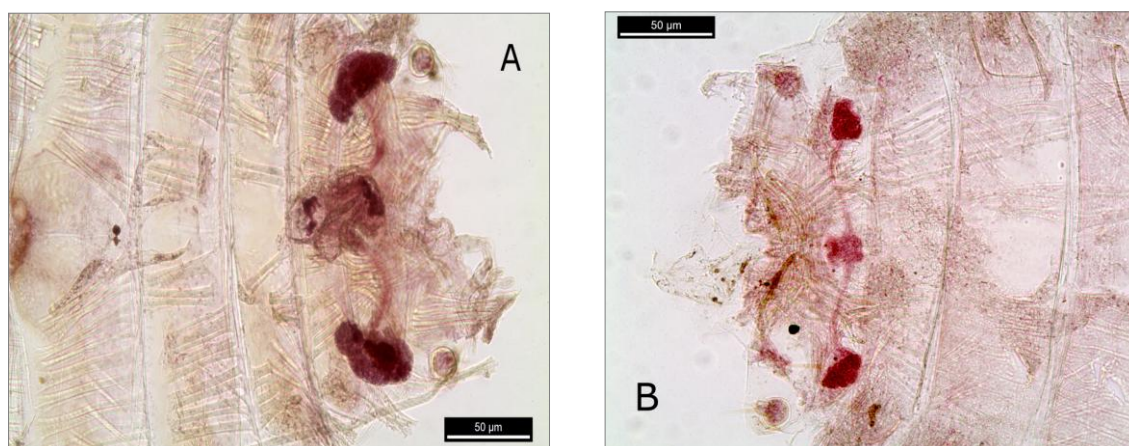
componente e 28,07% no segundo. Ficou clara a separação dos alados, porém as ninfas não ficaram separadas em nuvens claras (Figura 8). Percebeu-se uma grande influência do comprimento do fêmur (CF) e do comprimento da tíbia (CT) na separação dos alados. Para as ninfas, as larguras do metanoto (LMT) e do mesonoto (LMS) foram importantes na separação dos ínstares.



**Figura 8** - Análise de componentes principais mostrando os dois primeiros componentes, PC1 e PC2, de 125 ninfas de três colônias e alados de uma colônia de *Serritermes serrifer*, coletados em Brasília, DF. Projeção dos scores com base em 11 variáveis morfométricas.

## Sexagem

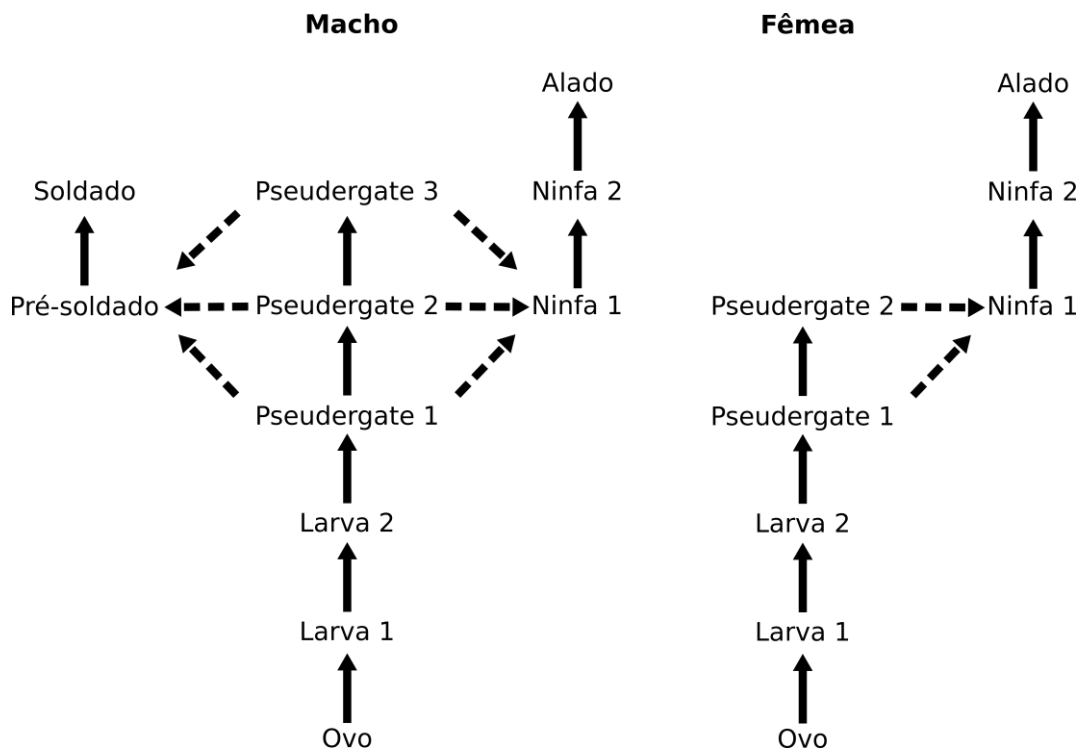
Foram observadas gônadas de diversos tamanhos nos indivíduos de *S. serrifer*, não existindo indivíduos com rudimentos de gônadas. Não foram encontrados operários verdadeiros nas colônias, apenas *pseudergates* ou “falsos operários”. Foram analisados um total de 96 indivíduos, sendo 10 *pseudergates* de primeiro ínstar, 35 de segundo, 35 de terceiro, 15 soldados e 1 pré-soldado. Nos dois primeiros ínstares de *pseudergates* foram encontrados indivíduos dos dois sexos. Todos os soldados, pré-soldados e *pseudergates* de terceiro ínstar apresentaram gônadas do sexo masculino. A gônada do soldado é mais desenvolvida do que a do *pseudergate*, se assemelhando a uma gônada de alado (Figura 9).



**Figura 9** – Esternitos de soldado (A) e de *pseudergate* (B) de *Serritermes serrifer*. Gônadas coradas com carmin clorídrico.

A interpretação do padrão básico do sistema de castas de *Serritermes serrifer* foi esquematizado a partir das análises morfométricas e da sexagem dos indivíduos (Figura 10).





**Figura 10** – Provável esquema de diferenciação de castas de *Serritermes serrifer*. As setas representam as mudas e as setas pontilhadas as prováveis transições de ínstars.

## 6 - DISCUSSÃO

O padrão do sistema de castas encontrado para a espécie *Serritermes serrifer* é semelhante ao já descrito para *Glossotermes oculatus*. A novidade é a presença de dois ínstares ninfais, diferente do observado para o *Glossotermes* onde foi encontrado apenas um ínstar (Bourguignon *et al.* 2009). Esse número de ínstares ninfais é comum em Kalotermitidae (Myles & Chang 1984) e em Archotermopsidae (Miura *et al.* 2004). Esses grupos apresentam *pseudergates*, assim como *S. serrifer*, dando origem as ninfas. Esse padrão é muito diferente do encontrado para espécies que possuem operários verdadeiros, como algumas espécies de Rhinotermitidae e Termitidae. Em sistema de castas com *pseudergate* é comum uma redução no número de ínstares de ninfas (Bourguignon *et al.* 2009).

A diferenciação de castas na espécie estudada mescla características primitivas e derivadas. Esse padrão intermediário é observado em Rhinotermitidae, que possui um sistema de castas diverso (Roisin & Lenz 1999). Em *Prorhinotermes simplex* e em *P. inopinatus* o esquema se assemelha ao encontrado para a família Kalotermitidae (Roisin 2000), formando um padrão linear, sem operário verdadeiro, sendo considerado primitivo (Roisin & Lenz 1999). Outras espécies de Rhinotermitidae apresentam um padrão bifurcado, com uma clara divergência entre as linhagens ápteras e ninfal. O padrão de *S. serrifer* se assemelha ao encontrado para *Prorhinotermes* e *Termitogeton*, que estão incluídos em Rhinotermitidae (Roisin 1988b; Parmentier & Roisin 2003). Pesquisas recentes sugerem que a família Serritermitidae está inserida na família Rhinotermitidae, que é parafilética (Inward *et al.* 2007).

A presença de dois ínstares larvais é comum nos grupos mais derivados de Isoptera, sendo uma característica de famílias que possuem operário verdadeiro (Roisin 2000). Normalmente, as famílias que apresentam *pseudergates* possuem um maior número de

ínstares larvais. Espécies de Kalotermitidae possuem, pelo menos, cinco ínstares larvais (Roisin & Pasteels 1991). Essa diminuição dos ínstares larvais em Serritermitidae apresenta-se como uma novidade em Isoptera (Bourguignon *et al.* 2009).

Foram encontrados três ínstares de *pseudergates*, os dois primeiros apresentando indivíduos macho e fêmea e o terceiro apresentando apenas indivíduos do sexo masculino. Em umas das colônias de *G. oculatus*, foi observado o aparecimento sazonal de *pseudergate* do sexo feminino, sugerindo que a sua produção esteja relacionada apenas para formação de ninfas (Bourguignon *et al.* 2009). Todos os soldados analisados são machos e possuem gônadas maiores do que as do *pseudergate*, chegando próximo ao tamanho observado em alados. Em *Zootermopsis*, *Archotermopsis* e *Stolotermes*, foi reportada a existência de reprodutores neotênicos com traços de soldados (Myles 1986), tendo indícios de que esses indivíduos eram originalmente soldados que se tornaram reprodutores (Heath 1928; Thorne 1996). Não foram encontrados indivíduos em muda para soldado, não sendo possível determinar se ele é formado a partir dos *pseudergates* ou diretamente das larvas.

Além da presença de rei e rainha, na primeira colônia coletada foi encontrado um reprodutor secundário neotênico ergatóide. Em *G. oculatus*, foi verificada a presença de reprodutor neotênico ninfóide (Bourguignon *et al.* 2009). A presença de neotênicos é comum em Isoptera, tendo registros para a família Rhinotermitidae (Roisin 2000), como no gênero *Dolichorhinotermes*, em que foram encontrados reprodutores ergatóides (Darlington *et al.* 1992).

Não foram encontradas galerias de *S. serrifer* saindo do ninho, o que fortalece a hipótese de que essa espécie se alimente de algum material que está no interior do montículo, como já foi sugerido por Kitayama (1975). Outro indício desse comportamento é que há uma baixa proporção de soldados na colônia, comparando com a quantidade de

*pseudergates*, o que fortalece a hipótese de que esses indivíduos não saem para forragear. Porém, esse baixo número de soldados pode estar relacionada ao tamanho das galerias construídas por *S. serrifer*, que serve de defesa a outras espécies maiores, como o próprio construtor. A presença de túneis tão estreitos limita o tamanho dos indivíduos. Possivelmente por esse motivo os *pseudergates* e as ninfas não tenham tido uma separação clara com base na morfometria, já que esses indivíduos crescem pouco de tamanho para conseguir se deslocar dentro das galerias.

## 7 - CONCLUSÕES

- O padrão de castas da espécie *Serritermes serrifer* é muito parecido com o encontrado para espécie *Glossotermes oculatus*, que também está incluído na família Serritermitidae, apresentando dois ínstaes larvais, três ínstaes de *pseudergate* e dois ínstaes ninfais precedendo o alado;
- Esse padrão mescla características primitivas e derivadas e é semelhante ao descrito para algumas espécies da família Rhinotermitidae;
- Foi observada uma proporção maior de indivíduos do sexo masculino, porém não foi verificado dimorfismo sexual em nenhum dos ínstaes analisados;
- Não foram encontrados operários verdadeiros em nenhuma das colônias coletadas, sendo observados indivíduos com gônadas desenvolvidas, que se enquadram nas características de *pseudergates*.

## REFERÊNCIAS

- Araujo RL. 1977. Further notes on the bionomics of *Serritermes* (Isoptera). *Revista Brasileira de Entomologia* 21:31-32.
- Bourguignon T, Sobotník J, Hanus R, Roisin Y. 2009. Developmental pathways of *Glossotermes oculatus* (Isoptera, Serritermitidae): at the cross-roads of worker caste evolution in termites. *Evolution & development* 11:659-68.
- Canello EM, DeSouza O. 2004. A new species of *Glossotermes* (Isoptera): reappraisal of the generic status with transfer from the Rhinotermitidae to the Serritermitidae. *Sociobiology* 44:1-20.
- Constantino R. 2005. Padrões de diversidade e endemismo de térmitas no bioma Cerrado. In: Scariot AO, Silva JCS, Felfili JM, editores. *Biodiversidade, Ecologia e Conservação do Cerrado*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente. pp. 319-333.
- Darlington JPEC, Canello EM, DeSouza O. 1992. Ergatoid reproductives in termites of the genus *Dolichorhinotermes* (Isoptera, Rhinotermitidae). *Sociobiology* 20:41-47.
- Donovan SE, Eggleton P, Bignell DE. 2001. Gut content analysis and a new feeding group classification of termites. *Ecological Entomology* 26:356-366.
- Emerson AE, Krishna K. 1975. The termite family Serritermitidae (Isoptera). *American Museum Novitates* 2570:1-31.
- Emerson AE. 1950. Five new genera of termites from South America and Madagascar (Isoptera, Rhinotermitidae, Termitidae). *American Museum Novitates* 1444:1-15.
- Grassi B, Sandias A. 1883. The constitution and development of the society of termites: observations on their habits; with appendices on the parasitic protozoa of Termitidae, and on the Embiidae. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 39:245-322.
- Hagen HA. 1858. Specielle monographie der termiten. *Linnea Entomologica* 12:4-342.
- Heath H. 1903. The habits of California termites. *Biological Bulletin* 4:47-63.
- Heath H. 1928. Fertile termite soldiers. *Biological Bulletin* 54:324-326.
- Holmgren N. 1910. Das system der termiten. *Zoologischer Anzeiger* 35:284-286.
- Inward D, Vogler AP, Eggleton P. 2007. A comprehensive phylogenetic analysis of termites (Isoptera) illuminates key aspects of their evolutionary biology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44:953-67.
- Katoh H, Matsumoto T, Miura T. 2007. Alate differentiation and compound-eye development in the dry-wood termite *Neotermes koshunensis* (Isoptera, Kalotermitidae). *Insectes Sociaux* 54:1-9.

- Kitayama K. 1975. Nota preliminar sobre a distribuicao, regime alimentar e teratologia de *Serritermes serrifer* (Hagen, 1858) (Isoptera). *Studia entomologica* 18:614-618.
- Koshikawa S, Matsumoto T, Miura T. 2002. Morphometric changes during soldier differentiation of the damp-wood termite termite *Hodotermopsis japonica* (Isoptera, Termopsidae). *Insectes Sociaux* 49:245- 250.
- Koshikawa S, Matsumoto T, Miura T. 2004. Soldier-like intercastes in the rotten-wood termite *Hodotermopsis sjostedti* (Isoptera: Termopsidae). *Zoological Science* 21:583-588.
- Krishna K. 1969. Introduction. In: Krishna K, Weesner F, editors. *Biology of Termites*. New York: Academic Press. pp. 1-17.
- Lelis AT, Everaerts C. 1993. Effects of juvenile hormone analogues upon soldier differentiation in the termite *Reticulitermes santonensis* (Rhinotermitidae, Heterotermitinae). *Journal of Morphology* 217:239-261.
- Light SF, Weesner FM. 1947. Development of castes in higher termites. *Science* 106:244-245.
- Mao L, Henderson G, Liu Y, Laine RA. 2005. Formosan subterranean termite (Isoptera: Rhinotermitidae) soldiers regulate juvenile hormone levels and caste differentiation in workers. *Annals of the Entomological Society of America* 98:340-345.
- Mathews AGA. 1977. *Studies on termites from the Mato Grosso state, Brazil*. Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências
- Miller EM. 1942. The problem of castes and caste differentiation in *Prorhinotermes simplex* (Hagen). *Bulletin of the University of Miami* 15:1-27.
- Miller EM. 1969. Caste differentiation in the lower termites. In: Krishna K, Weesner FM, editors. *Biology of Termites*. New York: Academic Press. pp. 283-310.
- Miura T, Hirono Y, Machida M, Kitade O, Matsumoto T. 2000. Caste developmental system of the Japanese damp-wood termite *Hodotermopsis japonica* (Isoptera: Termopsidae). *Ecological Research* 15:83-92.
- Miura T, Koshikawa S, Machida M, Matsumoto T. 2004. Comparative studies on alate wing formation in two related species of rotten-wood termites: *Hodotermopsis sjostedti* and *Zootermopsis nevadensis* (Isoptera, Termopsidae). *Insectes Sociaux* 51:247 - 252.
- Miura T, Roisin Y, Matsumoto T. 1998. Developmental pathways and polyethism of neuter castes in the processional nasute termite *Hospitalitermes medioflavus* (Isoptera: Termitidae). *Zoological Science* 15:843-848.
- Moura FMS, Vasconcellos A, Silva NB, Bandeira AG. 2010. Caste development systems of the Neotropical termite *Constrictotermes cyphergaster* (Isoptera, Termitidae). *Insectes Sociaux* 58:169-175.

- Myles TG, Chang F. 1984. The caste system and caste mechanisms of *Neotermes connexus* (Isoptera: Kalotermitidae). *Sociobiology* 9:163-319.
- Myles TG. 1986. Reproductive soldiers in the Termopsidae (Isoptera). *Pan-Pacific Entomologist* 62:293-299.
- Neoh KB, Lee CY. 2009. Developmental stages and castes of two sympatric subterranean termites *Macrotermes gilvus* and *Macrotermes carbonarius* (Blattodea: Termitidae). *Annals of the Entomological Society of America* 102:1091-1098.
- Noirot C, Pasteels JM. 1987. Ontogenetic development and evolution of the worker caste in termites. *Experientia* 43:851-860.
- Noirot C. 1955. Recherches sur le polymorphisme des termites supérieurs (Termitidae). *Annales des Sciences naturelles, Zoologie* 17:399-595.
- Noirot C. 1969. Formation of castes in the higher termites. In: Krishna K, Weesner FM, editors. *Biology of Termites*. New York: Academic Press. pp. 311-350.
- Oster GF, Wilson EO. 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton: Princeton University Press
- Park YI, Raina AK. 2004. Juvenile hormone III titers and regulation of soldier caste in *Coptotermes formosanus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Physiology* 50:561-566.
- Parmentier D, Roisin Y. 2003. Caste morphology and development in *Termitogeton* nr. *planus* (Insecta, Isoptera, Rhinotermitidae). *Journal of Morphology* 255:69-79.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. Available from: <http://www.r-project.org/>
- Roisin Y, Lenz M. 1999. Caste developmental pathways in colonies of *Coptotermes lacteus* (Froggatt) headed by primary reproductives (Isoptera, Rhinotermitidae). *Insectes Sociaux* 46:273-280.
- Roisin Y, Pasteels JM. 1986. Replacement of reproductives in *Nasutitermes princeps* (Desneux) (Isoptera: Termitidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18:437-442.
- Roisin Y, Pasteels JM. 1991. Sex ratio and asymmetry between the sexes in the production of replacement reproductives in the termite, *Neotermes papua* (Desneux). *Ethology Ecology Evolution* 3:327-335.
- Roisin Y. 1988a. The caste system of *Parrhinotermes browni* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Sociobiology* 14:21-28.
- Roisin Y. 1988b. Morphology, development and evolutionary significance of the working stages in the caste system of *Prorhinotermes* (Insecta, Isoptera). *Zoomorphology* 107:339-347.



- Roisin Y. 2000. Diversity and evolution of caste patterns. In: Abe T, Bignell DE, Higashi M, editors. Termites: evolution, sociality, symbioses, ecology. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. pp. 95-119.
- Roonwal ML. 1970. Measurement of termites (Isoptera) for taxonomic purposes. Journal of the Zoological Society of India 21:9-66.
- Scharf ME, Ratliff CR, Hoteling JT, Pittendrigh BR, Bennett GW. 2003. Caste differentiation responses of two sympatric *Reticulitermes* termite species to juvenile hormone homologs and synthetic juvenoids in two laboratory assays. Insectes Sociaux 50:346-354.
- Silvestri F. 1903. Contribuzioni alla conoscenza del termitidi e termitofili dell' America Meridionale. Redia 1:1-234.
- Snyder TE. 1949. Catalog of the termites (Isoptera) of the world. Smithsonian Miscellaneous Collections 112:1-490.
- Thorne BL. 1996. Termite terminology. Sociobiology 28:253-263.
- Watanabe D, Maekawa K. 2011. Relationships between frontal-gland formation and mandibular modification during JH III-induced presoldier differentiation in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera: Rhinotermitidae). Entomological Science 15:56-62.
- Watson JAL, Metcalf E, Sewell J. 1977. A re-examination of the development of castes in *Mastotermes darwiniensis* Froggatt (Isoptera). Australian Journal of Zoology 25:25-42.
- Watson JAL, Sewell JJ. 1981. The origin and evolution of castes systems in termites. Sociobiology 6:101-111.
- Watson JAL. 1973. The worker caste of the hodotermitid harvester termites. Insectes Sociaux 20:1-20.
- Weesner FM. 1969. External anatomy. In: Krishna K, Weesner F, editors. Biology of Termites. New York: Academic Press.
- Zhou X, Oi FM, Scharf ME. 2006. Social exploitation of hexamerin: RNAi reveals a major caste-regulatory factor in termites. PNAS 103:4499-4504.